

УДК 577.473/474 (262.81)

## МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ БИОМАССЫ РАЗНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ ГРУПП БЕНТОСА СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

Е. А. ЯБЛОНСКАЯ  
ВНИРО

Согласно принятой в советской трофологической литературе классификации донных беспозвоночных по способам и источникам получения пищи (Турпаева, 1948, 1953; Савилов, 1961; Соколова и Нейман, 1966; Кузнецова, 1964; Романова, 1963; Виноградов и Нейман, 1968) в бентосе Северного Каспия можно выделить несколько экологических групп.

1. Неподвижные и малоподвижные сестонофаги или фильтраторы эпифауны (*Mytilaster lineatus*, *Dreissena polymorpha*, *Didacna trigonoides*, *Balanus improvisus*), которые поселяются на поверхности грунта и различных подводных предметах и улавливают пищевые частицы из слоя воды, несколько возвышающегося над дном (наддонная вода).

2. Подвижные, зарывающиеся в грунт сестонофаги или фильтраторы инфауны (*Cerastoderma lamarcki*, *Monodacna angusticostata*, *Adacna vitrea*, некоторые *Gammaridae*, такие как *Pandorites podocerooides*, *Niphargoides quadrimanus* и др.) способны как отфильтровывать пищевой материал из воды, так и брать его с поверхности осадка.

3. Подвижные детритофаги или собиратели эпифауны (многие гаммариды, кумаци, мизиды) живут у дна или в поверхностном слое осадка, собирают пищевой материал с поверхности грунта или различных предметов, находящихся на дне. Так питаются, например, многие скользящие и грызущие подвижные гаммариды.

4. Малоподвижные, зарывающиеся в грунт детритофаги или собиратели инфауны (*Abra ovata*, *Nereis diversicolor*, *Hypaniola kowalewskyi*, *Hypania invalida*, *Chironomus albidus*, *Tanytarsus* sp.) строят в грунте трубочки и ходы, собирают пищевой материал главным образом с поверхности осадка.

5. Буравящие грунт (*Oligochaeta*) проникают в осадок передним концом тела и берут пищевые частицы, захороненные в толще грунта.

6. Хищники или плотоядные (*Rhithropaporeus harrisii*, *Palaemon adspersus*, *P. elegans*, *Cryptochironomus tetrasticta*) охотятся за животной пищей, которая составляет значительную часть их рациона.

Сопоставление распределения биомассы этих групп в период расцвета донной фауны Северного Каспия (1958—1959 гг.) с содержанием

взвешенных веществ и размещением донных отложений позволило выявить некоторые характеристики ареалов массового развития представителей той или иной трофической группировки. Выяснено, что фильтраторы эпифауны наибольшую биомассу образуют в тех районах, где на грунте либо совсем не оседает наилок (пелоген), либо высота его незначительна, а содержание взвеси в воде невысокое. Биотопы эти характеризуются небольшим накоплением органического вещества в грунте и умеренной концентрацией взвешенного органического вещества в воде; в основном это планктон и планктогенный детрит (Яблонская, 1969) (рис. 1).

В Северном Каспии плотные поселения организмов этой группы наблюдаются в области антициклонических круговоротов над склонами Уральской бороздины, на северо-запад от острова Кулалы, на границе со Средним Каспием. В этих районах при слабой аккумуляции органического вещества в донных отложениях и невысокой его концентрации в водах, омывающих биотопы, донные беспозвоночные удовлетворяют пищевые потребности за счет интенсивной фильтрации пищевых частиц, постоянный приток которых обеспечивается подвижностью вод.

Для массового развития зарывающихся в грунт сестронофагов необходима умеренная аккумуляция илистых и органических частиц на поверхности грунта и более высокое содержание взвешенных органических частиц в придонной воде (рис. 2). Яркий пример — распределение северокаспийской монодакни (*M. angusticostata*), высокая биомасса которой постоянно существовала в районе против дельты Волги, который характеризуется обилием детрита и планктона в придонной воде (Яблонская, 1969).

Малоподвижные зарывающиеся в грунт детритофаги (или собиратели инфауны) наиболее обильно заселяют биотопы, характеризующиеся аккумуляцией органического вещества в донных отложениях в результате повышенной его продукции или приноса органических частиц из других районов (рис. 3). В Северном Каспии — это области накопления тонкодисперсных осадков в понижении рельефа на юго-западе моря, у острова Кулалы и в Уральской бороздине.

Подвижные детритофаги (или собиратели эпифауны) напротив избегают районов интенсивной аккумуляции тонкодисперсных осадков и наибольшую биомассу в Северном Каспии создают в прибрежном мелководье. Эти области Северного Каспия отличаются значительной мутностью воды, сюда из дельт рек и прибрежий выносится большое количество растительного детрита (Гершанович и Грундульс, 1969; Яблонская, 1969). Ареал подвижных собирателей в Северном Каспии характеризуется повышенным содержанием взвеси в воде и органического вещества в грунте (рис. 4).

Зависимость между изменением биомассы организмов, питающихся из толщи осадка (тубифицид), и содержанием взвеси и органического вещества в воде и донных отложениях установить не удалось. Тубифициды относятся к наличию или отсутствию наилка (поверхностной пленки) на грунте более безразлично, чем детритофаги, собирающие пищу с поверхности осадка. Видимо, тубифициды питаются теми захороненными в грунте органическими остатками, которые не были утилизированы организмами, питающимися в более высоких ярусах. Во всех типах осадков (кроме чистой ракушки), где имеет место такое захоронение, тубифициды находят себе пищу и при прочих благоприятных условиях могут продуцировать высокую биомассу.

Из-за недостатков методики количественного учета не выяснены

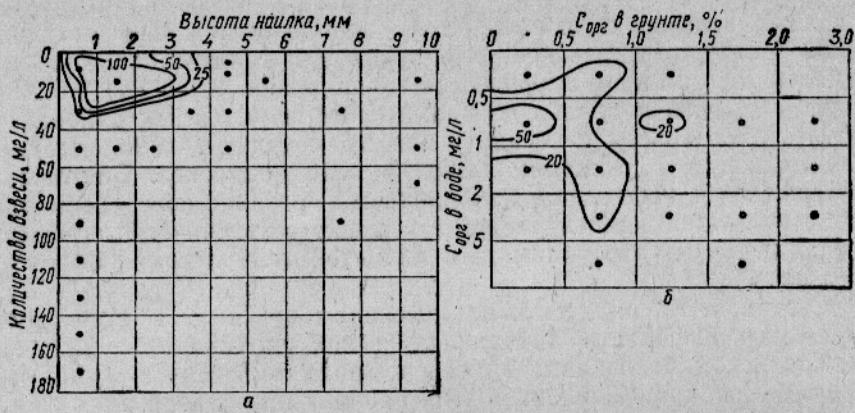


Рис. 1. Трофическая характеристика ареала фильтраторов эпифауны:  
а — содержание взвеси в воде и высота наилка на грунте; б — содержание органического вещества ( $C_{\text{орг}}$ ) в воде и осадке. Линии — изобенты, г/м<sup>2</sup>, точки — станции.

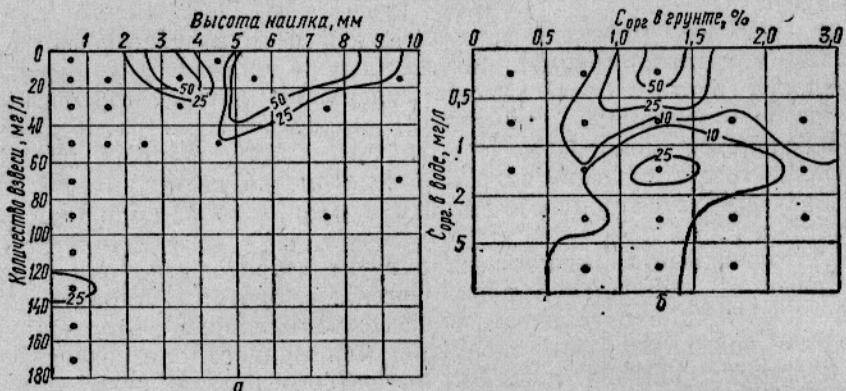


Рис. 2. Трофическая характеристика ареала фильтраторов инфауны:  
а — содержание взвеси и высота поверхности пленки (наилка) на грунте; б — содержание органического вещества ( $C_{\text{орг}}$ ) в воде и осадке.

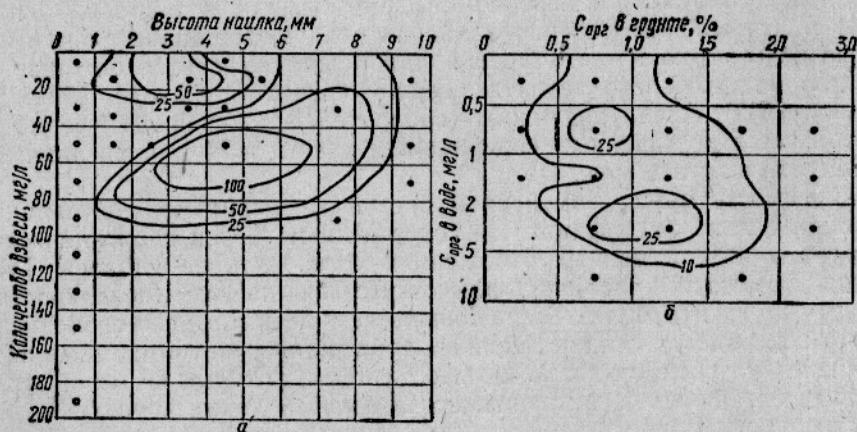


Рис. 3. Трофическая характеристика ареала собирателей инфауны:  
а — содержание взвеси и высота наилка на грунте; б — содержание органического вещества ( $C_{\text{орг}}$ ) в воде и осадке.

пока трофические особенности экологического ареала плотоядных организмов бентоса.

Общая схема распределения пищевых группировок бентоса Северного Каспия представлена на рис. 5.

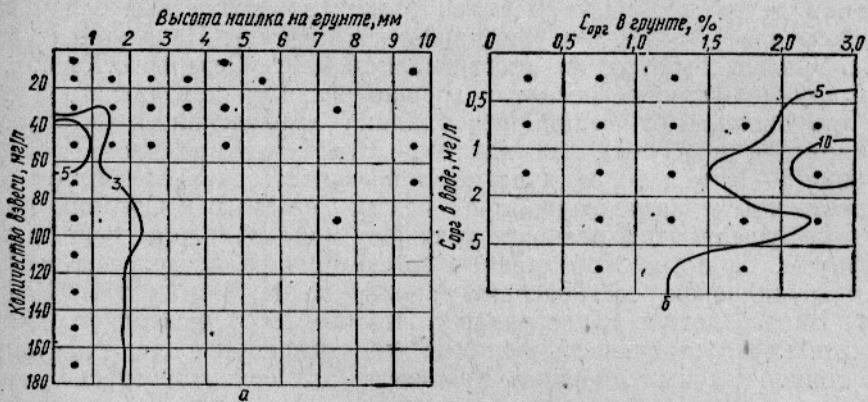


Рис. 4. Трофическая характеристика ареала собирателей эпифауны:  
а — содержание взвеси и высота наилка на грунте; б — содержание органического вещества ( $C_{\text{орг}}$ ) в воде и осадке.

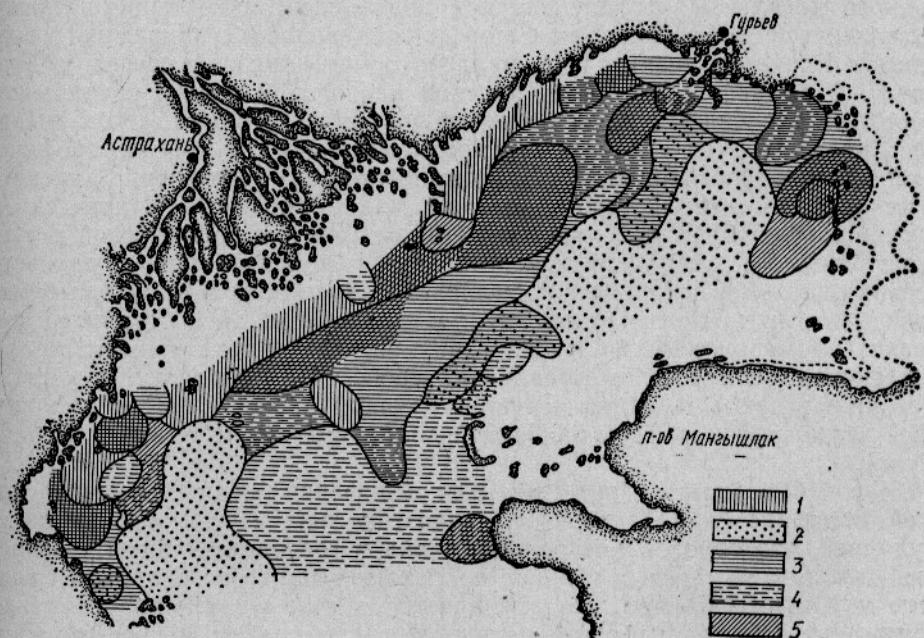


Рис. 5. Распределение трофических группировок бентоса Северного Каспия в 1958—1959 гг.:

1 — собиратели эпифауны; 2 — собиратели инфауны; 3 — фильтраторы инфауны; 4 — фильтраторы эпифауны; 5 — буравящие грунт.

В мелководном прибрежье Северного Каспия, особенно в районах влияния дельты Волги, преобладают подвижные детритофаги (собиратели эпифауны). Здесь нет интенсивного накопления в осадке тонко-зернистых органических частиц, оседают главным образом крупные ос-

татки растений, вынесенные из дельт и морского прибрежья, которыми и питаются (прямо или косвенно) многие подвижные собиратели.

Несколько глубже (на глубине 2—5 м) следуют группировки фильтраторов, питающихся из толщи грунта. Они развиваются и преобладают в районах, где с возрастанием глубины начинают оседать мелкие частицы дестриата, образуя местами тонкий поверхностный слой полужидкого ила (наилок или поверхностная пленка). На глубинах более 5 м в Уральской бороздине и юго-западной части Северного Каспия, где формируются илистые осадки с хорошо развитой поверхностной пленкой, по биомассе отчетливо преобладают зарывающиеся дестриофаги (собиратели инфауны). На жестких грунтах южной части моря, на глубине 5—10 м и более, куда пища поступает главным образом в результате интенсивного водообмена между Северным и Средним Каспием, преимущественное развитие получают малоподвижные фильтраторы эпифауны. Сходство этой картины со схемами распределения трофических группировок, составленными ранее Н. Н. Романовой (1963) и Л. Г. Виноградовым (Виноградов и Нейман, 1968), позволяет отметить значительную устойчивость распределения основных пищевых группировок донной фауны Северного Каспия и подчеркнуть определяющую роль в формировании трофических зон таких относительно малоизменчивых во времени факторов, как рельеф дна и направление преобладающих течений.

Как было показано ранее (Яблонская, 1971), трофический облик донного населения, формирующийся под воздействием таких физико-географических факторов, как морфология водоема, динамика вод, климат меняется значительно медленнее, чем видовой состав и биомасса. В процессе замещения местной каспийской фауны средиземноморскими вселенцами виды одного фаунистического комплекса сменялись видами другого комплекса, принадлежащими к той же трофической группировке. Наиболее наглядный пример — замещение каспийских дрейссен митилястером, который, как и дрейссена, относится к группе неподвижных сестонофагов. При сохранении трофической структуры бентоса и характера использования первичной пищи донными беспозвоночными последующая утилизация донных организмов рыбами-консументами может значительно измениться из-за недоступности или низких кормовых качеств этих организмов. Именно это произошло при вытеснении митилястером каспийских дрейссен и происходит в настоящее время при замещении северокаспийской дрейссены (*D. polytoma*) крупными, с твердой раковиной дидакнами (*D. trigonoides*, *D. longipes*).

Как в Северном Каспии, так и по периферии средней и южной частей моря преобладает перенос мелковзернистых частиц над их аккумуляцией, что обусловлено рельефом дна и господствующими течениями. Накопление илистых осадков происходит только во впадинах Среднего и Южного Каспия, где термические и газовые условия обитания донных организмов неблагоприятны. В связи с этим первое место в Каспийском бассейне всегда принадлежало фильтраторам эпифауны, которые, поселяясь на поверхности жесткого субстрата, улавливают частицы пищи из движущейся над дном воды. Менее обильно представлены зарывающиеся в грунт фильтраторы и собиратели дестриата.

Слабое развитие организмов, питающихся из толщи осадка захороненным органическим веществом, и хищников, преобладание растительно- и дестриоядных форм приводит к формированию в бентосе Северного Каспия коротких пищевых цепей. В связи с этим количественное обилие донных беспозвоночных подвержено значительным колеба-

ниям в соответствии с изменчивостью трофического режима Северного Каспия, формирующегося под влиянием материкового стока.

Влияние изменений в трофике Северного Каспия на развитие отдельных экологических групп донного населения определяется особенностями формирования трофического режима различных биотопов.

Обеспеченность пищей донных беспозвоночных Северного Каспия в современных условиях по сравнению с периодом до падения уровня моря и зарегулирования стока реки Волги заметно ухудшилась, так как под влиянием сокращения и внутригодового перераспределения стока биогенных элементов (рис. 6) в 2—3 раза снизилась продукция фито-

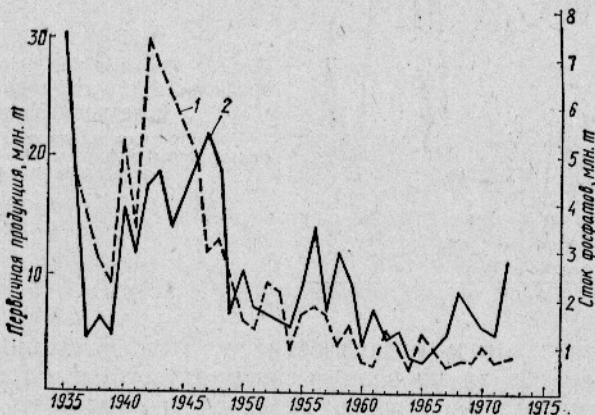


Рис. 6. Многолетние изменения выноса фосфатов Волгой в половодье и первичной продукции в Северном Каспии (по данным Винецкой, 1966, Барсуковой, 1971):

1 — сток фосфатов в апреле—июне, тыс. т; 2 — первичная продукция в июне, млн. т глюкозы.

планктона. При этом в первые годы становления режима Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ (1956—1960 гг.) уровень первичного производства был выше, чем в предыдущие и последующие годы. Именно в эти годы наблюдался рост биомассы всех трофических групп донного населения (рис. 7) Северного Каспия. Особенно выраженным он был у малоподвижных сестонофагов (фильтраторов эпифауны) и детритофагов (собирателей и питающихся из толщи осадка).

Сопоставление рис. 6 и 7 позволяет заключить, что раньше количество бентоса ограничивалось не трофическими условиями, а воздействием других факторов. Главную роль среди этих факторов играли соленость и неустойчивость гидрологического, особенно уровенного, режима (Виноградов, 1959). Незначительные колебания уровня моря в последние два десятилетия, устойчивое повышение солености вод Северного Каспия и уменьшение межгодовых ее колебаний (рис. 8) обусловили стабилизацию границ области повышенной (более 9‰) солености в юго-западной и южной частях Северного Каспия. Это благоприятствовало проникновению из Среднего Каспия соленолюбивых организмов, расширению их ареалов и росту плотности поселений в Северном Каспии. Наблюдавшийся после 1956 г. рост биомассы фильтраторов эпифауны (неподвижных сестонофагов) и собирателей инфауны (зарывающихся в грунт детритофагов) происходил главным образом за счет средиземноморских по происхождению видов таких, как митилястер, синдесмия, нереис.

Зарывающиеся в грунт собиратели детрита были представлены пресноводными (хирономус) и каспийскими (амфаретиды) видами, которые не создавали большой биомассы в Северном Каспии. Ненасыщенность донной фауны Северного Каспия такими представителями этой трофической группировки, которые

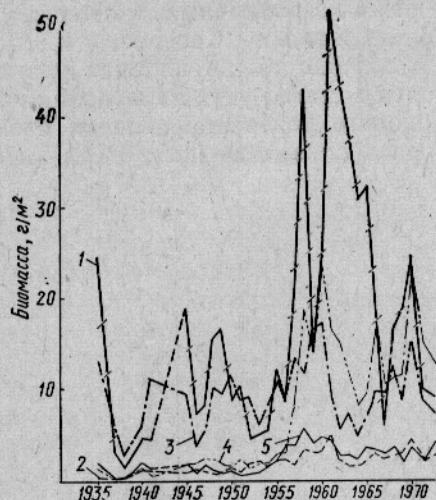


Рис. 7. Многолетние изменения биомассы трофических групп донных беспозвоночных Северного Каспия, г/м<sup>2</sup>.

1 — фильтраторы эпифауны; 2 — буравящие; 3 — фильтраторы инфауны; 4 — собиратели инфауны; 5 — собиратели эпифауны.

могли бы использовать органические остатки, накапливающиеся в понижениях рельефа за пределами предуставьего взморья, обеспечила успех акклиматизации нереиса (1945 г.) и синтесмии (1955 г.). Биомасса зарывающихся в грунт детритофагов возросла в десятки раз, и

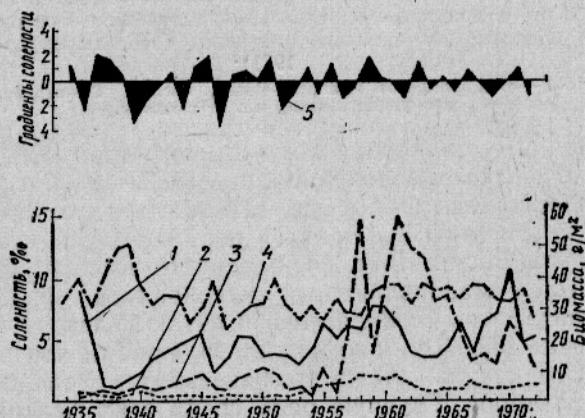


Рис. 8. Колебания солености и биомассы донных беспозвоночных различных фаунистических комплексов в Северном Каспии:

1 — каспийский комплекс; 2 — пресноводный комплекс; 3 — средиземноморский комплекс; 4 — среднегодовая соленость западной половины Северного Каспия; 5 — межгодовые градиенты солености.

эта трофическая группа заняла одно из ведущих мест в донной фауне Северного Каспия. Максимальное количество собирателей инфауны (главным образом синтесмии) в западной половине Северного Каспия отмечено в 1960 г., а в восточной — через 10 лет — в 1970 г. (Осадчик, 1968).

Расширение ареала синдесмии в восточном направлении и рост биомассы собирателей детрита (несмотря на понижение продукции фитопланктона) обусловлены главным образом постепенным повышением солености воды в этой части моря. Связь между соленостью воды и величиной биомассы синдесмии и нереиса в восточной части Северного Каспия оценивается достоверным коэффициентом положительной корреляции (для синдесмии и нереиса суммарно  $R=0,60 \pm 0,133$ , для нереиса  $R=0,80 \pm 0,075$  при  $df=23$ ).

После того, как в Северном Каспии образовались обширные зоны, благоприятные по солености для развития синдесмии и нереиса, соленость уже перестала быть ограничивающим фактором. Биомассу этих беспозвоночных — собирателей детрита — теперь может ограничивать трофическое действие рыб, особенно осетровых, а также поступление в осадки свежего органического вещества.

В этой связи необходимо обратить внимание на совпадающий ход кривых продукции первичной пищи и биомассы собирателей детрита (рис. 9). Пресноводные и солоноватоводные (каспийские) детритофаги (амфаретиды, хирономиды) образуют наиболее плотные поселения в мелководных районах западной половины Северного Каспия. Понижение биомассы этой группировки наблюдалось в периоды устойчивого падения уровня моря. Стабилизация уровня моря (или его повышение) приводила, как правило, к увеличению биомассы амфаретид и хирономид (рис. 10). Эти обитатели заиленных грунтов питаются микроскопическими водорослями и детритом, который выносится из дельты Волги.

Низкие величины биомассы хирономид и амфаретид при падении уровня моря в 1935—1940 и 1947—1952 гг. не были обусловлены недостатком пищи, поскольку поступление аллохтонных взвешенных веществ из Волги было значительным, а образование нового органического вещества в эти периоды шло более интенсивно, чем в последние годы зарегулированного стока Волги (см. рис. 6). Неблагоприятное влияние падения уровня моря проявлялось, видимо, главным образом через сокращение площади мелководий и создающийся неустойчивый гидрологический режим в этих районах. При относительно стабильном уровне моря (1955—1967 гг.) наилучшие условия для развития орга-

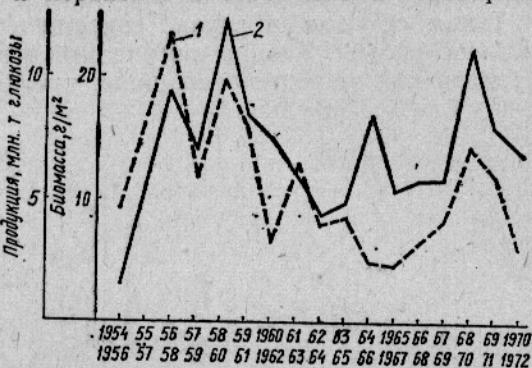


Рис. 9. Многолетние изменения продукции органического вещества и биомассы собирателей инфауны:

1 — первичная продукция в июне (по Винецкой, 1963);  
2 — биомасса собирателей инфауны через 2 года.

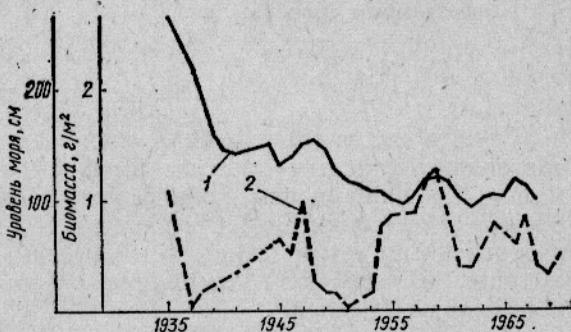


Рис. 10. Многолетние изменения уровня и биомассы хирономид и амфаретид:

1 — уровень моря; 2 — биомасса.

низмов этой группы создавались, когда средняя соленость в годы, предшествующие учету биомассы, не превышала 8%. Повышение солености, сопровождающееся снижением продукции органического вещества в мелководной зоне, приводит, как правило, к снижению биомассы обитающих в этой зоне зарывающихся в грунт собирателей дегрита.

Таким образом, в случае сокращения стока Волги и дальнейшего падения уровня Каспия организмы этой трофической группы будут страдать как от недостатка пищи, так и от неблагоприятного солевого режима на мелководье.

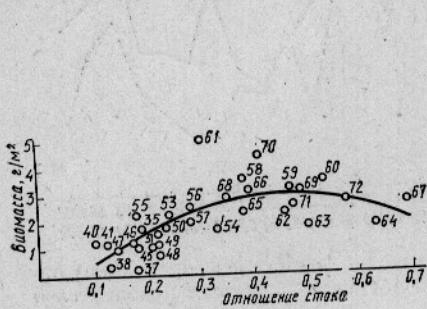


Рис. 11. Связь биомассы собирателей эпифауны с внутригодовым распределением стока Волги.

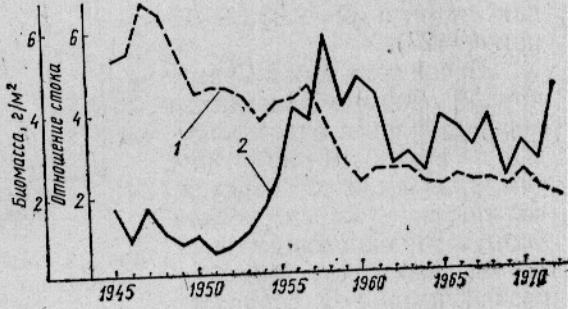


Рис. 12. Многолетние изменения биомассы беспозвоночных, питающихся из толщины осадка:

1 — отношение стока Волги в апреле—июне к стоку в январе—марте; 2 — биомасса.

Группу подвижных собирателей частиц пищи с поверхности дна составляют главным образом высшие ракообразные (гаммариды, кумаци), в наибольшем количестве заселяющие мелководное прибрежье и питающиеся растительным дегритом. В мелководные районы растительный дегрит поступает из дельт рек и морского прибрежья, а также в результате отмирания развивающихся здесь планктонных и донных водорослей.

После зарегулирования Волги плотинами Куйбышевской и Волгоградской ГЭС количество взвешенных веществ, приносимых водами Волги, уменьшилось в 2—3 раза (Барсукова, 1971). Одновременно произошло снижение скорости созидания продукции фитопланктона. Однако в мелководной зоне Северного Каспия скорость снизилась менее резко, чем в открытом море (Винецкая, 1968). Обширная, сильно заросшая растительностью авандельта в современных условиях представляет собой источник постоянного поступления на мелководье Северного Каспия растительного дегрита (Гершанович и Грундульс, 1969), а снижение мутности прибрежных вод благоприятствует (Левшакова, 1968) процветанию здесь бентических водорослей (спирогиры и других зеленых нитчаток), которых охотно потребляют бокоплавы и другие обитатели прибрежного мелководья. Все это позволяет считать, что трофические условия обитания подвижных собирателей и в настоящее время достаточно благоприятны. При обилии пищевых ресурсов значительное улучшение газового режима мелководий Северного Каспия (Винецкая, 1968) в результате внутригодового перераспределения водного стока Волги способствовало увеличению (после 1956 г.) биомассы ракообразных (рис. 11, а). Развитие их при естественном режиме стока угнеталось дефицитом кислорода зимой подо льдом и в период летнего прогрева (Виноградов, 1959; Романова,

1959). Конечно, рост биомассы рассматриваемой трофической группы происходит при увеличении зимнего стока лишь до известного предела. Когда сток в зимнюю межень достигает более 40% от стока половодья, биомасса обитающих в прибрежье собирателей дегрита остается неизменной или даже понижается. Из-за внутригодового перераспределения стока Волги и замедления стоковых течений, вероятно, уменьшился вынос частиц дегрита из донных отложений прибрежного мелководья. Это наряду с улучшением газового режима благоприятствовало процветанию также дегритофагов, питающихся из толщи грунта (рис. 12).

Не удается установить прямого влияния внутригодового распределения стока Волги на интенсивность развития зарывающихся в грунт фильтраторов, многие из которых (монодакна, корофииды, церастодерма) создают высокую биомассу в районах, достаточно удаленных

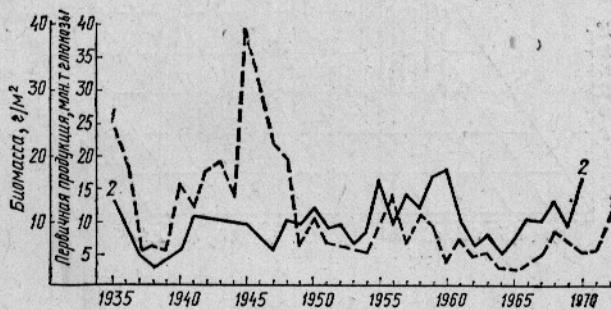


Рис. 13. Многолетние изменения биомассы фильтраторов инфауны:

1 — первичная продукция в июне (по Винецкой, 1968); 2 — биомасса,  $\text{g}/\text{m}^2$ .

от устьев рек. В составе этой трофической группы преобладают каспийские по происхождению виды, при этом моллюски относятся к солоноватоводному комплексу и не выносят повышенной солености (Виноградов, 1959). Пища большинства представителей этой группы состоит из планктонных водорослей и планктоногенного дегрита (Яблонская, 1971). Трофические условия их существования могут быть охарактеризованы данными о выносе взвешенных веществ, продукции планктона летом и биомассе фитопланктона весной. В период 1955—1959 гг. отмечено значительное поступление из Волги в Северный Каспий взвешенных веществ и высокий уровень продукции летнего фитопланктона. Весной также отмечены повышенные величины биомассы фитопланктона (Левшакова, 1968). Именно на этот период (1955—1960 гг.) приходится рост биомассы рассматриваемой трофической группы с максимумом в 1959—1960 гг. Последующее снижение притока пищи сопровождалось падением биомассы фильтраторов инфауны к 1963 г. (рис. 13). Каспийские солоноватоводные моллюски (адакна, монодакна), составляющие наибольшую часть биомассы этой трофической группировки, чувствительны также к изменению солености. Оптимальные условия для их развития создаются в западной половине Северного Каспия при средней солености не выше 8‰ и суточной продукции фитопланктона летом приблизительно 0,5—1 мл  $\text{O}_2$  на 1 л в сутки (рис. 14, а). В пределах благоприятной солености повышение скорости продуцирования пищи выше оптимальной не вызывает соответствующего роста биомассы моллюсков-фильтраторов. Снижение уровня первичной продукции, сопровождающее повышение со-

лености воды, как правило, приводит к уменьшению биомассы этих моллюсков в западной половине Северного Каспия.

На востоке Северного Каспия биомасса монодакны и адакны также значительно снижается при продукции фитопланктона менее 0,5 мл  $O_2$  на 1 л в сутки и средней солености более 7,5—8% (рис. 14, б).

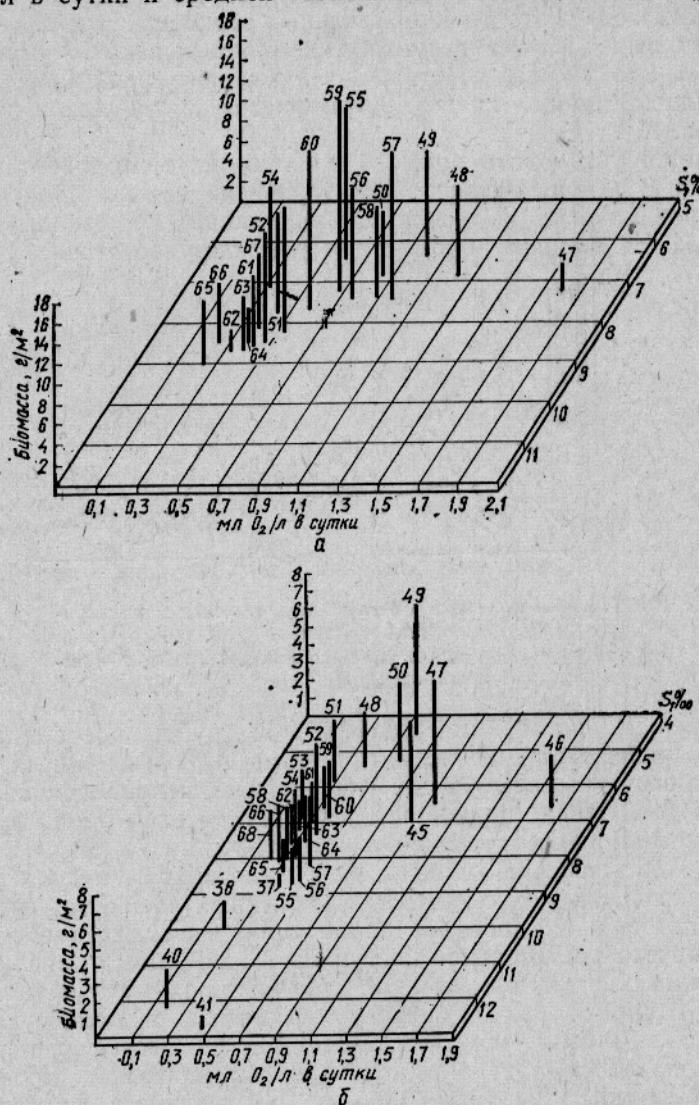


Рис. 14. Изменение биомассы солоноватоводных фильтраторов инфазуны (адакны, монодакны) в связи с соленостью ( $S\%$ ) и продукцией фитопланктона (мл  $O_2$ /л в сутки) за два предшествующих года:

*a* — западная часть Северного Каспия; *б* — восточная часть Северного Каспия (цифры над столбиками означают годы).

В первые годы после зарегулирования стока Волги наблюдался беспрецедентный рост биомассы фильтраторов эпифауны (неподвижных сестонофагов), особенно в западной половине Северного Каспия, обусловленный образованием плотных поселений митилястера в районах, граничных со Средним Каспием (рис. 15), где его биомасса возросла с 4 г/м<sup>2</sup> в 1945—1955 г. до 62 г/м<sup>2</sup> в 1961 г.

Возросла биомасса и других представителей этой трофической группировки (дрейссены, дидакны). Если увеличение биомассы солоноватоводных моллюсков *Dressena polymorpha* и *Didacna trigonoides* можно объяснить распреснением западной половины Северного Каспия в 1954—1960 гг., а восточной в 1957—1963 гг., то росту биомассы митилястера скорее всего благоприятствовали уменьшение межгодовых колебаний солености и устойчивое осолонение южной части Северного Каспия в связи с более равномерным внутригодовым распределением стока Волги в зарегулированных условиях. Высокие величины первичной продукции в глубоководной зоне западной половины Северного Каспия в 1956—1959 гг. (порядка 0,41—0,88 мл О<sub>2</sub> на 1 л в сутки) и значительная биомасса фитопланктона (Левшакова, 1968) сделали возможным образование большой биомассы митилястера в этой зоне устойчивого солевого режима. Последующее снижение величин первичной продукции до 0,05—0,08 мл О<sub>2</sub> в 1964—1965 гг. при благоприятной солености возможно в какой-то степени обусловило резкое уменьшение биомассы митилястера к 1966 г. Однако одновременное возрастание в этом же биотопе количества другого фильтратора эпифауны — *D. longipes* — позволяет предположить, что развитие митилястера в Северном Каспии угнетается в последние годы каким-то невыясненным фактором. В связи с этим большое значение приобретает изучение зимнего газового режима на свале глубин в районе, граничащем со Средним Каспием.

В восточной половине Северного Каспия фильтраторы эпифауны представлены дрейссеной (*Dressena polymorpha*, ранее *Dr. caspia*) и дидакной (*D. trigonoides*). В периоды осолонения и сокращения биомассы дрейссены ее замещают дидакны, как в связи с большей, чем у северокаспийской дрейссены, солевой толерантностью *Dr. trigonoides* (Виноградов, 1959), так и за счет интенсивного развития соленолюбивых видов дидакны, особенно *D. longipes*. При дальнейшем устойчивом осолонении восточной части Северного Каспия в нее проникнет и другой автохтонный соленолюбивый фильтратор эпифауны — *D. rostriformis*, появление которого в южных районах Северного Каспия отмечено уже в 1968 г. (Осадчик, 1968).

Ареал массового развития *Dr. polymorpha* ограничивается соленостью 90‰, а наибольшая биомасса образуется, когда средняя соленость на востоке не превышает 70‰. С повышением солености и сокращением продукции фитопланктона биомасса дрейссены снижается (рис. 16). В западной половине Северного Каспия при благоприятной солености, но очень высокой продукции органического вещества биомасса дрейс-

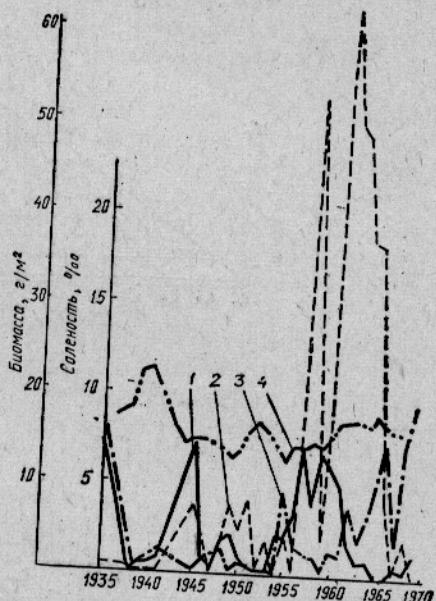


Рис. 15. Многолетние колебания биомассы фильтраторов эпифауны и солености (S ‰) в западной половине Северного Каспия:

1 — дрейссена; 2 — митилястер; 3 — дидакна;  
4 — соленость за два предшествующих года  
и июнь года определения биомассы.

сены также снижается. Оптимальные условия для ее развития создаются в западной половине Северного Каспия при средней солености до 7—8°/oo и первичной продукции не выше 1,2 мл  $O_2$  на 1 л (рис. 16, а).

Таким образом, солоноватоводные фильтраторы каспийского фаунистического комплекса (*Dreissena polymorpha*, *Monodacna angusticosta-ta*, *Adacna vitrea*) уже в современных условиях страдают от осолонения

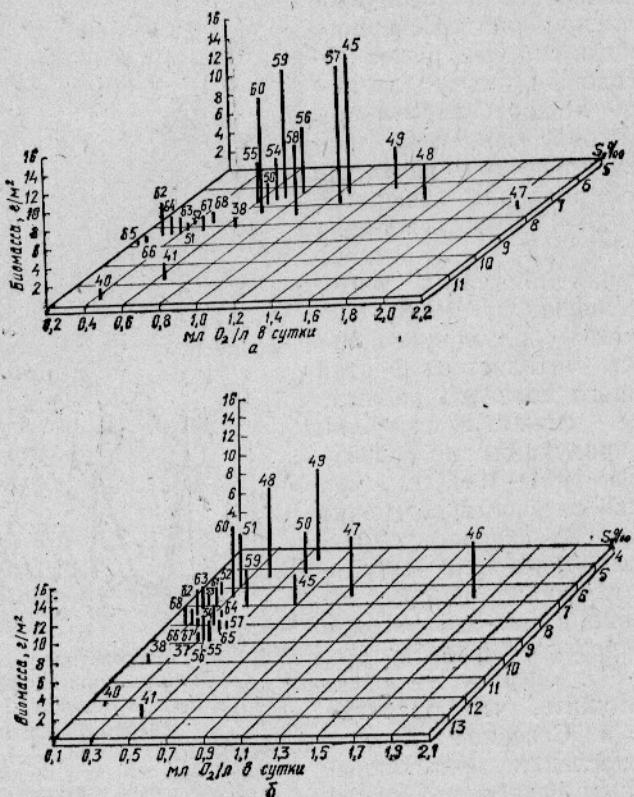


Рис. 16. Изменение биомассы солоноватоводных фильтраторов эпифауны (дрейсены) в связи с соленостью и продукцией фитопланктона (мл  $O_2$ /л в сутки) за 2 предшествующих года:

а — западная часть; б — восточная часть Северного Каспия.

Северного Каспия и понижения уровня продукции органического вещества. Дальнейшее развитие процессов осолонения и снижения интенсивности продукции фитопланктона приведет к полной деградации этих важнейших кормовых организмов северокаспийской воблы.

Детритофаги, собирающие пищу с поверхности дна или из толщи осадка, в современных условиях лучше, чем фильтраторы, обеспечены пищей. С одной стороны, это обитатели мелководного прибрежья (высшие ракообразные, амфаретиды, хирономиды, олигохеты), где первичная продукция сократилась не столь резко, как в открытом море, и куда из дельт рек и морской литорали выносится значительное количество растительного детрита. Биомасса этих организмов, составляющих кормовую базу молоди осетровых и леща, повысилась после зарегулирования Волги в связи с улучшением газового режима. С другой стороны, это средиземноморские вселенцы (синдесмия, нереис) — основной

корм осетра и севрюги. Они заселяют биотопы, находящиеся под влиянием среднекаспийских вод и используют детрит, приносимый с мелководий Северного Каспия, а также среднекаспийскими водами, которые характеризуются относительной трофической устойчивостью.

Резко ухудшатся трофические условия существования детритофагов при сокращении волжского стока и падении уровня Каспия. Исчезнет волжская авандельта — постоянный поставщик детрита на мелководье Северного Каспия. Усилиется в связи с обмелением вымывание тонкодисперсных частиц детрита из донных осадков, уменьшится продукция фитопланктона. Все это приведет к резкому ухудшению кормовой базы осетровых рыб как молоди, так и взрослых.

Стабилизация уровня Каспия — обязательное условие сохранения кормовой базы этих ценных рыб. Падение уровня моря приведет к изоляции восточной части Северного Каспия от западной, повышению солености и снижению продуктивности, так как проникновение волжских вод на восток еще более затруднится. Осолонение Северного Каспия и снижение продукции фитопланктона вызовут дальнейшее уменьшение биомассы солоноватоводных моллюсков-фильтраторов — основного корма воблы.

Наиболее надежным средством восстановления и сохранения кормовой базы воблы было бы поддержание средней солености Северного Каспия в пределах не выше 8%<sup>00</sup> путем обеспечения необходимого для этого стока Волги и Урала. Некоторое внутригодовое перераспределение водного стока Волги было бы благоприятно для кормовой базы леща, молоди и взрослых осетровых.

### Выводы

1. Под влиянием уменьшения продукции фитопланктона и повышения солености вод Северного Каспия произошло снижение биомассы солоноватоводных моллюсков — сестонофагов.

2. Биомасса детритофагов — обитателей мелководного прибрежья — после зарегулирования стока Волги повысилась в связи с улучшением газового режима этих районов.

3. После акклиматизации синтесмии и нереиса количество детритофагов средиземноморского комплекса увеличилось при благоприятных для них солевых и трофических условиях.

4. Дальнейшее уменьшение стока рек Волги и Урала и падение уровня моря вызовет ухудшение условий обитания донных организмов (сестонофагов и детритофагов), формирующих кормовую базу воблы, леща и молоди осетровых.

5. Наиболее надежным средством создания оптимальных условий обитания для этих организмов было бы поддержание средней солености Северного Каспия до 8%<sup>00</sup> путем обеспечения необходимого для этого стока Волги и Урала.

### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Барсукова Л. А. Многолетний биогенный сток р. Волги у Астрахани. — «Труды КаспНИРХа», 1971, т. 26, с. 42—53.

Винецкая Н. И. Гидрохимический режим Северного Каспия после зарегулирования стока Волги. — «Труды КаспНИРХа», 1968, т. 24, с. 78—99.

Виноградов Л. Г. Многолетние изменения северокаспийского бентоса. — «Труды ВНИРО», 1959, т. 38, с. 241—276.

Виноградов Л. Г., Нейман А. А. Зоogeографические комплексы, трофические группировки и морские донные биоценозы. — «Труды ВНИРО», 1968, т. 57, с. 425—445.

- Гершанович Д. Е., Грундульс З. С. Взвешенные вещества в водах Северного Каспия. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 65, с. 57—84.
- Кузнецов А. П. Распределение донной фауны западной части Берингова моря и некоторые общие вопросы трофической зональности. — «Труды ИОАН», 1964, т. 69, с. 98—177.
- Левшакова В. Д. Многолетние изменения весеннего фитопланктона Северного Каспия. — «Труды КаспНИРХа», 1967, т. 23, с. 25—58.
- Левшакова В. Д. Особенности распространения и количественного развития нитчатой водоросли спирогиры (*Spirogrya* sp.) в Северном Каспии. — Труды КаспНИРХа, 1968, т. 24, с. 113—128.
- Осадчик В. Ф. Изменение биомассы бентоса в Северном Каспии за последнее пятилетие. — «Труды КаспНИРХа», 1968, т. 24, с. 100—112.
- Романова Н. П. Выживание некоторых Amphipoda Северного Каспия при разных соленостях. — «Труды ВНИРО», 1959, т. 38, с. 277—291.
- Романова Н. Н. Способы питания и пищевые группировки донных беспозвоночных Северного Каспия. — «Труды Всесоюзного гидробиологического общества», 1963, т. XIII, с. 146—177.
- Соколова М. П. и Нейман А. А. Трофические группировки донной фауны и закономерности их распределения в океане. — В кн.: Экология водных организмов. М., «Наука», 1966, с. 42—50.
- Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных. — «Труды ИОАН», 1953, т. VII, с. 259—299.
- Яблонская Е. А. Водная взвесь, как пищевой материал для донных организмов Каспийского моря. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 65, с. 85—147.
- Яблонская Е. А. Питание донных беспозвоночных и трофическая структура бентоса морей Каспийского, Азовского, Аральского. М., ВНИРО, 1971. 146 с.

#### SUMMARY

Areas of mass development of benthic organisms of various ecological groups have been characterized by the content of particulate and organic matter in the water and sediments. Long-term changes in the standing crop of the benthic population have been studied and the effect of food availability on the standing crop of these organisms has been analyzed.