

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ СЕВЕРОКАСПИЙСКОГО БЕНТОСА*Доктор биол. наук Л. Г. ВИНОГРАДОВ*

Значительный удельный вес улова каспийских бентосоядных рыб в общей добыче советской рыбной промышленности вызывал и вызывает большой интерес к основному источнику их откорма — донному населению северной части Каспийского моря. Целый ряд работ посвящен количественному изучению бентоса Северного Каспия [4, 5, 6, 10, 17, 30, 42, 47, 48, 52, 54, 59, 60]. Имеются также статьи, освещающие экологию отдельных форм донных животных [2, 3, 11, 18, 28, 31, 32, 33, 34, 36, 37, 63]. Снижение уровня моря и серьезные изменения его гидрологического режима вызвали появление работ, обсуждающих вероятные в будущем изменения кормовой базы каспийских рыб [8, 35, 55, 61]. Но, пожалуй, наибольшее внимание исследователей привлекли вопросы реконструкции кормовой фауны моря и, в частности, удачные опыты акклиматизации многощетинкового червя *нерейс* и двустворчатого моллюска *синдесмии* [9, 10, 21, 23, 24, 25, 27, 29, 50, 51, 53, 62, 63, 64].

Количественное изучение бентоса Северного Каспия оказалось настолько практически важным, что бентосные съемки северной части моря, первоначально выполняемые исследовательскими организациями, ныне переданы промысловой разведке и проводятся регулярно 3 раза в год, с общим числом станций в каждую съемку более 300. Полученные материалы используются для прогнозов распределения рыбы и для прогнозов рыбных запасов.

Накопленные материалы по бентосным съемкам и большое число исследований, посвященных выяснению изменений в составе и численности донного населения, позволяют сопоставить многолетние ряды показателей количественного развития бентоса с изменением характеристик гидрологического режима. Надобность в подобного рода сопоставлении вытекает прежде всего из необходимости количественной оценки эффективности мер по стабилизации гидрологического режима моря, предложенных рядом авторов.

Этой задаче и посвящена настоящая работа.

Из всей совокупности абиотических факторов, оказывающих воздействие на кормовую базу северокаспийских полупроходных рыб, наибольшее значение обычно придается солености. Влияние солености на количественное развитие северокаспийского бентоса, действительно, велико и впервые было показано работами А. А. Шорыгина [60] и А. Ф. Карпевич [30, 35]. Существенное значение для численности донного населения Северного Каспия имеет также газовый режим водосма, на что первым обратил внимание Я. А. Бирштейн [6]. Однако наряду с причинами аутоэкологического порядка многолетние колебания количественного развития бентоса вызываются и трофическими факторами, рассмотрение которых подводит нас вплотную к проблеме продуктивности.

Как известно, первые понятия учения о продуктивности были сформулированы К. Бэр [13, 14], причем применительно к жизни интересующего нас водоема [26, 8]. К. Бэр [14] указывал, что «реки, преимущественно Волга, приносят морю питательные вещества» и что «наибольшее количество питательных веществ для моря образуется, по-видимому, при устьях Волги и Урала в лесах камыша». Эти питательные вещества используются, по Бэру, беспозвоночными, которые, в свою очередь, служат пищей рыбам.

Интересно, что К. Бэр правильно перечислил группы каспийских планктонных и бентосных кормовых беспозвоночных — личинок насекомых, червей, моллюсков («улиток»), ракообразных и инфузорий, упустив только коловраток. К источникам органического вещества, о которых говорит К. Бэр (органический сток рек и макрофиты), в настоящее время можно добавить, пожалуй, только мягкую растительность дельты и аванделты р. Волги (рдесты, элодею) и морской фитобентос (главным образом zostera и харовые водоросли), продукция которого, по М. С. Киреевой и Т. Ф. Щаповой [38, 39], достигает в Каспийском море многих десятков тысяч тонн в сухом весе.

Идеи Гензена о фитопланктоне, как об основном источнике пищи морских животных, и Брандта о значении биогенных элементов для продуктивности моря, применительно к Каспию, были развиты в двух направлениях. С. В. Бруевич [12], П. И. Усачев [56], М. Ф. Федосов [57] и другие авторы исследовали биогенный сток р. Волги, динамику биогенных элементов, продукцию и распределение фитопланктона в Северном Каспии. Б. М. Персидский и Л. А. Зенкевич [22] впервые обратили внимание на влияние колебания уровня и степени осенне-зимнего охлаждения моря на изменение интенсивности вертикальной циркуляции, обогащение поверхности моря биогенами из зон их аккумуляции в глубоководных впадинах и развитие планктона в Среднем и Южном Каспии, что затем было детально рассмотрено С. В. Бруевичем [12] и обсуждается в настоящем сборнике в статьях Б. Н. Абрамова [1] и Е. Н. Куделиной [41]. Наконец, С. В. Бруевич [12] и А. А. Шорыгин [61] отметили роль, которую играет в обогащении биогенами Северного Каспия вымывание их из верхних слоев грунта и смыв с обнажающихся участков дна при снижении уровня моря.

Интересно, что некоторые из перечисленных работ привели к распространению взгляда, что детрит, потребляемый бентосными животными Северного Каспия, образуется в значительной мере за счет фитопланктона и что первичную кормность северной части моря следует связывать в первую очередь с изменениями биогенного стока р. Волги и с динамикой биогенных элементов [61, стр. 238]. Все это наводило на мысль, что познание многолетней динамики бентоса должно основываться на изучении изменений всех основных звеньев пищевой цепи моря по обычной схеме (биогены → фитопланктон → бентос и биогены → фитопланктон → бактерии → бентос) со стремлением к определению энергетических потерь на каждом трофическом уровне.

Между тем, хотя по определению продукции фитопланктона в Северном Каспии проведены обстоятельные работы (смотри, например, работу Федосова и Барсуковой в настоящем сборнике), они не могут быть использованы для установления кормовой продуктивности. Для определения коэффициента потери органического вещества на пути от фитопланктона к бентосу пока нет разработанной методики, пригодной для изучения этого процесса в масштабах всего моря или значительной его части, кроме сравнения многолетней динамики планктона и бентоса. Поэтому нам казалось необходимым сопоставить накопившиеся к настоящему времени многолетние данные по количественному развитию бентоса с данными по фитопланктону и биогенному стоку, а также и по

другим элементам гидрологического и гидробиологического режима, чтобы:

1) выделить влияние на состояние донного населения как ауто-экологических, так и трофических факторов;

2) наметить пути дальнейшего изучения источников первичной кормности Северного Каспия и трансформации органического вещества в этой части водоема;

3) установить количественные зависимости между развитием кормовой базы северокаспийских донных рыб и теми элементами режима водоема, которые тщательно и систематически изучаются и для прогнозирования которых разработана надежная методика.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для суждения о количественном развитии бентоса нами изучены материалы, характеризующие видовые и групповые биомассы донных животных, полученные во время ежегодных съемок Северного Каспия КаспНИРО и Промысловой разведкой Волго-Каспийского рыбопромышленного треста. Первая из этих съемок произведена в 1935 г., а последняя — в 1953 г. Сбор и обработку проб в 1935—1949 гг. проводил КаспНИРО под руководством Я. А. Бирштейна, А. К. Саенковой и Н. Н. Спасского. Материалы съемок 1935—1949 гг. были опубликованы в различное время, но наиболее полная их сводка содержится в работе Я. А. Бирштейна и Н. Н. Спасского [10].

Съемки 1950—1953 гг. проведены Промысловой разведкой (И. Н. Воеводин и М. Г. Никонова) при методическом руководстве КаспНИРО. Сборы подвергались двум стадиям обработки: предварительной, оперативной, для целей текущей прогнозной службы и последующей, окончательной, в КаспНИРО (А. К. Саенкова и В. Ф. Осадчих). В дальнейшей работе принимал участие автор этой статьи, в обязанности которого входило изучение многолетней динамики бентоса¹. Сезонные изменения бентоса изучает А. К. Саенкова [47].

Наиболее интересными, вероятно, были бы материалы, собранные в апреле, когда выедание бентоса рыбами должно быть минимальным. Однако апрельская съемка была проведена только одна — в 1947 г. Обычно же бентосные съемки Северного Каспия проводились в три срока: в июне, июле—августе и октябре. В соответствии с установившейся традицией [9] мы их называем весенней, летней и осенней, что, принимая во внимание отставание гидрологических сезонов от метеорологических и сильное воздействие волжского паводка на всю жизнь Северного Каспия именно в июне, не кажется несообразным.

В основу нашей работы легли данные наиболее многочисленных весенних съемок, материалы по которым имеются за 10 лет (1935, 1938, 1940 и 1947—1953 гг.). Большая их часть приходится на июнь.

Как выяснили Я. А. Бирштейн и Н. Н. Спасский [10], от июня к августу биомасса бентоса заметно снижается вследствие выедания рыбами, естественной убыли старших возрастных групп составляющих его организмов и замены их мелкими молодыми животными. К октябрю в результате роста молодежи происходит восстановление биомассы бентоса до уровня, примерно соответствующего июньскому. Поэтому к материалам июньских съемок в качестве приблизительных данных могут быть добавлены материалы осенних съемок 1937, 1941, 1944—1945² и 1946 гг.

¹ В этой работе мне было оказано всемерное содействие А. К. Саенковой, В. С. Танасийчук, Н. П. Танасийчук, Н. И. Винецкой и руководством КаспНИРО, которым и выражаю благодарность. Я выражаю также благодарность М. И. Фокину за советы и справки по ежегодным изменениям объема Северного Каспия и стока р. Волги.

² Съемки 1944 и 1945 гг. неполные и взаимно дополняют одна другую.

Действительно, величина осенней биомассы, как можно видеть из сводки Я. А. Бирштейна и Н. Н. Спасского [10, табл. 12—15], значительно ближе к величине весенней биомассы того же года, чем к биомассе соседних лет. Таким образом, для сопоставления количественного развития донного населения с изменениями гидрологического режима мы располагаем данными за 14 лет, что дает возможность применить вариационно-статистическую методику.

Использование материалов в значительной степени однородных по сезону сбора (семь июньских съемок, четыре — сопоставимых с июньскими, две — июльских и одна — апрельская) позволяет в первом приближении считать, что степень выедания бентоса рыбами в разные годы была одной и той же. Это допущение, как мы увидим дальше, оказывается неверным в отношении данных по червям и ракообразным (материалы получены при апрельской съемке) и некоторым моллюскам (данные получены в 1937 г., когда сильное уменьшение количественного развития бентоса при относительно незначительном снижении количества потребителей привело к особенно сильному выеданию донных животных).

Сетка станций бентосных съемок, к сожалению, не полностью совпала во все годы исследований. Это в значительной степени было исправлено путем исключения станций, сделанных только в некоторые годы в пограничной области между Северным и Средним Каспием.



Рис. 1. Карты станций бентосных съемок в год с наименьшим (1947) и наибольшим (1948) числом станций.

Однако несколько сокращенный объем работ в военные и ближайшие за ними годы привел к тому, что съемки за эти годы показали преувеличенное количественное развитие прибрежных и слабосоленатоводных форм в западной половине Северного Каспия в это время. Это замечание особенно относится к съемкам 1944, 1945 и 1947 гг., что хорошо видно на рис. 1, где сопоставлены станции неполной съемки 1947 г. и наиболее полной — 1948 г.

Другой особенностью, снижающей ценность исходного материала по количественному развитию бентоса, является способ получения средних видовых биомасс. Средние видовые биомассы получали как для всего Северного Каспия, так и для его западной и восточной половин путем простого суммирования данных всех станций и деления итоговых цифр на число станций. Безусловно правильнее было бы получить средние видовые биомассы путем планиметрирования карт видовых изобент. Однако неизбежность субъективных ошибок при проведении изобент и утрата некоторой части первичных протоколов обработки проб только усугубили бы погрешности в конечных данных.

Поэтому мы сочли целесообразным использовать за период 1935—1949 гг. уже опубликованные в литературе цифры видовых биомасс [10], детализировав их по первичным материалам, насколько это было возможно, и добавив к ним данные за 1950—1953 гг. Детализация сводилась в основном к выделению видовой биомассы моллюсков, относящихся к родам дрейссен и дидакн, и к подсчетам средней биомассы

для западной и восточной частей Северного Каспия за те годы, для которых это еще не было выполнено [1935 и 1937 гг.].

Ввиду плохой сохранности первичных материалов мы не смогли дифференцировать по видам биомассы адаки. Совершенно не удалось установить средние биомассы для западной и восточной частей Северного Каспия в 1938 г. Значительные трудности встретились при таком дифференцировании материалов и в 1935 г. Протоколы обработки около 30 станций, проведенных в восточной части Северного Каспия, утрачены, и средние биомассы для этого района моря пришлось рассчитывать, исходя из опубликованных данных о средней биомассе для всей северной части моря, и из средней биомассы, подсчитанной нами для его западной половины. Все полученные данные приведены в табл. 1 и 2.

В качестве основной характеристики гидрологического режима, имеющей первостепенное значение для оценки условий существования каспийской кормовой и промысловой фауны, многие авторы рассматривали соленость, среднюю для целых районов или частей моря. Для восточной половины Северного Каспия нами взята средняя соленость этой части моря, вычисленная тем же методом, что и в работе Г. Н. Зайцева [20]. Для западной половины Северного Каспия, по совету Н. И. Винецкой, мы оперировали со средней соленостью, вычисленной по трем квадратам промысловых карт: 320, 401 и 440. Этот метод далеко не безупречен, так как средняя соленость, вычисленная принятым нами способом, давала возможность охарактеризовать условия обитания только солоноватоводного комплекса и не была пригодна для суждения о солевом режиме как прибрежной зоны, так и зоны, граничащей со Средним Каспием.

Обычно ввиду небольших глубин Северного Каспия гидрологи используют для вычисления средней величины солености только данные, относящиеся к поверхностному слою воды. Эти данные принимали и мы в тех случаях, когда различие между поверхностной и придонной соленостью не превышало нескольких десятых долей промилле. Однако для четырех случаев резкой стратификации в западной половине Северного Каспия (1940, 1948, 1949, 1953 гг.) мы вынуждены были взять придонные солености. По западной половине Северного Каспия для 3 лет (1935, 1946 и 1951 гг.) мы пользовались интерполированными данными, так как не имелось сведений по одному из взятых нами для подсчетов квадрату (обычно 440).

Для западной половины Северного Каспия мы использовали материалы весенних (обычно июньских) гидрологических съемок, для восточной — осенних (обычно октябрьских), предшествующих той съемке бентоса, с данными которой они сопоставлялись. За неимением нужных данных по восточной половине Северного Каспия за 1945 г. пришлось взять весенние гидрологические материалы вместо осенних, а для осени 1936 и осени 1950 гг. воспользоваться интерполированными данными между ближайшими по времени съемками.

Помимо постепенных многолетних изменений солевого режима северной части Каспия, большое значение для донной фауны имеют кратковременные местные колебания солености, вызываемые сгонно-нагонными явлениями и захватывающие большие участки моря. А. Ф. Карпевич [34] показала, что ряд моллюсков способны при резкой смене солености изолироваться от окружающей среды и до 2 недель переносить неблагоприятные условия существования. Более длительное пребывание в воде с вредной для моллюска соленостью вызывает его гибель. Очевидно, сильные и частые нагоны должны существенно ограничивать количественное развитие бентоса.

Идеальным методом учета кратковременных изменений солености были бы двухнедельные гидрологические съемки. Понятно, что столь

Таблица 1

Биомасса бентоса (в г/м²) в западной половине Северного Каспия

Виды и группы	Годы и сезоны													
	1935 весна	1937 осень	1938* весна	1940 весна	1941 осень	1944— 1945 осень	1946 осень	1947 весна	1948 весна	1949 весна	1950 весна	1951 весна	1952 весна	1953 весна
Гаммариды	0,66	0,22	0,26	0,83	1,00	0,83	0,36	1,15	0,54	0,77	0,71	0,92	1,16	1,76
Корофииды	0,25	0,08	0,04	0,21	0,94	2,67	0,08	2,31	0,55	0,40	0,26	0,69	0,56	0,75
Кумацеи	0,05	0,01	0,08	0,28	0,12	0,24	0,15	0,06	0,20	0,48	0,42	0,30	0,95	0,78
Прочие ракообразные	0,09	—	—	—	—	0,03	0,55	0,06	—	0,01	0,02	0,03	0,02	0,02
Всего ракообразных	1,05	0,31	0,38	1,32	2,06	3,77	1,14	3,58	1,29	1,66	1,41	1,94	2,69	3,31
Хирономиды	0,12	0,13	0,17	0,11	0,21	0,53	0,63	1,04	0,41	0,29	0,20	0,05	0,08	0,09
Олигохеты	0,23	0,47	0,15	2,87	1,96	1,88	1,42	2,27	1,14	0,67	1,36	0,44	0,77	1,01
Амфаретиды	0,01	0,02	0,01	0,97	0,25	0,39	0,12	0,39	0,06	0,12	0,07	0,02	0,10	0,17
Нереис	—	—	—	—	—	1,17	1,98	1,40	3,21	1,64	1,91	3,21	1,18	1,90
Пиявки	0,03	0,02	0,03	0,09	0,16	0,04	0,01	0,06	0,01	0,01	0,01	0,02	0,03	0,01
Всего червей	0,27	0,51	0,19	3,93	2,37	3,48	3,53	4,12	4,42	2,44	3,35	3,69	2,08	3,09
Адакна	1,97	2,28	0,94	2,55	7,17	1,63	0,91	0,70	0,53	1,39	0,53	1,56	1,38	1,37
Монодакна	8,78	1,82	0,50	0,76	1,07	3,00	3,46	2,00	8,86	9,27	5,65	8,63	9,48	5,28
Дидакна трехгранная	1,48	1,26	0,30	1,69	2,32	0,18	1,31	2,04	2,44	0,40	1,07	0,79	0,48	0,49
Дидакна морская	13,16	0,20	—	—	—	—	—	—	1,59	0,10	0,17	0,15	0,02	0,11
Дидакны прочие	0,85	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сердцевидка	0,54	2,35	1,26	0,81	0,55	2,95	0,22	0,06	5,97	1,31	9,42	2,34	2,55	0,07
Дрейссена многоформенная	5,43	—	0,81	1,10	1,64	14,30	1,74	0,90	3,58	4,47	2,14	0,75	0,26	0,32
Дрейссена каспийская	8,44	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Дрейссены прочие	0,49	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Митилястер	0,87	0,82	0,18	—	0,17	7,41	4,01	—	3,51	7,52	4,67	8,28	0,89	4,08
Лужанка	—	—	—	(1,91)	—	—	—	—	—	—	—	1,40	0,87	1,02
Прочие брюхоногие	0,10	0,01	0,01	—	—	—	—	—	0,92	0,92	—	—	—	—
Всего моллюсков	42,11	8,74	4,00	8,82	12,92	29,47	11,65	5,70	27,40	25,38	23,65	24,40**	15,93	12,74
Всего	43,55	9,69	4,74	14,18	17,56	37,25	16,95	14,44	33,52	29,77	28,61	30,08	20,78	19,23

* В среднем по всему Северному Каспию.

** В том числе шаровки 0,04 и перловицы 0,50 г/м².

Биомасса бентоса (в г/м²) в восточной половине Северного Каспия
(Знак + означает биомассы менее 0,01 г)

Виды и группы	Годы и сезоны													
	1935* весна	1937 осень	1938** весна	1940 весна	1941 осень	1944— 1945 осень	1946 осень	1947 весна	1948 весна	1949 весна	1950 весна	1951 весна	1952 весна	1953 весна
Гаммариды	1,90	0,28	0,26	0,68	1,04	0,55	1,15	0,52	0,56	0,61	0,75	0,62	0,78	0,71
Корофииды	1,75	0,11	0,04	0,46	4,52	1,61	2,31	1,85	0,48	1,67	0,72	0,31	0,89	1,72
Кумацеи	1,00	0,04	0,08	0,61	0,06	0,36	0,06	0,18	0,23	0,26	0,51	0,59	0,72	0,96
Прочие ракообразные	—	—	—	—	—	—	0,06	0,09	—	0,02	0,02	+	+	0,01
Всего ракообразных	4,65	0,43	0,38	1,75	5,62	2,52	3,58	2,64	1,27	2,56	2,00	1,52	2,39	3,40
Хирономиды	—	0,04	0,17	0,06	0,09	0,01	0,15	0,33	0,05	0,01	0,01	+	0,03	0,04
Олигохеты	0,41	0,07	0,15	1,86	0,33	1,41	0,14	0,86	1,28	1,06	0,47	0,69	0,62	1,12
Амфаретиды	0,24	0,01	0,01	0,82	0,09	0,07	0,06	0,08	0,07	0,03	0,06	0,03	0,04	0,09
Нереис	—	—	—	—	—	1,17	0,50	1,22	0,68	1,05	0,94	1,12	0,92	1,32
Пиявки	—	0,01	0,03	0,03	0,01	0,03	+	0,04	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02
Всего червей	—	0,09	0,19	2,71	0,43	2,68	0,70	2,20	2,04	2,15	1,48	1,85	1,59	2,55
Адакна	—	0,30	0,94	0,81	0,28	3,49	2,50	4,06	0,73	2,55	2,20	1,00	0,81	0,40
Монодакна	3,95	0,43	0,50	1,32	0,13	2,24	0,41	2,89	2,40	4,63	2,15	2,47	2,29	2,35
Дидакна трехгранная	9,40	1,73	0,30	0,82	3,50	9,37	1,92	6,07	14,86	9,80	4,93	5,62	7,01	4,11
Дидакна морская	0,05	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,21	—	—	—
Дидакны прочие	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сердцевидка	1,45	0,98	1,26	12,34	8,85	—	—	—	—	0,12	1,00	0,45	0,07	0,04
Дрейссена многоформенная	4,00	0,97	0,81	0,18	0,95	2,94	5,67	6,12	9,17	9,64	4,26	5,43	1,26	0,88
Дрейссена каспийская	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Дрейссены прочие	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Митилястер	—	—	0,18	+	0,17	—	—	—	—	1,83	—	0,02	—	0,06
Лужанка	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Прочие брюхоногие	0,30	0,05	0,01	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего моллюсков	—	4,46	4,00	15,48	13,88	18,04	10,50	19,14	27,16	28,57	14,75	14,99	11,44	7,84
Всего	—	5,02	4,74	20,00	20,02	23,25	14,93	24,31	30,52	33,29	18,24	18,6	15,45	13,83

* Рассчитаны из средних данных по всему Северному Каспию и из средних для западной половины.

** В среднем для всего Северного Каспия.

детальное изучение гидрологического режима водоема затруднительно осуществить и в настоящее время, а получить подобные материалы за прошлые годы просто невозможно. Использование для этой цели данных по ветровому режиму потребовало бы проведения специального исследования. Поэтому нам казалось возможным принять в качестве величины, заменяющей показатель устойчивости гидрологического режима, какую-то пространственную характеристику северной части Каспийского моря. Наилучшей из таких характеристик для западной половины Северного Каспия, вероятно, было бы расстояние между передним краем дельты р. Волги и границей среднекаспийских вод (или площадь моря, или объем воды, заключенной между этими границами). Но недостаток строго сравнимых многолетних материалов по расположению обеих границ неизбежно привел бы к внесению субъективных ошибок в получаемые величины. Это заставило нас обратиться к объемам всей северной части моря, взятым за годы, предшествующие годам бентосных съемок, по гипсографической кривой и среднегодовым уровням моря¹.

Подобно кратковременным изменениям солености, не могут быть непосредственно получены по материалам морских гидрологических съемок и необходимые для наших целей сведения об особенностях газового режима придонного слоя воды в разные годы. Хотя определение содержания кислорода у дна на Северном Каспии проводилось часто, невозможно получить такой ряд многолетних характеристик газового режима моря, какой необходим для сопоставления с имеющимся рядом данных о количественном развитии бентоса. Наибольшая же трудность, как и при анализе влияния сгонно-нагонных явлений, заключается в том, что интервалы между следующими одна за другой гидрологическими съемками слишком длительны, чтобы периоды ухудшения газового режима Северного Каспия в разные годы было бы возможно сравнивать между собой. Поэтому легче оценить масштаб развития заморных явлений по вызывающим их причинам.

Я. А. Бирштейн [6], впервые показавший значение этих явлений для бентоса Северного Каспия, связывал их с двумя элементами гидрологического режима. Во-первых, дружный и многоводный паводок р. Волги опресняет верхний слой воды на большом пространстве Северного Каспия, создает резкую вертикальную стратификацию и затрудняет газовый обмен. Во-вторых, сокращение зоны взаимодействия волжских и среднекаспийских вод, происходящее от падения уровня и сокращения площади моря, способствует усилению этих явлений [8].

Последнее обстоятельство уже нашло отражение во взятой нами характеристике устойчивости гидрологического режима — объеме северной части моря. Характер же волжского паводка может быть оценен по максимальной отметке р. Волги у Астрахани, либо (что точнее) размером паводкового стока. К паводковому стоку р. Волги относятся стоки за май и июнь. Естественно, что размер июньского стока не может отразиться на цифрах количественного развития бентоса, полученных по июньским съемкам. Поэтому в качестве величины, характеризующей неблагоприятное состояние газового режима моря, мы будем принимать майский сток р. Волги, рассчитанный по расходу воды у с. Верхне-Лебяжьего.

Таковы характеристики, которые могут быть использованы для оценки аутоэкологических причин, определяющих обилие донного населения Северного Каспия. Сложившееся мнение о фитопланктоне, как основном источнике пищи северокаспийского бентоса [61], и о зависимости развития фитопланктона от концентрации и выноса в море наиболее дефицитного в Каспийском море биогенного элемента — фосфора —

¹ Советами и помощью в этом отношении мы обязаны М. И. Фокину.

[12, 56] заставило нас сопоставить наши данные по бентосу с данными П. И. Усачева по фитопланктону и с данными Н. И. Винецкой [15, 16], М. В. Федосова и Л. А. Барсуковой [57] по фосфатам. Однако найти заметную связь между этими рядами величин нам не удалось.

На этом мы остановимся ниже, здесь же отметим, что количественное развитие бентоса и в особенности одной из его групп — комплекса солоноватоводных моллюсков, — несомненно, зависит от жидкого стока р. Волги. Поэтому можно думать, что либо детрит, служащий пищей донным беспозвоночным Северного Каспия, в значительной мере образуется за счет оформленного органического вещества, несомого р. Волгой, либо методика учета биогенного стока отражает его хуже, чем окончательный результат этого стока, реализующийся в количественном развитии бентоса.

Следует иметь в виду, что сток р. Волги оказывает многостороннее воздействие не только на снабжение моря органическим веществом и биогенными элементами, но и на весь гидрологический режим Каспия.

Колебания уровня моря определяются в значительной степени волжским стоком. Опреснение Северного Каспия и широкое развитие зоны переходных соленостей от 3 до 10‰ (имеющее особенно большое значение для обилия солоноватоводного комплекса) также связаны с величиной стока рек Волги и Урала, многоводные годы которых обычно совпадают.

Однако на уровень и солевой режим моря, помимо стока рек, оказывают влияние и другие факторы, главным образом изменение интенсивности испарения. Кроме того, количественное развитие бентоса во всех случаях зависит в большей степени от изменения жидкого стока р. Волги, чем от изменения солености. Поэтому можно думать, что жидкий сток р. Волги воздействует на развитие бентоса не только тем, что изменяет гидрологический режим моря, но и тем, что определяет количество питательных веществ, приносимых в Северный Каспий.

Величина годового стока р. Волги, по рекомендации М. И. Фокина, рассчитана нами по наблюдениям у с. Верхне-Лебяжьего и взята за календарные годы (с 1 января по 31 декабря), предшествующие годам бентосных съемок.

Наконец, вместо данных по подъему биогенных элементов из зоны их аккумуляции в Среднем Каспии в зону фотосинтеза мы вынуждены пользоваться тщательно собранными, но далеко не достаточными для наших целей материалами по годовому ходу уровня моря. О степени осенне-зимнего охлаждения моря и его влияния на интенсивность вертикальной циркуляции в настоящее время нельзя получить уверенного ряда многолетних данных. Сведения по годовому ходу уровня моря являются пока что также единственно возможным способом оценки как количества органического вещества и биогенов, смываемых с осушающихся площадей морского дна, так и способом оценки усиления их вымывания из грунта под влиянием обмеления моря.

Годовой ход уровня моря вычислялся нами как разность между среднегодовым уровнем в год бентосной съемки, с которой он сопоставлялся, и среднегодовым уровнем в год, предшествовавший съемке.

ГРУППИРОВКИ СЕВЕРОКАСПИЙСКОГО БЕНТОСА

Н. Л. Чугунов [59] выделял следующие зоны обитания донного населения Северного Каспия:

1) волжское предустьевое пространство с пресной или подсоленной до 0,9—2,3‰ водой; 2) солоноватоводную зону с двумя отделами: а) слабосоленным (0,02—8,4‰) и б) повышеносоленным (5,5—8 иногда до 11,2‰); 3) морскую зону с соленостями от 11,1 до 12,6‰.

Н. Л. Чугунов указывает, что в пределах первой зоны чаще всего встречаются песчаные грунты, но наибольшего обилия фауна первой зоны достигает на сравнительно редких участках илесто-песчаных и илестых грунтов. В границах подзоны «а» второй зоны, как указывает Н. Л. Чугунов (стр. 131—132 его работы), преобладает песчано-илестый ракушечник, а в подзоне «б» — илестые грунты. Наконец, в пределах морской зоны распространены главным образом ракушечные грунты, замененные илестыми в ряде районов западного побережья моря и на Уральской бороздине.

Приводимые Н. Л. Чугуновым фациальные характеристики его солевых зон совпадают с изложенным им конкретным материалом по определению грунтов на станциях во всех зонах, кроме подзоны «б» второй зоны. Из пяти станций, сделанных Н. Л. Чугуновым в этой подзоне, четыре оказались на грунтах, где преобладают песок и ракуша.

Я. А. Бирштейн [6] подразделяет донное население моря на пять комплексов. Области распространения двух из них (первого и пятого) определяются главным образом солевым режимом, а области распространения остальных трех — главным образом характером грунта. Я. А. Бирштейн отмечает, что такие факторы, как скорости течений, газовый режим и обилие приносимого водой пищевого материала, тесно связаны с характером грунтов, поэтому выделение бентосных комплексов по фациальному признаку позволяет учесть всю совокупность влияющих на них основных условий среды. Область распространения первого комплекса Я. А. Бирштейна — комплекса дельт и авандельт — совпадает с первой зоной Н. Л. Чугунова — зоной предустьевого пространства р. Волги. Я. А. Бирштейн уточняет характеристику этой зоны, указывая на существование здесь сильных течений и обильный приток питательных веществ. Солености здесь, по Бирштейну, не поднимаются выше 2—3‰.

Вторую зону Н. Л. Чугунова Я. А. Бирштейн подразделяет на две области, занятые двумя комплексами: комплексом мягких грунтов и комплексом жестких грунтов. Характеристики соленостей, при которых существуют эти два комплекса, близки к соответствующим характеристикам двух подзон солонатоводной зоны Н. Л. Чугунова. Так, по Я. А. Бирштейну в области распространения комплекса мягких грунтов солености колеблются от 3 до 7‰. По Н. Л. Чугунову, в слабосоленой подзоне наблюдались солености от 0,02 до 8,4‰. Для комплекса жестких грунтов характерны солености от 5 до 9‰, для повышенносоленой подзоны — от 5,5 до 8‰.

Также, в известной мере, совпадают для этих двух пар соответствующих областей Северного Каспия (по Н. Л. Чугунову и Я. А. Бирштейну) и фациальные характеристики, если мы примем во внимание неточность анализа Н. Л. Чугуновым фациальных условий в его повышенносоленой подзоне. Оба автора отмечают широкие колебания солености в области распространения комплекса мягких грунтов (слабосоленой подзоны), причем Я. А. Бирштейн приводит еще две чрезвычайно важные особенности этой области: неустойчивый газовый и благоприятный пищевой режимы.

Области распространения комплексов мягких и жестких грунтов Я. А. Бирштейна и слабосоленой и повышенносоленой подзон Н. Л. Чугунова не вполне совпадают. Так, Я. А. Бирштейн относит к комплексу мягких грунтов станции 2—16 Н. Л. Чугунова, отнесенные последним к повышенносоленой подзоне (6, примечание на стр. 139). Это расхождение в определении границ областей вызвано, по нашему мнению, не столько различиями в понимании зон и комплексов обоими авторами, сколько многолетними изменениями в положении границ и различиями в репрезентативности материалов.

Я. А. Бирштейн принимает солевую характеристику морской зоны

Н. Л. Чугунова с незначительными изменениями (11,1—12,6‰, по Н. Л. Чугунову, и 10—12‰, по Я. А. Бирштейну), но справедливо для периода 1918—1935 гг. переименовывает эту зону в участок распространения комплекса соленолобивых видов. Действительно, в то время в бентосе Северного Каспия была представлена в значительных количествах только одна настоящая морская форма — сердцевидка. Пространство, занятое, по Н. Л. Чугунову, морской зоной, гораздо обширнее, чем пространство, занятое, по Я. А. Бирштейну, комплексом соленолобивых видов. По Н. Л. Чугунову, морская зона простирается от участка илистых грунтов у западного побережья Северного Каспия до Уральской бороздины. Комплекс соленолобивых видов Я. А. Бирштейна занимает только пограничное пространство между Северным и Средним Каспием с жесткими грунтами.

Участок илистых грунтов у западного побережья Северного Каспия Я. А. Бирштейн относит к району распространения комплекса мягких грунтов, а Уральскую бороздину выделяет в район обитания особого комплекса этой бороздины. По нашим материалам, в настоящее время к области, занятой морским комплексом, следует отнести участки илистых грунтов у западного побережья Северного Каспия и южную половину Уральской бороздины, однако для периода 1918—1935 гг. схема Я. А. Бирштейна вернее схемы Н. Л. Чугунова, тем более, что солевые характеристики, приводимые авторами для морской зоны, справедливы только для района, выделенного Я. А. Бирштейном.

Сходны и суждения Н. Л. Чугунова и Я. А. Бирштейна о составе населения соответствующих зон и комплексов; различия заключаются лишь в том, что выводы Я. А. Бирштейна о составе комплексов более подробны, построены на значительно большем материале и четче сформулированы, чем аналогичные замечания Н. Л. Чугунова.

Комплекс авандельты отличается от всех прочих комплексов наличием пресноводных видов беспозвоночных (лужанки, перловицы, беззубки, шаровки). Значительную роль в биомассе этого комплекса играет многоформенная дрейссена. Комплекс мягких грунтов свала характеризуется наибольшим для Северного Каспия развитием олигохет, хиромид и целого ряда форм высших ракообразных. Здесь наблюдается высокая биомасса многоформенной дрейссены, адакн и, по Я. А. Бирштейну, монодакны. Последнее указание Я. А. Бирштейна о значительном развитии монодакны в комплексе мягких грунтов свала не вполне справедливо и объясняется, видимо, случайными особенностями материала, собранного в 1935 г.

В комплексе жестких грунтов, по Я. А. Бирштейну, преобладают трехгранная дидакна, монодакна и многоформенная дрейссена. В качестве наиболее характерной формы для этого комплекса Я. А. Бирштейн называет трехгранную дидакну, Н. Л. Чугунов — гладкую адакну и монодакну. Это расхождение становится понятным, если мы обратим внимание на то обстоятельство, что, как видно из карты 3 моей работы 1955 г. [17], биоценоз трехгранной дидакны распространен преимущественно в восточной, а биоценоз монодакны — в западной половине Северного Каспия [17, карта № 3]. Н. Л. Чугунов вовсе не имел материалов из восточной половины северной части моря, а в материалах 1935 г., послуживших основанием Я. А. Бирштейну для выделения комплексов, монодакна была представлена главным образом в более мелководной, чем обычно, зоне.

Комплекс Уральской бороздины Я. А. Бирштейн характеризует почти исключительно отрицательными признаками — главным образом слабым (по сравнению с комплексом жестких грунтов) развитием корифид и кумацей и относительно низкой биомассой моллюсков. Н. Л. Чугунов совсем не проводил количественных сборов бентоса на Уральской бороздине.

Комплекс соленолобивых видов, по Я. А. Бирштейну, представлен главным образом морской дидакной, каспийской дрейссеной, митилястером, сердцевидкой. Н. Л. Чугунов в пределах морской зоны сделал только одну станцию. Границей зоны он считает границу распространения сердцевидки.

Мы различаем в Северном Каспии около 20 биоценозов [17], которые могут быть разделены на пять групп:

1) пресноводные, 2) прибрежные и слабосоленатоводные, 3) солонатоводные, 4) реликтовые соленолобивые, ныне редкие или вовсе исчезнувшие, 5) морские.

Каждая из первых четырех групп соответствует населению какой-либо из зон Н. Л. Чугунова и какому-либо из четырех комплексов Я. А. Бирштейна¹. Пятая группа биоценозов не соответствует пятому комплексу Я. А. Бирштейна. В области распространения пятого комплекса Я. А. Бирштейна (на Уральской бороздине) нам не удалось констатировать специфических, отсутствующих или слаборазвитых в других районах моря биоценозов, и мы делим Уральскую бороздину между двумя группами биоценозов. Наша же пятая группа — вновь появившаяся в Северном Каспии и заменившая одну из ранее существовавших групп. В ее состав входят биоценозы давнишнего обитателя Каспийского моря — сердцевидки — и двух новых вселенцев — митилястера и нереиса.

На рис. 2 показано современное распределение групп биоценозов в Северном Каспии.

Исследование многолетней динамики бентоса можно было провести, исходя из средних годовых биомасс отдельных биоценозов или их групп и площадей их распространения. Однако при этом мы обязательно внесли бы в наши вычисления субъективные ошибки при оконтуривании площадей биоценозов и главное упустили бы из виду динамику биомассы донных животных в тех биоценозах, где они не занимают преобладающего над остальными положения. Поэтому в настоящей работе мы будем пользоваться понятием комплекса, разумея под ним совокупность форм, обитающих в сходных солевых условиях, в каких бы биоценозах представители этих форм ни находились².

Таким образом, биомасса морского комплекса будет слагаться из средней для всего Северного Каспия или для западной и восточной его половин биомассы митилястера, сердцевидки, морской дидакны и нереиса; биомасса солонатоводного комплекса — из биомассы трехгранной дидакны, монодакны и многоформенной дрейссены; биомасса комплекса солонатоводных форм — из биомассы адакны, местных каспийских червей, ракообразных и личинок хирономид. Биомассу отдельных форм многоформенной дрейссены и отдельных видов ракообразных следовало бы разнести по соответствующим им комплексам, также как биомассу гладкой адакны желательнее было бы выделить из суммарной био-

¹ Пространственное распределение и характеристика условий существования групп биоценозов несколько отличаются от распределения и характеристики зон и комплексов, как они изложены у Н. Л. Чугунова и Я. А. Бирштейна, отчасти вследствие некоторых введенных нами уточнений, отчасти ввиду различий в содержании понятий «группы биоценозов», «зоны» и «комплексы». Зоны Н. Л. Чугунова — области моря, отличающиеся определенной совокупностью гидрологических и фациальных условий существования (глубины, грунты и особенно солёности). Комплексы Я. А. Бирштейна — население областей моря, выделенных и охарактеризованных автором точнее и глубже, чем Н. Л. Чугуновым (Я. А. Бирштейн обращает внимание на глубины, грунты, солёности, скорости течений, газовый режим и приток пищевых веществ). Группы — совокупности биоценозов, доминирующие формы которых существуют в сходных условиях (в Северном Каспии — в первую очередь в сходных солевых условиях).

² При таком употреблении понятие «комплекс» (рис. 2) показывает районы, в которых биомасса представителей того или иного комплекса преобладает над биомассами представителей других видов.

массы адакн и отнести к солонатоводному комплексу, однако степень детализации материалов первичной обработки не позволяет этого сделать:

В таком методе подсчета массы комплексов (исключая вынужденные способы приближенного подсчета из-за неполноты определений) есть ряд достоинств.

Во-первых, многолетняя динамика форм в «чужих» биоценозах и «чужих» группах биоценозов повторяет многолетнюю динамику этих форм в тех биоценозах, где они занимают доминирующее положение. Этот факт позволяет предполагать, что изменение в гидрологическом

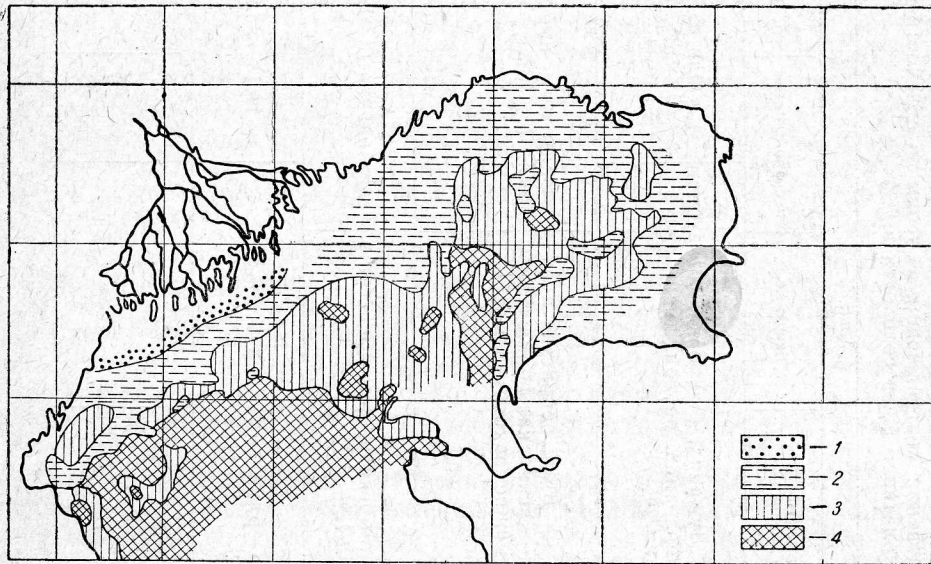


Рис. 2. Схема современного распределения комплексов донного населения Северного Каспия по весенним съемкам 1947—1951 гг.:

1—группа пресноводных биоценозов; 2—группа прибрежных и слабосоленатоводных биоценозов; 3—группа солонатоводных биоценозов; 4—группа морских биоценозов.

и трофическом режимах Северного Каспия сходным образом действует на количественное развитие какой-либо формы, в каком бы биоценозе она ни находилась.

Во-вторых, как мы увидим дальше, зависимость количественного развития того или иного комплекса от определяющих это развитие факторов выступает гораздо яснее, чем аналогичная зависимость развития отдельных форм, составляющих данный комплекс. Объяснение этого явления заключается не только в большей репрезентативности материалов, объединенных по нескольким видам. Несомненно, размножение донных животных, распределение молоди и оседание пелагических личинок моллюсков и полихет зависит от многих еще не учитываемых нами факторов, в одни годы благоприятствующих одним, в другие — другим видам. Однако можно думать, что возрастание или уменьшение солености, увеличение или сокращение площади, охваченной заморными явлениями, изменение количества, детрита, доставляемого в тот или иной район моря, в одинаковой степени способствуют или препятствуют развитию молодых представителей различных видов одного комплекса, что должно приводить к явлению взаимной компенсации количественного развития входящих в комплекс видов, которое и наблюдается в действительности. Ввиду такой компенсации вскрытие закономерностей количественного обилия комплексов значительно легче, а установленные зависимости достовернее таковых для отдельных видов.

Таблица 3

Состав комплексов северокаспийского бентоса и распределение составляющих их форм по солёности и видам грунта
(Цифры в скобках—благоприятная общая солёность в ‰)

Комплексы	Солёность зоны преимущественного распространения комплекса	Г р у н т ы						
		илисто-ракушечные	ракушечные	ракушечно-песчаные	песчаные	песчано-илистые	илистые	илисто-ракушечные
Пресноводные формы	0—1‰	—	—	Лужанка, шаровка, беззубка, перловица, речная дрейссена (0—1‰)		Олигохеты, личинки хирономид (0—13‰)		
Прибрежные и слабосоленоватые формы	От 0—2 до 7‰	—		Малая адакна (2—6‰), ребристая адакна (3—7‰), урало-каспийская форма дрейссены (2—6‰), высшие ракообразные (0—13‰)		Олигохеты, амфаретиды, личинки хирономид (0—13‰)		
Солёноватоводные формы	От 3—5 до 10—11‰		Трёхгранная дидакна (5—13‰)*	Морская форма дрейссены (6—12‰)		Монодакна (3—12‰)		—
Средиземноморские формы	5—7‰ и выше	—	Митилястер (более 10‰)	Сердцевидка (более 8‰)		Нереис (более 5‰)		
Солёнолюбивые реликтовые формы	8—9‰ и выше		Морская дидакна (более 9‰), сжатая дидакна (более 10‰), каспийская дрейссена (8—13‰)		—	—	—	—

* На илисто-ракушечных грунтах к трёхгранной дидакне добавляется многоформенная дрейссена (главным образом морская форма).

Наконец и использование понятия комплекса в принятом нами смысле представляет еще одно важное преимущество: моллюски, входящие в комплекс солоноватоводных видов, составляют 64% пищи взрослой воблы, по А. А. Шорыгину [61], и 70%, по Я. А. Бирштейну [7]. Формы прибрежного и слабосоленоводного комплекса составляют 72% пищи леща [61]. Формы морского комплекса играют огромную роль в питании осетровых. Так, нереис, по Н. Ю. Соколовой [49], составляет в Северном Каспии 31—52% пищи осетра и до 39% пищи севрюги. Пробы для изучения питания осетровых были взяты Н. Ю. Соколовой в четырех районах (Малая Жемчужная банка — о-в Чечень, Уральская бороздина, район к востоку от Уральской бороздины и район перед авандельтой р. Волги), где не могло быть поселений митилястера. Однако в южных частях моря, по А. А. Шорыгину [61], митилястер преобладает в питании осетра, временами составляя всю пищу крупных особей. Наконец, данные и А. А. Шорыгина, и Я. А. Бирштейна свидетельствуют о том, что пищу молоди воблы составляют преимущественно формы прибрежного и солоноватоводного комплекса. Часть этих форм (главным образом ракообразные) преобладает и в пище молоди осетровых [49].

Таким образом, изучая закономерности многолетних изменений комплексов, мы в приближенном виде изучаем закономерности изменения кормовой базы основных бентосоядных рыб Северного Каспия порознь. Конечно, часть пищи каждой из этих рыб составляют представители тех комплексов, в которые не входят их основные кормовые организмы. Временами определенный вид рыбы может перейти на питание главным образом представителями необычного для него комплекса, о чем свидетельствуют данные В. П. Субботиной за июль 1948 г. в отношении беляка (мелкого леща), в значительной мере переключившегося на мотодакну [7]. Однако такие явления неслучайны и, судя по примеру с авандельтовой воблой, приводят к очень серьезным последствиям.

Измельчавшая авандельтовая раса воблы, видимо, представляет популяцию рыб, перешедших на питание формами прибрежного комплекса. В этом отношении изучение тенденций многолетней динамики комплексов позволяет подойти к определению некоторых из важных тенденций изменений в ихтиофауне и к определению путей активного на нее воздействия.

ПРИТОК БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАЗВИТИЕ БЕНТОСА

Как мы уже отмечали в начале статьи, источником первичной продуктивности Северного Каспия А. А. Шорыгин [61] считал приток биогенных элементов в «верхние продуцирующие слои воды», изменение которого вызывает «параллельное изменение» фитопланктона и затем кормовой базы рыб (зообентоса и зоопланктона). Сопоставление многолетней динамики зообентоса и фитопланктона, а также зообентоса и концентрации или стока биогенных элементов не подтверждает схемы А. А. Шорыгина, по крайней мере, в отношении всей совокупности донного населения Северного Каспия.

На рис. 3 приведены все имеющиеся на сегодняшний день данные, рассмотрение которых представляет интерес. Развитие фитопланктона в 1932 и 1934 гг., по-видимому, характерно для периода, предшествовавшего значительным изменениям в гидрологическом режиме Северного Каспия, и может сопоставляться с хорошим состоянием бентоса в 1935 г. и, как показывает Я. А. Бирштейн [6], в 1932 г. (по отдельным районам моря). Необычное увеличение биомассы фитопланктона в 1935 и 1936 гг. (вследствие бурного развития случайно внесенной в Каспийское море ризосолении) совпадает с резким уменьшением бентоса в 1937 г., на-

чавшимся, как предполагают Я. А. Бирштейн [6] и А. А. Шорыгин [60], еще в 1936 г. Удовлетворительному состоянию фитопланктона в 1938—1940 гг. соответствует явно выраженная депрессия бентоса в 1938—1941 гг.

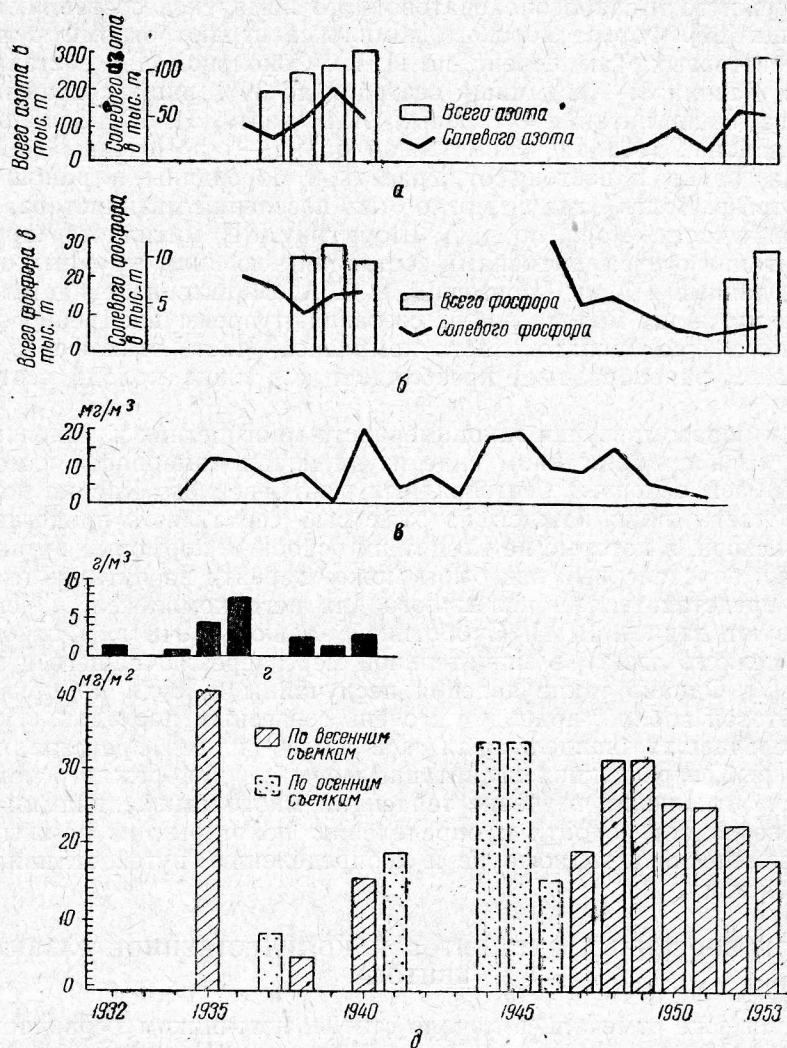


Рис. 3. Многолетние изменения годового стока р. Волги, концентрации биогенных элементов и биомассы фитопланктона и бентоса: а—годовой вынос азота р. Волгой, по Федосову и Барсуковой; б—годовой вынос фосфора р. Волгой, по данным тех же авторов; в—концентрация фосфатов в открытой части Северного Каспия, по Винейкой; г—осенняя биомасса фитопланктона в Северном Каспии, по Усачеву; д—общая биомасса бентоса в Северном Каспии.

Пробы фитопланктона, собранные в последующие годы, к сожалению, еще не обработаны, однако соответствие между развитием фитопланктона и концентрацией фосфатов в Северном Каспии, а также выносом фосфатов р. Волгой, констатированное П. И. Усачевым [56] и С. В. Бруевичем [12] и хорошо прослеживаемое на графиках и диаграммах, изображенных на рис. 3, позволяет сопоставлять многолетнюю динамику биогенов с динамикой бентоса.

Как видно из рис. 3, высокой концентрации фосфатов в 1944, 1945, и 1948 гг. соответствовала высокая биомасса бентоса, а при высокой концентрации фосфатов в 1940 г. наблюдалась довольно бедная био-

масса. Концентрации фосфатов, близкой к среднемноголетней в 1935, 1946 и 1947 гг., соответствовало то максимальное (в 1935 г.), то невысокое (в 1946, 1947 гг.) количественное развитие донного населения. При низкой концентрации фосфатов в 1949—1951 гг. биомасса бентоса была выше среднемноголетней. Если же мы сопоставим развитие бентоса с концентрацией фосфатов в год, предшествовавший бентосной съемке, то несоответствие между обоими рядами сравниваемых величин станет разительным (см. рис. 3).

Несомненно, подсчитанный годовой биогенный сток должен дать более надежные для сравнения цифры, чем единовременное определение содержания биогенов в море. Однако сопоставление выноса р. Волгой наиболее дефицитного для Каспийского моря биогенного элемента — фосфора и сопоставление выноса солевого азота с биомассами бентоса не позволяет найти напрашивающихся здесь зависимостей. Периоду хорошего развития бентоса в 1948—1952 гг. соответствует период малого выноса солевого фосфора. В период слабого развития бентоса в 1936—1940 гг. наблюдается довольно большой вынос фосфатов. Наконец, резкое увеличение выноса фосфатов в 1946 г. не вызывает ни в этом году ни в последующие годы увеличения донного населения Северного Каспия.

Такой же вывод о полном отсутствии зависимости биомассы бентоса от годового притока должен быть сделан и в отношении общего выноса всех соединений фосфора и выноса солевого азота. Только между общим выносом всех соединений азота и биомассами бентоса удастся подметить некоторое соответствие, что, однако, скорее могло бы свидетельствовать не в пользу схемы «биогенный сток → фитопланктон → бентос», а в пользу схемы «органический сток → бактериальная флора → бентос». Впрочем, данные по выносу азота настолько неполны, что из всего изложенного можно сделать только первую часть вывода, а именно: обилие бентоса в Северном Каспии не определяется ни обилием фитопланктона, ни величиной биогенного стока р. Волги.

Посмотрим теперь, в какой мере количественное развитие северокаспийского бентоса зависит от других поступлений биогенов: подъема их из зоны аккумуляции в Среднем Каспии, вымывания их из грунта и смывания с осушенных площадей дна. Как показал С. В. Бруевич [12], мерой этого притока биогенов может быть годовой ход уровня моря в силу того обстоятельства, что вертикальная циркуляция в Среднем Каспии и степень взмучивания грунта волнениями в Северном Каспии усиливается, а смыв частиц грунта с недавно осушенных участков дна происходит в годы падения уровня моря. Эти явления ослабляются или не имеют места в годы подъема уровня моря. В табл. 4 приведены коэффициенты корреляции между количественным развитием комплексов донного населения Северного Каспия и годовым ходом уровня моря.

Как мы указывали [17], соленолюбивые реликтовые формы в 1944 г. были почти совершенно заменены средиземноморскими, и ожидать одинаковой реакции различных по составу комплексов невозможно. Поэтому коэффициенты корреляции подсчитаны по двум периодам: за все время достоверных наблюдений за бентосом и за период после окончательного становления современного морского комплекса с митиластером и нерейсом¹.

Легко видеть, что достоверная связь ($-0,670 \pm 0,184$) наблюдается только между годовым ходом уровня моря и развитием морского ком-

¹ Учет червей и хирономид в 1935—1938 гг. был дефектным и поэтому временем достоверных наблюдений за количественным развитием комплекса прибрежных и слабосоленоватоводных форм следует считать 1940—1953 гг.

Таблица 4

Зависимость количественного развития комплексов донного населения Северного Каспия от годового хода уровня моря

Комплексы	Районы	Восточная половина Северного Каспия $r \pm m$	Западная половина Северного Каспия $r \pm m$	Годы сопоставления
За весь период достоверных наблюдений				
Комплексы соленолубивых реликтовых и морских форм		$-0,092 \pm 0,265$	$-0,167 \pm 0,260$	1935—1953
Комплекс солоноватоводных форм		$+0,377 \pm 0,229$	$+0,062 \pm 0,266$	1935—1953
Комплекс прибрежных и слабосоленатоводных форм		$+0,177 \pm 0,292$	$-0,041 \pm 0,301$	1940—1953
За период после становления современного морского комплекса				
Комплекс морских форм		$-0,500 \pm 0,250$	$-0,670 \pm 0,184$	1944—1953
Комплекс солоноватоводных форм		$+0,110 \pm 0,329$	$-0,485 \pm 0,255$	1944—1953
Комплекс прибрежных и слабосоленатоводных форм		$+0,180 \pm 0,323$	$+0,057 \pm 0,332$	1944—1953

плекса в западной половине Северного Каспия в период с 1944 по 1953 г. Коэффициенты корреляции между годовым ходом уровня и всеми остальными сравниваемыми рядами величин значительно меньше утроенной ошибки этих коэффициентов. Не достоверна даже отрицательная связь между ходом уровня и развитием морского комплекса в удаленной от Среднего Каспия восточной половине Северного Каспия ($-0,500 \pm 0,250$). Совершенно невозможно говорить о связи с ходом уровня количественного развития как остальных комплексов, так и всего бентоса Северного Каспия в целом ($+0,108 \pm 0,264$).

Таким образом, можно думать, что увеличение подъема биогенов из зоны аккумуляции в годы снижения уровня моря приводит к увеличению в Среднем Каспии продукции фитопланктона, вынос которого в область, пограничную между Средним и Северным Каспием, способствует усиленному развитию морского комплекса, два представителя которого (митилястер и сердцевидка) как фильтраторы могут непосредственно использовать фитопланктон, а третий (нерейс) может потреблять детрит, продуцированный фитопланктоном¹. Для остальных представителей бентоса Северного Каспия и для представителей морского комплекса, обитающих в восточной половине Северного Каспия, ни этот процесс, ни увеличение размыва грунта, ни смыв биогенных элементов с осушенных участков дна не имеет заметного значения, что оказывается справедливым не только при непосредственном сопоставлении уровня моря с биомассой комплексов, но и при попытках ввести поправки на ход уровня моря в зависимости, найденные иным путем.

¹ М. М. Брискина [11] констатировала отсутствие детрита и наличие типичных фитопланктонных форм в пищеварительном тракте митилястера. Л. А. Зенкевич [22] относит сердцевидку к типичным фильтраторам. По исследованию Е. А. Яблонской [63], осевший на дно фитопланктон составляет основную часть содержимого кишечника нереиса и в отличие от донных диатомей легко переваривается червем.

ВЛИЯНИЕ ЖИДКОГО СТОКА НА РАЗВИТИЕ БЕНТОСА

Иной характер имеет связь между жидким стоком р. Волги и общим донным населением в Северном Каспии. Даже величины общей биомассы бентоса оказываются в довольно ясной зависимости от волжского стока (рис. 4), хотя коэффициент корреляции между этими двумя рядами величин для периода 1935—1953 гг. несколько меньше его утроенной ошибки ($+0,511 \pm 0,198$). Из вышеизложенного ясно, что сток р. Волги не может влиять на все донные комплексы Северного

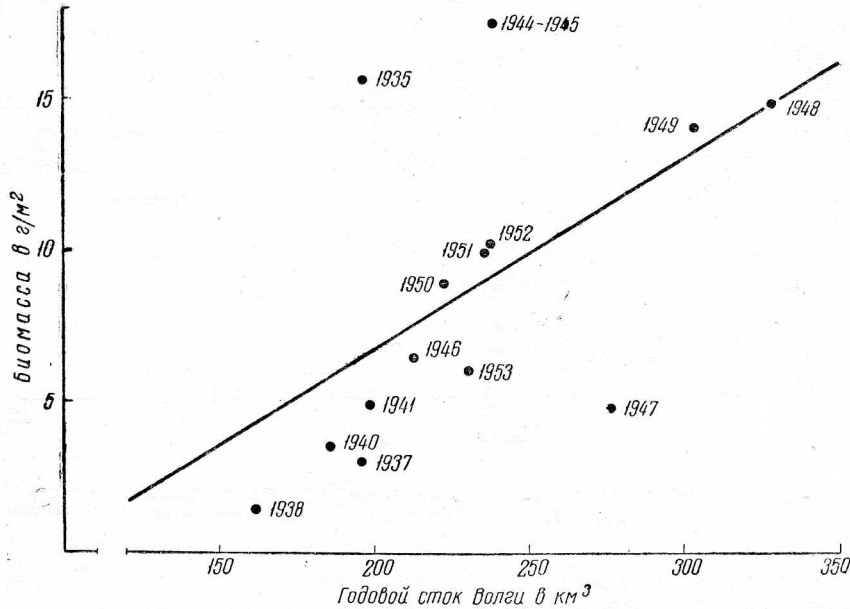


Рис. 4. Связь между общими биомассами бентоса в Северном Каспии и годовым стоком Волги.

Каспия сходным образом. Действительно, рис. 5 и 6, а также данные табл. 5 показывают, что связь между волжским стоком и развитием бентоса (отображенная на рис. 4) обусловлена зависимостью между стоком и развитием солонатоводного комплекса, биомасса которого обычно составляет значительную долю общей биомассы бентоса (до 49,3% в западной и до 86,7% в восточной половине Северного Каспия).

Из табл. 5 видно, что достоверная и положительная зависимость наблюдается только между волжским стоком и биомассами солонатоводного комплекса. Коэффициенты же корреляции между волжским стоком и биомассами морского и прибрежного комплексов не только значительно меньше своих утроенных ошибок, но большая часть из них имеет и отрицательный знак.

Интересно, что в восточной половине Северного Каспия, где представлены большими поселениями все три вида моллюсков солонатоводного комплекса, наблюдается и достоверная связь между волжским стоком и биомассами каждого из этих видов. В западной половине Северного Каспия, где из представителей солонатоводного комплекса особенно сильно развиты поселения монодакны, достоверна зависимость только между биомассой этого моллюска и стоком р. Волги. Общая зависимость между стоком р. Волги и биомассами комплекса выступает

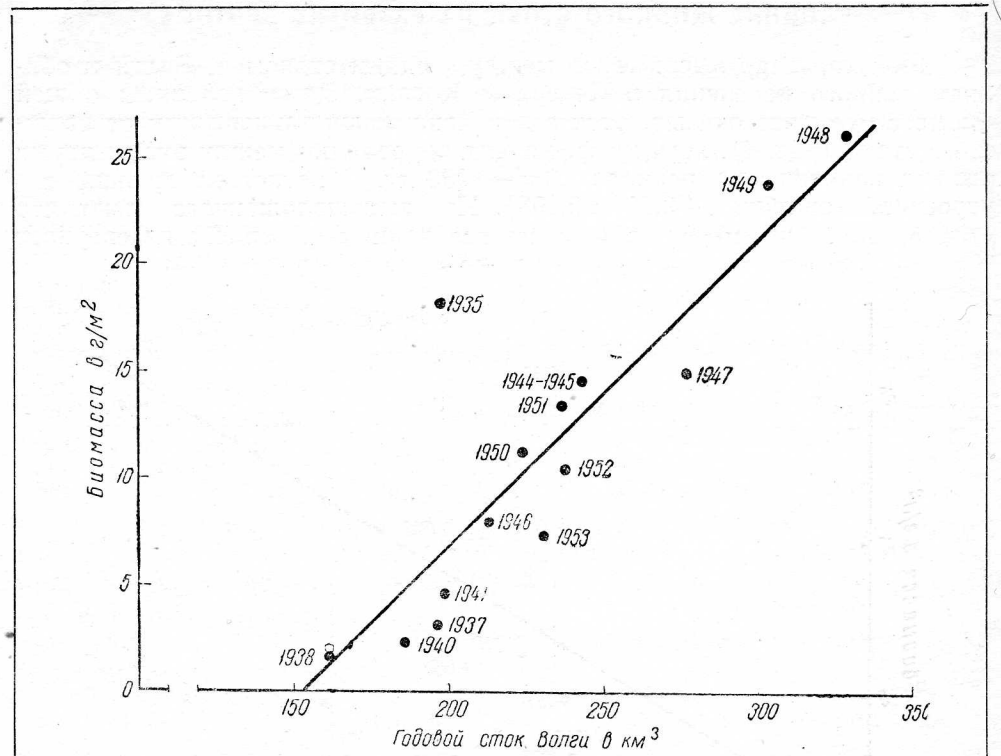


Рис. 5. Связь между биомассами солонатоводного комплекса в восточной половине Северного Каспия и годовым стоком Волги.

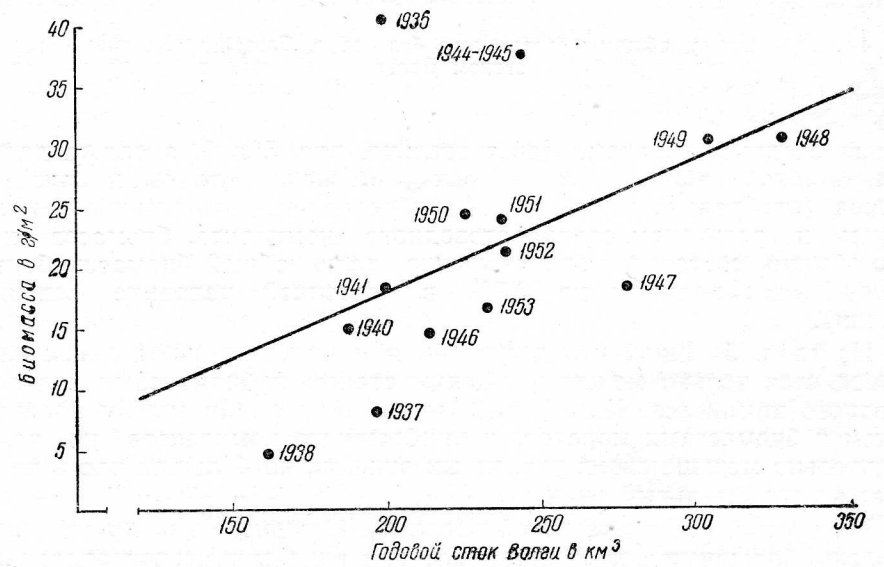


Рис. 6. Связь между биомассами солонатоводного комплекса в западной половине Северного Каспия и годовым стоком Волги.

Зависимость количественного развития комплексов и некоторых форм донного населения Северного Каспия от годового стока р. Волги

Комплексы и формы	Районы		Годы сопоставления
	западная часть Северного Каспия $r \pm m$	восточная часть Северного Каспия $r \pm m$	
Комплексы соленолобивых реликтовых и морских форм	- 0,270 ± 0,253	- 0,321 ± 0,240	1935—1953
То же	+ 0,130 ± 0,328	+ 0,168 ± 0,324	1944—1953
Трехгранная дидакна	+ 0,161 ± 0,265	+ 0,810 ± 0,092	1935—1953
Многоформенные дрейссены	+ 0,215 ± 0,255	+ 0,802 ± 0,095	1935—1953
Монодакна	+ 0,581 ± 0,177	+ 0,604 ± 0,170	1935—1953
Комплекс солоноватоводных форм в целом	+ 0,571 ± 0,180	+ 0,863 ± 0,068	1935—1953
Адакны	- 0,352 ± 0,234	+ 0,040 ± 0,267	1935—1953
То же	- 0,639 ± 0,171	—	1935, 1937, 1940 и 1944—1953
Местные каспийские черви, ракообразные и личинки хирономид	—	- 0,451 ± 0,240	1940—1953
То же	- 0,587 ± 0,218	—	1940—1941, 1946, 1948—1953
Комплекс прибрежных и слабосоленоватоводных форм в целом	- 0,433 ± 0,245	- 0,111 ± 0,298	1940—1953

несравненно ясней, чем между стоком и видовыми биомассами представителей комплекса, что свидетельствует о взаимной компенсации количественного развития отдельных форм внутри составляемого ими комплекса — явления, о котором мы говорили выше.

Переходя к анализу связи между волжским стоком и обилием солоноватоводного комплекса (см. рис. 5 и 6), мы должны в первую очередь обратить внимание на экстремальные точки, рассмотрение которых помогает вскрыть дополнительные причины многолетней динамики бентоса.

Во-первых, следует отметить незначительные крайние отклонения биомассы комплекса в восточной половине Северного Каспия (см. рис. 5), где вследствие удаленного расположения этой части моря от устья р. Волги наблюдается плавный рост и снижение солености и слабое развитие послепагодковых и заморных явлений. Наоборот, на рис. 6 экстремальные точки далеко отстоят от линии регрессии, свидетельствуя о резких годовых колебаниях биомассы бентоса в западной половине Северного Каспия, обусловленных большой динамичностью гидрологического режима этого района.

Во-вторых, характерна приуроченность экстремальных точек к годам, в которые наблюдались значительные отклонения гидрологического режима от обычного в рассматриваемый период. Так, в 1937—1941 гг., а также в 1953 г. в западной половине Северного Каспия, а в 1940—1941 гг. — в восточной наблюдались наибольшие солености, что сказалось на понижении биомассы солоноватоводного комплекса. Наоборот, в 1944—1945 гг. в западной половине Северного Каспия соленость была наименьшей, а биомасса комплекса — наибольшей за все разбираемые нами 14 лет.

В 1947 г. сток р. Волги был необычно большим, что не могло не повлечь сильного ухудшения газового режима, особенно в западной половине Северного Каспия. Благоприятное влияние этого стока отразилось на биомассе комплекса только в следующем, 1948 г. Необычайно слабое развитие комплекса в 1937 г., прослеживаемое в обеих половинах Северного Каспия, не может быть объяснено только гидрологическими условиями, и, вероятно, было вызвано усиленным выеданием донных животных воблой, численность стада которой в этом году сократилась не в такой сильной степени, как кормовая база этой рыбы.

Наконец, высокая биомасса бентоса в 1935 г. не увязывается с низким стоком р. Волги в 1934 г. и может быть сопоставлена либо с высоким стоком в предшествующий пятилетний период, либо с большой устойчивостью гидрологического режима Северного Каспия в период до начала его осолонения.

Прочие годы хорошо группируются вдоль линии регрессии и показывают хорошую связь со стоком р. Волги. Наличие нескольких факторов, влияющих на развитие солонатоводного комплекса, позволяет воспользоваться методом множественной корреляции для выяснения их действия в совокупности и каждого отдельно.

В табл. 6 приведены коэффициенты корреляции, частные коэффициенты корреляции, множественный (или сводный) коэффициент корреляции и разность между квадратами множественного корреляционного отношения и множественного коэффициента корреляции ($\eta^2 - r^2$).

Таблица 6

Зависимость количественного развития солонатоводного комплекса (моноакна, трёхгранная диакна, многоформенная дрейссена) от отдельных элементов гидрологического режима Северного Каспия

Показатели	Западная половина Северного Каспия		Восточная половина Северного Каспия	
	коэффициент корреляции	частный коэффициент корреляции	коэффициент корреляции	частный коэффициент корреляции
Годовой сток р. Волги	+0,571	+0,682	+0,863	+0,861
Майский сток р. Волги	-0,191	-0,659	+0,248	-0,217
Соленость	-0,602	-0,573	-0,733	-0,333
Устойчивость гидрологического режима (объем Северного Каспия)	-0,001	+0,427	-0,110	+0,684
Множественный коэффициент корреляции	0,858 ± 0,071		0,940 ± 0,031	
$\eta^2 - r^2$	0,001 ± 0,009		0,004 ± 0,023	

Последнее выражение употребляется для суждения о допустимости использования прямолинейной корреляции. Значительное превышение основной ошибки разности над самой разностью свидетельствует о возможности использования данного метода для установления зависимостей между развитием солонатоводного комплекса и взятыми показателями изменений гидрологического режима. Действительно, можно думать, что связь между количественным обилием комплекса, с одной стороны, годовым стоком р. Волги, майским стоком р. Волги и устойчивостью гидрологического режима, с другой стороны, в пределах со-

временных колебаний всех этих величин может приниматься за прямолинейную.

Зависимость количественного развития отдельных видов моллюсков от солевого режима, как показала А. Ф. Карпевич [35], имеет вид биномиальной кривой. При анализе средних биомасс монодакны, многоформенной дрейссены и трехгранной адакны для всего Северного Каспия мы имеем дело только с правыми ветвями биномиальных кривых, поскольку при наибольшем наблюдавшемся опреснении Северного Каспия средняя соленость этой части моря была не ниже оптимальной солености для любого из этих трех видов моллюсков. При сопоставлении многолетней динамики биомассы всего солоноватоводного комплекса со средней соленостью моря мы имели дело с суммами ординат правых ветвей всех биномиальных кривых, которые, накладываясь одна на другую, давали ряд, не отличающийся от ряда, который мог наблюдаться при прямолинейной зависимости.

После сделанных замечаний о возможности использования метода множественной корреляции применительно к интересующим нас явлениям перейдем к анализу полученных нами коэффициентов.

Простые коэффициенты корреляции (см. табл. 6) свидетельствуют только о достоверной связи количественного развития солоноватоводного комплекса с годовым стоком р. Волги и соленостью соответствующего района моря. Причем, как и следовало ожидать, первая зависимость прямая, а вторая обратная. Эти две зависимости проявляются настолько сильно, что совершенно затемняют зависимость развития комплекса как от величины волжского паводка, так и от устойчивости гидрологического режима.

Частные коэффициенты корреляции позволяют проанализировать связь развития комплекса с каждым из рассматриваемых элементов гидрологического режима при исключении влияния прочих элементов. Из рассмотрения частных коэффициентов корреляции видно, что зависимость развития солоноватоводного комплекса в восточной части Северного Каспия от годового стока р. Волги остается такой же сильной, какой она оказывалась при первоначальном простом сопоставлении динамики этих величин, зато аналогичная зависимость в западной половине Северного Каспия выступает значительно ярче.

Влияние величины волжского паводка (майского стока) на обилие солоноватоводного комплекса оказывается чрезвычайно серьезным в западной части Северного Каспия и слабым — в восточной, причем в обеих половинах северной части моря это влияние оказывается отрицательным.

Серьезным оказывается и влияние масштаба сгонно-нагонных явлений (устойчивости гидрологического режима) на развитие комплекса, причем в восточной половине Северного Каспия это влияние значительно сильнее, чем в западной.

Вряд ли могут быть использованы для оценки степени зависимости частные коэффициенты корреляции между биомассами солоноватоводного комплекса и соленостью моря, поскольку опресняющее действие волжского стока в значительной степени снижает величину этих коэффициентов. В отношении оценки этой зависимости, вероятно, имеют большее значение простые коэффициенты корреляции. Значение ввода в систему множественной корреляции рассматриваемой связи заключается в уточнении сводного коэффициента корреляции и в получении количественно выраженной зависимости развития комплекса от величины всех четырех характеристик гидрологического режима Северного Каспия.

Действительно, высокие коэффициенты множественной корреляции ($0,940 \pm 0,031$ для восточной половины Северного Каспия и $0,858 \pm 0,071$

для западной) свидетельствуют о том, что совокупное действие четырех факторов почти полностью определяет развитие солонатоводного комплекса, а также о том, что найденная закономерность может служить для прогноза развития комплекса, пока не изменится его состав или не произойдет существенного изменения трофического режима Северного Каспия.

В этой связи представляет интерес сопоставление фактической биомассы солонатоводного комплекса, наблюдаемой при бентосных съемках и рассчитанной с помощью полученных количественных зависимостей (табл. 7). Это сопоставление показывает, что вычисленные данные для подавляющего большинства лет близки к наблюдаемым. Совпадение обоих рядов величин значительней для восточной половины Северного Каспия; этого и следовало ожидать исходя из большей динамичности гидрологического и гидробиологического режимов западной половины и большей репрезентативности материалов бентосных съемок в восточной половине.

Таблица 7

Фактическая и вычисленная биомасса солонатоводного комплекса (в г/м²) в Северном Каспии

Год	Западная половина			Восточная половина		
	фактическая биомасса	вычисленная биомасса	разность	фактическая биомасса	вычисленная биомасса	разность
1935	15,69	12,32	+3,37	18,25	14,00	+4,25
1937	3,08	9,08	-6,00	3,13	9,78	-6,65
1938*	1,61	1,59	+0,02	1,61	2,61	-1,00
1940	3,55	4,07	-0,52	2,32	2,17	+0,15
1941	5,03	3,69	+1,34	4,58	2,56	+2,02
1944—1945**	17,48	14,26	+3,22	14,55	13,61	+0,94
1946	6,51	7,82	-1,31	8,00	7,18	+0,82
1947	4,94	5,30	-0,36	15,08	16,51	-1,43
1948	14,88	13,94	+0,94	26,43	27,12	-0,69
1949	14,14	16,78	-2,64	24,07	23,23	+0,84
1950	8,86	5,80	+3,06	11,34	9,80	+1,54
1951	10,09	9,28	+0,81	13,52	10,57	+2,95
1952	10,22	8,61	+1,61	10,56	11,39	-0,83
1953	6,09	9,11	-3,02	7,34	9,40	-2,06
Стандартное отклонение оценки (S_y)	—	—	±2,55	—	—	±2,51
S_y/σ_y	—	—	0,51	—	—	0,33

* Фактические данные относятся ко всему Северному Каспию.

** Расчет выполнен по гидрологическим данным применительно к 1945 г.

Существенная методическая погрешность была допущена при проведении полевых работ в 1944—1945 гг., когда одна съемка была растянута на 2 года. Эта погрешность и отразилась на увеличении разности между фактическими и вычисленными данными. Заметно увеличиваются разности между фактическими и вычисленными величинами в самые первые (1935—1937) и последние (1950—1953) годы наблюдений, что

свидетельствует об условности принятой характеристики устойчивости гидрологического режима моря. Наконец, наиболее значительно расхождение между фактическими и вычисленными биомассами в 1937 г., когда могло иметь место значительно более сильное, чем обычно, выедание бентоса воблой.

Как мы только что показали, увеличение волжского стока оказывает благоприятное влияние на количественное развитие солоноватоводного комплекса. Это положительное влияние может объясняться опресняющим действием стока на открытую часть Северного Каспия, увеличенным приносом оформленных органических веществ и усилением выноса из дельты и авандельты остатков жесткой и мягкой растительности. Иным оказывается воздействие стока на комплекс прибрежных и слабосоленатоводных форм. Основная биомасса этого комплекса сосредоточена вблизи устьев русел рек Волги и Урала, откуда в Северный Каспий приносится органическое вещество.

Осаждающегося здесь детрита, очевидно, достаточно для развития комплекса в самые маловодные годы. Зато большие паводки оказывают катастрофическое воздействие на поселения прибрежных форм. Не только солевая стратификация и связанные с ней явления вызывают угнетение комплекса, но даже увеличение скорости течений может оказывать на обитателей предустьевых пространств пагубное влияние, вызывая усиленное взмучивание грунтов, а на некоторых участках — даже вымывание представителей инфауны.

Многолетние изменения прибрежного комплекса не могут быть прослежены с такой точностью, с какой это удастся сделать в отношении комплекса солоноватоводных форм, вследствие большой неравномерности съемок прибрежной зоны (см. рис. 1). Только для восточной половины Северного Каспия удается найти связь между развитием прибрежного комплекса и гидрологическим режимом без исключения данных за отдельные годы¹. Так, для ракообразных и местных каспийских червей в этой части водоема связь со стоком р. Волги выражается коэффициентом корреляции $-0,451 \pm 0,240$ (см. рис. 8), а для адакны связь со средней соленостью и стоком р. Волги выражается корреляционным отношением $0,864 \pm 0,070$ (графическая зависимость биомассы адакны от солености выражается здесь биномиальной кривой).

Для западной половины Северного Каспия приходится исключать сомнительные данные за несколько лет (для адакны — 1938 и 1941 гг. и для ракообразных и местных червей — 1944—1945 и 1947 гг.). В съемках 1944—1945 и 1947 гг. биомасса червей и ракообразных была преувеличенной вследствие неравномерного расположения станций (см. рис. 1). Особенно велико это преувеличение было в 1947 г., когда съемку производили в апреле, т. е. на 2 месяца раньше обычного срока, и выедание червей и ракообразных рыбами еще совершенно не успело сказаться на биомассе этих беспозвоночных. В вычислении средней для всего Северного Каспия необычно низкой биомассы адакны в 1938 г. (впервые эта цифра была опубликована А. А. Шорыгиным [60]), очевидно, вкралась существенная ошибка, так как Я. А. Бирштейн [6, стр. 143] отмечает значительное увеличение малой адакны (в 5 раз) в период падения волжского стока. Наконец, чрезвычайно высокая биомасса адакны в 1941 г., вероятно, обусловлена случайным большим попаданием этой формы на двух или нескольких станциях, что часто наблю-

¹ Оказалось невозможным восстановить биомассы адакны для обеих половин Северного Каспия за 1935 г., а биомассы червей за 1935—1938 гг. не включены в анализ ввиду несовершенной методики их сбора в те годы.

дается в отношении биомассы моллюсков при небольшом числе станций съёмки.

После такого исключения выступает ясная обратная связь между развитием прибрежного комплекса и годовым стоком р. Волги, которая для адакн выражается коэффициентом корреляции $0,639 \pm 0,171$ (см. рис. 7), а для червей и ракообразных — $0,587 \pm 0,218$ (см. рис. 8).

Необходимо, однако, заметить, что коэффициенты корреляции между биомассой местных каспийских червей, ракообразных и личинок хирономид и годовым стоком р. Волги превышают ошибки всего в 1,9—2,6 раза, что делает связь между ними вероятной, но недостоверной.

Действительно, хотя сопоставление фактической и вычисленной биомасс местных каспийских червей, ракообразных и личинок хирономид (табл. 8) показывает, что полученная нами связь между волжским

Таблица 8

Фактическая и вычисленная биомасса местных каспийских червей, ракообразных и личинок хирономид (в $г/м^2$) в Северном Каспии

Год	Западная половина			Восточная половина		
	фактическая биомасса	вычисленная биомасса	разность	фактическая биомасса	вычисленная биомасса	разность
1940	5,36	4,26	+1,10	4,52	4,42	+0,10
1941	4,64	4,09	+0,55	6,14	4,26	+1,88
1944—1945	(6,58)*	—	—	4,04	3,78	+0,26
1946	2,77	3,91	-1,14	3,87	4,10	-0,23
1947	(7,28)*	—	—	3,86	3,35	+0,51
1948	2,91	2,39	+0,52	2,68	2,75	-0,07
1949	2,74	2,73	+0,01	3,65	3,05	+0,60
1950	3,03	3,78	-0,75	2,53	3,98	-1,45
1951	2,44	3,59	-1,15	2,25	3,82	-1,57
1952	3,67	3,58	+0,09	3,09	3,81	-0,72
1953	4,59	3,67	+0,92	4,67	3,89	+0,78
Стандартное отклонение оценки (S_y)	—	—	$\pm 0,80$	—	—	$\pm 0,95$
S_y/σ_y	—	—	0,81	—	—	0,89

* Для расчетов не использованы.

стоком и развитием комплекса прибрежных и слабосолоноватоводных форм может дать представление о возможном развитии комплекса при уменьшении стока р. Волги, отношение стандартного отклонения оценки к среднеквадратическому отклонению биомассы комплекса (выражение S_y/σ_y) свидетельствует, что в равной степени мы можем принять для такого суждения и современные средние многолетние данные. Такой же вывод можно сделать и в отношении установленной нами зависимости развития биомассы адакн в западной половине Северного Каспия от волжского стока (табл. 9).

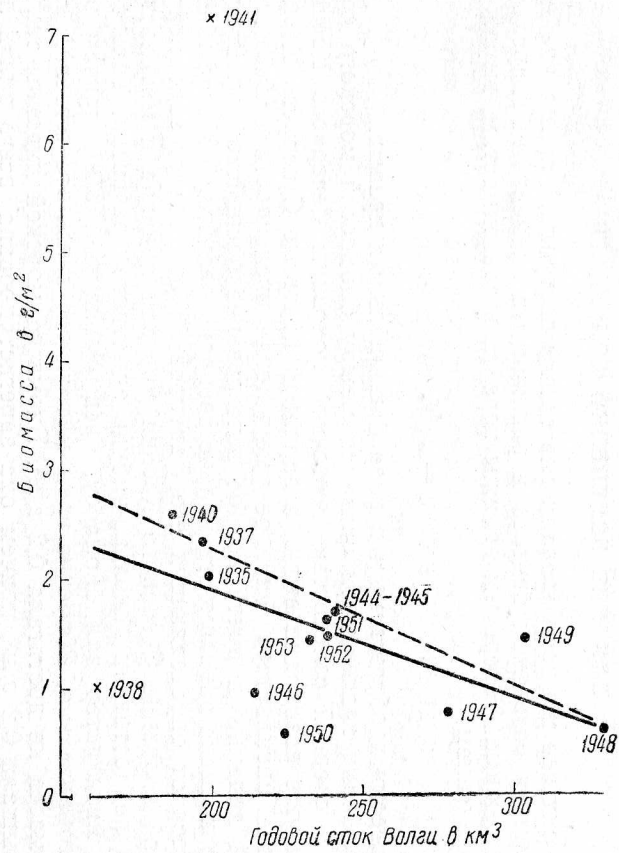


Рис. 7. Связь между биомассами адаки в западной половине Северного Каспия и годовым стоком Волги. Точки—достоверные данные, X—сомнительные данные.

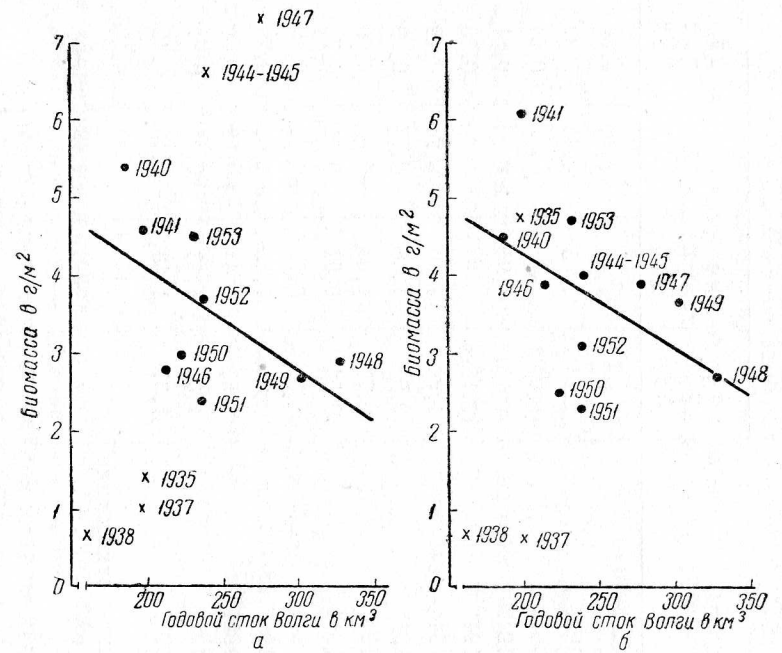


Рис. 8. Связь между биомассами прибрежного комплекса и годовым стоком Волги: а—в западной половине Северного Каспия; б—в восточной половине Северного Каспия (условные обозначения те же, что и на рис. 7).

Таблица 9

Фактическая и вычисленная биомасса адакн (в г/м²) в Северном Каспии

Год	Западная половина			Восточная половина		
	фактиче- ская био- масса	вычислен- ная био- масса	разность	фактиче- ская био- масса	вычислен- ная био- масса	разность
1935	1,97	1,83	+0,14	—	—	—
1937	2,28	1,85	+0,43	0,30	0,68	-0,38
1938	(0,94)*	—	—	0,94	0,77	+0,17
1940	2,55	1,95	+0,60	0,81	0,38	+0,43
1941	(7,17)*	—	—	0,28	0,28	0
1944—1945	1,63	1,40	+0,23	3,49	2,61	+0,88
1946	0,91	1,68	-0,77	2,50	1,62	+0,88
1947	0,70	1,03	-0,33	4,06	2,80	+1,26
1948	0,53	0,52	+0,01	0,73	1,36	-0,63
1949	1,39	0,78	+0,61	2,55	2,02	+0,53
1950	0,53	1,58	-1,05	2,20	2,73	-0,53
1951	1,56	1,44	+0,12	1,00	1,30	-0,30
1952	1,38	1,43	-0,05	0,81	1,16	-0,35
1953	1,37	1,50	-0,13	0,40	0,88	-0,48
Стандартное отклонение оценки (S_y)	—	—	±0,49	—	—	±0,61
S_y/σ_y	—	—	0,77	—	—	0,50

* Для расчетов не использованы.

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИИ СОЛЕННОСТИ

До сих пор мы использовали для наших построений прямолинейные связи между развитием бентоса и различными элементами гидрологического режима. Теперь мы должны перейти к зависимостям, выраженным уравнением

$$y = ae^{bx}.$$

и графически изображаемым в виде биномиальных кривых.

Такой вид зависимости оказался между биомассой морского комплекса и средней соленостью восточной половины Северного Каспия. Как мы уже разобрали выше, в западной половине Северного Каспия появление митилястера, сильное уменьшение численности и биомассы морской дидакны и почти полное исчезновение каспийской дрейссены привело к смене зависимости количественного развития соленолубивого бентоса от определяющих его факторов. В отличие от западной в восточной половине Северного Каспия морская дидакна и митилястер никогда не достигали сколько-нибудь заметного развития. Только в 1949 г. митилястер дал биомассу, превышающую 1 г/м², причем эта цифра сомнительна. В прочие годы митилястер здесь отсутствовал или его биомасса не достигала 0,2 г/м². Биомасса морской дидакны также не превышала 0,2 г/м², причем она зарегистрирована всего для 2 лет из четырнадцати (митилястер — для шести). Каспийская дрейссена вовсе отсутствовала в восточной половине Северного Каспия.

Главную долю биомассы морского комплекса (до 90—100%) в этой части моря составляла биомасса сердцевидки вплоть до появления нереиса. Поэтому мы сделали попытку рассмотреть динамику морского комплекса в восточной половине Северного Каспия за все годы наблюдений как единое целое, добавляя к фактически констатированной в 1935—1938 гг. величине биомассы морского комплекса поправку в размере средней биомассы нереиса в этой части моря в 1944—1953 гг. (округленно 1 г/м^2).

Как известно из работы Г. Н. Зайцева [20], наибольшая соленость (более 13‰) в восточной половине Северного Каспия наблюдалась осенью 1939 г. и осенью 1940 г. Бентосные съемки 1940—1941 гг. дают наибольшую биомассу морского комплекса (9,02 и 12,34 г/м^2). Если мы возьмем среднее из этих двух цифр и расположим данные за остальные годы в порядке убывания солености, то увидим, что величины биомассы морского комплекса (с поправкой на отсутствие нереиса) образуют нисходящий ряд, подчиняющийся уравнению биномиальной кривой с корреляционным отношением $0,947 \pm 0,028$. Значительно отклоняются от этой закономерности только 3 года (1938, 1949 и 1950).

Поиски дополнительных зависимостей не привели к надежному результату и мы считаем, что эти отклонения могли быть вызваны как методическими погрешностями, так и невыясненными зависимостями. Однако и полученные результаты удовлетворительны. Интересно, что указанная зависимость с очень высоким корреляционным отношением могла быть получена только при том допущении, что нереис является чистой добавкой к морскому комплексу, а не заменяет в какой-либо мере других представителей комплекса.

Аналогичная зависимость получена и между биомассой адакн и средней соленостью восточной половины Северного Каспия. А. Ф. Карпевич [31] отмечает, что наибольшая биомасса малой адакны наблюдается при солености 3—6‰. Гладкая и ребристая адакны, по А. Ф. Карпевич [31], чаще всего встречаются при 3—7‰. По нашим материалам [17], наибольшая биомасса адакн оказывается при 5‰. Аналогичный вывод можно сделать и при сопоставлении многолетних колебаний средней биомассы адакн и средней солености восточной половины Северного Каспия.

Если мы расположим величины биомассы адакн в порядке возрастания средней солености этой части моря, то увидим, что они группируются вокруг биномиальной кривой с вершиной, совпадающей с соленостью 5‰. Корреляционное отношение между этими двумя рядами величин довольно высокое и равно $0,826 \pm 0,088$. Однако отдельные точки отклоняются от аналитически расчисленной кривой достаточно закономерно, и имеется возможность значительно уточнить зависимость количественного развития адакн от изменений гидрологического режима.

Во многие годы, следовавшие за маловодными, наблюдаемые биомассы адакн значительно выше рассчитанных, и, наоборот, в 1948 г., следовавшем за самым многоводным 1947 г., количественное развитие адакн было необычайно низким. Не следуют этой закономерности только данные 1944—1947 гг., когда съемки отличались многими недостатками. Если все величины отклонений биомассы адакн от образуемой ею кривой расположить в порядке возрастания стока р. Волги (в год, предшествующий выполнению съемки), то получится вполне определенная картина: чем меньше сток р. Волги, тем выше биомасса адакн при данной солености, и наоборот. Коэффициент корреляции между стоком р. Волги и отклонением биомассы адакн от нормы при данной солености равен $0,438 \pm 0,224$.

Таким образом, зависимость количественного развития адакн в восточной половине Северного Каспия от гидрологического режима может быть представлена в следующем виде:

$$y = ae^{-b(x_1 - 5)} - cx_2,$$

где: y — биомасса адакн в г/м²;

x_1 — средняя соленость восточной половины Северного Каспия осенью, предшествующей году съемки;

x_2 — сток р. Волги в год, предшествующий году съемки.

Корреляционное отношение между биомассами адакн и определяющими его элементами гидрологического режима при таком уточнении возрастает до $0,864 \pm 0,070$, а выражение S_v/σ_v уменьшается с 0,57 до 0,50. Сопоставление фактических и вычисленных биомасс показывает, что существенные расхождения по отмеченным выше причинам имеются только для 1944—1947 гг.

Таким образом, количественное развитие адакн в восточной половине Северного Каспия подчиняется общей для форм прибрежного комплекса закономерности. Волжский сток в многоводные годы угнетает их развитие, внося, очевидно, слишком резкие колебания в гидрологический режим прибрежных вод. Отрицательная зависимость между биомассой адакн в восточной половине Северного Каспия и стоком р. Волги совершенно не выявляется при простом сопоставлении двух рядов этих величин (коэффициент корреляции $+0,040 \pm 0,267$), так как в многоводные годы происходит опреснение этой части моря, и может быть выяснена только путем последовательного анализа влияния солености и стока на количественное развитие этих моллюсков.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Положение А. А. Шорыгина о зависимости количественного развития донного населения от подъема биогенов из зоны их аккумуляции и схема трофической цепи «биогены → фитопланктон → бентос» оправдывается только в отношении многолетней динамики морского комплекса в западной половине Северного Каспия. Можно думать, что это положение окажется справедливым и в отношении количественного развития бентоса в Среднем и Южном Каспии.

В отношении остальных групп донного населения Северного Каспия есть основание предполагать, что основным источником их пищи, в соответствии со взглядами Бэра, является органический сток р. Волги и детрит, образуемый жесткой и мягкой растительностью дельты и авандельты. Если количество органического вещества, несомого р. Волгой, и количество детрита, вымываемого из дельты и авандельты в море, пропорционально жидкому стоку р. Волги, то становится понятной прямая зависимость количественного развития донного населения открытой части Северного Каспия — представителей солоноватоводного комплекса — от волжского стока.

Население прибрежных частей Северного Каспия, располагаясь у главного источника пищи — устья р. Волги, судя по многолетним изменениям биомассы прибрежных и слабосоленатоводных форм, постоянно получает достаточное количество пищевых веществ.

Представители морского комплекса в восточной половине Северного Каспия также, по-видимому, не испытывают недостатка в корме, достигая здесь значительного развития в периоды осолонения района и угнетения солоноватоводного комплекса. Возможно, представители этого комплекса не полностью используют все освобождающиеся в этой части моря в годы осолонения источники пищи, поскольку их развитие

целиком определяется солевым режимом. Интересно, что наибольшая отмеченная здесь биомасса морского комплекса (9—12 г/м²) значительно ниже наибольшей биомассы солоноватоводного комплекса (24—26 г/м²).

Из аутоэкологических факторов, влияющих на количественное обилие отдельных комплексов и форм Северного Каспия, главенствующим (в согласии со взглядами А. Ф. Карпевич и А. А. Шорыгина) является соленость. Изменение солевого режима вместе с изменениями жидкого стока р. Волги в сильнейшей степени отражается на развитии солоноватоводного комплекса.

Изменение солевого режима оказывается основным фактором, определяющим развитие адакн и морского комплекса в восточной половине Северного Каспия. Изменения солевого режима в районе, расположенном перед устьем р. Волги, и в зоне, являющейся границей между Северным и Средним Каспием, настолько незначительны или ход их настолько отличен от хода изменений солености в выбранных нами трех квадратах (см. раздел о методике), что подметить зависимость количественного развития адакн и морского комплекса в этих районах от изменений принятых нами характеристик солевого режима района не удастся. Не зависит от изменений солености Северного Каспия количественное развитие эвригаллиных форм (олигохет, амфаретид, высших ракообразных, хирономид).

Положение Я. А. Бирштейна об угнетающем действии на бентос больших паводков р. Волги находит полное подтверждение применительно к солоноватоводному комплексу, при расчете биомасс которого паводковый сток р. Волги является необходимым параметром. Угнетающее действие волжского стока оказывается основным фактором, определяющим количественное развитие комплекса прибрежных и слабосолоноватоводных форм, за исключением адакн в восточной половине Северного Каспия, на развитие которых волжский сток оказывает положительное до известных пределов влияние, снижая соленость в этом районе моря.

Наконец, масштаб сгонно-нагонных явлений, для характеристики которого мы использовали изменяющийся объем северной части Каспийского моря, также необходимо учитывать при определении развития солоноватоводного комплекса.

В табл. 10 дана сводка коэффициентов корреляции и корреляционных отношений между количественным развитием комплексов северокаспийского бентоса и определяющими это развитие элементами гидрологического режима.

Мы видим, что для тех комплексов и форм бентоса, биомасса которых может сильно уменьшиться при зарегулировании стока (солоноватоводный комплекс в обеих частях Северного Каспия и адакны в восточной части), нам удалось получить высокие коэффициенты корреляции и корреляционные отношения, значительно (в 12—30 раз) превышающие основные ошибки. Удалось также получить высокое корреляционное отношение и между биомассами морского комплекса и средней соленостью в восточной части Северного Каспия, в 30 с лишним раз превышающее ошибку.

При использовании полученных закономерностей для расчета биомассы этих форм и комплексов отношение стандартного отклонения оценки к среднеквадратическому отклонению (S_y/σ_v) колеблется от 0,32 до 0,51. Это свидетельствует о том, что при применении установленных закономерностей в целях прогноза мы уменьшим возможную ошибку в 2—3 раза по сравнению с простым применением средних многолетних величин.

Низкие коэффициенты корреляции и корреляционные отношения получены для таких комплексов и форм, биомасса которых должна

Сводка
коэффициентов корреляции и корреляционных отношений между
количественным развитием биомассы комплексов северокаспийского бентоса
и определяющими это развитие элементами гидрологического режима

Комплексы и элементы режима	Западная половина Северного Каспия			Восточная половина Северного Каспия		
	$r \pm m$ или $\eta \pm m$	r/m или η/m	S_y/σ_y	$r \pm m$ или $\eta \pm m$	r/m или η/m	S_y/σ_y
Морской комплекс и годовой ход уровня моря	$-0,670 \pm 0,184$	3,6	0,74	—	—	—
Морской комплекс и средняя соленость района моря	—	—	—	$0,947 \pm 0,028$	33,8	0,32
Солоноватоводный комплекс и годовой и майский сток р. Волги, соленость и объем северной части Каспийского моря	$0,858 \pm 0,071$	12,2	0,51	$0,940 \pm 0,031$	30,2	0,33
Адакны, средняя соленость в восточной половине Северного Каспия и годовой сток р. Волги	—	—	—	$0,864 \pm 0,070$	12,4	0,50
Адакны и годовой сток р. Волги	$-0,639 \pm 0,171$	3,7	0,77	—	—	—
Местные каспийские черви, ракообразные и личинки хирономид и годовой сток р. Волги	$-0,587 \pm 0,218$	2,6	0,81	$-0,451 \pm 0,240$	1,9	0,89

возрастать при зарегулировании стока р. Волги. Они достоверны, но непригодны для использования при прогнозе биомассы морского комплекса и адакн в западной половине Северного Каспия. Они вероятны, но недостоверны для местных каспийских червей, ракообразных и личинок хирономид. Очевидно, что при прогнозе биомассы этих форм мы должны исходить из их современных средних многолетних величин. Действительно, выражение S_y/σ_y , полученное при расчете биомассы этих форм, незначительно отличается от единицы (0,74—0,89).

То обстоятельство, что достоверные и пригодные для прогноза связи получены для форм, биомасса которых должна сильно уменьшиться, дает право думать, что найденные закономерности позволят избежать переоценки состояния кормовой базы бентосоядных рыб в условиях зарегулированного стока, если справедливые для бытовых условий зависимости будут применяться с надлежащей осторожностью.

Из настоящей работы, по нашему мнению, могут быть сделаны и некоторые выводы о необходимых путях дальнейшего изучения кормовой базы северокаспийских бентосоядных рыб и об изыскании способов активного на нее воздействия. В дополнение к ведущимся работам по изучению многолетних и сезонных изменений гидрологического и гидрохимического режимов, зоопланктона, зообентоса и питания рыб Северного Каспия следует наладить регулярные работы по изучению фитопланктона и фитобентоса, следует изучить образование, перенос и распределение детрита, изучить питание и размножение основных форм беспозвоночных, а также питание личинок. Этот большой и серьезный

комплекс работ потребует применения новых методов исследования (например, аэрофотосъемки макрофитов) и углубленного изучения биологии важнейших кормовых и массовых видов беспозвоночных и водных растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе показаны тенденции в развитии кормовой базы отдельных пород, еще недостаточно выявленные в существующей литературе.

А. А. Шорыгин [61], Я. А. Бирштейн [8] и А. Ф. Каревич [35] показали, что в результате возможных изменений режима моря, которые будут вызваны климатическими факторами и регулированием стока рек, благоприятные условия для развития в Каспии создадутся для кильки и бычков; останутся хорошими и условия откорма осетровых. Наши данные подтверждают предположение этих авторов, что состояние кормовой базы взрослых осетровых (развитие морского комплекса) при снижении уровня моря и при росте солености в восточной половине Северного Каспия может только улучшаться. На основании изложенных здесь материалов можно предполагать, что кормовая база молоди осетровых, воблы и леща, а также взрослого леща (комплекс прибрежных и солоноватоводных форм) заметно уменьшится главным образом по причине сокращения площади Северного Каспия.

Однако эти изменения будут иметь второстепенное значение по сравнению с изменениями кормовой базы взрослой воблы (комплекса солоноватоводных форм), которые окажутся весьма серьезными. Здесь в равной степени окажутся неблагоприятными и сокращение стока р. Волги, и увеличение солености, и уменьшение устойчивости гидрологического режима, что вряд ли сможет быть компенсировано уменьшением размера весенних паводков. Правда, в последние годы кормовая база воблы использовалась, по-видимому, далеко не полностью. Так, в 1950 г. биомасса почти всех форм бентоса увеличивалась от весны к осени (табл. 11). Однако это явление безусловно временное, вызванное нарушением правил рыболовства и сокращением запасов воблы. Оно полностью должно было исчезнуть к 1954 и 1955 гг., когда принятые меры по охране этой рыбы привели к значительному увеличению ее улова. Сокращение кормовой базы взрослой рыбы при относительной стабильности кормовой базы ее молоди повлечет за собой измельчение воблы и усиление выедания этой рыбой кормовой базы молоди леща и осетровых.

В связи с ожидаемым сокращением кормовой базы воблы, леща и молоди осетровых, а также вероятным сокращением кормовой базы судака и сазана, о чем высказаны соображения в другой статье этого сборника, потребуется проведение ряда мер по стабилизации уровня моря и повышению устойчивости гидрологического режима Северного Каспия.

Выявленные количественные закономерности развития кормовой фауны позволяют оценить эффективность таких мер. Все допущения, на которые мы при этом были вынуждены пойти, принимались с таким расчетом, чтобы избежать переоценки ожидаемого эффекта.

Кроме того, факт неполного использования морского комплекса донного населения Каспия и выявившаяся тенденция этого комплекса к дальнейшему развитию позволяют считать желательным разведение или акклиматизацию крупного бентософага, способного раздавливать раковины таких моллюсков, как трехгранная дидакна и сердцевидка, и отрывать от грунта митилястера, а также переносящего более высокие, чем вобла, солености. В этом отношении интересна, например, проводимая ныне работа по разведению кутума.

Таблица 11

Сезонные изменения видовых и групповых биомасс донных животных (в г/м²) в Северном Каспии в 1950 г.

Группы и формы	Западная половина		Восточная половина	
	июнь	сентябрь	июнь	сентябрь
Ракообразные				
Гаммариды	0,71	2,72	0,75	1,44
Корофииды	0,26	2,27	0,72	3,45
Кумацеи	0,42	0,22	0,51	0,36
Прочие ракообразные	0,02	—	0,02	—
Всего	1,41	5,21	2,00	5,25
Хирономиды	0,20	0,09	0,01	0,01
Черви				
Олигохеты	1,36	1,26	0,47	0,86
Амфаретиды	0,07	0,10	0,06	0,07
Нереис	1,91	6,03	0,94	1,09
Пиявки	0,01	0,52	0,01	0,13
Всего	3,35	7,91	1,48	2,15
Моллюски				
Адакны	0,53	4,56	2,20	3,60
Монодакна	5,65	9,33	2,15	2,97
Лидакны	1,24	0,29	5,14	5,45
Сердцевидка	9,42	27,97	1,00	0,46
Дрейссены	2,14	8,25	4,26	9,44
Митилястер	4,67	0,22	—	—
Всего	23,65	50,62	14,75	21,92
Общая биомасса	28,61	63,83	18,24	29,33

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамов Б. Н., Годовые колебания в содержании кислорода и биогенных элементов в воде Среднего и Южного Каспия (напечатана в настоящем сборнике).
2. Беляев Г. М., Биология *Nereis succinea* в Северном Каспии. Материалы к познанию фауны и флоры, издаваемые Московским обществом испытателей природы, Новая серия, Зоология, вып. 33 (48), 1952.
3. Беляев Г. М. и Бирштейн Я. А., Осморегуляторные способности каспийских беспозвоночных, «Зоологический журнал», т. XIX, вып. 4, 1940.
4. Бенинг А. Л., О бентосе заливов Комсомолец и Кайдак, Труды Каспийской экспедиции, т. I, АН СССР, 1937.
5. Бирштейн Я. А., Бентос Северного Каспия, «Зоологический журнал», т. XVIII, вып. 3, 1939.
6. Бирштейн Я. А., Годовые изменения бентоса Северного Каспия, «Зоологический журнал», т. XXIV, вып. 3, 1945.
7. Бирштейн Я. А., Питание бентосоядных рыб Каспия (кроме осетровых) в 1948—1949 гг. и использование ими *Nereis succinea*, Материалы к познанию фауны и флоры, издаваемые Московским обществом испытателей природы, Новая серия, Зоология, вып. 33 (48), 1952.

8. Бирштейн Я. А., Вероятные изменения гидробиологического режима Каспийского моря, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. V, АН СССР, 1952.
9. Бирштейн Я. А., Результаты акклиматизации *Nereis succinea* в Каспии и их критика, Бюллетень Московского общества испытателей природы, Серия биология, т. LXI, вып. I, 1956.
10. Бирштейн Я. А. и Спасский Н. Н., Донная фауна Каспийского моря до и после вселения *Nereis succinea*, Материалы к познанию фауны и флоры, издаваемые Московским обществом испытателей природы, Новая серия, Зоология, вып. 33 (48), 1952.
11. Брискина М. М., Состав пищи донных беспозвоночных в северной части Каспийского моря, Доклады ВНИРО по биологии, систематике и питанию рыб, вып. 1, Пищепромиздат, 1952.
12. Бруевич С. В., Химия волжского стока в Каспийское море, «Гидрохимические материалы», т. XVI, 1949.
13. Бэр К., Материалы для истории рыболовства в России и в принадлежащих ей морях, Ученые записки Академии наук, вып. 4, изд. Российской АН, 1854.
14. Бэр К., Исследования о состоянии рыболовства в России, Рыболовство на Каспийском море и в его притоках, 1860.
15. Винецкая Н. И., О годовых и сезонных колебаниях фосфора и кремния в Северном Каспии, Труды Каспийского бассейнового филиала ВНИРО, т. XI, изд. газеты «Волга», 1950.
16. Винецкая Н. И., Влияние гидростроительства на биогенный сток Волги и гидрохимический режим Северного Каспия, Труды Каспийского бассейнового филиала ВНИРО, т. XII, изд. газеты «Волга», 1952.
17. Виноградов Л. Г., О месте *Nereis succinea* в бентосе Северного Каспия, Бюллетень Московского общества испытателей природы, т. LX, вып. 6, 1955.
18. Жукова А. И., Значение микроорганизмов в питании *Nereis succinea* Каспийского моря, «Микробиология», т. XXIII, вып. 1, 1954.
19. Жукова А. И., Биомасса микроорганизмов донных осадков Северного Каспия, «Микробиология», т. III, 1955.
20. Зайцев Г. Н., Колебания солености Северного Каспия в 1935—1943 гг. и причины их возникновения, «Метеорология и гидрология», 1946, № 4.
21. Зенкевич Л. А., Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых (для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки, Бюллетень Московского общества испытателей природы, т. 49, XLIX, вып. 1, 1940.
22. Зенкевич Л. А., Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II, «Советская наука», 1947.
23. Зенкевич Л. А., Теоретические обоснования (к акклиматизации нерис в Каспийском море), Материалы к познанию фауны и флоры, издаваемые Московским обществом испытателей природы, Новая серия, Зоология, вып. 33 (48), 1952.
24. Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А., О возможных мероприятиях по повышению продуктивных свойств Каспия и Арала, «Рыбное хозяйство», 1934, № 3.
25. Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А., К вопросу об акклиматизации в Каспийском и Аральском морях новых видов животных, «Зоологический журнал», т. XVI, вып. 3, 1937.
26. Карзинкин Г. С., Основы биологической продуктивности водоемов, Пищепромиздат, 1952.
27. Карпевич А. Ф., Планомерная перделка фауны Каспия, «Природа», 1940, № 3.
28. Карпевич А. Ф., Отношение некоторых видов *Cardidae* к солевому режиму, ДАН СССР, т. LIV, № 1, 1946.
29. Карпевич А. Ф., Итоги и перспективы работ по акклиматизации рыб и беспозвоночных в СССР, «Зоологический журнал», т. XXVII, вып. 6, 1948.
30. Карпевич А. Ф., Влияние условий среды на изменение фауны Северного Каспия, Доклады ВНИРО по биологии, систематике, питанию рыб, вып. 1, Пищепромиздат, 1952.
31. Карпевич А. Ф., Значение экологии беспозвоночных для оценки кормовой базы рыб, Доклады ВНИРО по биологии, систематике, питанию рыб, вып. 1, Пищепромиздат, 1952.
32. Карпевич А. Ф., Особенности осморегуляции у дрейссен Северного Каспия, Доклады ВНИРО по биологии, систематике, питанию рыб, вып. 1, Пищепромиздат, 1952.
33. Карпевич А. Ф., Рост некоторых моллюсков Каспийского и Аральского морей, Доклады ВНИРО по биологии, систематике, питанию рыб, вып. 1, Пищепромиздат, 1952.
34. Карпевич А. Ф., Отношение двусторчатых моллюсков Северного Каспия и Арала к изменениям среды, Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук, 1953.
35. Карпевич А. Ф., Состояние кормовой базы южных морей после зарегулирования стока их рек, Труды конференции по вопросам рыбного хозяйства, АН СССР, 1953.

36. Карпевич А. Ф., Некоторые данные о формообразовании у двустворчатых моллюсков, «Зоологический журнал», т. XXXIV, вып. 1, 1955.
37. Карпевич А. Ф. и Осадчих В. Ф., Влияние солёности, газового режима воды и характера грунта на *Nereis succinea*, Материалы к познанию фауны и флоры, издаваемые Московским обществом испытателей природы, Новая серия, Зоология, вып. 33 (48), 1952.
38. Киреева М. С. и Шапова Т. Ф., Донная растительность северо-восточного берега Каспийского моря, Бюллетень Московского общества испытателей природы, т. XLVIII, вып. 2—3, 1939.
39. Киреева М. С. и Шапова Т. Ф., Донная растительность восточного побережья Каспийского моря, Бюллетень Московского общества испытателей природы, т. XLVIII, вып. 5—6, 1939.
40. Крисс А. Е., Микробиология Каспийского моря, «Успехи современной биологии», т. XLII, вып. 2, (5), 1956.
41. Куделина Е. Н., Зоопланктон Среднего и Южного Каспия и его изменения в период падения уровня моря (напечатано в настоящем сборнике).
42. Лебедев Н. В., О взаимоотношении *Nereis succinea* с местными формами бентоса Северного Каспия, Вестник МГУ, вып. 2, 1955.
43. Леднев В. А., Изменения гидрологического режима Азовского, Аральского и Каспийского морей при уменьшении стока рек, «Метеорология и гидрология», вып. 4, Гидрометиздат, 1955.
44. Лесников Л. А. и Матвеева Р. П., О характере влияния волжского стока на зоопланктон Северного Каспия (напечатано в настоящем сборнике).
45. Осницкая Л. К., Распространение гнилостных, тионовокислых, метанокисляющих и водородокисляющих бактерий в грунтах Северного Каспия, «Микробиология», т. XXII, 1953.
46. Осницкая Л. К., Численность и биомасса бактерий в водной толще северной части Каспийского моря, «Микробиология», т. XXIII, 1954.
47. Саенкова А. К., Сезонные изменения бентоса в зоне летнего нагула рыб в Северном Каспии, Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.
48. Саенкова А. К., К вопросу о взаимоотношениях *Nereis succinea* с донными организмами Северного Каспия, Бюллетень Московского общества испытателей природы, Серия биология, т. I, 1956.
49. Соколова Н. Ю., Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea*, Материалы к познанию фауны и флоры, издаваемые Московским обществом испытателей природы, Новая серия, Зоология, вып. 33 (48), 1952.
50. Спасский Н. Н., Нахождение в водах Северного Каспия кольчатого червя *Nereis succinea*, «Зоологический журнал», т. XXIV, вып. 1, 1945.
51. Спасский Н. Н., Результаты акклиматизации червя nereis в Каспийском море, «Природа», 1946, № 12.
52. Спасский Н. Н., Основные пути изменений бентоса Северного Каспия с 1940 по 1944 г., Доклады ВНИРО, № 6, Пищепромиздат, 1947.
53. Спасский Н. Н., Опыт акклиматизации азовских nereis в Каспийском море, «Рыбное хозяйство», 1948, № 3.
54. Спасский Н. Н., Состояние и изменение бентоса Северного Каспия в период 1940—1945 г., «Зоологический журнал», т. XXVII, вып. 3, 1948.
55. Танасийчук Н. П., Влияние изменений гидрологического режима Северного Каспия и понижения уровня моря на распределение и запасы полупроходных рыб, «Рыбное хозяйство», 1948, № 3.
56. Усачев П. И., Количественное колебание фитопланктона в Северном Каспии, Труды ИОАН, т. II, 1948.
57. Федосов М. В. и Барсукова Л. А., Формирование режима биогенных элементов в Северном Каспии и интенсивность образования органического вещества фитопланктона (напечатано в настоящем сборнике).
58. Фокин М. И., Речной сток Каспийского моря (напечатано в настоящем сборнике).
59. Чугунов Н. Л., Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны в Северном Каспии и типичных водоемах дельты Волги, Труды Астраханской ихтиологической лаборатории, т. V, вып. 1, 1923.
60. Шорыгин А. А., Изменения количества и состава бентоса Северного Каспия в 1935—1940 гг., «Зоологический журнал», т. XXIV, вып. 3, 1945.
61. Шорыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря, Пищепромиздат, 1952.
62. Шорыгин А. А. и Карпевич А. Ф., Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема, Крымиздат, 1948.
63. Яблонская Е. А., Питание *Nereis succinea* в Каспийском море, Материалы к познанию фауны и флоры издаваемые Московским обществом испытателей природы, Новая серия, Зоология, вып. 33 (48), 1952.
64. Яблонская Е. А., О взаимоотношении *Nereis succinea* с другими формами бентоса, Бюллетень Московского общества испытателей природы, т. LX, вып. 6, 1955.