

УДК 577.473/474 (262.81)

## ИЗМЕНЕНИЕ КОРМОВОЙ БАЗЫ БЕНТОСОЯДНЫХ РЫБ СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

Е. А. Яблонская, В. Ф. Осадчих

Донная фауна, как и вообще вся фауна Каспийского моря, разнообразна по своему происхождению и формировалась в процессе сложной геологической истории Каспийского бассейна.

В составе донного населения Каспия имеются остатки фауны морей третичного периода, вселенцы из Арктического и Средиземноморского бассейнов, а также выходцы из пресных вод (Зенкевич, 1947).

Различные элементы фауны Каспия по-разному относятся к солености среды обитания и по-разному реагируют на ее изменения. Это относится как к рыбам, так и к их кормовым организмам.

В Северном Каспии откармливаются вобла, лещ, судак, сазан, осетровые, молодь сельдей и кильки, бычки.

Осетровые, бычки, сельдь и килька хорошо переносят повышение солености воды. Они используют для нагула не только кормовую базу Северного Каспия, но также Средний Каспий. Полупроходные рыбы (лещ, вобла, сазан, судак) кормятся главным образом в Северном Каспии, придерживаясь районов относительно пониженной солености. Так, например, распространение основной массы взрослого леща в Северном Каспии было ограничено соленостью 8‰, причем наиболее высокие его концентрации наблюдались при солености не выше 4‰.

При повышении солености Северного Каспия нагульные площади полупроходных рыб сокращались, особенно в восточной половине моря (Танасийчук, 1959).

Основные полупроходные рыбы Северного Каспия (лещ, вобла, сазан) и проходные осетровые питаются бентосом: моллюсками, ракообразными, червями, хирономидами. Планктон потребляют главным образом молодь сельди и кильки. За счет бентоса частично выкармливается и судак, так как значительную долю его пищи составляют такие потребители бентоса, как бычки и вобла.

В настоящей работе рассматриваются изменения бентоса северной части Каспийского моря за период с 1935 по 1969 г.

### МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ БЕНТОСА СЕВЕРНОГО КАСПИЯ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЕМ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО И ТРОФИЧЕСКОГО РЕЖИМОВ

Более 80% средней биомассы бентоса Северного Каспия составляют моллюски. До последнего времени в фауне моллюсков преобладали солоноватоводные виды, которые наиболее обильно развиваются в водах соленостью до 9‰. При этом важнейшие кормовые моллюски (адакна, дрейссена, монодакна) составляли около 40% (43% на западе и

38% на востоке) биомассы бентоса. Эти моллюски (особенно дрейссена) играли важную роль в питании воблы, в меньшей степени их потребляли другие полупроходные рыбы.

Распространение средиземноморских и солонолюбивых реликтовых моллюсков (церастодермы, митилястера, абры, дидакны) приурочено к водам соленостью 8—9‰ и выше. Районы распространения этих солонолюбивых форм и места откорма основных промысловых полупроходных рыб, как правило, не совпадают: моллюски обильно развиваются в районах соленостью от 8—9‰ и выше, полупроходные рыбы нагуливаются в основном в районах, где соленость ниже 9‰. Этих моллюсков потребляют главным образом осетровые и некоторые бычки (Виноградов, 1959).

Меньшую массу образуют в бентосе Северного Каспия ракообразные, черви и личинки хирономид. Большинство видов этих групп выносят значительные колебания солености (0—13‰), и их распределение в море обусловлено характером грунта и наличием подходящей пищи. Ракообразные составляют основу пищи каспийского леща, их потребляют также и другие промысловые рыбы (вобла, сазан, осетровые, бычки). Червями и хирономидами питаются сазан, лещ, осетр, севрюга, бычки (Шорыгин, 1952).

Изменения количества и состава бентоса Каспия, особенно его северной части, изучали многие авторы (Бирштейн, 1945; Саенкова, 1959; Виноградов, 1959; Карпевич, 1952; Осадчих, 1963а, б, 1965, 1968; Романова, 1956; Шорыгин, 1945; Романова и Осадчих, 1965), так как эти изменения существенно отражаются на условиях нагула ценных промысловых рыб и рыбопродуктивности Каспийского моря. Исследования выявили тесную связь между изменениями бентоса и гидрологического режима Северного Каспия.

В табл. I приводится характеристика бентоса Северного Каспия для отдельных гидрологических периодов, выделенных Г. Н. Зайцевым (1965).

Н. Л. Чугунов (1923) впервые выделил основные зоны обитания северокаспийского бентоса и дал количественную оценку его биомассе. По его данным, относящимся к 1918 г., наиболее продуктивным по бентосу оказался слабосоленый отдел солоноватоводной зоны Северного Каспия. При этом в бентосе этой зоны, так же как и в пресной зоне предустьевое пространство Волги, значительную роль играла дрейссена многоформенная, биомасса которой на станциях, обследованных Чугуновым, составляла более 100 г/м<sup>2</sup>. К сожалению, данные Н. Л. Чугунова вследствие небольшого числа станций и неполного обследования всей площади Северного Каспия не могут быть сопоставлены с результатами последующих съемок бентоса.

Для выделения комплексов донного населения и характеристики его биомассы значительно более полными данными располагал Я. А. Бирштейн (1939, 1945). В 1935 г. Я. А. Бирштейн также отмечает, что в комплексе авандельты наряду с пресноводными видами донных животных значительную роль в биомассе играет многоформенная дрейссена, которая вместе с адакной образует высокую биомассу и в комплексе мягких грунтов свала.

Л. Г. Виноградов (1959), обобщая классификацию Н. Л. Чугунова и Я. А. Бирштейна, а также используя наблюдения более поздних лет, подразделил донные биоценозы Северного Каспия на 5 групп:

1 — пресноводные (пресноводные моллюски, речная дрейссена, олигохеты, личинки хирономид);

2 — прибрежные и слабосоленатоводные (адакна, уралокаспийская форма дрейссены, высшие ракообразные, олигохеты, амфаретиды, личинки хирономид);

Состав и биомасса бентоса Северного Каспия в различные гидрологические периоды\*

Показатели гидрологического режима	Период								
	1931—1933 гг.	1935 г.	1938—1940 гг.	1941—1946 гг.	1947—1949 гг.	1950—1956 гг.	1957—1958 гг.	1959—1962 гг.	1963—1969 гг.
Степень осолонения . . . . .	Низкая	Повышенная	Наиболее высокая	Средняя	Наиболее низкая	Средняя	Низкая	Средняя	Повышенная
Средняя соленость, ‰** . . . . .	6,58	9,18	11,85	7,66	5,76	7,58	6,70	7,87	8,53
Уровень моря, см . . . . .	307	267	168	146	153	112	114	100	107
Площадь Северного Каспия, тыс. км <sup>2</sup> . . . . .	112,2	106,3	92,6	90,6	89,9	84,5	84,7	84,2	82,6
Сток Волги и Урала, км <sup>3</sup> /год . . . . .	247,8	214,1	191,2	261,3	300,4	251,6	315,6	230,6	239,3
Биомасса*** бентоса									
солонатоводные моллюски (адакна, монодакна, дрейссена) . . . . .	Данных нет	<u>21,46</u> 2281,2	<u>2,19</u> 202,8	<u>10,9</u> 987,5	<u>11,35</u> 1020,4	<u>10,64</u> 899,1	<u>15,45</u> 1308,6	<u>15,70</u> 1321,9	<u>6,7</u> 553,4
средиземноморские моллюски (митилястер, перастодерма, абра) . . . . .	»	<u>1,29</u> 137,1	<u>2,92</u> 270,4	<u>4,45</u> 403,2	<u>4,44</u> 399,1	<u>2,95</u> 249,3	<u>36,10</u> 3057,7	<u>38,45</u> 3237,5	<u>23,1</u> 1908,1
прочие моллюски (дидакна и др.) . . . . .	»	<u>13,13</u> 1395,7	<u>1,98</u> 183,3	<u>2,34</u> 212,0	<u>5,81</u> 522,3	<u>3,65</u> 308,4	<u>4,05</u> 343,0	<u>6,00</u> 505,2	<u>9,60</u> 793,0

Показатели гидрологического режима	Период								
	1931—1933 гг.	1935 г.	1938—1940 гг.	1941—1946 гг.	1947—1949 гг.	1950—1956 гг.	1957—1958 гг.	1959—1962 гг.	1963—1969 гг.
Высшие ракообразные (амфиподы, кумацеи, мизиды)	Данных нет	$\frac{2,63}{279,6}$	$\frac{0,97}{89,8}$	$\frac{2,88}{260,9}$	$\frac{1,60}{143,8}$	$\frac{2,71}{229,0}$	$\frac{4,95}{419,3}$	$\frac{5,94}{500,1}$	$\frac{4,21}{347,7}$
хирономиды	»	$\frac{0,99}{105,2}$	$\frac{0,28}{25,9}$	$\frac{0,33}{29,9}$	$\frac{0,36}{32,4}$	$\frac{0,14}{11,8}$	$\frac{0,45}{38,1}$	$\frac{0,30}{25,3}$	$\frac{0,17}{14,0}$
амфареитиды	»	$\frac{0,11}{11,7}$	$\frac{0,54}{50,0}$	$\frac{0,20}{18,1}$	$\frac{0,13}{11,7}$	$\frac{0,37}{31,3}$	$\frac{0,60}{50,8}$	$\frac{0,45}{37,9}$	$\frac{0,44}{36,3}$
олигохеты	»	$\frac{0,31}{32,9}$	$\frac{1,08}{100,0}$	$\frac{1,38}{125,0}$	$\frac{1,19}{107,0}$	$\frac{1,61}{136,0}$	$\frac{4,75}{402,3}$	$\frac{3,97}{334,3}$	$\frac{3,02}{249,4}$
пиявки	»	$\frac{0,40}{42,5}$	$\frac{0,05}{4,6}$	$\frac{0,05}{4,5}$	$\frac{0,02}{1,8}$	$\frac{0,17}{14,4}$	$\frac{0,02}{1,7}$	$\frac{0,02}{1,7}$	$\frac{0,02}{1,6}$
нересиды	»	$\frac{—}{—}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{0,86}{77,9}$	$\frac{1,59}{142,9}$	$\frac{1,54}{130,1}$	$\frac{2,10}{177,9}$	$\frac{2,55}{214,7}$	$\frac{2,34}{193,3}$
Всего	»	$\frac{40,32}{4286,0}$	$\frac{10,01}{926,8}$	$\frac{23,39}{2119,1}$	$\frac{26,49}{2381,4}$	$\frac{23,78}{2009,4}$	$\frac{68,47}{5799,4}$	$\frac{73,38}{6178,6}$	$\frac{49,60}{4097,0}$

\* По бентосу использованы данные, опубликованные Виноградовым (1959) и Осадчих (1963а, б и 1968).

\*\* Данные по солености заимствованы из работ Винецкой (1952) и Катунина (1968).

\*\*\* В числителе удельная (г/м<sup>2</sup>), в знаменателе общая (тыс. т) биомасса бентоса.

3 — солоноватоводные (монодакна, трехгранная дидакна, морская форма дрейссены);

4 — морские (средиземноморские, митилястер, церастодерма, нерейс);

5 — солонолюбивые реликтовые (морская дидакна, каспийская дрейссена).

Хотя в 1935 г. уже началось снижение уровня Каспийского моря и наблюдалось некоторое осолонение Северного Каспия, состав и биомасса бентоса в период до падения уровня могут быть охарактеризованы только данными 1935 г. Здесь мы, по-видимому, не делаем большой натяжки, так как Я. А. Бирштейн (1939, 1945) указывает, что с 1932 г. (до падения уровня) по 1935 г. (начало падения уровня) бентос Северного Каспия существенно не изменился. Не было существенных изменений в бентосе и в предшествующие 17 лет, что можно заключить из сопоставления данных по составу и биомассе комплекса донных беспозвоночных мягких грунтов свала за 1918 и 1935 гг. (Бирштейн, 1945).

Данные за 1935 г. показывают (см. табл. 1), что в период, предшествующий падению уровня Каспия, биомасса бентоса была высокой, основную ее долю составляли важнейшие кормовые солоноватоводные моллюски (дрейссена, монодакна, адакна). Понижение уровня привело к сокращению акватории Северного Каспия и его осолонению, что особенно резко проявилось в 1938—1940 гг. К этому времени биомасса и общий запас бентоса уменьшились по сравнению с 1935 г. в 4 раза, а запас и биомасса организмов, составляющих кормовую базу воблы (солоноватоводные моллюски), — в 10 раз.

С начала сороковых годов в условиях понижения солености и относительной стабильности уровня моря началось восстановление бентоса Северного Каспия. Однако величины запаса и удельной биомассы бентоса, наблюдавшиеся в сороковых и начале пятидесятых годов (1941—1956 гг.), были примерно на 30% ниже показателей 1935 г. Особенно резко (вдвое) по сравнению с 1935 г. уменьшилась биомасса солоноватоводных моллюсков (т. е. кормовая база воблы) и хирономид. Одновременно возросла биомасса средиземноморских моллюсков, червей и почти не изменилась биомасса ракообразных (кормовая база леща, молоди воблы и осетровых).

В первые годы после зарегулирования Волги у Куйбышева и Волгограда (период 1957—1962 гг.) в условиях относительно высокой водности рек, невысокой солености и относительной стабильности уровня моря наблюдался весьма интенсивный рост общей биомассы бентоса и биомассы почти всех его групп. Средняя для 1957—1962 гг. биомасса бентоса была почти в 3 раза выше биомассы 1941—1956 гг. и превзошла уровень 1935 г. почти на 40%. Выше были и общие запасы бентоса.

Особенно интенсивным в эти годы был рост биомассы организмов морского комплекса — абры, митилястера, нерейса. Биомасса их возросла в первые годы после зарегулирования стока по сравнению с предыдущим периодом более чем в 5 раз (Осадчих, 1963а, б; 1968). В последние годы (1963—1969 гг.) общая биомасса бентоса несколько уменьшилась по сравнению с ее величиной в первые годы после зарегулирования стока, однако и по продукции с единицы площади, и по общим запасам бентоса показатели 1963—1969 гг. были высокими. При этом, однако, весьма существенно изменилась биомасса отдельных видов и экологических групп северокаспийского бентоса. В 3 раза по сравнению с 1957—1962 гг. и в 4 раза по сравнению с 1935 г. уменьшилась биомасса солоноватоводных моллюсков: адакны, дрейссены и монодакны. Одновременно почти в 30 раз по сравнению с 1935 г. и в 10 раз по сравнению с 1956—1956 гг. возросла биомасса средиземноморских вселенцев и выходцев — митилястера, абры, церастодермы. Биомасса выших ракооб-

разных, червей и хирономид по сравнению с их биомассой в первые годы после зарегулирования стока уменьшилась. Следует отметить, что биомасса этих групп в 1963—1969 гг. была все же выше, чем во все годы до зарегулирования стока Волги.

Необходимо рассмотреть колебания биомассы важнейших кормовых организмов, так как именно эти данные дают возможность судить об обеспеченности рыб пищей. К важнейшим кормовым организмам проходных бентосоядных рыб отнесены: солоноватоводные моллюски — адакна, дрейссена, монодакна; высшие ракообразные — гаммариды, корофииды, кумацеи, мизиды, черви — амфаретиды и личинки хирономид. Из организмов средиземноморского комплекса наибольшее значение в пище, особенно осетра и севрюги, имеют нереис, абра и церастодерма (Тарвердиева, 1965).

Изменения удельной и общей биомассы этих организмов рассматриваются по отдельным периодам: до падения уровня Каспия (1935 г.), в годы перед зарегулированием стока Волги (1950—1955 гг.), в период заполнения и формирования Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ (1956—1962 гг.) и период относительно установившегося режима зарегулированного стока (1963—1969 гг.) (табл. 2).

Таблица 2

Изменение удельной (г/м<sup>2</sup>) и общей (тыс. т) биомассы важнейших кормовых организмов рыб в Северном Каспии

Периоды	Комплексы донных организмов							
	солоноватоводные моллюски (кормовая база воблы)		высшие ракообразные, амфаретиды, хирономиды (кормовая база леща, молоди воблы и осетровых)		всего (кормовая база леща, воблы и молоди осетровых)		средиземноморские моллюски и полихеты: абра, церастодерма, нереис (кормовая база взрослых осетровых)	
	г/м <sup>2</sup>	тыс. т	г/м <sup>2</sup>	тыс. т	г/м <sup>2</sup>	тыс. т	г/м <sup>2</sup>	тыс. т
До падения уровня моря (1935 г.)	21,5	2285,5	3,7	393,3	25,2	2678,8	0,9	101,0
Перед зарегулированием стока Волги (1950—1955 гг.)	10,4	884,0	2,9	246,5	13,3	1130,5	3,1	260,9
Наполнение и формирование Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ (1956—1962 гг.)	15,1	1268,4	6,2	520,8	21,3	1789,2	15,8	1327,2
Режим зарегулированного стока Волги с рыбохозяйственными пусками в половодье (1963—1969 гг.)	6,7	551,7	4,8	398,1	11,5	949,8	12,7	1049,0

Связь количественного развития видов и групп бентоса с изменениями наиболее важных и точно учитываемых элементов гидрологического режима Северного Каспия подробно прослежена Л. Г. Виноградовым (1959, 1963). Он отметил, что организмы солоноватоводного комплекса (моллюски — монодакна, дрейссена, дидакна), населяющие районы, несколько удаленные от устьев рек, не переносят ни сильного опреснения, ни сильного осолонения. Поэтому в годы сокращения волжского стока и повышения солености Северного Каспия биомасса этих видов уменьшается.

Комплексы прибрежных и слабосоленатоводных форм (высшие ракообразные, каспийские черви, хирономиды, моллюск адакна) придерживается районов, примыкающих к дельте Волги и устью Урала. Эти

прибрежные формы сильно страдают от больших паводков, главным образом, как считали Л. Г. Виноградов (1959 г.) и Н. Н. Романова (1956 г.), вследствие неблагоприятного кислородного режима.

Биомасса морского комплекса (церастодерма, митилястер, абра, nereis), по исследованиям Л. Г. Виноградова (1959), в западной половине Северного Каспия тесно связана с годовыми изменениями уровня моря. При падении уровня моря биомасса этих организмов повышается вследствие обогащения поверхностных вод биогенными элементами, поднимающимися из зоны аккумуляции в результате усиления вертикальной

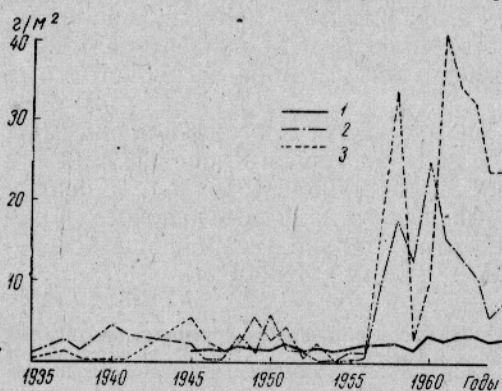


Рис. 1. Колебания биомассы кормовых и некормовых донных беспозвоночных морского комплекса в Северном Каспии (в г/м<sup>2</sup>) (на рис. с 1 по 11 крупным пунктиром отмечено отсутствие данных за 1941—1944 гг.):

1 — nereis; 2 — церастодерма, абра; 3 — митилястер

и не потребляемых рыбами (митилястер) (рис. 1). При этом биомасса этих видов значительно превысила их биомассу, наблюдавшуюся в период максимального осолонения Северного Каспия.

Морские организмы — выходцы и вселенцы из Средиземноморского бассейна (митилястер, церастодерма, абра, nereis) наиболее высокую биомассу обычно образуют в западной половине Северного Каспия (Осадчих, 1963а, 1968), где наблюдается постоянный приток среднекаспийских соленых вод и имеется прямой путь для иммиграции взрослых и личиночных форм из Среднего Каспия, в котором эти организмы имеют широкий ареал и высокую численность.

Сравнительно низкая биомасса морского комплекса во время наибольшего осолонения Северного Каспия (1938—1940 гг.) объясняется в известной мере тем, что вселенцы из Азово-Черноморья проходили в это время начальную стадию акклиматизации (nereis) и освоения ареала (митилястер), а вселение абры в то время не дало результатов. Однако этим нельзя объяснить незначительное развитие митилястера в Северном Каспии в последующий период, вплоть до 1955—1957 гг., когда наметился беспрецедентный рост биомассы этого моллюска и наблюдалась вспышка численности нового вселенца — абры.

К середине пятидесятих годов и, вероятно, ранее на границе Среднего и Северного Каспия имелись уже плотные скопления митилястера (Романова, 1960), личинки которого могли свободно проникать в северную часть моря. В 1947 и 1948 гг. была повторена попытка вселения абры (Карпевич, Полякова, 1956). Однако неустойчивый режим солености в те годы был неблагоприятным для образования плотных поселений морских моллюсков, хотя в годы повышения солености Северного Каспия наблюдался некоторый рост биомассы митилястера (см. рис. 1 и рис. 2). Намечившееся с середины пятидесятих годов устойчивое повышение со-

лености и уменьшение межгодовых ее колебаний (см. рис. 2) обусловили стабилизацию границ области повышенной (более 9‰) солености в юго-западной и южной частях Северного Каспия. Это благоприятствовало стабилизации ареалов организмов морского комплекса и росту плотности их поселений.

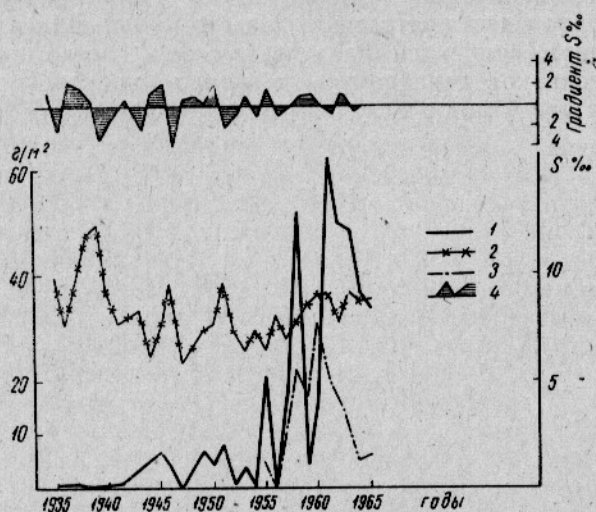


Рис. 2. Колебания солености и биомассы донных беспозвоночных морского комплекса в западной половине Северного Каспия:

1 — биомасса митилястера, г/м<sup>2</sup>; 2 — средняя соленость, ‰; 3 — биомасса абры, г/м<sup>2</sup>; 4 — межгодовые градиенты солености

Как было показано (см. табл. 1 и 2), биомасса местных солоноватоводных моллюсков (монодакна, адакна, дрейссена), высших ракообразных, хирономид, олигохет и амфаретид также заметно возросла в первые годы зарегулирования стока Волги, хотя и не столь резко, как биомасса вселенцев. Существенное влияние здесь оказало совпадение перекрытия Волги у Куйбышева с многоводными годами — 1957 и 1958. Большой приток пресных вод весной (1957 г. — 150 км<sup>3</sup>, 1958 — 136 км<sup>3</sup>) во время размножения солоноватоводных моллюсков способствовал расширению солоноватоводной зоны и ареала этих форм. Благоприятными были и трофические условия. Только в последующие маловодные и средневодные годы на продукцию местных каспийских моллюсков стало сказываться повышение солености и внутригодовое перераспределение водного и биогенного стока.

Существование обратной связи между биомассой солоноватоводных моллюсков и соленостью в восточной половине Северного Каспия (коэффициент корреляции —  $0,79 \pm 0,18$ ) прослеживается и после зарегулирования стока Волги (рис. 3). Формы прибрежного и слабосоленатоводного комплекса, которые в прошлом испытывали угнетающее действие больших половодий (Виноградов, 1959), после зарегулирования волжского стока оказались в благоприятных условиях и биомасса их повысилась (см. табл. 2).

В течение рассматриваемого периода изменялись биогенное питание и первичная кормность Северного Каспия (Барсукова, 1957, 1962, 1965, 1966, 1967; Винецкая, 1962, 1965, 1966а, б, 1968).

Зарегулирование стока Волги привело прежде всего к изменению объема пресных вод, поступающих в море в отдельные сезоны. В 1930—1940 гг. в период весеннего половодья Волга приносила в Каспийское море 60,2% годового стока, а за весь вегетационный период (апрель—октябрь) — 78%, зимой же — всего 19%. В период небольшого регулиро-



вания стока Волги и незначительного отбора воды на заполнение водохранилищ (1941—1955 гг.) характер внутrigодового распределения стока мало отличался от его распределения в естественных условиях. Только после 1959 г. гидрологический режим существенно изменился в результате регулирующего действия Куйбышевского и Волгоградского гидроузлов. Так, в период весеннего половодья сток уменьшился до 45% годового, но он вдвое увеличился в зимнюю межень (Бесчетнова, 1967), когда вследствие низкой температуры и ледового покрова интенсивность биологических процессов в Северном Каспии понижается.

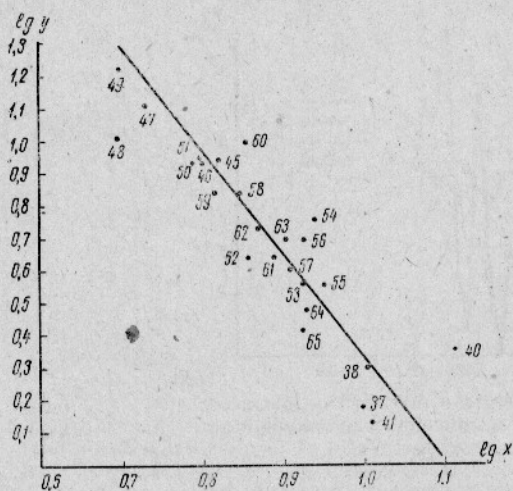


Рис. 3. Связь биомассы адакны, монодакны и дрейссены с соленостью в восточной половине Северного Каспия:

ось  $x$  — соленость ( $S^{\text{‰}}$ ); средняя за октябрь предшествующего года и июнь года определения биомассы; ось  $y$  — биомасса,  $\text{г}/\text{м}^2$ , в июне

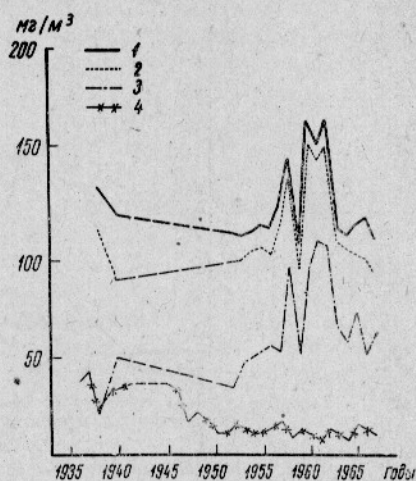


Рис. 4. Многолетние изменения концентрации соединений фосфора в воде Волги (в  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) (по Барсуковой Л. А., 1957, 1962, 1963, 1966):

1 — фосфор валовой; 2 — фосфор органических соединений; 3 — фосфор органических растворенных соединений; 4 — фосфор минеральных растворенных соединений

Из биогенных элементов в Северном Каспии лимитирует развитие планктона фосфор (Винецкая, 1965, 1966). Среднегодовое содержание валового фосфора в волжской воде в 1963—1967 гг. было примерно таким же, как и в 1936—1940 гг. (рис. 4).

Значительное увеличение концентрации соединений фосфора в волжской воде у Астрахани наблюдалось лишь в первые годы существования Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ, что объясняется смывом и выщелачиванием биогенных веществ из вновь залитых почв (Зенин, 1965). Увеличение содержания биогенных элементов в воде Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ, действительно, наблюдалось в первые годы формирования этих водоемов (Гусева, 1968; Зенин, 1965).

Л. А. Барсукова (1962, 1965, 1966, 1967) выявила значительные изменения в содержании различных соединений биогенных элементов после зарегулирования волжского стока. По ее данным, в воде Нижней Волги уменьшились концентрации минеральных растворенных соединений фосфора, а также содержание органических веществ, поступающих с речной взвесью, одновременно резко возросло содержание органических соединений фосфора и азота в растворе. Содержание взвеси в волжской воде у Астрахани уменьшилось почти вдвое. Значительное уменьшение содержания биогенных элементов на отрезке от Волгограда до Астрахани Л. А. Барсукова (1965, 1967) объясняет потреблением их планктоном в нижнем течении Волги и ее дельте. «Вспышку» в развитии фитопланктона на Нижней Волге отмечали М. С. Кун (1960) и К. В. Горбунов (1968).

После зарегулирования стока Волги в связи с уменьшением мутности и скорости течения повысилась интенсивность биологических процессов и в авандельте. По наблюдениям А. А. Косовой (1965), концентрация организмов зоопланктона в авандельте в 1958—1959 гг. увеличилась по сравнению с 1953—1954 гг. в десятки и сотни раз. Вследствие сильного зарастания авандельты здесь также происходит значительное изменение биогенного состава волжской воды (Иванов, 1948; Горбунов, 1953; Барсукова, 1952; Ивлев и Мухаревская, 1965).

В результате сезонного перераспределения водного стока Волги, уменьшения заливания поймы реки, оседания взвеси в водохранилищах, утилизации биогенных элементов фитопланктоном в реке, дельте и авандельте биогенный сток Волги существенно изменился в неблагоприятную для продуктивности Северного Каспия сторону.

Для продуктивности этой части моря наибольшее значение имеют растворенные минеральные соединения биогенных элементов и органические частицы взвеси (детрит), так как они быстро вовлекаются в пищевые цепи организмов. Первые легко усваиваются водорослями фитопланктона, вторые используются донными беспозвоночными непосредственно или при участии бактерий. Существенную роль в снабжении Северного Каспия питательными веществами играет также масса приносимых Волгой взвешенных частиц, которые оседают в районе стыка пресных и соленых вод, подвергаются здесь биохимическому распаду и постоянно пополняют водную толщу необходимыми для фитопланктона биогенными элементами.

Именно поступление на мелководья Северного Каспия в теплое время года со стоком Волги массы биогенных веществ, интенсивная их утилизация здесь и образование высокой продукции планктонных водорослей были главным естественным механизмом, обеспечивающим высокую кормность этой части моря.

В 1936 г. в районах, прилегающих к дельте Волги, биомасса фитопланктона, по П. И. Усачеву (цит. по Л. А. Зенковичу, 1947), достигла летом 100—140 г/м<sup>3</sup>. По наблюдениям В. Д. Левшаковой, в 1956—1964 гг. в преддельном пространстве Волги максимальная биомасса не превышала 10—11 г/м<sup>3</sup> (Левшакова, 1967).

В связи с внутригодовым перераспределением зарегулированного стока Волги вынос фосфатов весной уменьшился почти вдвое по сравнению с выносом их в годы, предшествовавшие сооружению гидроузлов (табл. 3).

Таблица 3

Вынос Волгой биогенных элементов и взвешенных веществ в Каспийское море у Астрахани, тыс. т в год (по Барсуковой, 1957, 1962, 1965, 1966, 1967)

Периоды	Фосфор				Азот				Кремний	Взвешенные вещества, млн. т	Водный сток, км <sup>3</sup>		
	минеральных растворенных соединений		органически связанных соединений		минеральных соединений		органически связанных соединений				за год	в половодье	
	всего	в том числе в половодье	растворенных	взвешенных	растворенных	растворенных	взвешенных	валовой					
1936—1940 гг.	6,1	3,7	—	—	24,9	51,3	120,0	144,0	315,3	624,0	19,0	178,0	113,7
1952—1955 гг.	3,0	1,6	10,8	13,5	27,3	87,1	107,8	115,0	311,9	798,4	13,9	258,6	137,5
1956—1958 гг.	2,9	1,5	17,7	13,5	34,0	130,8	137,3	96,8	364,9	637,7	15,3	261,4	133,4
1959—1961 гг.	2,1	0,9	19,1	10,8	32,0	70,3	124,4	89,6	284,3	456,6	8,4	217,1	103,1
1962—1965 гг.	2,7	1,0	17,6	10,7	31,0	80,8	155,6	94,3	330,7*	636,9	7,4	236,3	97,5

\* Без 1964 г.

Примерно в 1,5 раза уменьшился вынос взвешенных веществ и детрита, одновременно возросло поступление растворенных органических соединений фосфора и азота. Природа последних не изучена, но можно полагать, что их немедленная утилизация северокаспийским планктоном затруднена, и прежде чем стать доступными для водорослей, они должны пройти биохимические превращения. В достаточно замкнутом водоеме они рано или поздно были бы утилизированы. В мелководном же Северном Каспии при его широкой связи и интенсивном водообмене с глубоководным Средним Каспием питательные вещества, не использованные планктоном в северной части моря, в значительной степени теряются для продукционных процессов в этом районе. При зарегулированном стоке в Северном Каспии ухудшились и гидрологические предпосылки утилизации биогенного стока Волги, так как относительно увеличилась его доля в осенне-зимнюю межень и в западных рукавах дельты Волги, что облегчило прямой вынос пресной воды и биогенных веществ в Средний Каспий.

Вследствие обмеления северной части моря уменьшилась аккумуляция органических и биогенных веществ в донных осадках (Гудков и Горшкова, 1959).

Одновременно с изменением биогенного стока Волги изменилась интенсивность продуцирования первичного органического вещества (Винецкая, 1962, 1965, 1968). За пределами мелководного прибрежного пространства скорость образования первичного органического вещества в западной половине Северного Каспия снизилась в 1962—1965 гг. по сравнению с 1950—1955 гг. почти в 2 раза, а по сравнению с 1935—1940 гг. — почти в 2,5 раза. В восточной половине Северного Каспия обычно более низкий, чем в западной, уровень первичной продукции в 1962—1965 гг. еще более снизился по сравнению с 1950—1958 гг. В 1962—1965 гг. исчезло прежде резкое отличие между величинами первичной продукции в западной и восточной половинах Северного Каспия (табл. 4). Особенно значительное уменьшение поступления фосфатов и величины первичной продукции произошло после установившегося режима зарегулированного стока Волги.

Таблица 4

Продукция первичного органического вещества ( $PO_2$  мл/л в сутки летом (июнь—август) в западной и восточной частях Северного Каспия (по данным Н. И. Винецкой 1965, 1968)

Годы	Западная часть		Восточная часть		Годы	Западная часть		Восточная часть	
	прибрежье	открытое море	прибрежье	открытое море		прибрежье	открытое море	прибрежье	открытое море
1935—1940 . . .	1,28	0,74	—	0,34	1959—1961 . . .	0,99	0,41	0,36	0,27
1950—1955 . . .	1,13	0,57	0,42	0,38	1962—1965 . . .	0,87	0,27	0,51	0,31
1956—1958 . . .	0,97	0,85	0,53	0,37					

В первые годы существования Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ, когда происходил смыв питательных веществ с залитых почв, величина первичной продукции была не ниже, чем до зарегулирования стока Волги. Именно это обеспечило увеличение биомассы донных организмов в Северном Каспии в указанный период (см. табл. 1 и 2).

#### ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ БИОГЕННЫХ ВЕЩЕСТВ В ВОДАХ СРЕДНЕГО И ЮЖНОГО КАСПИЯ

Влияние измененного биогенного стока Волги на содержание питательных веществ в воде Среднего и Южного Каспия недостаточно выяснено. В начале периода резкого снижения уровня моря минимальные

концентрации растворенных биогенных элементов были в слое 0—25 м, в слое 50—100 м отмечены наиболее высокие концентрации азота нитритов, а в слое 200—400 м — азота нитратов. Содержание фосфатов и кремния увеличилось от слоя 25 м в направлении дна (Абрамов, 1959).

Содержание кислорода постепенно уменьшалось от поверхности к максимальным глубинам и у дна халистатической области Среднего и Южного Каспия колебалось от десятых долей миллилитра до нуля (Бруевич, 1937; Абрамов, 1959).

Во время наиболее интенсивного падения уровня Каспия, уже к лету — осени 1937 г., наблюдалось обогащение кислородом глубинных вод Среднего Каспия и общее увеличение содержания кислорода во всей толще воды. Одновременно происходило обогащение восстановительной подзоны нитратами, а верхней зоны — фосфатами, кремнием, нитритами (Абрамов, 1959). Это обусловило увеличение биомассы фитопланктона и стимулировало количественное развитие организмов в последующих звеньях пищевой цепи (Зенкевич, 1947, Бруевич, 1939, 1941). Материалы 1958—1962 гг., приведенные в работе А. С. Пахомовой и Е. М. Затучной (1966), свидетельствуют о хорошей вентиляции глубинных слоев Среднего и Южного Каспия и в современных условиях относительно стабильного уровня моря. Это явление большинство авторов связывает с осолонением Северного Каспия и сползанием аэрированных вод повышенной плотности в области больших глубин (Абрамов, 1959; Косарев, 1963).

В результате усиления турбулентного перемешивания распределение нитратов и фосфатов по глубинам в современных условиях стало более равномерным, особенно в Среднем Каспии. Содержание их в верхней зоне повысилось; глубже 100—200 м нитратов и фосфатов стало меньше, чем в 1934 г., уменьшилось их накопление и у дна (Пахомова и Затучная, 1966).

С. В. Бруевич (1941) отметил, что содержание основных биогенных элементов — азота и фосфора — в глубинных водах Каспия значительно меньше, чем в Черном море, и объяснил это более быстрым оборотом глубинных и поверхностных вод Каспия по сравнению с водами Черного моря. В современных условиях скорость оборота еще более увеличилась в связи с уменьшением разницы в плотности воды в глубоководных впадинах и на мелководье (Пахомова и Затучная, 1966). Одновременно в Среднем Каспии отмечено повышение биомассы планктона (Кун, 1965) и бентоса (Романова и Осадчих, 1965).

При анализе условий снабжения биогенными элементами средней и южной частей Каспийского моря в настоящее время важно подчеркнуть следующее.

Валовой сброс Волгой азота и фосфора в Каспийском море за изучаемые 35 лет оставался почти неизменным, несколько повысившись в годы формирования Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ (см. табл. 3).

Транзитный вынос биогенных элементов из Волги в Средний Каспий, вероятно, усилился вследствие относительного увеличения стока по западным рукавам и в осенне-зимнюю межень.

Усилился вынос тонкодисперсных взвешенных веществ из Северного Каспия в Средний.

Значительно уменьшилось поступление взвешенных веществ в Каспийское море в связи с сооружением водохранилищ на реках.

Уменьшился, вероятно (прямых наблюдений, к сожалению, нет), биогенный сток рек Куры, Сулака, Самура и Терека в результате сокращения их водного стока.

Усилилась аэрация придонных вод глубоководных впадин, где происходит накопление органических остатков в грунте, что, возможно, затруднило обмен биогенами между грунтом и водой.

Как складывается в современных условиях результирующая взаимодействия всех этих факторов в их влиянии на биогенный режим и биологическую продуктивность средней и южной частей Каспия сказать трудно вследствие отсутствия систематических и достаточно полных наблюдений.

Однако поскольку принос биогенных веществ речным стоком составляет лишь доли процента от содержания их в воде Каспийского моря (Бруевич, 1941), вся экологическая система Среднего и Южного Каспия значительно более стабильна и замкнута и меньше зависит от притока извне. Для средней и южной частей Каспийского моря огромное значение имеют внутренний баланс питательных веществ, процессы минерализации органического вещества и регенерации биогенных элементов, их трансформация из зон аккумуляции в зоны потребления.

### **ТРОФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ РАЗЛИЧНЫХ ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ В СЕВЕРНОМ КАСПИИ**

Возвращаясь к динамике количественного развития донных беспозвоночных отдельных фаунистических комплексов в Северном Каспии, важно подчеркнуть, что морской комплекс организмов развивается в районах, находящихся под влиянием среднекаспийских вод с присущими им солевыми и трофическими свойствами. В частности, в зонах развития морского комплекса наблюдается высокая биомасса планктонных водорослей — ризосолении и эксувиеллы, которые преобладают в фитопланктоне Среднего и Южного Каспия. Присущая среднекаспийским водам большая трофическая устойчивость и создает для морского комплекса донных беспозвоночных Северного Каспия относительно стабильные пищевые условия.

Эти условия наряду с повышенной соленостью благоприятствовали росту биомассы морского комплекса в Северном Каспии.

Достаточно благоприятны трофические условия для прибрежного и слабосоленатоводного комплекса, так как в зону их обитания поступает большое количество аллохтонного детрита из рек и аванделыты (Гершанович и Грундульс, 1969; Яблонская, 1969), здесь сравнительно высока продукция планктона (Винецкая, 1965).

После зарегулирования стока наихудшие пищевые условия создались для обитателей солоноватоводной зоны, расположенной между мелководным побережьем и более глубокой южной частью Северного Каспия.

Уменьшение стока фосфатов, особенно в половодье, обусловившее снижение продукции северокаспийского фитопланктона, было неблагоприятным для питания солоноватоводных реликтовых форм, особенно моллюсков-фильтраторов (дрейссены, монодакны). Для солоноватоводных моллюсков такое ухудшение трофических условий наряду с возрастанием солености воды оказалось одной из главных причин уменьшения их биомассы в период установившегося режима зарегулированного стока.

### **КОЛЕБАНИЯ УЛОВОВ РЫБ И ПРОДУКЦИИ БЕНТОСА В СЕВЕРНОМ КАСПИИ**

Как было указано выше, общий запас корма полупроходных рыб к настоящему времени сильно уменьшился вследствие резкого сокращения кормовой базы воблы, тогда как кормовая база леща и молоди осетровых в 1963—1969 гг. была даже в лучшем состоянии, чем в 1950—1955 гг. Запас корма для взрослых осетровых в Северном Каспии после зарегулирования стока Волги увеличился.

Уловы (в тыс. ц) полупроходных бентосоядных и хищных рыб в Северном Каспии  
и рыбопродуктивность (в кг/га) (по данным Гуревича и Лопатина, 1962)

Год	Лещ		Вобла		Судак		Сазан		Всего	
	тыс. ц	кг/га	тыс. ц	кг/га	тыс. ц	кг/га	тыс. ц	кг/га	тыс. ц	кг/га
1931	453,0	4,0	2394,9	21,4	755,0	6,8	169,0	1,5	3771,9	33,7
1932	182,3	1,6	1176,0	10,4	455,6	4,0	186,3	1,6	2000,2	17,6
1933	249,9	2,2	998,2	15,3	566,0	5,0	162,2	1,4	1976,3	23,9
Среднее	295,1	2,6	1523,0	15,7	592,2	5,3	172,8	1,5	2583,1	25,1
1934	641,8	5,9	1712,0	15,7	666,8	6,1	135,7	1,2	3156,3	28,9
1935	1025,0	9,6	1474,2	16,2	539,9	5,1	107,4	1,0	3146,5	31,9
1936	1041,3	10,1	1721,4	16,7	514,6	5,0	220,4	2,1	3497,7	33,9
1937	469,3	4,6	1242,1	12,4	329,4	3,3	114,0	1,1	2154,8	21,4
Среднее	791,5	7,5	1537,4	15,2	512,7	4,9	144,4	1,3	2989,0	28,9
1938	471,5	4,9	968,3	10,0	363,5	3,8	80,4	0,8	1883,7	19,5
1939	669,1	7,2	569,6	6,1	385,6	4,2	113,6	1,2	1737,9	18,7
1940	615,4	6,9	488,8	5,4	326,3	3,7	108,6	1,2	1539,1	17,2
Среднее	585,3	6,3	675,6	7,2	358,5	3,9	100,9	1,1	1720,3	18,5
1941	590,8	6,6	550,2	6,2	383,8	4,3	115,1	1,3	1639,9	18,4
1942	474,9	5,3	450,1	5,0	295,2	3,3	137,0	1,5	1357,2	15,1
1943	624,0	6,2	692,9	7,7	331,5	3,7	207,3	2,3	1855,7	19,9
1944	792,9	8,9	616,8	6,9	411,8	4,6	190,4	2,1	2011,9	22,5
1945	849,5	9,8	615,3	7,1	294,2	3,4	159,7	1,8	1918,7	22,1
1946	876,3	9,9	551,9	6,2	314,9	3,6	168,2	1,9	1911,3	21,6
Среднее	701,4	7,8	579,5	6,5	338,6	3,8	162,9	1,8	1782,4	19,9
1947	606,4	6,7	377,3	4,2	326,6	3,6	264,9	2,9	1575,2	17,4
1948	621,8	6,9	404,7	4,5	546,0	6,0	265,7	2,9	1838,2	20,3
1949	785,7	8,8	695,4	7,8	423,4	4,7	275,7	3,1	2180,2	24,4
Среднее	671,3	7,5	492,5	5,5	432,0	4,8	268,8	3,0	1864,6	20,8
1950	738,9	8,5	544,6	6,3	284,5	3,3	300,4	3,5	1863,4	21,6
1951	495,6	5,8	597,4	7,0	332,2	3,9	245,2	2,9	1670,4	19,4
1952	323,3	3,8	595,0	7,0	259,0	3,0	113,7	1,3	1291,0	15,1
1953	251,2	3,0	538,0	6,4	234,0	2,8	99,1	1,2	1122,3	13,4
1954	354,3	4,2	855,3	10,2	304,8	3,6	185,3	2,2	1699,7	20,2
1955	350,8	4,2	1016,6	12,2	278,4	3,3	180,0	2,1	1825,8	21,8
Среднее	418,2	4,9	691,1	8,2	282,2	3,3	187,3	2,2	1578,8	18,6
1956	270,9	3,3	615,5	7,4	198,0	2,4	135,3	1,6	1219,7	14,7
1957	245,4	2,9	409,7	4,9	148,8	1,8	87,7	1,0	891,6	10,6
1958	328,2	3,8	511,2	6,0	179,1	2,1	93,6	1,1	1112,1	13,0
1959	305,2	3,5	541,0	6,3	137,0	1,6	67,2	0,8	1050,4	12,2
1960	227,1	2,7	597,6	7,0	136,8	1,6	57,9	0,7	1019,4	12,0
1961	205,0	2,5	382,7	4,6	124,5	1,5	58,8	0,7	771,0	9,3
Среднее	263,6	3,1	509,6	6,0	154,0	1,8	83,4	1,0	1010,7	12,0
1962	148,2	1,8	224,4	2,7	59,4	0,7	53,6	0,6	485,6	5,8
1963	168,9	2,0	236,7	2,8	42,6	0,5	33,7	0,4	481,9	5,7
1964	192,3	2,3	197,9	2,4	43,3	0,5	28,5	0,3	462,0	5,5
1965	182,4	2,2	174,8	2,1	63,3	0,8	24,2	0,3	444,7	5,4
Среднее	172,9	2,1	208,4	2,5	52,1	0,6	35,0	0,4	468,4	5,6
1966	180,1	2,1	147,0	1,7	65,9	0,8	22,4	0,3	415,4	4,9
1967	258,5	3,2	186,3	2,3	55,5	0,7	24,8	0,3	525,1	6,5
1968	209,1	2,5	133,4	1,6	53,2	0,6	24,4	0,3	420,1	5,0
1969	220,7	2,7	148,5	1,8	24,3	0,3	29,0	0,3	422,5	5,1
Среднее	217,1	2,6	153,8	1,8	49,7	0,6	25,1	0,3	445,7	5,3
1962—1969	195,0	2,3	181,1	2,2	50,9	0,6	30,0	0,3	457,0	5,4

Одновременно с колебаниями биомассы кормовых организмов со-лоноватоводного и прибрежного комплексов происходили изменения за-паса, численности и уловов рыб-потребителей.

В табл. 5, кроме уловов воблы и леща,— главных потребителей со-лоноватоводных моллюсков, высших ракообразных, каспийских червей и хирономид,— приведены уловы сазана, который кормится в районах опресненного взморья, и судака, питающегося воблой.

После резкого падения уровня моря (1938—1940 гг.) больше чем вдвое снизились уловы воблы и все последующие годы держались на этом низком уровне, составляя в конце пятидесятых и начале шестидеся-тых годов только  $\frac{1}{3}$  ее продукции в первой половине тридцатых годов.

Уловы леща, судака, сазана не претерпели сильных изменений после падения уровня и оставались высокими до пятидесятых годов, когда намечилось снижение продукции большинства ценных промысловых рыб Северного Каспия (кроме мелкого частика и хищников).

Сопоставление изменений кормовой базы и уловов полупроходных рыб (табл. 6) показало, что со времени начала падения уровня Каспия (1934—1937 гг.) до периода, предшествующего зарегулированию стока Волги (1950—1955 гг.), сокращение улова воблы, леща, судака и сазана было почти пропорциональным уменьшению их кормовой базы в Север-ном Каспии. При значительном увеличении запаса корма в 1956—1961 гг. уловы рыб продолжали падать, что свидетельствует о недостаточном ис-пользовании кормовой базы.

Таблица 6

Изменение кормовой базы и уловов полупроходных рыб в Северном Каспии

Периоды	Кормовая база		Уловы	
	г/м <sup>2</sup>	тыс. т	кг/га	тыс. т
1934—1937 гг. . . . .	25,2*	2678,8*	28,9	298,9
1950—1955 гг. . . . .	13,3	1130,5	18,6	157,9
1956—1961 гг. . . . .	23,2	1948,8	12,0	101,1
1962—1969 гг. . . . .	11,4	940,2	5,4	45,7

\*Данные за 1935 г.

С 1962 г. введены новые правила рыболовства и данные по уловам не вполне сравнимы. Однако можно заметить, что при уменьшении запасов корма в 1962—1969 гг. по сравнению с 1950—1955 гг. в 1,2 раза уло-вы рыб уменьшились более чем втрое.

Вследствие нарушения условий размножения полупроходных рыб в дельте в годы зарегулирования стока Волги и сокращения численности этих рыб уловы уже не отражают действительной рыбопродуктивности Северного Каспия. В связи с этим для оценки потенциальной мощности кормовой базы полупроходных рыб мы считаем целесообразным сопоставить продукцию кормовых организмов для разных периодов.

Минимальная величина продукции без естественной смертности складывается из массы донных организмов, потребленных в течение года рыбами, и биомассы их, учтенной на дне. Первая величина определялась путем умножения улова на кормовой коэффициент. Кормовые коэффици-енты были определены расчетным путем по методу Винберга (1956), при этом были использованы многолетние данные о массе рыб различ-ных возрастов (Земская, 1958; Танасийчук, 1959; Сергеева, 1961; Кузь-мин, 1961; Бердичевский, 1959; Шорыгин, 1952).

Кормовые коэффициенты, выражающие отношение калорийности корма к приросту, оказались следующими.

Рыба	Возраст, лет	Кормовой коэффициент	Рыба	Возраст, лет	Кормовой коэффициент
Вобла	До 6	7,5	Севрюга	До 13	13,0
Лещ	До 8	7,0	Белуга	До 28	15,0
Судак	До 5	4,0	Осетр, севрюга	До 3	4,0
Осетр	До 20	12,0			

При этом была принята следующая калорийность 1 г сырого вещества.

Вид	Калорийность, кал.	Вид	Калорийность, кал.
Каспийские ракообразные	695	Амфаретиды	1014
Хирономиды	847	Моллюски	274
Олигохеты	1014	Рыба	1000
Нереис	1014		

Для перехода от кормовых коэффициентов по калориям к кормовым коэффициентам по сырой массе были определены переходные коэффициенты на основании данных о составе пищи рыб в разные годы (табл. 7—9), калорийности корма и рыбы.

Таблица 7

Состав пищи (в %) леща Северного Каспия (по Шорыгину, 1952; Бирштейну, 1952; Саенковой, 1947, 1964)

Пищевые организмы	1935 г.	1941 г.	1948 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.
Адакна	11,8	7,1	0,6	13,0	8,1	4,1	7,2
Монодакна	1,5	1,2	45,3	6,7	5,4	3,7	1,5
Дрейссена	2,6	<0,1	8,2	1,8	1,3	2,2	2,2
Дидакна	0,9	—	—	—	—	—	—
Брюхоногие	1,3	<0,1	—	—	—	—	—
Абра	—	—	—	—	—	—	—
Прочие	0,5	—	3,6	1,1	0,6	1,1	1,3
Все моллюски	18,6	8,3	57,7	22,6	15,4	11,1	12,2
Кумаец	37,6	20,0	14,6	19,3	17,1	22,7	27,2
Гаммариды	5,1	15,7	3,1	3,2	6,2	8,2	3,8
Корофиды	19,2	32,8	3,9	12,4	11,3	11,4	12,1
Мизиды	3,8	<0,1	—	—	—	—	—
Остракоды	2,6	0,6	—	—	—	—	—
Прочие	—	—	2,5	17,5	9,4	4,2	4,1
Все ракообразные	68,3	69,1	24,1	52,4	44,0	46,5	47,2
Амфаретиды	3,8	17,2	1,0	7,3	17,0	15,5	14,8
Нереис	—	—	5,4	6,8	3,2	4,4	3,4
Олигохеты	1,3	0,7	5,3	6,4	10,8	18,2	15,9
Пиявки	1,7	0,3	0,1	1,4	0,6	0,3	0,1
Все черви	6,8	18,2	11,8	21,9	31,6	38,4	34,2
Хирономиды	5,1	3,1	5,6	1,8	4,2	2,1	3,2
Кардилофора	0,4	<0,1	0,2	0,1	0,2	0,1	0,2
Растения	0,3	1,1	0,5	1,2	3,2	1,6	2,2
Рыба	0,5	0,1	0,1	—	1,4	0,2	0,8
Всего	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Таким образом, были получены сведения об общем количестве потребленной рыбами пищи и массе отдельных видов и групп кормовых организмов, составляющих пищевой рацион. Данные о потреблении рыбами кормовых организмов, их биомассе и продукции приведены на рис. 5—11. Для периода 1930—1941 гг. использованы данные за 1935, 1937 и



Таблица 8

Состав пищи (в %) воблы Северного Каспия (по Желтенковой, 1951; Бирштейну, 1952; Саенковой, 1947, 1964)

Пищевые организмы	1935 г. (лето)	1937 г. (в среднем за год)	1941 г. (лето)	1948 г. (июнь)	1954 г. (лето)	1955 г. (лето)	1956 г. (лето)	1957 г. (лето)
Адакна . . . . .	15,6	11,9	21,4	3,0	2,5	6,1	8,0	6,4
Монодакна . . . . .	16,5	37,7	16,0	14,3	25,3	34,1	39,8	40,1
Дрейссена . . . . .	43,8	2,3	15,1	52,4	29,5	33,4	26,7	24,2
Дидакна . . . . .	5,7	0,2	11,2	—	5,7	1,8	—	0,1
Брюхоногие . . . . .	2,1	—	0,9	—	0,3	1,1	2,2	1,8
Прочие . . . . .	2,3	2,7	—	3,8	—	—	—	—
Синдесмия . . . . .	—	—	1,9	—	—	—	0,9	4,2
Все моллюски . . . . .	86,0	54,8	66,5	73,5	63,3	76,5	77,6	76,8
Кумацеи . . . . .	1,4	20,0	1,5	0,2	2,9	1,8	1,0	2,3
Гаммариды . . . . .	1,5	1,3	7,0	7,8	0,5	3,2	1,9	2,9
Корофииды . . . . .	3,0	0,3	2,3	1,1	5,5	3,1	2,2	3,0
Мизиды . . . . .	0,6	0,3	0,4	—	0,7	1,3	2,0	2,7
Остракоды . . . . .	0,6	5,7	—	3,8	8,7	3,4	0,5	0,8
Баланусы . . . . .	—	—	—	—	—	—	0,1	0,1
Все ракообразные . . . . .	7,1	27,6	11,2	12,9	18,3	12,8	7,7	11,8
Амфаретиды . . . . .	—	4,0	0,1	0,1	0,1	1,7	1,3	0,1
Нереис . . . . .	—	—	—	3,0	3,4	1,4	1,4	1,2
Олигохеты . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—
Пиявки . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—
Все черви . . . . .	0,4	4,0	0,1	3,1	4,4	3,1	2,7	1,3
Хирономиды . . . . .	0,3	7,8	0,2	0,6	0,1	0,2	0,7	0,0
Кардиофора . . . . .	3,6	4,8	0,5	5,0	1,5	1,3	1,3	0,1
Растения . . . . .	1,8	0,1	17,0	4,0	11,9	5,9	9,1	9,6
Рыба . . . . .	0,8	0,9	4,5	0,9	0,5	0,2	0,9	0,4
Всего . . . . .	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Таблица 9

Состав пищи (в %) судака по возрастным группам (по данным А. А. Шорыгина, 1952, о составе пищи судака различных размеров и данным А. Г. Кузьмина, 1961, о размерах судака различного возраста)

Пищевые организмы	Возраст. годы				
	1	2	3	4	5
Ракообразные (мизиды) . . . . .	44,1	11,7	0,5	0,1	0,0
Бычки и пугловки . . . . .	35,0	52,1	50,1	30,8	14,1
Сельдевые (кильки, сельди) . . . . .	5,5	28,6	24,3	15,0	6,7
Вобла и другие карповые . . . . .	15,4	7,6	25,1	54,1	79,2
Всего . . . . .	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
в том числе рыбы . . . . .	55,9	88,3	99,5	99,9	100,0

1941 гг.; для 1945—1950 гг. — о питании рыб за 1948 г., для 1951—1954 — за 1954 г.; для 1955—1961 гг. — за 1955—1957 гг.

На большинстве рисунков отмечается совпадение хода кривых биомассы и потребления кормовых организмов, что свидетельствует о соответствии между наличием корма и его использованием в Северном Каспии. Только для рассмотренных первых лет зарегулированного стока кривые биомассы и потребления расходятся.

Продукция кормовых организмов воблы и леща (рис. 5), высокая в 1935 г., за период резкого падения уровня моря и осолонения Северного Каспия сократилась в 2—3 раза. В сороковых годах при увеличении стока Волги, понижении солености и некоторой стабилизации

уровня моря наблюдалось повышение продукции корма. С 1949—1954 гг. наступил новый относительно маловодный период, который привел к новому падению уровня моря и повышению солености. В этих условиях продукция кормовых организмов полупроходных рыб вновь понизилась. Высокий волжский сток в 1955, 1957 и 1958 гг. обусловил повышение уровня моря, понижение солености и увеличение (по сравнению с началом пятидесятих годов) продукции кормовых организмов воблы и леща. В 1945—1962 гг. продукция кормовых организмов, несмотря на колебания, всегда была ниже, чем в 1935 г. (начало падения уровня моря).

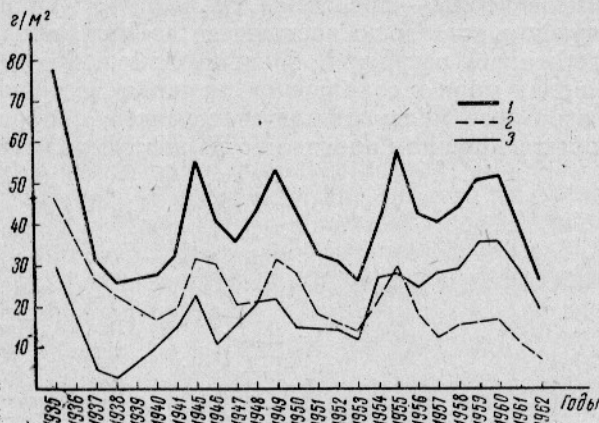


Рис. 5. Продукция, потребление и биомасса солоноватоводных моллюсков, каспийских червей, хирономид и высших ракообразных в Северном Каспии (в  $г/м^2$ ):

1 — продукция; 2 — потребление; 3 — биомасса

В первые годы после зарегулирования стока Волги плотинами Куйбышевского и Волгоградского гидроузлов (1956—1962 гг.) продукция кормовых организмов воблы и леща колебалась в тех же пределах, что и в период 1945—1955 гг.

Важно рассмотреть, как колебалась продукция основных наиболее важных групп кормовых организмов воблы и леща.

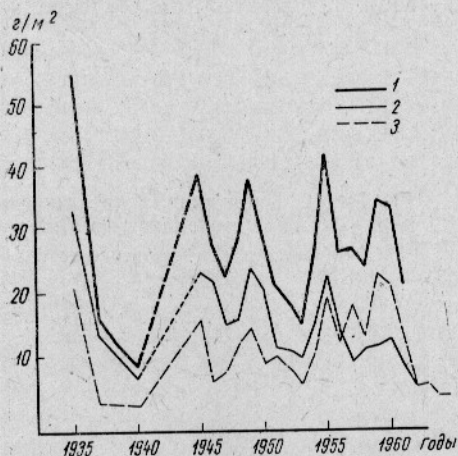


Рис. 6. Продукция, потребление и биомасса солоноватоводных моллюсков (адакна, монодакна, дрейссена) в Северном Каспии (в  $г/м^2$ ):

1 — продукция; 2 — потребление; 3 — биомасса

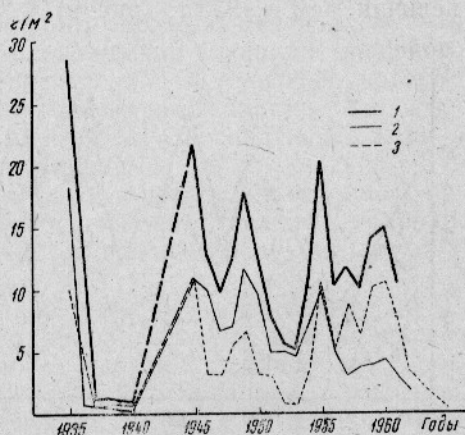


Рис. 7. Продукция, потребление и биомасса дрейссены (в  $г/м^2$ ):

1 — продукция; 2 — потребление; 3 — биомасса

Из рис. 6 видно, что колебание продукции солонатоводных моллюсков (дрейссены, адакны, монодакны) сходно с характером колебаний всех кормовых организмов воблы и леща (см. рис. 5). Отмечается снижение биомассы, потребления и продукции этих моллюсков в тридцатых годах, затем в 1950—1953 гг., в последующие годы — восстановление до уровня, наблюдаемого в 1945—1949 гг.

В колебаниях продукции различных видов солонатоводных моллюсков имеются некоторые особенности. Наиболее резко в период падения уровня моря (1937—1940 гг.) снизилась продукция основных кормовых организмов воблы — дрейссены (в 30 раз) и адакны (в 5 раз). Во все последующие годы и до настоящего времени продукция адакны и дрейссены держалась на уровне более низком чем в 1935 г. Вследствие падения уровня моря и сокращения площади Северного Каспия были потеряны огромные мелководные опресненные прибрежные районы моря, дно которых в прошлом плотно населяли эти моллюски (рис. 7 и 8).

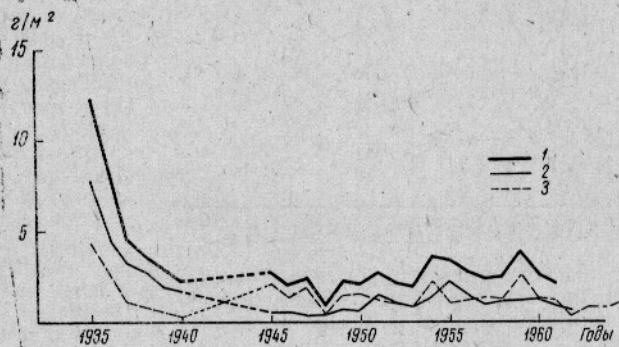


Рис. 8. Продукция, потребление и биомасса адакны (в  $г/м^2$ ):  
1 — продукция; 2 — потребление; 3 — биомасса

В отличие от адакны и дрейссены меньше пострадала от падения уровня и осолонения Северного Каспия продукция монодакны — вида, обитающего в более глубоких местах и выносящего большие колебания солёности (по Виноградову — 3—12‰). В последующие годы (1945—1960 гг.) после периода падения уровня моря запас монодакны в Северном Каспии значительно увеличился и она стала играть существенную роль в пище рыб. Продукция ее в 1945—1962 гг. достигала более высоких величин, чем в 1935 г. (рис. 9).

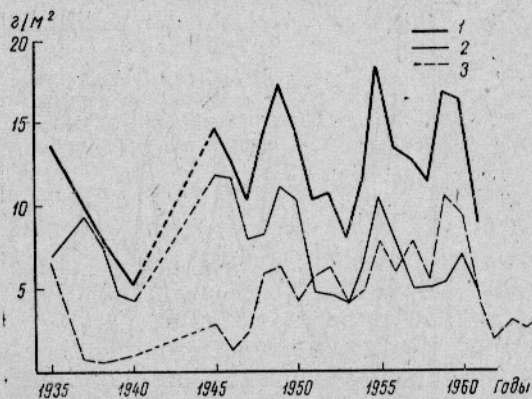


Рис. 9. Продукция, потребление и биомасса монодакны (в  $г/м^2$ ):  
1 — продукция; 2 — потребление; 3 — биомасса

Относительно меньше, чем солонатоводные моллюски, пострадали высшие ракообразные, что обуславливалось их эвригалинностью (0—13‰) и большим разнообразием биологических особенностей видов, входящих в эту группу (рис. 10).

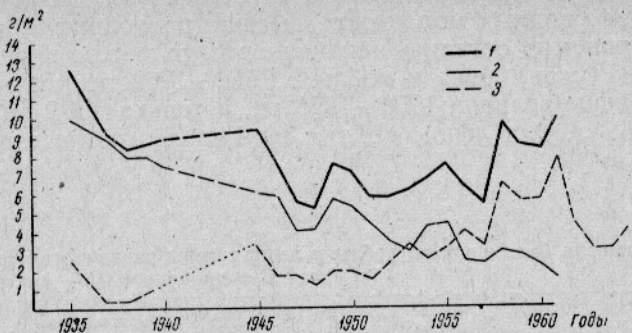


Рис. 10. Продукция, биомасса и потребление высших ракообразных (корофииды, гаммариды, кумацеи) (в г/м<sup>2</sup>):

1 — продукция; 2 — потребление; 3 — биомасса

В период резкого падения уровня моря и осолонения Северного Каспия пышно развивались каспийские черви (амфаретиды) и олигохеты (рис. 11). С 1935 по 1940 г. их биомасса и продукция увеличились более чем в 2 раза. По-видимому, вследствие резкого снижения продукции моллюсков и их гибели вследствие повышения солености эти детритоядные организмы получили особенно благоприятные условия для развития. В дальнейшем (1945—1955 гг.) продукция их понизилась и только в 1956—1962 гг. вновь возросла.

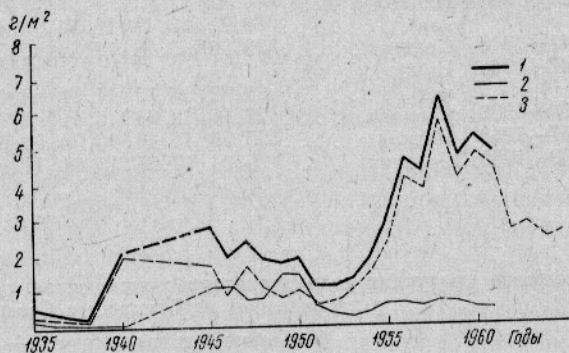


Рис. 11. Продукция, потребление и биомасса олигохет (в г/м<sup>2</sup>):

1 — продукция; 2 — потребление; 3 — биомасса

Таким образом, в 1935—1940 гг. резкое снижение продукции кормовых организмов воблы и леща произошло вследствие уменьшения запаса солонатоводных моллюсков — корма воблы. В связи с тем что в результате падения уровня моря и сокращения площади Северного Каспия были потеряны прибрежные опресненные мелководья, которые в прошлом плотно заселяли моллюски, — дрейссена и адакна, общая величина продукции кормовых организмов воблы в последующий период хотя и колебалась, но была значительно ниже.

В табл. 10 приведены данные о биомассе и продукции кормовых организмов воблы и леща и продукции этих рыб по отдельным гидрологическим периодам, а также определено отношение продукции корма к продукции рыб-потребителей.

Из данных табл. 10 видно, что в 1959—1962 гг. продукция кормовых организмов воблы и леща держалась приблизительно на том же уровне, что и в 1947—1956 гг. Следовательно, и рыбная продукция могла бы быть такой же или примерно в 2 раза больше получаемой. Среднее за период 1935—1956 гг. отношение продукции корма к продукции рыбы близко к 30, а минимальный П/Б коэффициент (без учета естественной смертности), как следует из табл. 11, равен 2,7 (3).

В 1963—1969 гг. плотность и общий запас кормовых организмов воблы и леща сократились по сравнению с 1950—1955 гг. в 1,2 раза (см.

табл. 6). Если исходить из представления, что П/Б коэффициенты солоноватоводных моллюсков, высших ракообразных, каспийских полихет и хирономид остались неизменными, то можно предположить, что продукция (улов) леща и воibly в 1962—1969 гг. могла бы быть не в 3 раза меньше величин 1950—1955 гг., а только в 1,2 раза. Средний за 1950—1955 гг. улов леща (418 тыс. ц) и воibly (691 тыс. ц) составил 1100 тыс. ц.

Таблица 10

**Кормовая база и уловы воibly и леща в годы различного осолонения Северного Каспия (биомасса Б и продукция П — в г/м<sup>2</sup>)**

Годы	Степень осолонения Северного Каспия	Кормовая база воibly (солоноватоводные моллюски)		Кормовая база леща и молоди воibly (ракообразные, черви, адакна)		Кормовая база воibly и леща (всего)		Производство воibly (уловы)	Производство леща (уловы)	Общая продукция (уловы) леща и воibly	Отношение продукции корма к продукции рыбы
		П	Б	П	Б	П	Б				
1935	Повышенная . . .	50,21	22,17	27,75	8,51	77,96	30,68	1,62	0,96	2,58	30,2
1934—1937	Повышенная . . .	31,60	12,25	22,94	5,21	54,54	17,46	1,52	0,75	2,27	24,0
1938—1940	Наиболее высокая . . . . .	9,77	3,47	16,74	3,47	26,51	6,94	0,72	0,63	1,35	19,6
1941—1946	Средняя . . . . .	25,96	9,13	17,58	7,54	43,54	16,67	0,65	0,78	1,43	30,4
1947—1949	Наиболее низкая . . . . .	32,57	15,15	11,77	4,69	44,34	19,84	0,55	0,75	1,30	34,1
1950—1956	Средняя . . . . .	26,11	12,04	12,91	4,70	39,02	16,74	0,72	0,47	1,19	32,8
1957—1958	Низкая . . . . .	25,26	16,40	16,98	12,00	42,24	28,40	0,54	0,33	0,87	48,5
1959—1962	Средняя . . . . .	26,04	17,65	15,64	11,97	41,68	29,62	0,36	0,26	0,62	67,2

Таблица 11

**Отношение продукции солоноватоводных моллюсков, ракообразных, каспийских червей и хирономид к их биомассе в Северном Каспии (биомасса Б и продукция П — в г/м<sup>2</sup>)**

Годы	Солоноватоводные моллюски		Высшие ракообразные		Черви и хирономиды		Всего		Отношение биомассы и продукции (коэффициент П/Б)
	Б	П	Б	П	Б	П	Б	П	
1935	26,66	62,61	2,61	12,58	1,41	2,77	30,68	77,96	2,54
1934—1937	15,10	40,08	1,49	10,91	0,86	3,54	17,45	54,53	3,12
1938—1940	4,16	12,77	0,87	8,64	1,90	5,32	6,93	26,73	3,85
1941—1946	11,99	30,48	2,77	8,93	1,90	4,09	16,66	43,50	2,61
1947—1949	16,58	34,49	1,59	6,21	1,68	3,64	19,85	44,32	2,23
1950—1956	13,38	28,82	2,70	6,55	2,11	3,65	18,19	39,02	2,14
Среднее за 1935—1956	—	—	—	—	—	—	—	—	2,7

По плотности на единицу площади и общим запасам корма для леща показатели 1963—1969 гг. были выше, чем в 1950—1955 гг. (см. табл. 2). Из этого можно заключить, что низкие уловы леща в 1962—1968 гг., составившие около 200 тыс. ц, не были следствием недостатка корма.

Плотность и запасы корма для воibly в 1963—1969 гг. уменьшились менее чем вдвое по сравнению с 1950—1955 гг., уловы ее сократились более чем в 3 раза (см. табл. 2 и 5).

Видимо, не запасы корма, а другие причины ограничивают продукцию воблы, тем более что, как известно, при недостатке моллюсков она легко переходит на потребление ракообразных (Желтенкова, 1951).

Изучение факторов, ограничивающих продукцию кормовых организмов и использование кормовой базы полупроходными рыбами, представляет наиболее актуальную задачу для гидробиологов и ихтиологов, работающих на Северном Каспии.

### Выводы

Биомасса и продукция донных беспозвоночных, составляющих кормовую базу бентосоядных рыб, колеблются в зависимости от изменения гидрологического режима моря. За последние 30 лет (1935—1965 гг.) было несколько периодов увеличения и резкого снижения биомассы и продукции.

После падения уровня Каспия продукция кормовых организмов полупроходных рыб, несмотря на колебания, всегда были ниже величины 1935 г., отражающих состояние бентоса Северного Каспия в самом начале падения уровня моря.

От падения уровня Каспия наиболее сильно пострадала кормовая база воблы, так как обсохли опресненные мелководья, которые в прошлом плотно заселял такой излюбленный объект питания воблы, как дрейссена.

В период залиitia и формирования Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ наблюдались опреснение Северного Каспия в результате многолетних лет (1955, 1957 и 1958 гг.) и повышенный сброс Волгой в море соединений азота и фосфора.

В этих условиях произошла вспышка количественного развития донных беспозвоночных всех представленных фаунистических комплексов в бентосе Северного Каспия. В период с 1956 по 1961 г. имелся значительный избыток продукции корма полупроходных рыб.

В условиях установившегося режима зарегулированного стока Волги (1963—1969 гг.) соленость Северного Каспия повысилась, вынос фосфатов в наиболее ответственное время вегетационного периода (весной) уменьшился, снизилась продукция первичного органического вещества.

Особенно сильно в этих условиях сократилась кормовая база воблы — удельная и общая биомасса солоноватоводных реликтовых моллюсков-фильтраторов. Биомасса и запасы высших ракообразных, каспийских полихет (амфаретид) и хирономид (составляющих кормовую базу леща, молоди воблы и осетровых) не уменьшились по сравнению с периодом до зарегулирования стока Волги (1950—1955 гг.).

Это связано с эвригалинностью многих представителей этих групп и обитанием в прибрежном мелководье Северного Каспия, где донные беспозвоночные, особенно детритофаги, достаточно обеспечены пищей.

Биомасса донных беспозвоночных морского комплекса (абра, церас-тодерма, нерейс), доступных главным образом взрослым осетру и севрюге, хотя и уменьшилась в годы установившегося режима по сравнению с первыми годами зарегулированного стока Волги, но была значительно выше, чем в периоды незарегулированного стока Волги.

### Список использованной литературы

- Абрамов Б. Н. Многолетние колебания содержания кислорода и биогенных элементов в воде Северного и Южного Каспия. — «Труды ВНИРО». 1959, т. XXXVIII.  
Барсукова Л. А. Гидрохимический режим волжской аванделты в районе Кировского банка. — «Труды КаспНИРО». 1952, т. XII.  
Барсукова Л. А. Волжский биогенный сток в Каспийское море до гидростроительства. — «Труды КаспНИРО». 1957, т. XIII.

- Барсукова Л. А. Биогенный сток Волги в первые годы зарегулирования стока у Куйбышева.— «Труды КаспНИРО». 1962, т. XVIII.
- Барсукова Л. А. Биогенный сток Волги в первые годы зарегулирования стока у Волгограда.— «Труды КаспНИРО». 1965, т. XX.
- Барсукова Л. А. Биогенный сток Волги (у Астрахани).— В сб.: «Химические процессы в морях и океанах». М., «Наука», 1966.
- Барсукова Л. А. Биогенный сток Волги в 1963—1964 гг.— «Труды КаспНИРХ». 1967, т. XXIII.
- Бердичевский Л. С. Биологические принципы регулирования северокаспийского рыболовства.— «Зоологический журнал». 1959, т. 38, вып. 1.
- Бесчетнова Э. И. Изменение основных элементов гидрологического режима нижнего течения Волги после зарегулирования ее стока.— «Труды КаспНИРХ». 1967, т. XXIII.
- Бирштейн Я. А. Бентос Каспийского моря.— «Зоологический журнал». 1939, т. XVII, вып. 3.
- Бирштейн Я. А. Годовые изменения бентоса Северного Каспия.— «Зоологический журнал». 1945, т. 24, вып. 3.
- Бирштейн Я. А. Питание бентосоядных рыб Каспия (кроме осетровых) в 1948—1949 гг. и использование ими *Nereis succinea*.— В сб.: «Материалы к познанию фауны и флоры». Изд. МОИП, 1952, вып. 33.
- Бруевич С. В. Гидрохимия Среднего и Южного Каспия. М., Изд. АН СССР, 1937.
- Бруевич С. В. Динамика химического состава Каспийского моря в период падения его уровня (1935—1937 гг.).— «Известия Государственного географического общества». 1939, № 6.
- Бруевич С. В. Гидрохимический облик Каспийского моря в 1938 г.— «Труды по комплексному изучению Каспийского моря». 1941, вып. XIV.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во Белорусского государственного университета. Минск, 1956.
- Винецкая Н. И. Соленость вод Северного Каспия.— «Труды ВНИРО». 1959а, т. XXVIII.
- Винецкая Н. И. Изменение уровня Каспийского моря и режим солености его северной части за последнее двадцатилетие.— «Труды океанографической комиссии». 1959в, т. V.
- Винецкая Н. И. Первичная продукция Северного Каспия.— В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961.
- Винецкая Н. И. Многолетние и сезонные изменения гидрохимического режима Северного Каспия до зарегулирования стока Волги.— «Труды КаспНИРО». 1962, т. XVIII.
- Винецкая Н. И. Первичная продукция Северного Каспия.— «Труды КаспНИРО». 1965, т. XX.
- Винецкая Н. И. Зависимость уловов промысловых рыб и замедленного роста воблы от биогенного стока Волги и величины первичной продукции Северного Каспия.— «Труды ВНИРО». 1966а, т. LX.
- Винецкая Н. И. Фосфатный фосфор и первичная продукция северной части Каспийского моря.— В сб.: «Химические процессы в морях и океанах». М., «Наука», 1966б.
- Винецкая Н. И. Гидрологический режим Северного Каспия после зарегулирования стока Волги.— «Труды КаспНИРО». 1968, т. 24.
- Виноградов Л. Г. Многолетние изменения северокаспийского бентоса.— «Труды ВНИРО». 1959, т. 38.
- Виноградов Л. Г. Возможные пути мелиорации Северного Каспия. (Материалы Всесоюзного совещания по проблеме Каспийского моря. Изд. АН Азерб. ССР. Баку, 1963.)
- Гершанович Д. Е., Грундульс З. С. Взвешенные вещества в водах Северного Каспия.— «Труды ВНИРО». 1969, т. LXV.
- Горбунов К. В. Распад остатков высших водных растений и его экологическая роль в водоемах нижней зоны дельты Волги.— «Труды Всесоюзного гидробиологического общества». 1952, т. V.
- Горбунов К. В. Биосток низовьев дельты Волги в период зарегулированного стока на примере протока Быстрой. Тезисы докладов Первой конференции по изучению водоемов бассейна Волги («Волга I»). Тольятти, 1968.
- Гудков М. П., Горшкова Т. И. Изменение содержания органического вещества в осадках Северного Каспия в связи с падением уровня.— «Труды ВНИРО». 1959, т. XXXVIII.
- Гуревич Г., Лопатин С. Добыча рыбы и морского зверя в Каспийском бассейне (статистический справочник). Астрахань, «Волга», 1962.
- Гусева Н. И. Изменения в содержании биогенных веществ Куйбышевского водохранилища в период его становления. Тезисы докладов Первой конференции по изучению водоемов бассейна Волги («Волга I»). Тольятти, 1968.
- Желтенкова М. В. О пищевой пластичности воблы.— «Труды ВНИРО». 1951, т. XVIII.
- Зайцев Г. Н. Некоторые закономерности многолетних изменений уровня моря и солености северной части Каспийского моря.— «Океанология». 1965, т. V, вып. 9

- Земская К. А. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности.— «Труды ВНИРО». 1958, т. XXXIV.
- Зенин А. А. Гидрохимия Волги и ее водохранилищ. Л., Гидрометеиздат, 1965.
- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. «Советская наука», 1947.
- Иванов К. И. Основные черты гидрохимического режима предустьевое пространство Волги и северной части Каспийского моря.— «Труды ГОИН». 1968, вып. 4 (16).
- Ивлев В. С., Мухаревская М. И. Гидрохимическая характеристика и особенности распределения планктона авандельты Волги.— «Труды Астраханского заповедника». 1965, вып. 10.
- Карпевич А. Ф. Влияние условий среды на изменение фауны Северного Каспия.— «Доклады ВНИРО». 1952, вып. 1.
- Карпевич А. Ф., Полякова Б. Г. Аклиматизации синдесмии в Каспийское море.— «Рыбное хозяйство». 1956, № 8.
- Катунин Д. Н. Режим солёности северной части Каспийского моря в современных условиях.— «Труды КаспНИРХа». 1967, т. XXIII.
- Косова А. А. Питание молоди рыб в култушной зоне и в авандельте Волги.— «Труды Астраханского заповедника». 1965, вып. 10.
- Косарев А. Н. Многолетняя изменчивость гидрологических характеристик в глубинных слоях Каспийского моря.— «Океанология». 1963, № 1.
- Кузьмин А. Г. Многолетние изменения состава и численности стада волжского судака.— «Труды совещаний Ихтиологической комиссии АН СССР». 1961, вып. 13.
- Кун М. С. О причине заболевания сазана в дельте Волги.— «Зоологический журнал». 1960, т. 39, вып. 10.
- Кун М. С. Планктон Каспийского моря в условиях зарегулированного стока Волги.— В сб.: «Изменения биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия». М., «Наука», 1965.
- Левшакова В. Д. Многолетние изменения весеннего фитопланктона Северного Каспия.— «Труды КаспНИРХа». 1967, т. 23.
- Осадчих В. Ф. Бентос Северного Каспия после зарегулирования стока Волги.— «Зоологический журнал». 1963а, т. 42, вып. 2.
- Осадчих В. Ф. Роль вселенцев в бентосе Северного Каспия.— «Зоологический журнал». 1963б, т. 42, вып. 2.
- Осадчих В. Ф., Моллюск *Syndesmya ovata* (Philippi) в Северном Каспии.— «Труды КаспНИРО». 1965, т. XX.
- Осадчих В. Ф. Изменение биомассы бентоса в Северном Каспии за последнее пятилетие.— «Труды КаспНИРХа», 1968, т. 24.
- Пахомова А. С., Затучная Б. М. Гидрохимия Каспийского моря. Л., Гидрометеиздат, 1966.
- Романова Н. Н. Многолетние изменения биомассы высших ракообразных Северного Каспия.— «ДАН СССР». 1956, т. 109, № 2.
- Романова Н. Н. Распределение бентоса в Среднем и Южном Каспии.— «Зоологический журнал». 1960, т. 39, вып. 6.
- Романова Н. Н., Осадчих В. Ф. Современное состояние зообентоса Каспийского моря.— В сб.: «Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия». М., «Наука», 1965.
- Саенкова А. К. О пищевой конкуренции воблы и леща в Северном Каспии.— «Доклады ВНИРО». 1947, вып. 8.
- Саенкова А. К. Сезонная динамика бентоса Северного Каспия.— «Труды КаспНИРО». 1959, т. XV.
- Саенкова А. К. Питание основных бентосоядных рыб в Северном Каспии в 1954—1957 гг. Сб. 2, «Труды ВНИРО». 1964, т. LXIV.
- Сергеева А. И. Об измелении северокаспийской воблы.— «Труды совещаний Ихтиологической комиссии АН СССР». 1961, вып. 13.
- Танасийчук Н. П. Лещ Северного Каспия.— «Труды КаспНИРО». 1959, т. XV.
- Тарвердиева М. И. Роль акклиматизированных организмов в питании осетра и севрюги Каспийского моря в 1962 г.— В сб.: «Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия». М., «Наука», 1965.
- Чугунов Н. Л. Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны в Северном Каспии и типичных водоемах дельты Волги.— «Труды Астраханской ихтиологической лаборатории». 1923, т. V, вып. 1.
- Шорьгин А. А. Изменения количества и состава бентоса Северного Каспия в 1935—1940 гг.— «Зоологический журнал». 1945, т. 24, вып. 3.
- Шорьгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат, 1952.
- Яблонская Е. А. Водная взвесь как пищевой материал для организмов бентоса Каспийского моря.— «Труды ВНИРО». 1969, т. LXV.



## SUMMARY

The standing crop and production of bottom invertebrates, that serve as food for benthos-feeding fish in the northern Caspian, vary owing to changes in the hydrological and trophic regime of this body of water.

Under the controlled flow regime on the Volga River (1963—1969), the salinity of the northern Caspian increased, whereas the removal of phosphates, and primary production declined.

In these conditions, an essential decrease occurred in the food available to roach (the standing crop and abundance of brackish-water mollusks, filter-feeders). The standing crop of higher crustaceans, Caspian Polychaeta and Chironomidae (the food of bream, younger stages of roach and sturgeons) was not affected, as compared to the period of the non-regulated river flow (1950—1955). This is associated with the euryhalinity of many members of these groups, and their inhabiting the shallow coastal waters of the northern Caspian, where plant detritus is plentiful and the production of phytoplankton is higher than in the open sea.

The standing crop of bottom invertebrates of the marine complex (*Abra*, *Cerastoderma* and *Nereis*), which are primarily grazed upon by sturgeons, increased considerably in comparison with the period of the non-regulated river flow.