

# ЭЛЕМЕНТЫ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ



Сборник посвящен широкому кругу вопросов, связанных со структурой и функционированием водных экосистем, а также методам их исследования. В раздел «Океан» включены результаты оценки функциональных характеристик сообществ океанической пелагиали и их изменчивости, в том числе детально освещены сезонные изменения ассимиляционного числа морского фитопланктона. В пределах субарктических вод сопоставлена биологическая структура пелагиали Атлантического и Тихого океанов. Во втором разделе, посвященном Каспийскому морю, подробно прослежены изменения состава и распространения каспийской фауны, возникшие под влиянием различных, в том числе антропогенных, факторов. Третий раздел посвящен пресным водоемам и их фауне. Он содержит новые данные о влиянии колебаний температуры на рост пресноводных животных. Здесь же рассматриваются актуальные задачи водной токсикологии. Дан прогноз биологического режима озер Северо-Запада СССР и восточной части Финского залива при переброске части стока северных рек в Волгу.

Сборник рассчитан на гидробиологов, ихтиологов, экологов, а также на специалистов по охране природы и студентов соответствующего профиля.

Редакционный совет ВГБО:

Л. С. БЕРДИЧЕВСКИЙ, Г. Г. ВИНБЕРГ (председатель), Г. И. ГАЛАЗИЙ,  
А. В. ЖИРМУНСКИЙ, Н. И. КАШКИН (отв. секретарь), А. А. НЕЙМАН,  
И. М. РАСПОПОВ, Т. С. РАСС, О. Г. РЕЗНИЧЕНКО, Н. С. СТРОГАНОВ,  
Л. М. СУЩЕНЯ, А. П. ЩЕРБАКОВ

Ответственный редактор

чл.-корр. АН СССР, профессор Г. Г. ВИНБЕРГ

А. Н. СССР  
Ин-т биологии внутренних вод  
ИБЛИОТВА

37121

# ОКЕАН

## ОЦЕНКА НЕКОТОРЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК СООБЩЕСТВ ОКЕАНСКОЙ ПЕЛАГИАЛИ И ИХ ИЗМЕНЧИВОСТИ

**М. Е. Виноградов**

Институт океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР

Для современной экологии характерен системный подход к объекту изучения, при котором рассматриваются не изолированные его части, а вся их совокупность и взаимодействие. Поэтому исследователя в равной мере интересуют и компоненты системы, ее интегральные структурные особенности и процессы взаимодействия между компонентами, т. е. ее дифференциальные функциональные характеристики.

Структурные характеристики сообществ, гораздо легче поддающиеся анализу, чем функциональные, изучены, естественно, гораздо лучше. Видовая структура сообществ, ее особенности и закономерности формирования обсуждались десятками авторов. Появляется все больше работ, в которых с разных точек зрения рассматривается пространственная структура сообществ, исследуется размерная структура различных таксоценов. Несколько сложнее оказывается изучение трофических отношений между членами сообщества.

В это же время функциональные характеристики сообществ из-за сложности их количественных оценок изучены слабо. Исключением здесь может быть лишь определение продукции фито- и, пожалуй, бактериопланктона. Для большинства функциональных характеристик, таких, как скорость продуцирования, экологическая эффективность, степень удовлетворения пищевых потребностей компонентов сообщества, сбалансированность продукции и потребления на различных трофических уровнях и других, а также их изменения по мере развития сообщества, обычно даются лишь качественные характеристики. Совершенно очевидно, что никакая теория современной системной экологии не может существовать без базы количественных оценок функциональных характеристик системы. Больше того, мне кажется, что без их знания современная экология вообще не может развиваться.

В последние годы уделяется большое внимание изучению различных аспектов функционирования морских экосистем. Им занимаются большие научные коллективы в США, Канаде,

Франции, Японии, Испании и других странах. В Советском Союзе по этой проблеме Институтом океанологии АН СССР и Институтом биологии южных морей АН УССР были проведены специализированные рейсы на крупных научно-исследовательских судах «Витязь», «Академик Курчатов» в Тихом и «М. Ломоносов» — в Атлантическом океанах. В этих рейсах были получены обширные материалы, позволившие дать количественные оценки различным аспектам существования морских сообществ.

Ниже мы рассмотрим некоторые функциональные особенности наиболее простых и доступных для изучения океанских экосистем, а именно — систем пелагиали и прежде всего ее тропических районов, для которых можно пренебречь сезонными изменениями. Значительная гомогенность биотопа обуславливает в них особенно резкое доминирование трофических связей. Кроме того, абиотические условия, оказывающие непосредственное воздействие на функционирование сообществ, для пелагиали наиболее легко могут быть определены и количественно оценены. Затем, имея в руках методы исследования пелагических сообществ, можно будет перейти к изучению и прогнозированию поведения систем, включающих в себя население и толщи воды и дна моря.

Для структурно-функционального исследования необходимо комплексное изучение системы и наличие материала, позволяющего сопоставить количественные характеристики связей всех исследуемых элементов системы, сведя к минимуму смещение оценок, связанных с пространственной неравномерностью распределения элементов. В частности, в специализированных рейсах нис «Витязь» и «Академик Курчатов» для сбора планктона использовали 140-литровые батометры, что позволяло судить о количественных соотношениях между многими элементами на основании анализа общей пробы. Глубины отбора проб определялись на основании зондирования биолюминесцентного поля, полей температуры, солености и мутности воды приборами с малоинерционными датчиками (Виноградов и др., 1976).

Было принято, что система складывалась из следующих элементов: косные — освещенность ( $I$ ), турбулентное перемешивание ( $k$ ), биогенные элементы ( $n$ ); биокосные — детрит ( $d$ ); растворенное органическое вещество ( $D$ ); живые — мелкий и крупный фитопланктон ( $p$ ); дисперсные и агрегированные бактерии ( $b$ ); простейшие ( $f_1$ ), тонкие фильтраторы ( $f_2$ ), мелкие и крупные, преимущественно растительноядные, каляноиды ( $f_3$  и  $f_4$ ), хищные копеподы — каляноиды и циклопоиды ( $s_1$  и  $s_2$ ), прочие хищные беспозвоночные ( $s_3$ ) и мелкие рыбы ( $q$ ).

Функциональные характеристики сообщества тесно связаны с его структурными особенностями. Трудно судить о функционировании сообщества, не имея данных, например, о его пространственной или трофической структуре. Так, оказывается, что у трофически близких групп максимумы концентрации (биомас-



сы) лежат на разных глубинах даже в тех районах, где основная масса планктона сконцентрирована в сравнительно узком поверхностном слое. На рис. 1, а, б показано такое расхождение максимумов преимущественно растительноядных копепод на одной из станций в районе восточно-тихоокеанского экваториального апвеллинга.

Вероятно, расхождение слоев доминирования сходно питающихся видов диктуется стремлением к снижению пищевой конкуренции, что уже неоднократно обсуждалось в гидробиологической литературе. Наоборот, потребители часто скапливаются в слое повышенной концентрации их жертв. Это касается и консументов, питающихся фито- и бактериопланктоном, и консументов более высоких пищевых уровней — хищников-планктофагов (рис. 1, в—е).

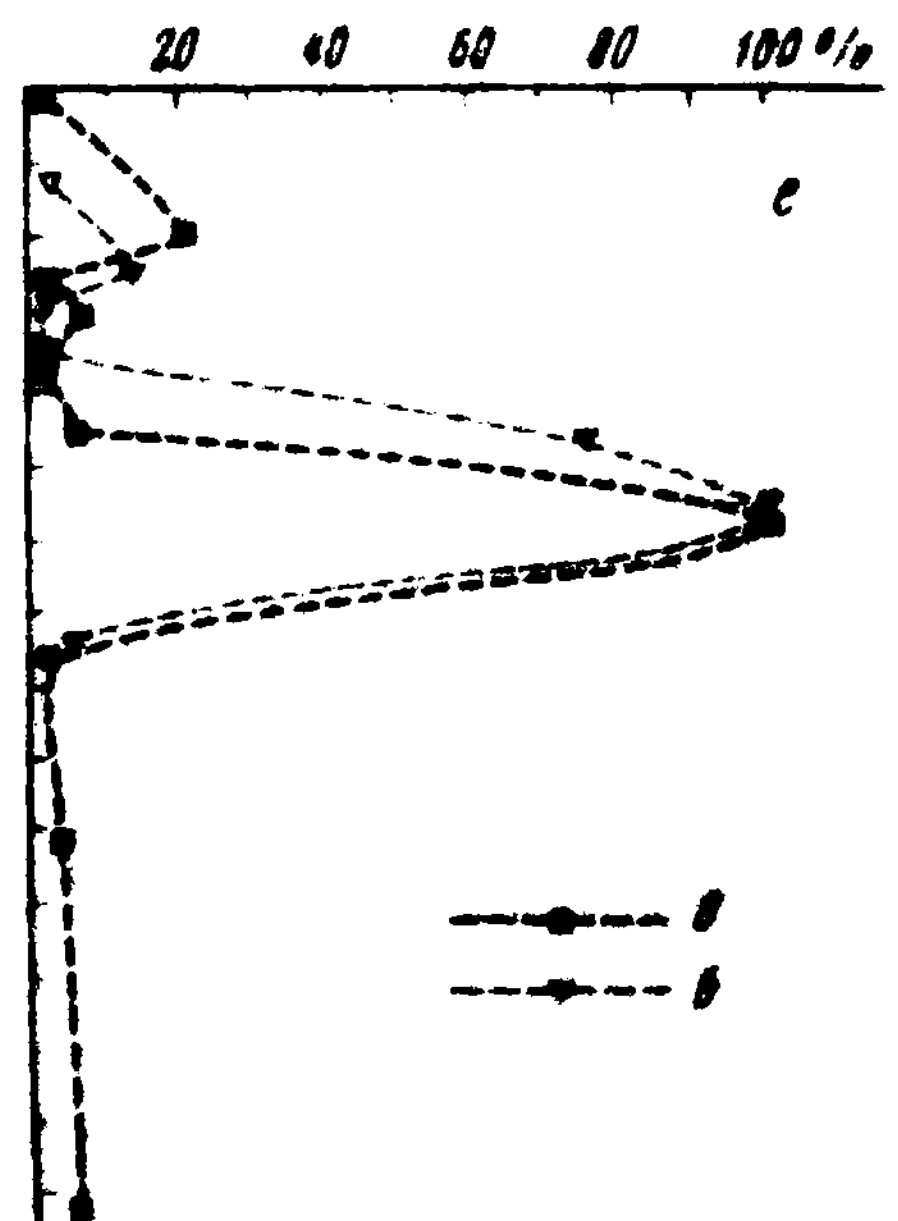
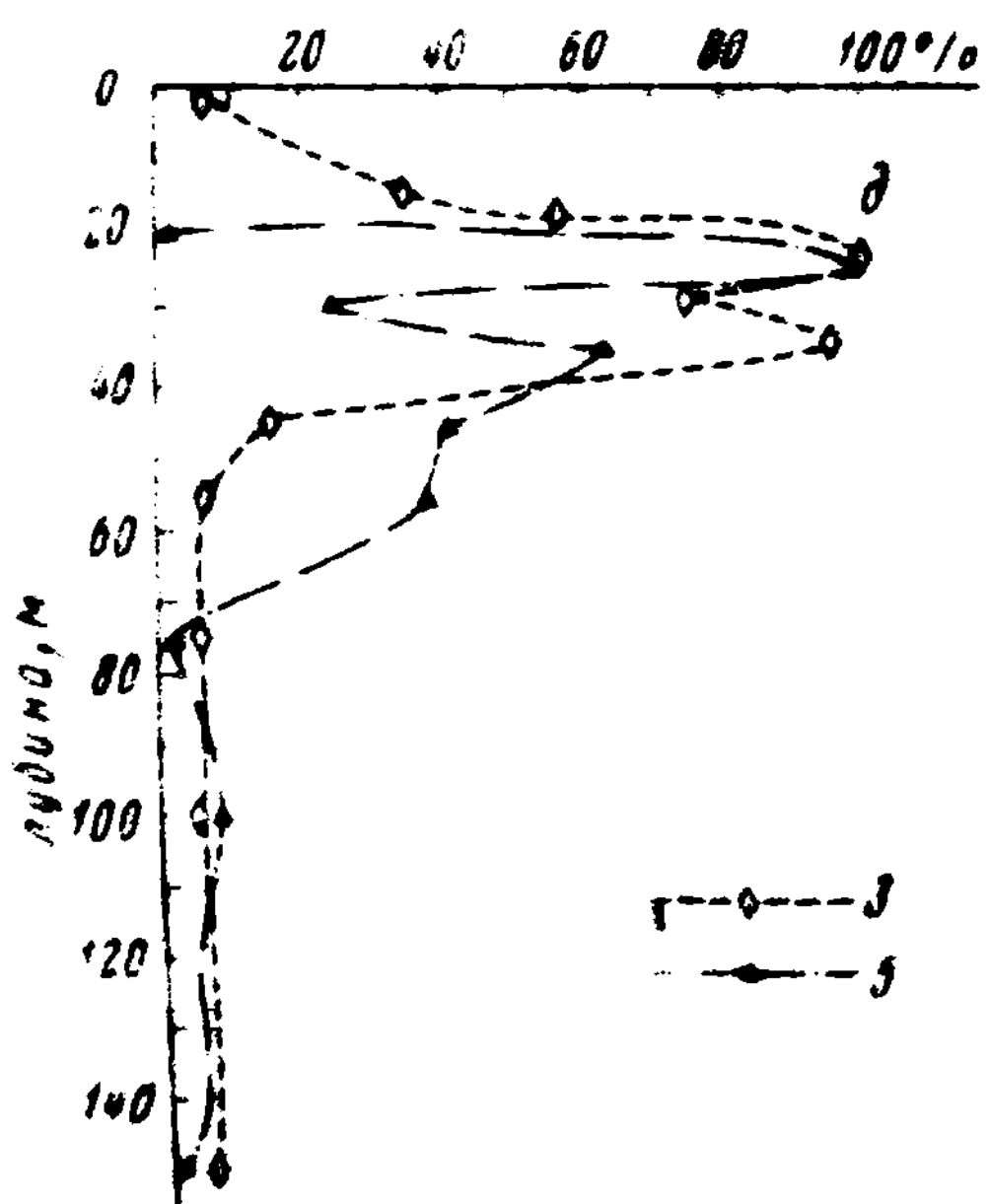
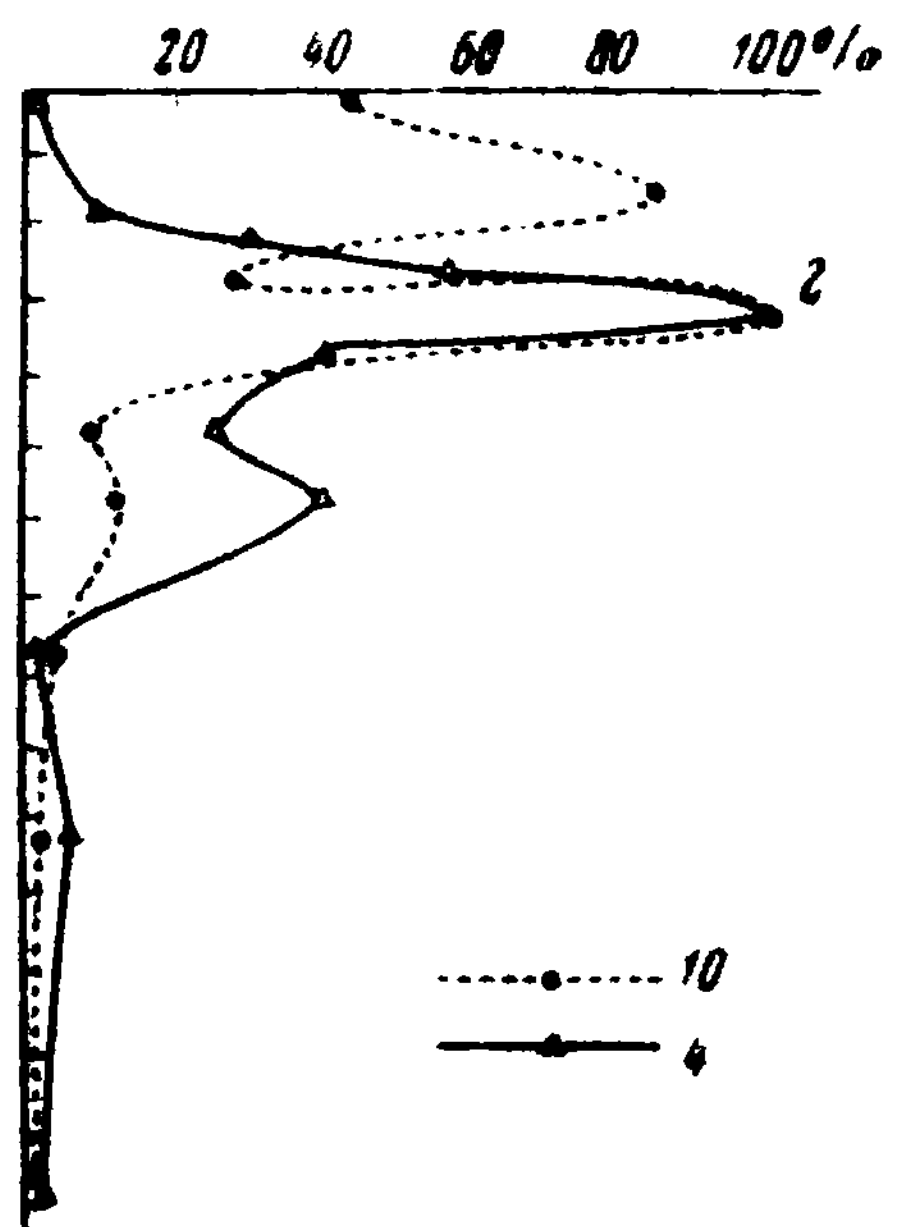
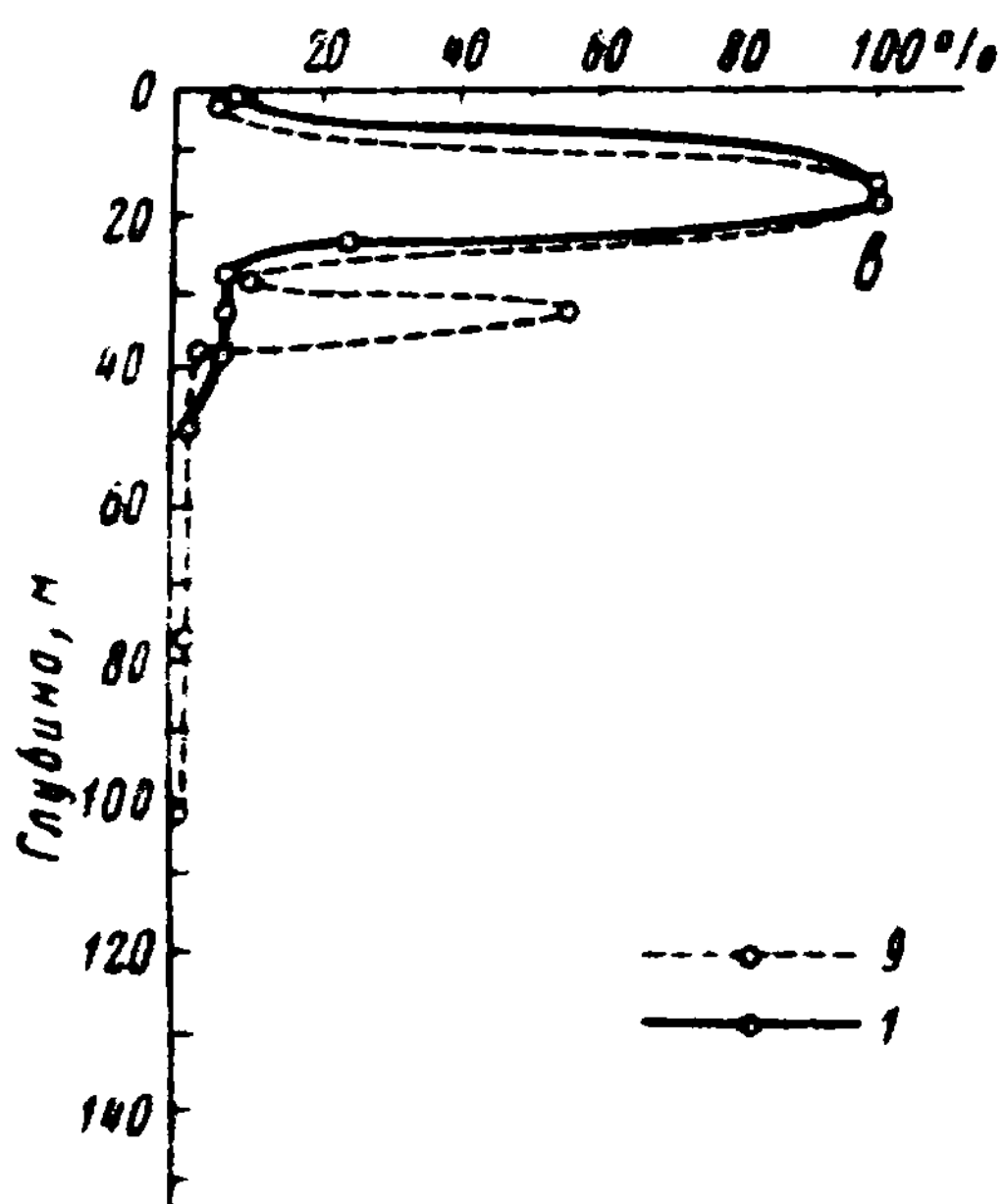
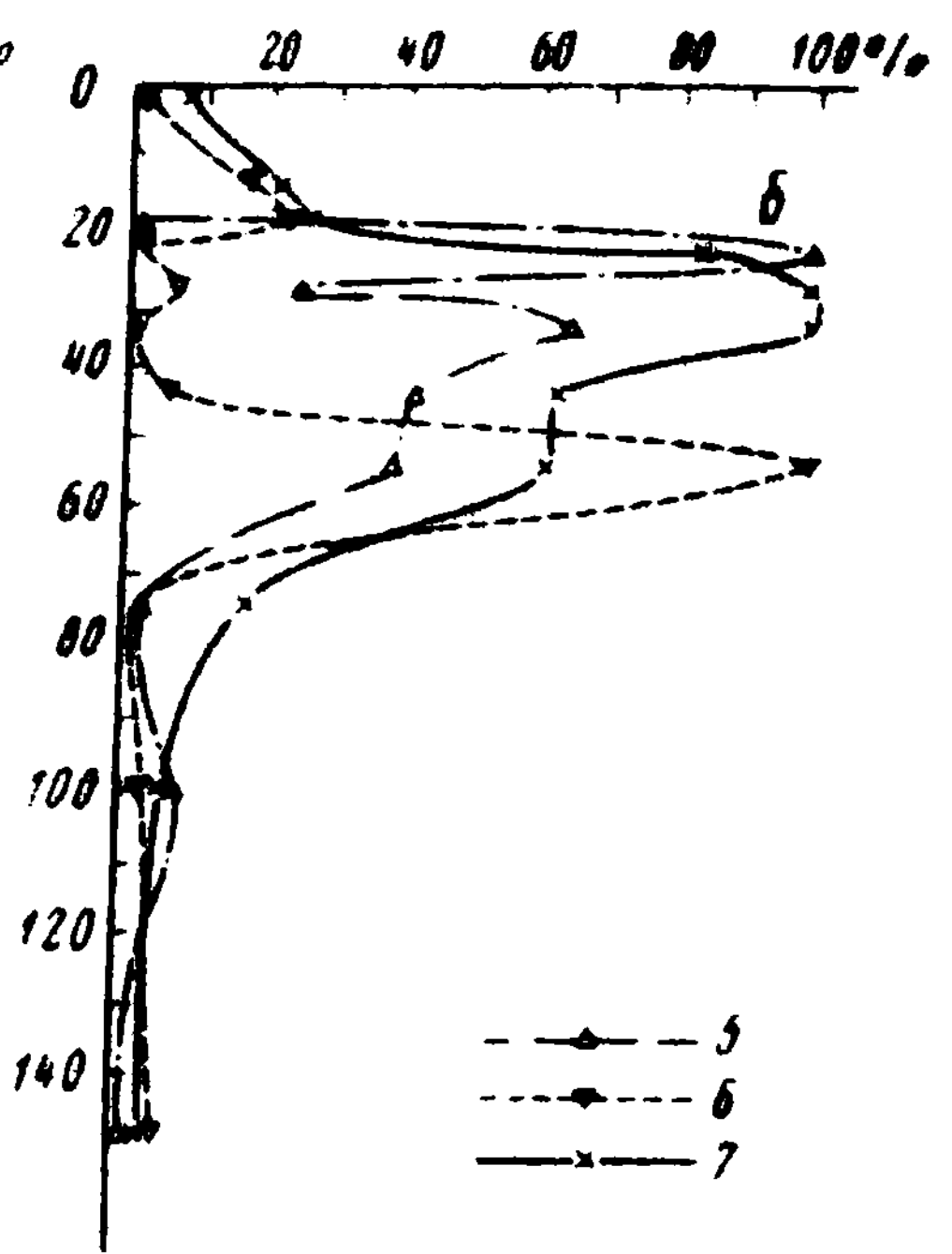
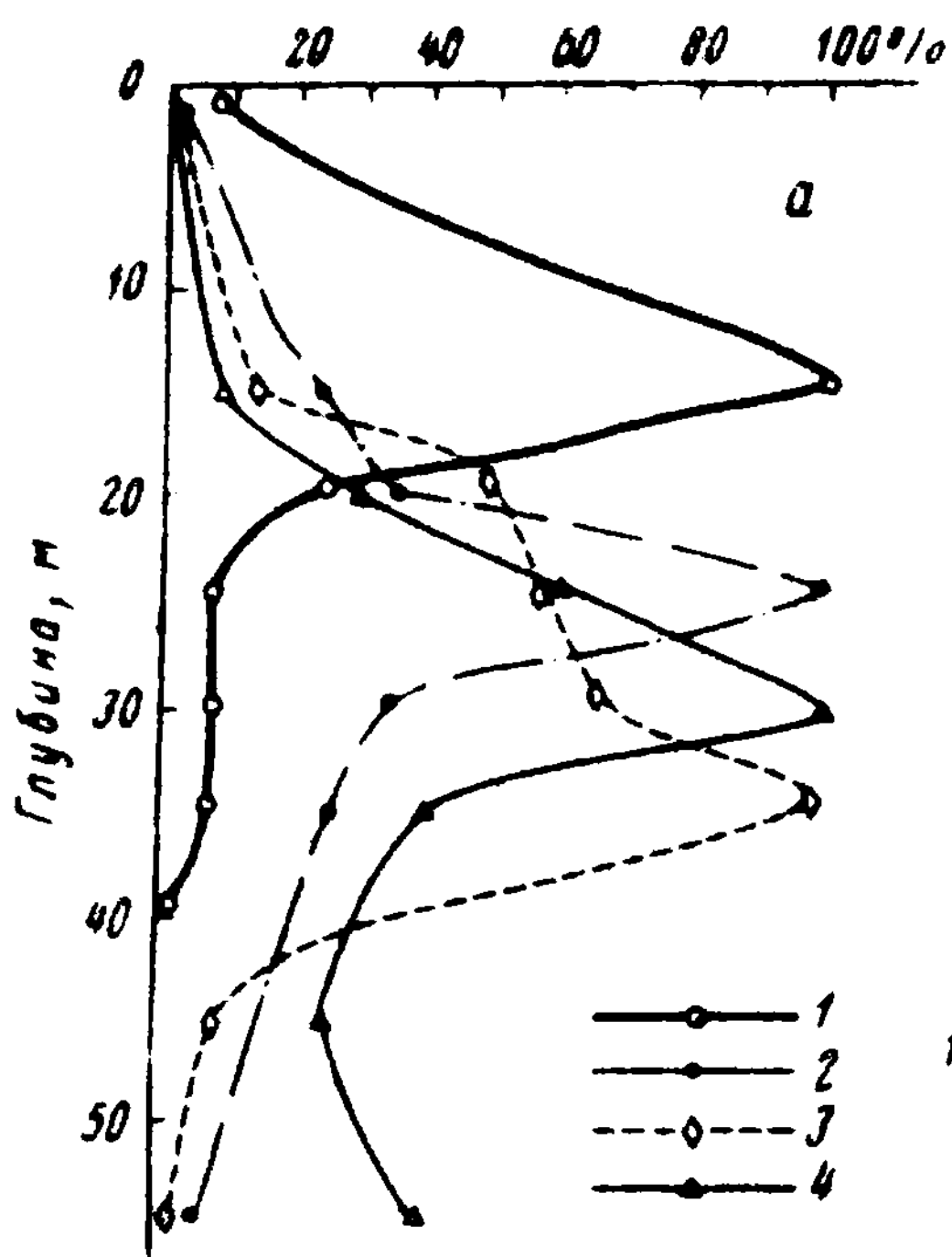
Для выяснения трофических связей между элементами сообщества обычно приходилось пользоваться различными методами, взаимно перепроверяя полученные результаты. Принимались во внимание анализ содержимого кишечника животных, морфофункциональные особенности строения их ротового аппарата, экспериментальное изучение питания в лабораторных условиях и в опытах *in situ* с применением пищи, меченой по  $C^{14}$ . Совокупным использованием этих методов удалось не только установить трофические связи между элементами сообщества, но и дать ориентировочно оценку избирательности питания (Виноградов и др., 1976).

Для оценки функциональных характеристик сообщества необходимо знать такие параметры каждого из его элементов, как интенсивность обмена, усвояемость различных видов пищи, величины рационов, коэффициенты использования усвоенной пищи на рост, валовая, чистая и удельная продукция. В ряде случаев, зная одни из них, другие удается рассчитать по общезвестным уравнениям энергетического баланса.

Фактически в экспедициях определялся обмен для всех животных — для мезопланктона в респирометрах по Винклеру или полярографическим методом, для микрозоопланктона, включая простейших, микроманометрическим методом (Клековский, 1975). Затем для каждой группы строились регрессии  $R = f(w)$ , где  $R$  — обмен,  $w$  — вес. Для фитопланктона и бактерий известными методами с использованием  $C^{14}$  определялась продукция.

Схема расчета функциональных характеристик сообщества была разработана Э. А. Шушкиной и подробно описана (Виноградов, Шушкина, Кукина, 1976). Таким путем были количественно оценены некоторые функциональные характеристики

а. Степень удовлетворения пищевых потребностей организмов различных трофических групп (б), которая описывается отношением общего реального рациона  $S_r$ , т. е. той пищи, которую животное может потреблять при данном количестве жертв.



к максимальному рациону  $C_i^{\max}$ , т. е. количеству пищи, которое животное должно потреблять для обеспечения максимального темпа роста:

$$\delta_i = \frac{C_i}{C_i^{\max}}.$$

б. Напряженность трофических связей, которая оценивается давлением потребителей на биомассу данной группы (Меншуткин, 1971):

$$\kappa_j = \frac{\sum_i^n c_{ij}^{\max}}{B_j},$$

где  $c_{ij}^{\max}$  — максимальный частный рацион потребителя на дан-

ном виде корма,  $B_j$  — биомасса корма, или  $\zeta = \frac{\sum_i^n c_{ij}^{\max} - P_j}{B_j}$ ,

где  $P_j$  — продукция жертвы. Вторая характеристика учитывает в отличие от первой степень использования продукции жертвы. Она показывает, что если продукция жертвы выше пищевых потребностей хищника или равна им, то биомасса жертвы не уменьшается или даже нарастает, несмотря на потребление.

в. Степень сбалансированности продукции и потребления между отдельными элементами сообщества разных трофических уровней (Виноградов и др., 1975):

$$\epsilon = \frac{P_j}{\sum c_{ij}}.$$

Эта величина показывает, в какой мере продукция низшего трофического уровня используется организмами последующих уровней.

Очевидно, если  $\sum c_{ij} < P_j$ , то последующие трофические уровни потребляют лишь часть продукции низшего трофического уровня; если  $\sum c_{ij} > P_j$ , то последующие уровни потребляют не только

Рис. 1. Вертикальное распределение некоторых элементов сообщества на экваториальном тихоокеанском апвеллинге (в % от наибольшего максимума каждой группы, принятого за 100%) (по Виноградову, Шушкной, 1976)

а, б — животные трофически сходных групп, в, г, д, е — группы, находящиеся во взаимоотношениях «хищник — жертва», 1 — толстые фильтраторы (Doliolidae, Appendicularia), 2 — науплии; 3 — мелкие ( $l < 1$  мм) растительноядные копеподы; 4 — крупные ( $l > 1$  мм) растительноядные копеподы; 5 — хищные каланиды; 6 — щетиночелюстные; 7 — циклопиды; 8 — крупные ( $l > 1,5$  мм) каланиды (Eucalanus, Rhincalanus); 9 — мелкий ( $d < 15$  мкм) фитопланктон; 10 — крупный ( $d > 15$  мкм) фитопланктон

прирост, но и исходную биомассу предыдущего. В случае, если у какого-либо из потребляемых элементов  $P_i \leq 0$ , то его потребление в принципе не может быть сбалансировано, и величина  $\omega$  теряет смысл.

г. Величина экологической эффективности (Slobodkin, 1962), т. е. степень использования энергии, накопленной на предыдущем уровне, последующим

$$\omega = \frac{\sum_{i=1}^n c_{i1}}{c_1}.$$

д. Реальная продукция системы, т. е. продукция трофических уровней или всего сообщества в целом, которой мы называем количество ассимилированной системой пищи за вычетом трат на дыхание системы и отходов неусвоенной твердой или жидкой органики всех рассмотренных элементов. Фактически это продукция того органического вещества, которое может быть использовано более высокими уровнями системы или ее сторонней эксплуатацией. Реальная продукция сообщества оказывается существенно ниже валовой и несколько ниже чистой продукции (прирост живого вещества + неусвоенная пища трофических уровней со 2-го до  $n$ ), в понимании В. Е. Заики (1972). Реальная продукция  $P$  для отдельных элементов, трофических уровней потребителей.

$$P = \sum P_i - \sum c_{ij},$$

где  $\sum P_i$  — сумма продукций всех элементов,  $\sum c_{ij}$  — сумма рационов потребителей.

е. Суточная удельная продукция ( $P/V$ ) различных элементов, трофических уровней и всего сообщества в целом.

В качестве примера, по материалам, собранным в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов», на ЭВМ БЭСМ-4 были рассчитаны все перечисленные функциональные характеристики в восточной Пацифике в зоне экваториального апвеллинга, между  $97^\circ$  и  $155^\circ$  з. д. (Виноградов, Шушкина, Кукина, 1976), а также их изменения по вертикали в фотическом слое 0—150 м (Виноградов, Кукина, Лебедева, Шушкина, 1977). Для проверки оценки чистой и удельной продукции мы могли сопоставить полученные данные с результатами оценки продукции, проведенные Э. А. Шушкиной и Ю. Я. Кисляковым (1975) на тех же станциях, но совершенно иным методом, сочетающим эксперимент *in situ* в 140-литровых батометрах с применением радиоактивного углерода с математическим моделированием процессов, происходящих в такой изолированной системе. Хорошее совпадение данных, полученных обоими методами, позволило нам более уверенно судить о функциональных характеристиках сообщества.

В результате проведенных определений и расчетов удалось показать, что по мере снижения интенсивности экваториального апвеллинга с востока на запад, увеличения зрелости сообщества и уменьшения трофности вод в структурных и функциональных характеристиках системы происходят существенные изменения (таблица).

При переносе поверхностных вод течениями от области наиболее резко выраженного апвеллинга населяющее их сообщество становится более зрелым. Биомасса фитопланктона и бактерий резко падает, что влечет за собой уменьшение биомассы и продукции планктонных животных. Уменьшается степень удовлетворения пищевых потребностей ( $\delta$ ), повышается напряженность трофических связей ( $\zeta$ ), сбалансированность между разными трофическими уровнями сообщества ( $\epsilon$ ), эффективность передачи энергии через систему ( $\omega$ ).

Оказалось, что во всем исследованном районе потребление растительного зоопланктона очень велико и составляет 50—80% от его продукции. Велика степень «каннибализма» среди простейших и хищных многоклеточных. Это приводит к резкому понижению (вплоть до отрицательных величин)  $P/V$ -коэффициента всего зоопланктона.

Более того, в некоторые периоды развития сообщества складывается ситуация, когда реальная продукция не только отдельных групп, но и всего зоопланктона и даже всего сообщества в целом (без учета нектонных форм) оказывается отрицательной. Естественно, что сообщество со значимой отрицательной продукцией не может существовать длительное время. Как указывает Г. Г. Винберг (1936), годовой (полный цикл) баланс органических веществ в системе может быть отрицателен только при поступлении в трофические цепи системы аллохтонного органического вещества, минуящего продуцентов. Однако в определенные фазы развития отрицательная продукция оказывается естественной характеристикой системы. В результате в некоторые периоды, как, например, и в нашем случае, зоопланктон может выедать сам себя в такой степени, что снижается его давление на низшие трофические уровни: фитопланктон и бактерии. Это ведет к новому повышению их продукции и  $P/V$ -коэффициента и в конечном счете способствует увеличению чистой продукции всего сообщества (см. таблицу, 155° з. д.).

Таким образом возникают автоколебания величины биомассы и продукции в сравнительно зрелых сообществах. Они могут быть четко прослежены на рис. 2.

Функциональные характеристики сообщества меняются не только по мере его созревания, но и в каждой точке по вертикали претерпевают закономерные изменения. Так, например, удовлетворение пищевых потребностей хищных групп несколько снижается в слоях их максимальной концентрации, что, видимо,



Характеристики различных элементов сообщества в верхнем 150-метровом слое  
пищевых потребностей —  $\delta$ , напряженность трофических связей —  $\zeta$ ,  
удельная суточная продукция —  $P/B$

Группа организмов		0°58' ю. ш. 97°00' з. д.					0°00' ю. ш. 122°20' з. д.		
		$\delta$	$\zeta$	$\epsilon$	$P$	$P/B$	$\delta$	$\zeta$	$\epsilon$
Фитопланктон*	Мелкий ( $\varnothing < 15$ мкм)	—	—1,2	3,8	3,8	1,7	—	0,54	4,2
	Крупный ( $\varnothing > 15$ мкм)	—	—0,46	2,4	14,2	0,85	—	—1,15	3,3
Бактерии *	Дисперсные	—	0,48	0,7	4,4	0,4	—	2,76	0,4
	Агрегированные	—	0,03	1,0	2,2		—	1,02	1,3
Простейшие	Жгутиковые	0,7	—1,24	6,5	2,0	1,4	0,7	1,93	1,6
	Инфузории	0,8	—0,62	2,5	0,3	1,5	0,5	0,96	0,5
	Все простейшие	—	—	—	2,1	1,3	—	—	—
Фитофаги и эврифаги	Тонкие фильтраторы	0,8	—1,48	5,7	0,04	1,8	0,5	—0,82	3,9
	Копеподы мелкие	0,9	0,25	1,2	1,3	0,76	0,5	0,58	0,5
	Калянонды крупные	0,9	—0,07	1,3	1,1	0,42	0,6	—0,03	1,2
	Все фитофаги	—	—	—	2,4	0,56	—	—	—
Хищники	Циклопиды	0,8	0,11	0,9	0,7	0,37	0,6	0,22	0,5
	Калянонды	0,75	—0,08	—	0,17	0,24	0,8	—0,15	—
	Хищники прочие	0,8	—0,27	—	0,44	0,37	0,8	—0,53	—
	Все хищники	—	—	—	0,5	0,13	—	—	—
Зоопланктон без простейших		—	—	—	1,0	0,12	—	—	—
Весь зоопланктон		—	—	—	2,8	0,29	—	—	—

\* Определение продукции фито- и бактериопланктона проводили Ю. И. Сорокин

и служит причиной расхождения максимумов концентрации различных хищников по вертикали. Напряженность трофических связей между потребителями и их пищей увеличивается с глубиной, что, видимо, определяется возрастанием доли хищников в зооценозе (Виноградов и др., 1977). Степень сбалансированности продукции фитопланктона и потребления его фитофагами также изменяется с глубиной. Судя по дневным наблюдениям, в поверхностных слоях продукция фитопланктона недоиспользуется потребителями. Очевидно, ночью, когда заметная часть фитофагов мигрирует в поверхностные слои, создается иная картина.

Исходя из качественных предпосылок, казалось вероятным, что по мере созревания сообщества степень его сбалансированности должна возрастать. Однако расчеты показали, что изменение степени сбалансированности существенно различается для разных трофических уровней. Фактически продукция фитопланктона может недоиспользоваться не только на ранних стадиях



восточно-тихоокеанского экваториального апвеллинга: степень удовлетворения сбалансированности —  $e$ , реальная продукция —  $P$  (ккал/м<sup>2</sup> сутки), (по Виноградову и др., 1976, с изменениями)

0°00' ю. ш. 122°20' з. д.		0°03' с. ш. 139°31' в. д.					00°45' ю. ш. 154°55' з. д.				
$P$	$P/B$	$\delta$	$\zeta$	$e$	$P$	$P/B$	$\delta$	$\zeta$	$e$	$P$	$P/B$
2—1	3,5	—	—1,2	3,8	1,6	2,7	—	0,06	4,1	2,0	3,3
2,9	2,1	—	—0,40	2,4	1,6	1,3	—	0,79	2,8	2,2	1,7
1,9		—	1,38	0,6	1,5		—	1,57	2,2	3,3	
1,0	1,0	—	0,88	0,6	0,8	0,4	—	0,73	2,2	1,7	1,7
0,9	1,3	0,4	0,90	0,2	0,1	0,14	0,2	4,65	—	—0,3	—0,75
0,4	0,31	0,5	1,11	0,4	0,13	0,32	0,3	1,58	—	—0,6	—0,38
0,6	0,27	—	—	—	—0,13	—0,11	—	—	—	—1,6	—0,76
0,04	1,0	0,5	—0,51	2,7	0,05	0,82	0,3	0,69	1,3	—0,03	—0,38
0,19	0,27	0,5	0,63	0,4	0,3	0,26	0,5	0,81	0,3	0,12	0,16
0,15	0,21	0,6	—0,01	—	0,2	0,22	0,55	—0,07	—	0,13	0,14
0,35	0,25	—	—	—	0,46	0,22	—	—	—	0,22	0,12
0,22	0,20	0,6	0,33	0,4	0,13	0,18	0,6	0,51	0,5	0,08	0,27
0,09	0,28	0,7	—0,04	—	0,08	0,20	0,6	0,10	0,6	0,16	0,14
0,18	0,59	0,5	—0,11	—	0,11	0,18	0,7	—0,23	—	0,15	0,28
0,06	0,04	—	—	—	0,0	0	—	—	—	0,04	—0,02
—0,1	~0	—	—	—	—0,2	—0,05	—	—	—	—0,3	—0,08
—0,3	—0,06	—	—	—	—0,7	—0,15	—	—	—	—2,7	—0,46

и его сотрудники.

сукцессии сообщества, но и в определенных ситуациях на более поздних стадиях развития, что делает малообоснованными общие рассуждения о степени сбалансированности продукции и потребления в сообществах различной зрелости и различной трофической структуры.

Проведенные расчеты потока энергии в сообществах (Виноградов и др., 1972, 1973, 1974; Сорокин, 1971, 1975) показывают, что вопреки представлению о преобладании «пастбищных» пищевых цепей в океане, в основе которых лежит прямое выедание фитопланктона растительноядным зоопланктоном (Steele, 1965), на самом деле в тропических районах океана наиболее важна «детритная» пищевая цепь, при которой органическое вещество отмершего фитопланктона используется бактериями, а затем инфузориями и уже через них включается в пищевую цепь мезопланктона. Естественно, что при таком удлинении пищевой цепи ее энергетическая эффективность резко понижается.

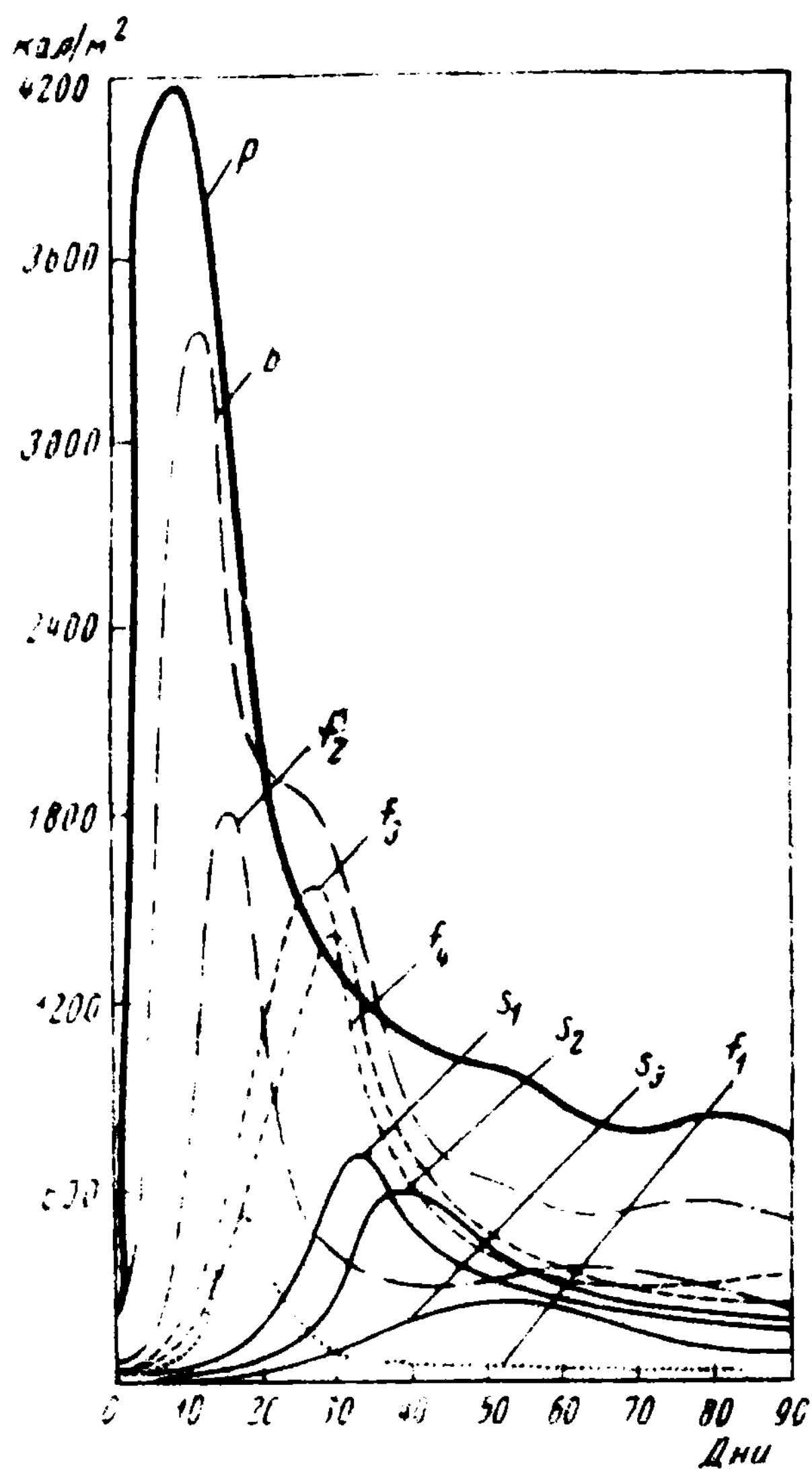


Рис. 2. Изменение по мере развития пелагического сообщества биомассы его элементов

Пояснения в тексте

Тем не менее даже в наиболее продуктивных районах тропического океана (экваториальный апвеллинг, 97° з. д.), как нашел Ю. И. Сорокин и др. (1975), через детритную цепь в продукционный процесс включается около 80% энергии первичной продукции (рис. 3, а). В мезо- и олиготрофных районах, где бактериальная деструкция превышает продукцию фитопланктона, можно полагать, что микрофлора частично использует аллохтонное органическое вещество, выносимое к поверхности в процессе подъема промежуточных вод, имеющих антарктическое происхождение. В этих районах основной поток энергии идет по детритной цепи (рис. 3, б) (Сорокин, 1975).

Совершенно очевидно, что технически почти невозможно привести количественные характеристики связей всех элементов системы в разные моменты ее развития и в разных районах; тем более трудно оценить влияние их изменения на функционирование системы в целом, что необходимо знать для прогнозирования поведения системы.

Сложность и изменчивость естественных экосистем и возникающие в связи с этим трудности исследования заставляют обратить внимание на моделирование происходящих в них процессов. Оно дает возможность описать совокупность имеющихся в экосистеме взаимодействий и не только достаточно обоснованно прогнозировать поведение системы при изменении тех или иных ее параметров, но и оценивать некоторые ситуации, возникающие в реальных системах и с трудом поддающиеся непосредственному измерению. Кроме того, построение модели является мощным средством проверки согласованности отдельных экспериментальных фактов и наблюдений.

Попытка создания достаточно полной математической модели балансовых соотношений в морской экосистеме на основании дифференциального описания связей между элементами, т. е. их

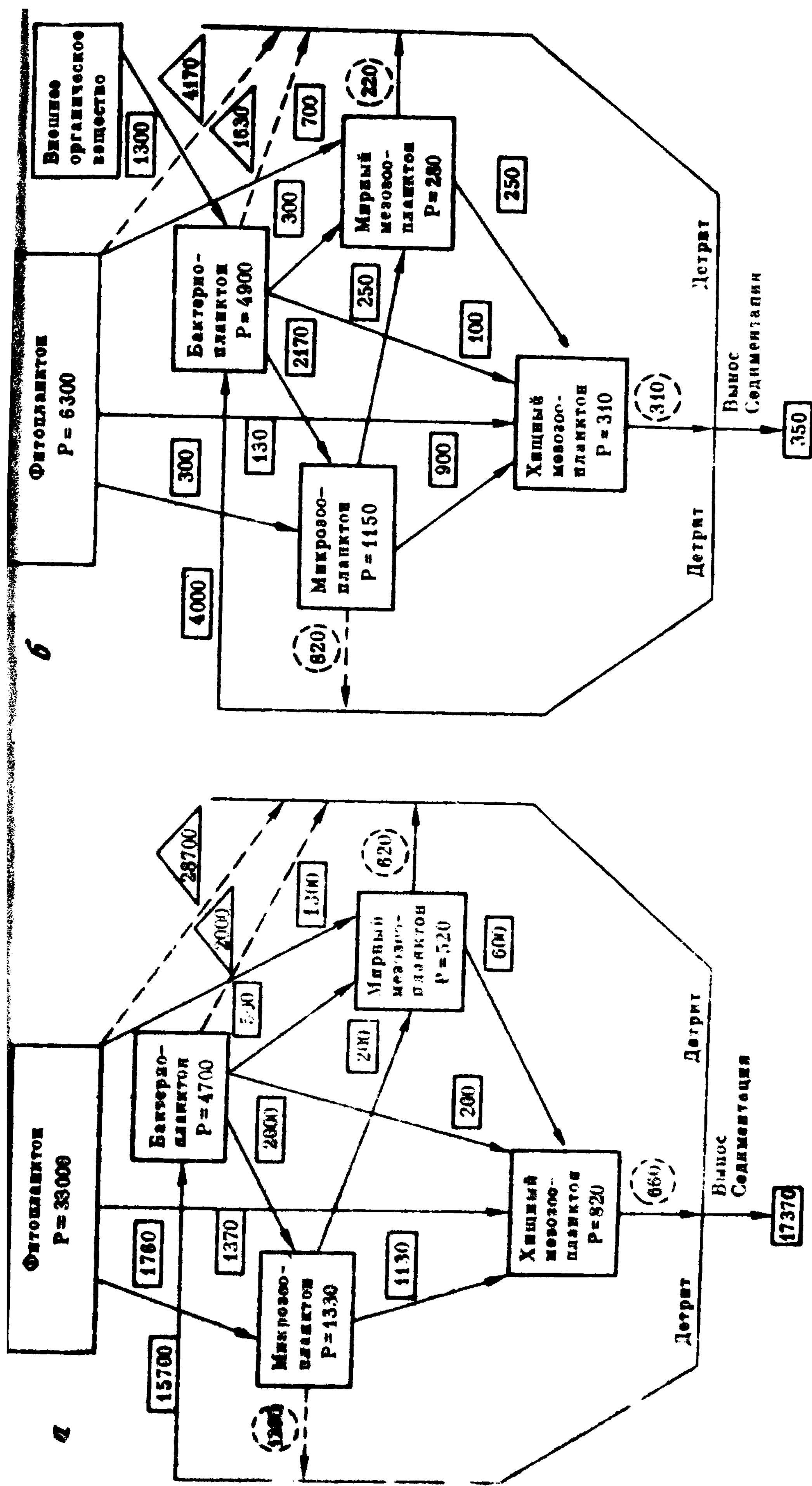


Рис. 3. Схема потоков энергии в экосистеме эвтрофных вод интенсивного экваториального апвеллинга (а) и мезотрофных экваториальных вод (б)

$P$  — продукция, цифры в квадратах — рационы последующего звена пищевой цепи, в кружках — неусвоенная, в треугольниках — непротребленная пища (по Сорokinу, 1975)

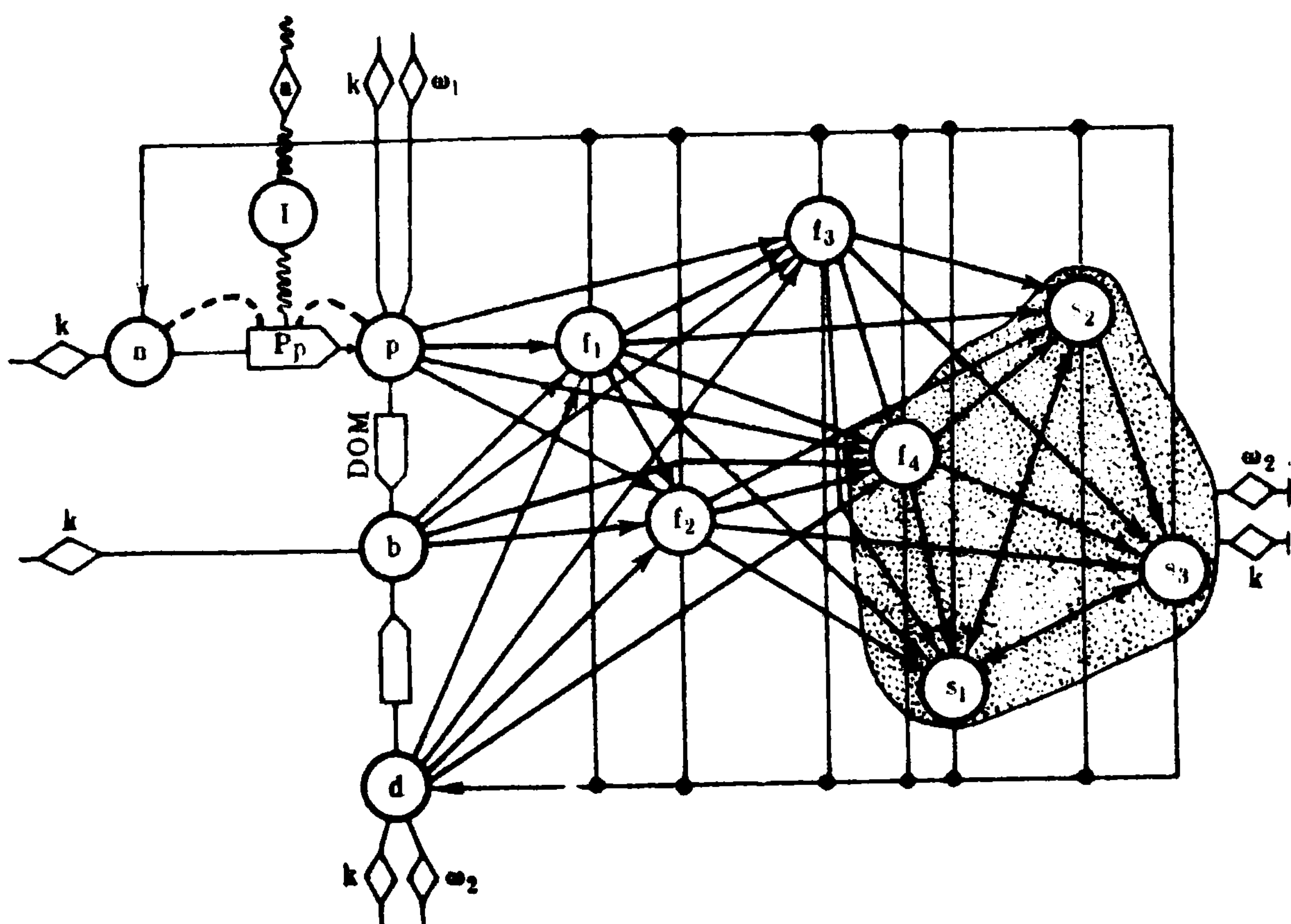


Рис. 4. Элементарная ячейка экосистемы пелагиали тропических районов океана. Стрелками обозначены связи между элементами. Буквальные обозначения объяснены в тексте.

функциональных характеристик, была предпринята А. А. Ляпуновым (1971). В дальнейшем его модель была развита и дополнена (Vinogradov et al., 1972; Виноградов и др., 1973, 1975).

Вначале мы рассматривали функционирование экосистемы пелагиали верхнего фотического слоя тропического океана. Изменения системы исследовались с суточным шагом, а по глубине с интервалом 5—10 м. Анализировался столб воды от поверхности до глубины 200 м, разбитый на элементарные ячейки (рис. 4). Связь между ячейками по вертикали осуществлялась за счет проникновения света ( $a$ ), турбулентной диффузии ( $k$ ), погружения фитопланктона, детрита и суточных миграций зоопланктона ( $\omega_1$ ,  $\omega_2$ ,  $\omega_3$ ). Горизонтальное перемещение столба воды полагалось происходящим под воздействием постоянного течения с равномерным распределением скоростей по глубине, что позволяет считать горизонтальное перемещение столба воды, который содержит моделируемую экосистему, адекватным времени существования системы от некоторого начального состояния. В рассматриваемом случае начальное состояние соответствовало моменту поднятия глубинных вод в области апвеллинга. Было принято, что в начальном состоянии ( $t=0$ ) все элементы моделируемой системы равномерно распределены по глубине. Разработанная на таких допущениях модель подробно описана Виноградовым и др. (1973).

На рис. 2 представлено модельное изменение концентрации (биомассы) элементов системы с течением времени и, следовательно, по мере удаления от зоны подъема вод. Наиболее быстро нарастает биомасса фитопланктона ( $p$ ) и бактерий ( $b$ ). Мелкие фитофаги ( $f_2, f_3$ ) несколько отстают в своем развитии, еще медленнее развиваются более крупные фильтраторы ( $f_1$ ) и хищники ( $s$ ). Биомасса последних достигает максимума лишь на 35—50-е сутки. На 50—60-е сутки система оказывается в квазистационарном состоянии, характеризующимся низкой концентрацией всех живых элементов и определяемым равновесным соотношением между интенсивностью фотосинтеза и притоком биогенных элементов из нижнего слоя воды через термоклин. Как видно, в этом равновесном состоянии биомасса основных элементов системы испытывает колебания, о возможной причине которых мы говорили выше.

Следует обратить внимание на некоторые соотношения между элементами модели. Прежде всего — смена и разобщение в пространстве максимумов биомассы фитопланктона, фильтраторов и хищников (и их различных групп) по мере удаления от зоны подъема вод, которая отмечалась рядом авторов в океане, следует со всей очевидностью и из данных модели. Также обращает на себя внимание подавляющее преобладание фильтраторов в районах, близких к зоне подъема вод, в то время как в удаленных от нее олиготрофных районах хищники составляют около половины общей массы зоопланктона (см. рис. 2). Те же соотношения имеют место в действительности в тропических районах океана.

Из изложенного выше становится ясно, насколько существенные структурные и функциональные изменения претерпевают пелагическое сообщество по мере своего развития и перемещения вместе с водой в пространстве. Очевидно, сравнивая сообщества из различных районов, всегда следует иметь в виду их возможную разновозрастность, которая и обуславливает многие из наблюдающихся различий.

Исходя из описанного принципа, были разработаны методы моделирования изменений балансовых соотношений экосистемы пелагиали и по площади водоема. Например, такая модель была построена для Японского моря (Меншуткин и др., 1974). Она показала возможность прогнозирования изменчивости пространственного распределения различных элементов системы, включая промысловых рыб и кальмаров, по всей площади моря в течение целого года через короткие временные интервалы всего в несколько дней. На рис. 5 в качестве примера приведено модельное распределение некоторых групп пелагических животных в Японском море в различные сезоны.

Осредненные по всей поверхности Японского моря данные о продукции фито- и зоопланктона, а также бактерий и nekтона позволили рассчитать среднюю годовую продукцию, составляю-

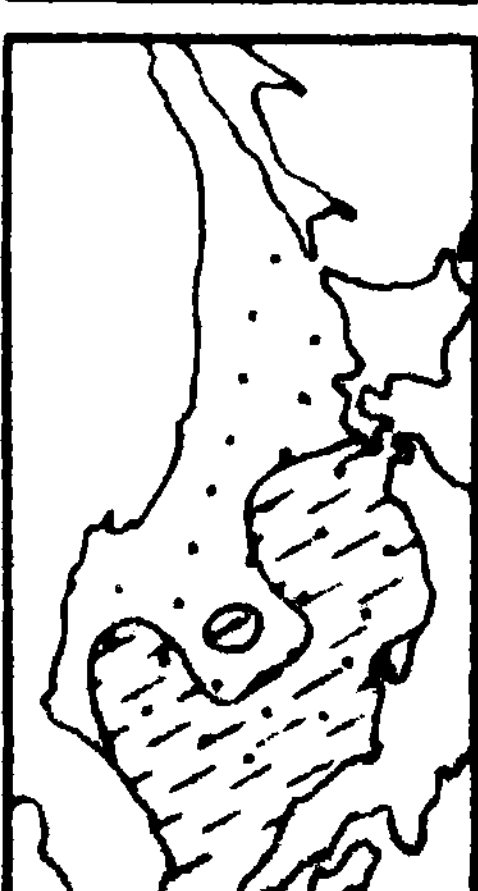
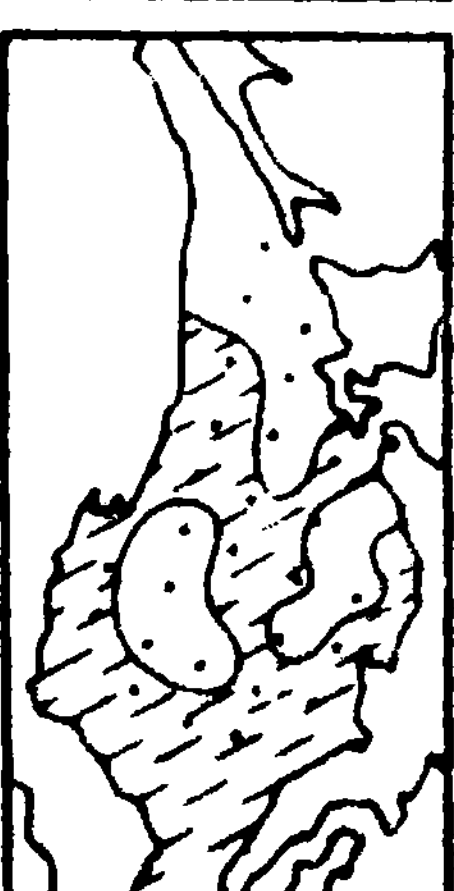
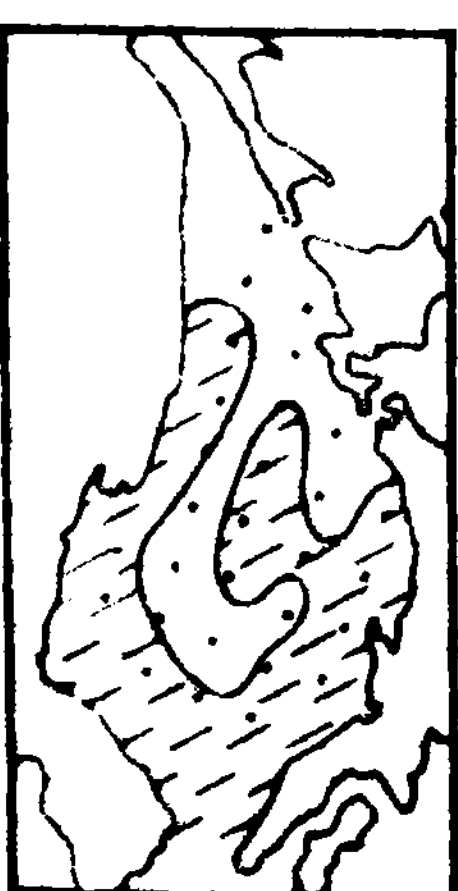
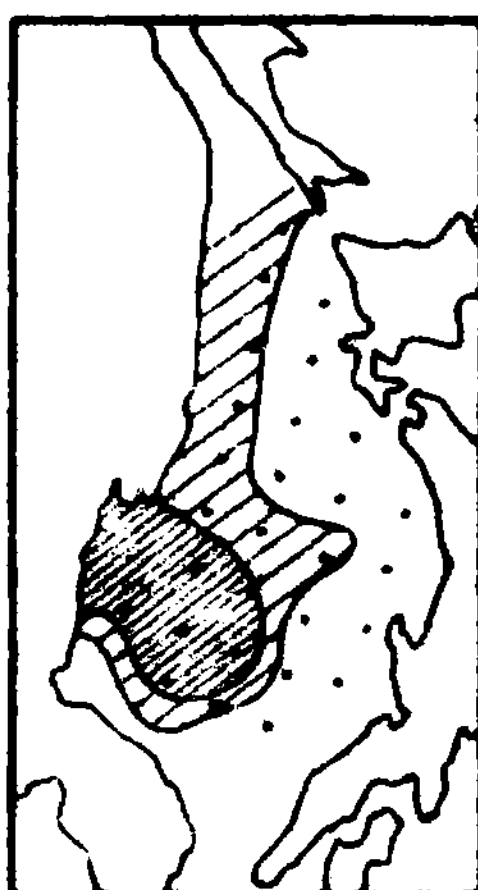
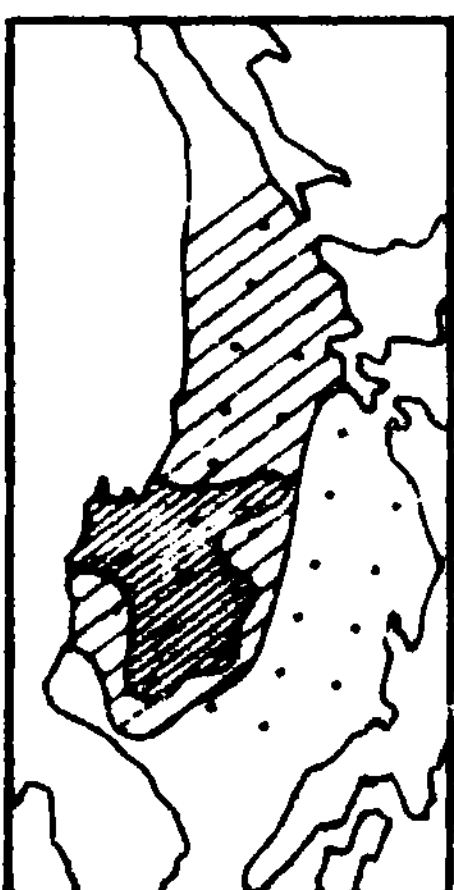
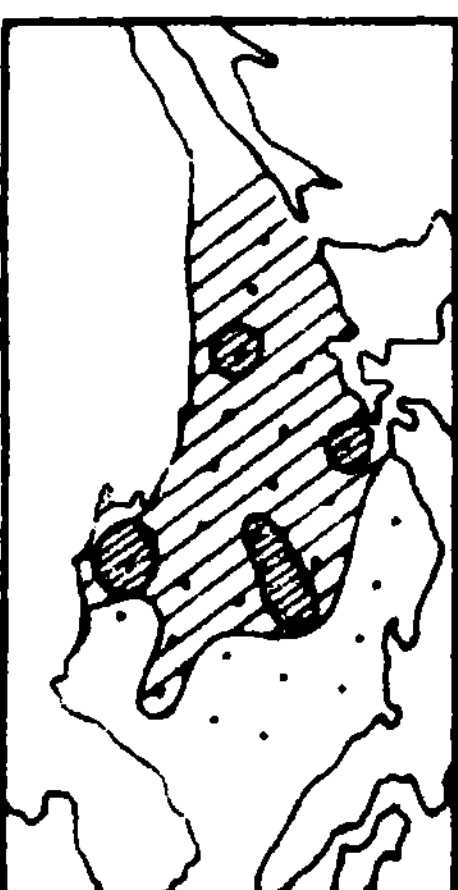
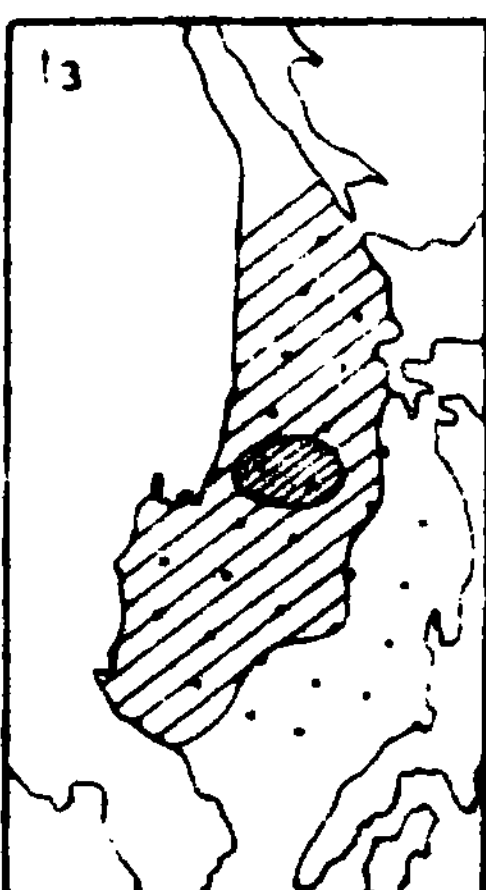


Январь

Март

Июль

Сентябрь





щую 1280 ккал/м<sup>2</sup>, что соответствует фактическим данным, полученным Ю. И. Сорокиным и О. И. Кобленц-Мишке (1958). По данным модели, годовой вылов нектона (30% от наличной биомассы) может составить в Японском море 1,36 млн. т при фактическом вылове 1 млн. т (Моисеев, 1969; Зуев, Несис, 1971) и потенциально возможном — около 1,23 млн. т (Gulland, 1970).

Следующим шагом являются разрабатываемые в настоящее время объемные модели развития сообществ, учитывающие не только горизонтальную, но и вертикальную циркуляцию и позволяющие прогнозировать поведение экосистем на обширных океанических акваториях. Можно надеяться, что эти модели позволят оценивать также влияние антропогенного воздействия на многие элементы системы.

В принципе теперь уже понятны пути создания моделей, учитывающих взаимодействие между экосистемами пелагиали и дна, т. е. моделей, которые непосредственно могут быть использованы при создании морских шельфовых хозяйств.

Таким образом, изучение функциональных характеристик сообществ позволяет в настоящее время достаточно обоснованно судить о количественных аспектах функционирования экосистем и создавать адекватные модели развития различных типов пелагических сообществ, имеющие важное прогностическое значение.

## ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. 1936. Некоторые общие вопросы продуктивности озер — Зоол. журн., т. 15, № 4.
- Виноградов М. Е., Крапивин В. Ф., Меншуткин В. В., Флейшман Б. С., Шушкина Э. А. 1973. Математическая модель функционирования экосистемы пелагиали тропических районов океана (по материалам 50-го рейса нис «Витязь»). — Океанология, т. 13, № 5.
- Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Крапивин В. Ф. 1974. Некоторые вопросы исследования биологических систем океана. — В кн.: Рыбохозяйственное использование ресурсов Мирового океана. Информ. сер., 1, вып. 2.
- Виноградов М. Е., Крапивин В. Ф., Флейшман Б. С., Шушкина Э. А. 1975. Использование математической модели для анализа поведения экосистемы океанской пелагиали. — Океанология, т. 15, № 2.
- Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Кукина И. Н. 1976. Функциональная характеристика планктонного сообщества экваториального апвеллинга. — Океанология, т. 16, № 1.
- Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. 1976. Некоторые особенности вертикальной структуры планктонного сообщества экваториального апвеллинга. — Океанология, т. 16, № 4.

---

Рис. 6. Модельные карты количественного распределения некоторых элементов сообщества пелагиали Японского моря

P — фитопланктон;  $I_1$  — интерзональные фитофаги;  $I_2$  — хищный зоопланктон (южные формы); N — нектон (кальмары и рыбы); 1 — > 10 ккал/м<sup>2</sup>; 2 — 10—5; 3 — 5—1; 4 — 1—0,1; меньшие концентрации на картах не показаны (по Меншуткину, Виноградову, Шушкиной, 1974)

- Виноградов М. Е., Кукина И. Н., Лебедева Л. П., Шушкина Э. А.* 1977. Изменение с глубиной функциональных характеристик планктонного сообщества тихоокеанского экваториального апвеллинга.— *Океанология*, т. 17, № 3.
- Заика В. Е.* 1972. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев, «Наукова думка».
- Зцев Г. В., Несис К. Н.* 1971. Кальмары. М., «Пищевая промышленность».
- Ляпунов А. А.* 1971. О построении математической модели балансовых соотношений в экосистеме тропических вод океана.— В кн.: *Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана*. М., «Наука».
- Меншуткин В. В.* 1971. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л., «Наука».
- Меншуткин В. В., Виноградов М. Е., Шушкина Э. А.* 1974. Математическая модель экосистемы пелагиали Японского моря.— *Океанология*, т. 14, № 5.
- Моисеев П. А.* 1969. Биологические ресурсы Мирового океана. М., «Пищевая промышленность».
- Сорокин Ю. И.* 1971. Качественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана.— В кн.: *Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана*. М., «Наука».
- Сорокин Ю. И.* 1975. Гетеротрофный микропланктон как компонент морских экосистем.— *Журн. общей биол.*, т. 36, № 5.
- Сорокин Ю. И., Кобленц-Мишке О. И.* 1958. Первичная продукция Японского моря и части Тихого океана, прилегающей к Японии.— *Докл. АН СССР*, т. 122, № 6.
- Сорокин Ю. И., Павельева Е. Б., Васильева М. И.* 1975. Продуктивность и трофическая роль бактериопланктона в районе экваториальной дивергенции.— *Труды Ин-та океанол. АН СССР*, т. 102.
- Шушкина Э. А., Кисляков Ю. А.* 1975. Оценка продуктивности зоопланктона в экваториальной части Тихого океана и в Перуанском апвеллинге.— *Труды Ин-та океанол. АН СССР*, т. 102.
- Gulland J. A.* 1970. The fish resources of the Ocean.— *FAO Fish. Techn. Pap.*, N 97.
- Slobodkin L. B.* 1962. Growth and regulation of animal populations. Biology studies. New York, Renegard and Winston.
- Steele J. H.* 1965. Some problems in the study of marine resources.— *Intern. Comm. Northwest Atlantic. Fish. Spec. Publ.*, N 5.
- Vinogradov M. E., Menshutkin V. V., Shushkina E. A.* 1972. On mathematical simulation of a pelagic ecosystem in tropical waters of the ocean.— *Marine Biol.*, v. 16.

## СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АССИМИЛЯЦИОННОГО ЧИСЛА МОРСКОГО ФИТОПЛАНКТОНА

**В. И. Ведерников**

Институт океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР, Москва

В морских водоемах создаваемое в процессе фотосинтеза органическое вещество (первичная продукция) связано в основном с фитопланктоном. В работах по первичной продукции интенсивность фотосинтеза рассчитывается на единицу объема морской воды, а удельная скорость фотосинтеза — на единицу

растительного материала (клетки, биомасса, фотосинтетические пигменты). Интенсивность фотосинтеза, рассчитанная на единицу объема воды или площади водоема, совпадает с понятием «первичная продукция». Интенсивность фотосинтеза, рассчитанная на единицу количества хлорофилла, называется ассимиляционным числом (АЧ). Его обычно выражают в миллиграммах углерода, фиксированного 1 мг хлорофилла «а» за час. Изучение сезонных изменений АЧ, а также сравнение их с колебаниями продукции и абиотических факторов среды необходимы для более полного изучения закономерностей формирования первичной продукции водоемов.

Сезонные изменения АЧ протекают на фоне колебаний продукции, хлорофилла и фитопланктона. Хлорофилл и первичная продукция в прибрежных районах в течение года изменяются в общем по одной схеме (Hart, 1942; English, 1961; Кобленц-Мишке, 1967; Стародубцев, 1971; см. также цитированные ниже работы). В полярных областях максимум этих величин наблюдается летом. В умеренных областях происходит разделение одного летнего максимума на весенний и осенний или весенний, летний и осенний. В субтропиках максимумы сдвигаются на раннюю весну и позднюю осень. В прибрежных районах тропической области наблюдаются значительные региональные отличия сезонных изменений хлорофилла и продукции, что не дает возможности дать их общую схему.

Сезонные изменения первичной продукции в океанических водах изучены значительно хуже, чем в прибрежных. В океанической зоне бореальной области обычно обнаруживаются один или два пика в весенне-летний период, но осенний максимум часто не проявляется (Steele, 1956; Кобленц-Мишке, 1967; Стародубцев, 1971). В океанических водах западной части тропической Атлантики с постоянной стратификацией колебания продукции носили случайный характер (Steven, 1971).

После краткого обзора сезонных колебаний продукции и хлорофилла рассмотрим более подробно сезонные изменения ассимиляционной активности последнего, т. е. АЧ. Для арктических и антарктических вод, к сожалению, не имеется данных по изменениям АЧ в течение всего вегетационного периода. Измерения, проведенные Буркхольдер и Буркхольдер (Burkholder, Burkholder, 1967) в антарктических водах при освещенности 22,6 тыс. лк и температуре поверхностного слоя в течение трех рейсов в 1964 г., показали, что АЧ (мг С/мг хл. а · час) увеличивается с июня по декабрь от 0,65 до 1,53. Хорне и др. (Horne et al., 1969) проводили измерение продукции *in situ* в шельфовых водах Южных Оркнейских островов (60°42' ю. ш., 45°32' з. д.). Средняя величина АЧ для всей эвфотической зоны уменьшалась от 0,73 в середине вегетационного сезона (конец января — начало февраля) до 0,49 к концу его (начало марта). На основании этих работ можно считать, что в полярных областях в тече-

ние вегетационного периода АЧ имеет один максимум в наиболее теплый период года.

Для анализа сезонных изменений АЧ в умеренных и низких широтах использовались полученные разными исследователями результаты одновременных измерений содержания хлорофилла «а» и интенсивности фотосинтеза при оптимальной освещенности или близких к ней световых условиях (Ichimura, Aruga, 1964; Curl, Small, 1965; Финенко, 1965; подписи к рис. 1, 2, 3). При изучении продуктивности пролива Бофорт (кривая 1 на рис. 2) измерения истинного фотосинтеза проводились при помощи кислородной модификации скляночного метода. В остальных работах продукция определялась при помощи радиоуглеродной модификации скляночного метода. При использовании последнего склянки с пробами воды экспонировались в природных условиях на разных горизонтах или в лаборатории при искусственном освещении (9—13 тыс. лк или оптимальная освещенность, определяемая по световой кривой фотосинтеза). Температура в световых инкубаторах равнялась температуре поверхностного слоя в океане. При измерениях *in situ* для построения кривых сезонных изменений брались максимальные для столба воды величины АЧ, расчет которых производился путем определения отношения между среднечасовой продукцией за время опыта (половина светового дня) и содержанием хлорофилла «а» в пробе. Если концентрация его определялась по устаревшей формуле Ричардса и Томпсона (Richards, Thompson, 1952), то для АЧ нами вводилась поправка с учетом того, что эта формула на 25% завышает истинное содержание хлорофилла «а» в воде (Wauthy, Le Bourhis, 1966).

Следует отметить, что максимальное АЧ в столбе воды независимо от положения, по всей вероятности, совпадает или не отличается сильно от его величины при оптимальной освещенности. Это связано с тем, что из-за сезонной световой адаптации у фитопланктона световое «голодание» не наблюдается в верхних слоях эвфотической зоны в умеренных широтах в течение круглого года, а в высоких — в течение вегетационного периода (Steele, 1962; Williams, Murdoch, 1966; Ведерников, Соловьева, 1972).

Наиболее типичные из приводимых в статьях или рассчитанных нами 26 кривых сезонных изменений АЧ представлены на рис. 1. Для построения большинства этих кривых были использованы среднемесячные величины АЧ. На основании приводимых авторами данных по хлорофиллу и продукции, а также зависимости от них случайной ошибки определения АЧ (Ведерников, 1973) можно заключить, что она почти во всех разобранных нами случаях составляла 20—40%. Ассимиляционное число в течение года изменяется значительно сильнее (обычно в 2—9 раз), поэтому такие колебания его можно считать репрезентативными



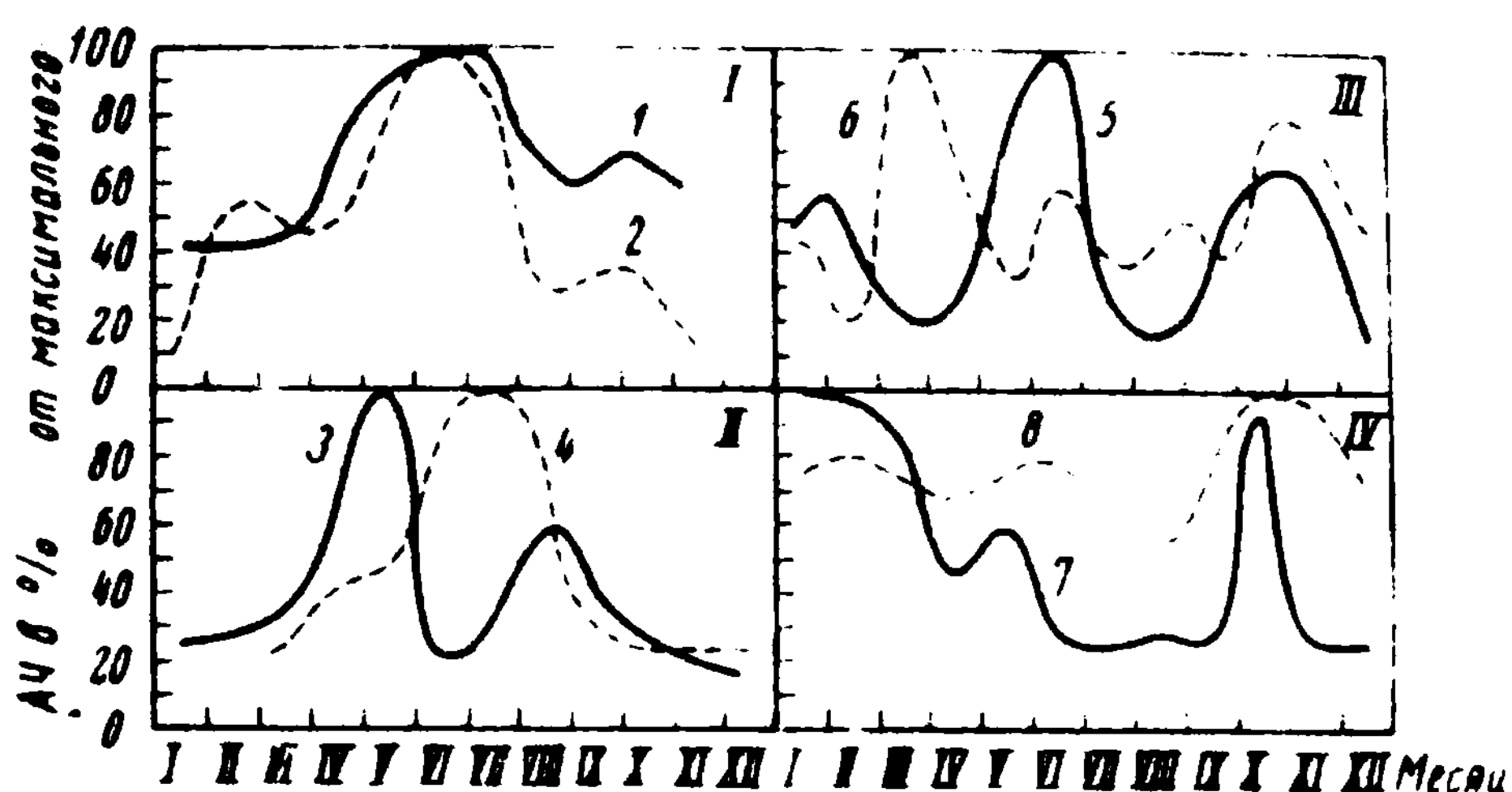


Рис. 1. Сезонные изменения АЧ в умеренных океанических (I), умеренных прибрежных (II), субтропических прибрежных (III) и тропических прибрежных (IV) водах

1 —  $58^{\circ}10'$  с. ш.,  $0^{\circ}45'$  в. д., Steele, Baird, 1961; 2 —  $50^{\circ}$  с. ш.,  $145^{\circ}$  з. д., McAllister, 1962; 3 —  $43-48^{\circ}$  с. ш.,  $124-127^{\circ}$  з. д., Anderson, 1964; 4 —  $40^{\circ}33'$  с. ш.,  $73^{\circ}40'$  з. д., Mandelli et al., 1970; 5 —  $33^{\circ}38'48''$  с. ш.,  $130^{\circ}18'42''$  в. д., Matsudaira, 1964; 6 —  $32^{\circ}43'15''$  с. ш.,  $129^{\circ}51'20''$  в. д., Matsudaira, 1964; 7 —  $8^{\circ}40'$  с. ш.,  $79^{\circ}20'$  з. д., Forsbergh, 1963; 8 —  $13^{\circ}25'$  ю. ш.,  $48^{\circ}48'$  в. д., Sournia, 1966. Условия измерения скорости фотосинтеза: 1 — 11 тыс. лк; 2 —  $0,08$  кал/см<sup>2</sup> в мин; 3 — 9,2 тыс. лк; 4 — оптимальное искусственное освещение; 5, 6 — 10—13 тыс. лк; 7 и 8 — in situ (слой с максимальным АЧ). За 100% приняты следующие величины АЧ (мг С/мг·хл. «а»·час): 1 — 2,1; 2 — 4,4; 3 — 13,1; 4 — 9,3; 5 — 11,4; 6 — 9,1; 7 — 32,6; 8 — 10,6

Наиболее полно на основании имеющихся в литературе данных сезонные изменения АЧ можно проследить в неритических водах. В прибрежных районах в северной умеренной области и в субтропиках минимальные величины АЧ обычно отмечаются зимой, а в остальное время часто наблюдаются один или два максимума в разные сезоны (рис. 1, 3, 4, 6; рис. 2; Içituga, Agui-ga, 1964; Финенко, 1965). Кроме этих главных максимумов в водах, переходных от субарктических к субтропическим, и в самих субтропиках иногда появляется дополнительный зимний максимум (рис. 1, 5). В прибрежных тропических водах для АЧ, так же как для продукции, характерны, по-видимому, большие региональные отличия, зависящие от климатических и гидрологических условий; в некоторых районах сезонные изменения вообще не выражены (рис. 1, 7, 8).

Из-за небольшого числа данных по сезонным изменениям для океанических вод, в отличие от прибрежных, трудно сделать окончательные выводы. Измерения Буркхольдера и Буркхольдер (Burkholder, Burkholder, 1967), проведенные в субантарктических водах при освещенности 22,6 тыс. лк, показали увеличение АЧ с июня по декабрь от 1,34 до 1,77. На банке Фладенс-Граунд при экспозиции проб при 11 тыс. лк была получена одновершинная кривая с весенне-летним максимумом (рис. 1, 1). На ст. Р ( $50^{\circ}$  с. ш.;  $145^{\circ}$  з. д.) наблюдался один максимум АЧ в летние месяцы (рис. 1, 2). Судя по этим данным, можно счи-

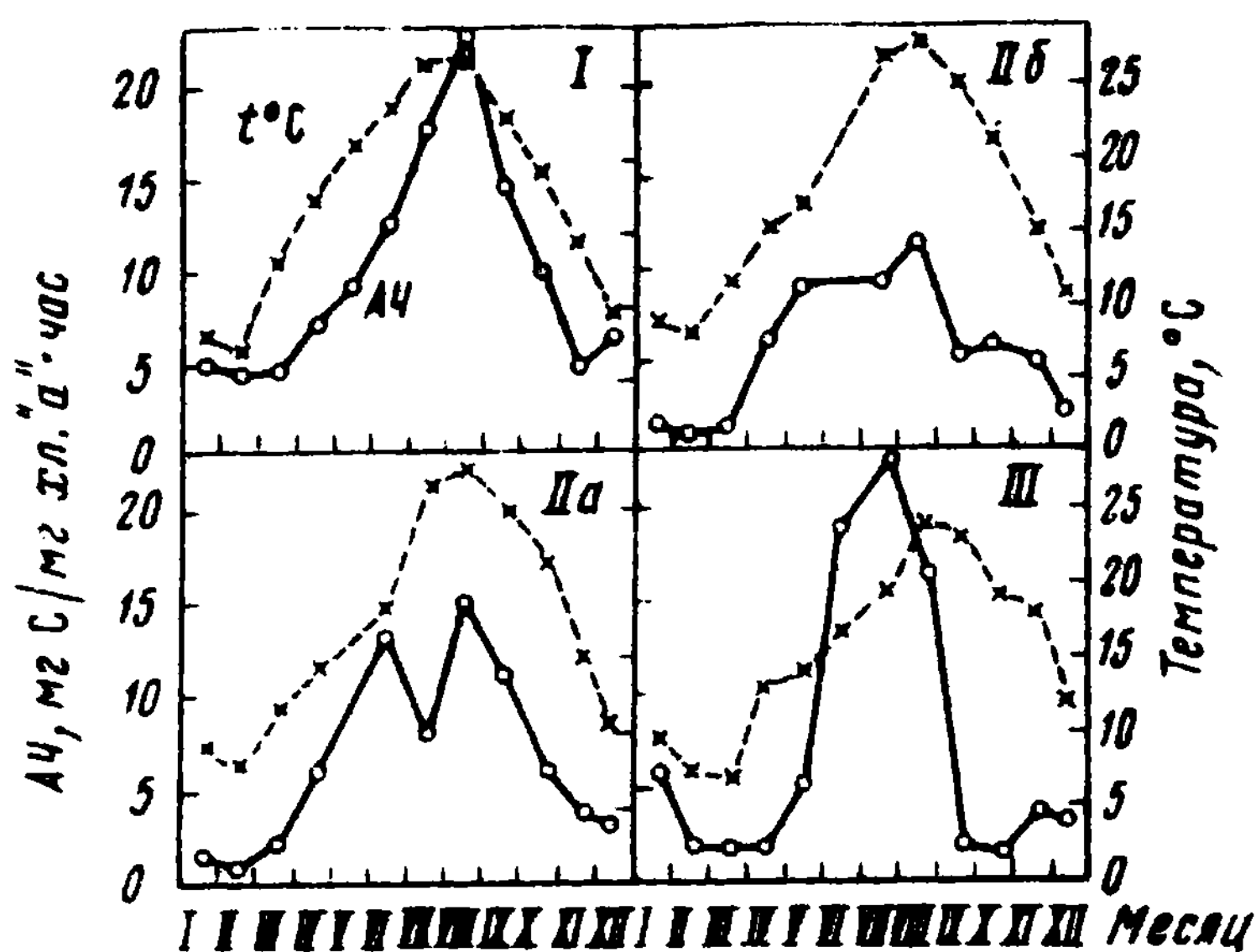


Рис. 2. Сезонные изменения температуры и АЧ в высокопродуктивных прибрежных водах

I — 4°40' с. ш., 76°35' з. д., Williams, Murdoch, 1966; IIa — 34°18'46" с. ш., 133°26'20" в. д., Matsudaira, 1964, IIb — 34°23'34" с. ш., 133°26'16" в. д., Matsudaira, 1964; III — 38°25'44" с. ш., 141°29'00" в. д., Matsudaira, 1964. Условия измерения скорости фотосинтеза: I — in situ (слой с максимальным АЧ); IIa, IIb, III — 10—13 тыс. лк

тать, что в субарктических и субантарктических океанических водах наблюдаются более плавные, чем в прибрежных районах, изменения АЧ в течение года с максимальными величинами в теплый период года и с минимальными зимой. Эта закономерность справедлива, вероятно, также для субтропических океанических вод. В Саргассовом море на ст. S (32° с. ш., 65° з. д.) наиболее высокие величины АЧ в поверхностном слое отмечались летом, наиболее низкие — зимой, а средние между ними величины были характерны для весенних месяцев (Menzel, Ryther, 1961).

Схема изменений АЧ в разных географических зонах океана в общем такая же, как у хлорофилла и продукции, но на отдельных станциях связи между ними часто не наблюдается. Сравнение кривых сезонных изменений АЧ, хлорофилла ( $C_a$ ) и интенсивности фотосинтеза ( $\Phi$ ) показало, что в течение года в 25% случаев из всех разобранных нами наблюдений продукция зависела в основном от содержания хлорофилла, в 40% — от величины АЧ, а в 35% — в равной степени от обоих этих показателей, так как на этих станциях не было связи продукции ни с  $C_a$ , ни с АЧ. Таким образом, для сезонных изменений продукции в целом для всего Мирового океана содержание хлорофилла в воде и его ассимиляционная активность имеют одинаковое значение. Наряду с выяснением связи  $\Phi$  с  $C_a$  и АЧ мы сравнили результаты 23 параллельных наблюдений АЧ и  $C_a$ . В большинстве случаев для всего вегетационного периода корреляции между этими двумя показателями обнаружено не было, хотя на некоторых станциях во время весеннего или летнего мак-



симумов хлорофилла наблюдалось снижение ассимиляционной активности его (Yentsch, Ryther, 1959; Matsudaira, 1964).

Большой интерес представляет сравнение степени изменчивости в течение года АЧ,  $C_a$  и  $\Phi$ . АЧ в водах умеренных широт и в субтропиках в течение года изменяется обычно в 4—9 раз, а в тропиках в 1,7—4 раза (рис. 1, 2). Амплитуда колебаний АЧ в течение года в 60% разобранных нами случаев была меньше амплитуды колебаний фотосинтеза и хлорофилла и в 80% у хлорофилла меньше, чем у фотосинтеза. Для вод умеренных широт и субтропиков отношение  $\Phi_{\max}/\Phi_{\min}$  колебалось от 4 до 72 (в среднем 23),  $C_{a\max}/C_{a\min}$  — от 2 до 25 (в среднем 11) и  $АЧ_{\max}/АЧ_{\min}$  — от 2 до 19 (в среднем 8). Таким образом, диапазон колебаний продукции обычно больше диапазона колебаний  $C_a$  и АЧ. Сезонная изменчивость последних двух показателей примерно одинакова.

Полученные нами выводы о ходе кривых сезонных изменений АЧ при оптимальных или близких к ним световых условиях применимы и к АЧ в поверхностном слое. Несмотря на то, что оно вследствие светового угнетения иногда бывает значительно ниже ассимиляционного числа при оптимальной освещенности, их относительные величины (в процентах от максимума) довольно хорошо соответствуют друг другу, хотя и имеются некоторые отличия (Финенко, 1965; Curl, Small, 1965; Mandelli et al., 1970).

После выяснения общих закономерностей сезонных изменений АЧ в разных географических зонах остановимся на причинах, их вызывающих. Несомненно, что все факторы, от которых зависит величина АЧ при оптимальных световых условиях, влияют в большей или меньшей степени на продукцию. Обратное положение неверно, так как не все факторы, влияющие на количество фитопланктона и интенсивность его фотосинтеза на разных горизонтах эвфотической зоны, могут определять также ассимиляционную активность хлорофилла при оптимальной освещенности.

Обзор основных факторов, обуславливающих сезонные изменения продукции, дан в ряде работ (Ryther, 1963; Gilmarlin, 1964; Steemann Nielsen, 1964; Стародубцев, 1971). К ним относятся условия минерального питания, солнечная радиация, устойчивость водного столба и в меньшей степени — температура.

Из перечисленных факторов в целом для всего Мирового океана наибольшее значение для сезонных изменений АЧ имеют условия минерального питания и температура. Виртки (Wyrski, 1965) показал, что колебания температуры поверхностного слоя Мирового океана в течение года близки к синусоидальным. В океанических районах диапазон колебаний температуры в районе экватора менее  $1^\circ$ , в субтропиках более  $8^\circ$  и порядка  $16^\circ$  — в водах умеренных широт ( $40-45^\circ$  с. ш.). В закрытых

морях и заливах амплитуда колебаний температуры больше. В океанических водах умеренных широт в северном полушарии максимальная температура наблюдается в августе — сентябре, а минимальная в декабре — апреле, т. е. максимум температуры сжат по времени, а минимум растянут. В субтропиках отношение между длительностью наиболее теплого и холодного периодов обратное. Из сказанного следует, что в умеренных широтах и субтропиках хорошую связь между температурой и АЧ следует ожидать только в том случае, когда изменения последнего описываются одновершинной кривой с максимумом в наиболее теплый период года. Действительно, в таких случаях в районах с хорошим снабжением биогенными элементами в течение круглого года между температурой и АЧ была обнаружена сильная корреляция (Williams, Murdoch, 1966; см. рис. 2, I; Mandelli et al., 1970). Анализируя данные Матсудайра (Matsudaira, 1964), мы также нашли довольно четкую связь между температурой и АЧ для двух станций во Внутреннем море (рис. 2, IIА, IIБ). В некоторых случаях, когда изменения АЧ описываются одновершинной кривой, достоверной связи между температурой и АЧ все же не наблюдалось. Это происходило из-за того, что максимум АЧ отмечался на 1—2 месяца раньше максимума температуры, ко времени наступления которого ассимиляционная активность хлорофилла уменьшалась (рис. 2, III). Не отмечалось достоверной связи между температурой и АЧ, когда последнее имело в течение года 2 или 3 максимума.

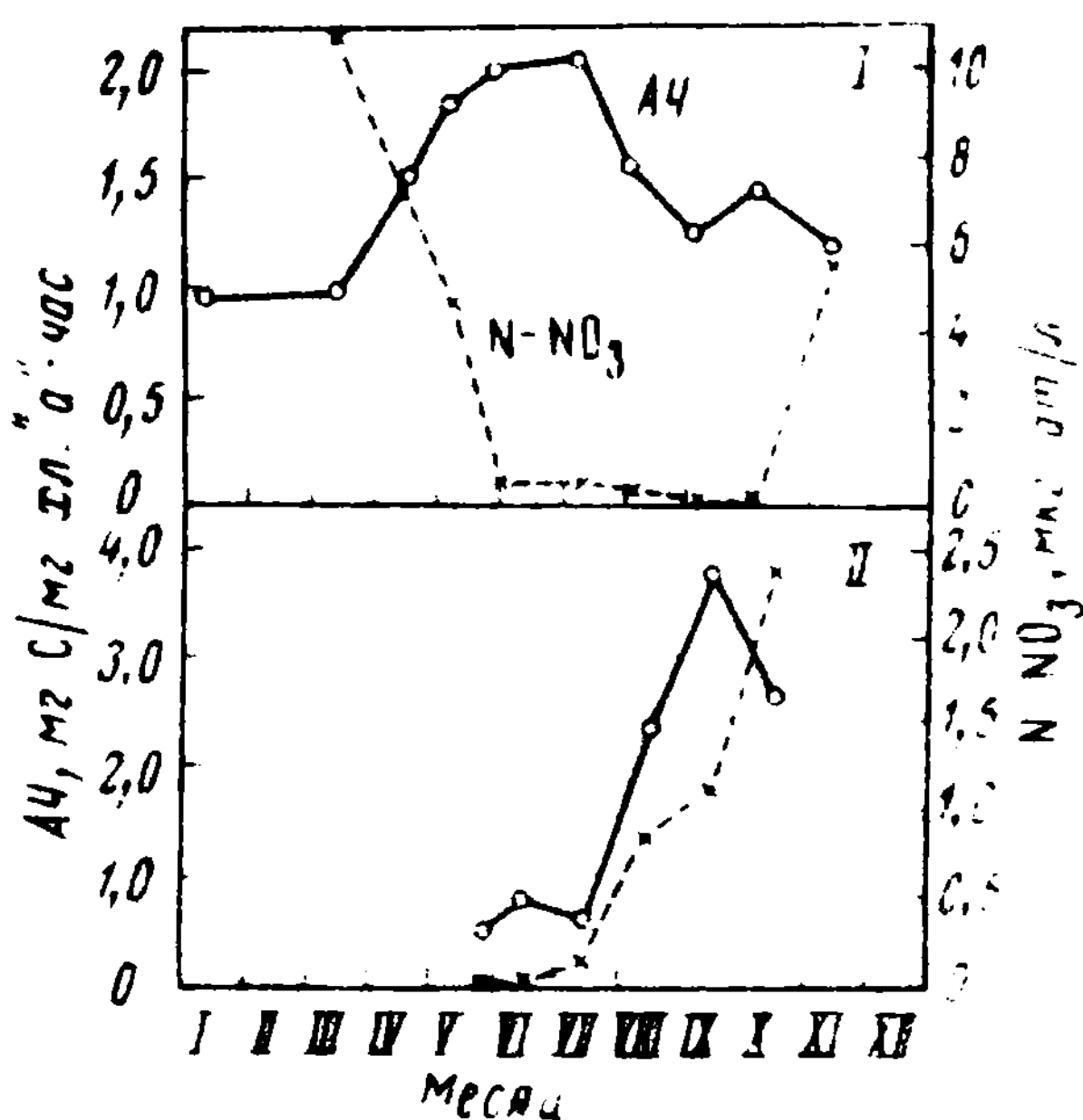
В высоких и низких широтах значение температуры как фактора, определяющего сезонные изменения АЧ, меньше, чем в умеренных областях. В аркто-бореальных водах сезонные колебания температуры, по всей вероятности, не оказывают большого влияния на величину АЧ. Так, в прибрежных водах Мурмана при колебаниях АЧ в течение всего вегетационного периода от 0,5 до 3,8 температура изменялась всего на  $6^{\circ}$  ( $2,6$ — $8,6^{\circ}$ ) (Соколова, Соловьева, 1971; Соловьева, 1973). В тропических водах колебания температуры в течение года слишком малы, чтобы служить причиной сезонных изменений АЧ.

Отсутствие во многих случаях в умеренных широтах достоверной связи между температурой и АЧ еще не отрицает влияния первой на второе. Влияние других факторов ослабляет эту связь. Основным из них является, по-видимому, содержание биогенных элементов. Изучение влияния условий минерального питания на сезонные изменения АЧ представляет большие трудности из-за того, что между фотосинтетической активностью фитопланктона и содержанием биогенных элементов при избытке их может существовать обратная связь, а при недостатке — положительная. Еще труднее изучение такой зависимости из-за больших скоростей регенерации биогенных элементов в неритических водах. Тем не менее в ряде работ была показана зависимость сезонных изменений АЧ при оптимальных или близких

к ним световых условиях от содержания в воде минеральных форм азота. Ведерников и Соловьева (1972) в открытых прибрежных водах Мурмана в летний период 1967 и 1970 гг. нашли линейную связь между содержанием азота ( $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ ) и максимальными величинами АЧ на станциях *in situ*. Между фосфатами и АЧ связи обнаружить не удалось. В этом же районе в Дальнезеленецкой бухте летом и осенью 1967 г. в слое с оптимальными световыми условиями также отмечалась четкая линейная зависимость между величинами АЧ и содержанием нитратов (рис. 3, II). С конца мая до августа величины АЧ

Рис. 3. Сезонные изменения нитратов и АЧ

I — Банка Фладенс-Граунд,  $58^{\circ}10'$  с. ш.,  $0^{\circ}45'$  в. д., Steele, Baird, 1961; II — Дальнезеленецкая бухта (кроме 26.V, среднемесячные величины),  $69^{\circ}07'$  с. ш.,  $36^{\circ}05'$  в. д., Соколова, Соловьева, 1971. Условия измерения скорости фотосинтеза: I — 11 тыс. лк; II — *in situ* (слоб с максимальным АЧ)



составляли 0,5—0,8 мгС/мг хл. «а»·час, а содержание нитратного азота колебалось от аналитического нуля до 0,15 мкг-ат/л. В конце лета и осенью с возрастанием  $\text{N—NO}_3$  до 0,9—2,4 мкг-ат/л АЧ увеличилось до 2,7—3,8. С фосфатами, величины которых колебались от 0,1 до 0,2 мкг-ат Р/л, АЧ не коррелировало. Доказательства влияния биогенных элементов на сезонный ход АЧ приводит Андерсон (Anderson, 1964). В неритических водах Тихоокеанского побережья Северной Америки уменьшение содержания нитратного азота от весны к середине лета от нескольких мкг-ат/л до аналитического нуля сопровождалось изменением АЧ от 13,1 до 2,6 (рис. 1, 3). Высокое содержание нитратов зимой (25 мкг-ат/л) не вызывало повышения ассимиляционной активности фитопланктона, по всей вероятности, из-за низких температур. Фосфаты также уменьшались от зимы к лету, но в меньшей степени (от 2 до 0,2 мкг-ат Р/л), чем нитраты. Стил и Бэрд (Steele, Baird, 1961) получили кривые сезонных изменений АЧ и  $\text{NO}_3$  для банки Фладенс-Граунд (рис. 3, I). На основании того, что изменения АЧ получились примерно противоположными изменениям концентрации биогенных элементов, авторы отрицают зависимость фотосинтетической активности фитопланктона от условий минерального питания. Анализи-



руя эти же данные, мы пришли к другому выводу. Увеличение АЧ в период с марта по июль от 1,0 до 2,1 мг С/мг хл. «а»·час, вызванное, вероятно, повышением температуры, сопровождалось уменьшением N—NO<sub>3</sub> от 11,2 до 0,4 мкг-ат/л, а P—PO<sub>4</sub> — от 0,7 до 0,2 мкг-ат/л. Дальнейшее уменьшение с июля по сентябрь азота до аналитического нуля, а фосфора до 0,02 мкг-ат/л привело к падению АЧ до 1,2.

Из сказанного выше следует, что сезонные изменения ассимиляционной активности хлорофилла не зависят от содержания биогенных элементов только до определенного уровня, ниже которого концентрация их становится лимитирующим фактором. Отсутствие же корреляции между результатами измерения температуры и АЧ в течение круглого года обусловлено тем, что в определенные периоды ассимиляционная активность фитопланктона зависит от содержания биогенных элементов в эвфотической зоне, а не от температуры. Так, наблюдавшееся в некоторых случаях наступление максимума АЧ на 1—2 месяца раньше максимума температуры происходило, по всей вероятности, из-за того, что ко времени образования последнего лимитирующим фактором становилось низкое содержание биогенных элементов. Связь температуры с АЧ нарушалась, и вместо дальнейшего возрастания наблюдалось его падение. В водах, переходных от субарктических к субтропическим, и в субтропиках нарушение этой связи из-за влияния биогенных элементов может происходить иногда и в зимний период. Хорошим примером такого действия биогенных элементов являются сезонные изменения АЧ в бухте Хаката (рис. 1, 5).

Таким образом, в водах умеренных широт влияние температуры и биогенных элементов на величину АЧ при световом насыщении неодинаковое. Как мы говорили выше, в умеренных областях зимой величины АЧ самые низкие для года, а в остальные сезоны количество максимумов (1 или 2), и время их наступления может быть различным. На основании этого можно предположить, что обычно зимой лимитирующим фактором для АЧ является температура. В остальные сезоны она является основным фактором, определяющим фотосинтетическую активность фитопланктона только в районах с хорошим обеспечением биогенами в течение круглого года. В водах же с резкими сезонными колебаниями содержания биогенных элементов в периоды с плохими условиями минерального питания большее значение, чем температура, имеет обеспеченность фитопланктона азотом или другими питательными веществами. В таких районах весной с увеличением температуры АЧ начинает возрастать до определенного момента, после которого концентрация биогенных элементов становится лимитирующей и ассимиляционная активность хлорофилла уменьшается. Увеличение содержания биогенных элементов в конце лета или осенью ведет к вторичному возрастанию АЧ; после резкого снижения темпера-

гуры воды в осенне-зимний период АЧ уменьшается. Второго пика АЧ может и не быть, если интенсивное обогащение эвфотической зоны биогенными элементами во вторую половину года вообще не происходит или оно происходит в период очень низких температур.

В тропических областях, в отличие от умеренных, для сезонных изменений АЧ условия минерального питания, по всей вероятности, имеют решающее значение в течение круглого года, так как температура в тропиках колеблется незначительно. Так, в Панамском заливе максимальные величины АЧ наблюдались в период с января по март, когда происходил подъем глубинных вод, богатых биогенами (рис. 1, 7). В районах, в которых сезонные колебания биогенных элементов не выражены, АЧ в течение всего года остается примерно на одинаковом уровне. Такая картина наблюдалась в прибрежных водах (глубина 10—20 м) севернее о-ва Мадагаскар (рис. 1, 8).

Изменения температуры в течение года следуют за ходом падающей радиации. В разных географических областях в северном полушарии величина падающей радиации летом одного и того же порядка, но зимой она находится в тесной зависимости от широты места (Каллис, 1969; Оорт, 1972). Если в тропических областях сезонные колебания радиации незначительные, то с увеличением широты места диапазон их увеличивается. В субтропиках максимальные величины радиации отмечаются в весенне-летний период, а в умеренных и высоких широтах — в начале лета; минимальные величины в этих областях наблюдаются зимой. Для сезонных колебаний АЧ, как и для продукции, изменение солнечной радиации в течение года может иметь решающее значение только в широтах выше  $30^{\circ}$  с. ш. и  $30^{\circ}$  ю. ш. Такое предположение, поддерживаемое некоторыми авторами (Ichimiga, Aguga, 1964; Финенко, 1965, 1967), основано на том, что, как в озерах, так и в морских водоемах, световые кривые фотосинтеза, рассчитанного на единицу хлорофилла, зимой имеют теневой тип, а летом световой (Steemann Nielsen, Hansen, 1959; Ichimiga, Aguga, 1964). Световые растения по сравнению с теневыми имеют более высокие световой оптимум и ассимиляционную активность пигментов при световом насыщении. Отсюда следует, что величины АЧ при световом насыщении должны увеличиваться от зимы к лету из-за непосредственного действия света. Мы считаем, что сезонная световая адаптация проявляется в основном только в смещении светового оптимума, а на АЧ в большей степени, чем падающая радиация, оказывают влияние другие абиотические факторы. Доказательством такого предположения служат наши исследования и результаты наблюдений других авторов. Ведерников и Соловьева (1972) показали, что для фитопланктона Дальнезеленецкой бухты ( $69^{\circ}$  с. ш.) характерна четко выраженная сезонная световая адаптация, проявляющаяся в резком снижении светового оптимума фотосинтеза

в осенние месяцы по сравнению с летними. Параллельные определения АЧ показали, что величины его осенью не уменьшались, как это следовало бы ожидать у теневого фитопланктона, а, наоборот, были самыми высокими для периода исследований (рис. 3, II). Как мы уже указывали выше, такое увеличение ассимиляционной активности обуславливалось возрастанием к концу периода вегетации содержания в воде нитратов. Это привело к тому, что между величиной АЧ в слое оптимума и радиацией, как падающей, так и приходящей, наблюдалась слабая обратная корреляция. Увеличение АЧ у зимнего теневого фитопланктона, наблюдавшееся Матсудайра (Matsudaira, 1964) в некоторых бухтах Японии, служит, по-видимому, другим примером большего влияния на величину АЧ биогенных элементов, чем инсоляции. В ряде других исследований, посвященных изучению сезонных изменений АЧ в водах умеренных широт и в субтропиках, также не удалось обнаружить достоверной прямой корреляции между падающей радиацией и величинами АЧ при оптимальной освещенности (Curl, Small, 1965; Williams, Murdoch, 1966; Mandelli et al., 1970).

Хорошим подтверждением нашего предположения, что сезонный ход АЧ при световом насыщении определяется в большей степени температурой и условиями минерального питания, чем инсоляцией, являются опыты Ичимура и Аруга (Ichimura, Abuga, 1958), проведенные с природными популяциями фитопланктона нескольких японских озер. В этих исследованиях в пробах воды, обогащенных биогенными элементами и углекислотой, АЧ при световом насыщении и температуре 20° оказалось постоянным в течение круглого года, за исключением середины августа и конца февраля. В эти периоды происходила резкая смена видового состава фитопланктона, что приводило, по мнению авторов, к ухудшению физиологического состояния водорослей. Ассимиляционная активность хлорофилла в этих опытах должна была бы уменьшаться зимой и увеличиваться летом, если бы она в значительной степени зависела от величин падающей радиации.

Кроме температуры и условий минерального питания для величин АЧ, по-видимому, имеет значение также устойчивость водного столба. По сравнению с действием других абиотических факторов влияние устойчивости на АЧ является наименее изученным вопросом. По всей вероятности, в умеренных широтах зимой в районах, в которых глубина перемешанного слоя превышает критическую глубину, физиологическое состояние фитопланктона из-за сильного светового голодания резко ухудшается. Возможно также, что для таких районов характерен теневой фитопланктон. Все это может приводить к уменьшению АЧ.

Кроме абиотических причин на изменения ассимиляционной активности хлорофилла в течение года, по-видимому, могут



оказывать некоторое влияние и биотические факторы. Так, приведенные выше результаты опытов Ичимура и Аруга дают возможность предположить, что в определенные периоды причиной падения фотосинтетической активности планктонных водорослей могут служить резкие изменения структуры сообщества. Определенное значение для сезонных изменений АЧ может иметь не только структура, но и плотность фитопланктонного сообщества. При очень высоком содержании хлорофилла «а» в воде (порядка 10 мг/м<sup>3</sup> или больше) снижение его ассимиляционной активности, вероятно, связано с самозатенением клеток (Ведерников, 1976).

Выедание растительных клеток зоопланктоном, в отличие от влияния на величину первичной продукции, имеет для АЧ небольшое значение. Интенсивное выедание растительным зоопланктоном должно способствовать ускорению регенерации биогенных элементов и некоторому улучшению условий минерального питания фитопланктона.

Сезонный цикл АЧ, возможно, в какой-то степени объясняется эндогенными причинами. Основанием для такого предположения служат результаты наблюдений Горюновой и Насоновой (1955) над культурами пресноводных водорослей. В этих исследованиях, несмотря на одинаковые температуру, освещение и условия минерального питания в течение всего года, в развитии водорослей отмечалась сезонная периодичность. Такие же особенности роста наблюдались в культурах морских планктонных водорослей (Ланская, 1971). Результаты экспериментов Ичимура и Аруга (см. выше) с обогащенными питательными веществами пробами озерного фитопланктона противоречат гипотезе об эндогенном характере сезонных изменений АЧ. Для решения вопроса необходимы дальнейшие исследования.

Из изложенного выше материала следует, что сезонные колебания АЧ при оптимальных условиях освещенности определяются в основном изменениями в течение года температуры и условий минерального питания. Другие факторы, как абиотические, так и биотические, имеют второстепенное значение.

## **ВЫВОДЫ**

1. Для интенсивности фотосинтеза морского фитопланктона, рассчитанной на единицу количества хлорофилла «а» (ассимиляционное число — АЧ), характерен ярко выраженный сезонный ритм, проявляющийся в высоких и умеренных широтах как при естественном, так и при постоянном освещении.

2. В водах высоких и умеренных широт минимальные величины АЧ, измеренного при оптимальных световых условиях, наблюдаются в наиболее холодный период года.

3. В прибрежных тропических водах для сезонных изменений АЧ характерны большие региональные отличия; в некоторых районах сезонные изменения вообще не выражены.

4. Сезонные колебания АЧ, измеренного при оптимальных световых условиях, определяются в основном изменениями в течение года температуры и условий минерального питания.

## ЛИТЕРАТУРА

- Ведерников В. И. 1973. Природные колебания ассимиляционного числа морского фитопланктона. Канд. дис., М., Ин-т океанол., АН СССР.
- Ведерников В. И. 1976. Влияние факторов среды на величины ассимиляционного числа в природных популяциях морского фитопланктона.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 105.
- Ведерников В. И., Соловьева А. А. 1972. Первичная продукция и хлорофилл в прибрежных водах Баренцева моря.— Океанология, т. 12, вып. 4.
- Горюнова С. В., Насонова М. В. 1955. Явление сезонной периодичности роста и развития у одноклеточных зеленых водорослей.— Микробиология, т. 24, вып. 2.
- Каллис А. 1969. Коэффициенты поглощения фотосинтетически активной радиации (ФАР) растительным покровом на разных широтах.— В сб.: Вопросы эффективности фотосинтеза. Тарту.
- Кобленц-Мишке О. И. 1967. Первичная продукция.— В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 1. Планктон. М., «Наука».
- Ланская Л. А. 1971. Культивирование водорослей.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев, «Наукова думка».
- Оорт Э. 1972. Круговорот энергии на Земле.— В кн.: Биосфера. М., «Мир».
- Соколова С. А., Соловьева А. А. 1971. Первичная продукция в губе Дальнезеленецкой (прибрежье Мурман) в 1967 г.— Океанология, т. 11, вып. 3.
- Соловьева А. А. 1973. Первичная продукция фитопланктона заливов Восточного Мурман.— Гидробиол. журн., т. IX, № 4.
- Стародубцев Е. Г. 1971. Сезонные изменения первичной продукции в северо-западной части Тихого океана. Канд. дис. М., Ин-т океанол. АН СССР.
- Финенко З. З. 1965. Первичная продукция в Черном, Азовском морях и тропической части Атлантического океана. Канд. дис. Минск, Белорус. гос. ун-т. им В. И. Ленина.
- Финенко З. З. 1967. Первичная продукция южных морей.— В сб.: Вопросы биоокеанографии. Киев, «Наукова думка».
- Anderson G. C. 1964. The seasonal and geographic distribution of primary productivity of the Washington and Oregon coast.— Limnol. and Oceanogr., v. 9, N 3.
- Burkholder P. R., Burkholder L. M. 1967. Primary productivity in surface waters of the South Pacific Ocean.— Limnol. and Oceanogr., v. 12, N 4.
- Curl H., Small L. F. 1965. Variations photosynthetic assimilation ratios in natural marine phytoplankton communities.— Limnol. and Oceanogr., Suppl. V. X.
- English T. S. 1961. Some biological oceanographic observations in the Central North Polar Sea, Drifting Station Alpha, 1957—1958.— Res. Paper. Arctic Inst. North America, N 13.
- Forsbergh E. G. 1963. Some relationships of meteorological, hydrographic and biological variables in the Gulf of Panama.— Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., v. 7, N 1.
- Gilmarlin M. 1964. The primary production of a British Columbia fjord.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 21, N 3.
- Hart T. J. 1942. Phytoplankton periodicity in Antarctic surface waters.— Discovery Repts., v. 21.

- Horne A. J., Fogg G. E., Eagle D. J.* 1969. Studies in situ of the primary production of an area of inshore Antarctic sea.—*J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, v. 49, N 2.
- Ichimura S., Aruga Y.* 1958. Some characteristics of photosynthesis of fresh water phytoplankton.—*Bot. Mag., Tokyo*, v. 71, N 841—842.
- Ichimura S., Aruga Y.* 1964. Photosynthetic natures of natural algal communities in Japanese waters.—In: Recent researchs in the field of hydrosphere, atmosphere and nuclear geochemistry. Tokyo, Maruzen.
- Mandelli E. F., Burkholder P. R., Doheny T. E., Brody R.* 1970. Studies of primary productivity in coastal waters of southern Long Island, New York.—*Marine Biol.*, v. 7, N 2.
- Matsudaira Y.* 1964. Cooperative studies on primary productivity in the coastal waters of Japan 1962—1963.—*Inform. Bull. Planktonol. Japan*, v. 11.
- McAllister C. D.* 1962. Photosynthesis and chlorophyll «a» measurements at Ocean Weather Station «P» July 1959 to November 1961.—*Rept. Ser. (Oceanogr. Limnol.) Fisheries Res. Board Canada*, N 126.
- Menzel D. W., Ryther J. H.* 1961. Annual variations in primary production in the Sargasso Sea of Bermuda.—*Deep-Sea Res.*, v. 7, N 4.
- Richards F. A., Thompson T. G.* 1952. The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II. A spectrophotometric method for the estimation of planktonic pigments.—*J. Marine Res.*, v. 11, N 2.
- Ryther J. H.* 1963. Geographic variations in productivity.—In: *The Sea. Ideas and observations on progress in the study of theseas*, v. 2. New York — London, John Wiley and Sons.
- Sournia A.* 1968. Variations saisonnières et nycthémerales du phytoplancton marin et de la production primaire dans une baie tropicale à Nosy-Bé — (Madagascar).—*Intern. Rev. ges. Hydrobiol.*, Bd 53, H. 1.
- Steele J. H.* 1966. Plant production on the Fladen Ground.—*J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, v. 35, N 1.
- Steele J. H.* 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea.—*Limnol. and Oceanogr.*, v. 7, N 2.
- Steele J. H., Baird I. E.* 1961. Relations between primary production, chlorophyll and particulate carbon.—*Limnol. and Oceanogr.*, v. 7, N 1.
- Steemann Nielsen E.* 1964. Investigations of the rate of primary production at two Danish light ships in the transition area between the North Sea and the Baltic.—*Medd. Danmarks fisk-og havundersogelser*, N S., v. 4, N 3.
- Steemann Nielsen E., Hansen V. K.* 1959. Light adaptation in marine phytoplankton populations and its interrelation with temperature.—*Physiol. plantarum*, v. 2, fasc. 2.
- Steven D. M.* 1971. Primary productivity of the tropical western Atlantic Ocean near Barbados.—*Marine Biol.*, v. 10, N 3.
- Wauthy B., LeBourhis J.* 1966. Considerations sur l'étude des pigments du phytoplancton marin en zone tropicale oligotrophe *Cahiers ORSTOM, Sér. Océanogr.*, t. 4, N 4.
- Williams R. B., Murdoch M. B.* 1966. Phytoplankton production and chlorophyll concentration in the Beaufort Channel, North Carolina.—*Limnol. and Oceanogr.*, v. 11, N 1.
- Wyrski K.* 1965. The annual and semiannual variation of sea surface temperature in the North Pacific Ocean.—*Limnol. and Oceanogr.*, v. 10, N 3.
- Yentsch C. S., Ryther J. H.* 1959. Relative significance of the net phytoplankton and nannoplankton in the waters of Vineyard Sound.—*J. Conseil perm. intern. explorat. Mer*, v. 24, N 2.

# **СРАВНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПЕЛАГИЧЕСКОЙ ЗОНЫ ОКЕАНИЧЕСКИХ СУБАРКТИЧЕСКИХ ВОД В СЕВЕРНОЙ АТЛАНТИКЕ И СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКЕ**

**К. В. Беклемишев, Р. Я. Маргулис и Н. М. Перцова**

Кафедра зоологии и сравнительной анатомии  
беспозвоночных биофака МГУ

В настоящее время советские экспедиции проводят много биологических исследований во всех районах Мирового океана. Все они получают материал по пространственному распределению организмов, которое нужно единообразно описывать и находить ему объяснение. Отсюда — актуальность работ по закономерностям биологической структуры океана. Чтобы выяснить, является какая-то особенность распределения закономерной или случайной, надо узнать, повторяется ли она в аналогичных условиях в других океанах (Беклемишев, 1969, 1976). Предлагаемое исследование касается биологической структуры субарктических вод, которые есть только в Северной Атлантике и в Северной Пацифике. Цель работы — установить их общие черты. Литературные данные по этим районам не всегда легко сопоставимы, поэтому целесообразно было провести в обоих океанах работы по сходной программе и с единой точки зрения. Двое авторов настоящего сообщения в свое время участвовали в работах «Витязя» в северной части Тихого океана; гидрологические данные были получены сотрудниками лаборатории проф. А. Д. Добровольского. Работа авторов в Атлантике проходила в III рейсе судна «Московский университет-II» летом 1974 г. Гидрологические работы в рейсе возглавлял сотрудник проф. А. Д. Добровольского Ю. О. Гнатовский. Таким образом, было обеспечено единообразие подхода при изучении как самих организмов, так и их среды.

## **ПОСТАНОВКА ВОПРОСА**

Биологическая структура пелагиали субарктических вод трактуется различными авторами по-разному. Она находится в прямой зависимости от гидрологической структуры вод. Структура эта такова. В обоих океанах существуют циклонические круговороты с субарктической водой; их западные части — наиболее холодноводные (Лабрадорское течение и Оясио). Южнее располагаются воды субтропических круговоротов с Гольфстримом и Куро-Оясио по северо-западному краю. На границе субарктических и субтропических вод в каждом океане находится зона их смешения, в которой проходит полярный фронт. В каждой из



четырёх упомянутых вод обитает своя фауна, иногда сходная с соседней, иногда — нет. Эти фауны обычно называются следующим образом: наиболее холодноводная — арктической, субарктическая — бореальной, фауна зоны смешения — переходной, субтропическая — центральной, или субтропической.

Некоторые авторы (Яшнов, 1963; Павштикс, 1972) считают субарктические воды Атлантики результатом смешения арктических и субтропических (атлантических) вод, а бореальную фауну — фауной зоны смешения. Другие авторы, особенно — работавшие в Атлантике в районе Ньюфаундленда (например, Владимирская, 1969), четко различают три структуры вод и три соответствующие им пелагические фауны: арктическую, бореальную и «тепловодную» (под последней подразумевается переходная плюс субтропическая). В Тихом океане существование четырех фаун, упомянутых в предыдущем абзаце, обычно не вызывает сомнения. В. А. Яшнов (1963) считал однако, что «бореальная область пелагиали Атлантического океана не имеет полной аналогии в Тихом океане» (с. 1019).

Легко видеть, что такое различие во взглядах происходит от разной трактовки переходной зоны: В. А. Яшнов соединяет ее с бореальной, а Е. В. Владимирская — с субтропической. Переходная зона в Атлантике относительно велика, и если не отделять ее от бореальной и называть их вместе этим последним термином, то окажется, что «бореальная, или переходная, область между арктической и тропической областями в верхних слоях Атлантического океана развита значительно сильнее по сравнению с Тихим океаном» (Яшнов, 1963, с. 1019). Из сказанного видно, что необходимо более детальное рассмотрение упомянутых круговоротов и населяющих их фаун. Зону смешения и ее переходную фауну следует рассматривать отдельно, не объединяя ни с чем.

А. К. Гейрих (1975) справедливо подчеркнула, что океанические виды из соприкасающихся круговоротов иногда заселяют не только зону смешения этих круговоротов, но могут проникать и в сам «чужой» круговорот. При этом они заселяют «чужой» круговорот не полностью, а лишь определенную его часть, и не могут совершать по нему полный круг. Формы, могущие проделывать полный круг, являются уже не вселенцами, а эндемиками данного круговорота.

Исходя из сказанного выше, нам предстоит определить степень самостоятельности атлантической бореальной фауны, т. е. установить, существует ли она где-нибудь в несмешанном виде и с какими фаунами способна смешиваться. С этим связан вопрос о том, какая вода является биотопом бореального сообщества и как она трансформируется. Далее следует установить пространственное расположение пелагических сообществ Северной Атлантики и сравнить с расположением сходных сообществ в северной части Тихого океана. Затем — рассмотреть сходства и



различия сходно расположенных сообществ. Частично эти вопросы были нами уже рассмотрены (Предварительный отчет..., 1974; Беклемишев, 1976<sup>1</sup>).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Новые результаты получены в северо-западной Атлантике на судне «Московский университет-II» с 28 июня по 3 августа 1974 г. На шести разрезах было выполнено 53 станции (рис. 1). Ловы планктона взяты сетью Джедея с диаметром входного отверстия 37 см, сделанной из сита № 38 (отверстия диаметром около 180 мкм), по горизонтам 0—10, 10—25, 25—50, 50—100, 100—200, 200—500 м и редко глубже. В рейсе были определены доминирующие формы, а также отдельные виды-индикаторы и сделана приближенная количественная оценка планктона. Температура и соленость измерялись до дна. Динамическая топография определена по стандартным горизонтам относительно поверхности 1500 дбар. Это в основном та же методика, которая была использована ранее при работах в Тихом океане.

## ТЕЧЕНИЯ И ВОДНЫЕ МАССЫ

### СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ АТЛАНТИКИ В ПЕРИОД НАШИХ РАБОТ

На рис. 1 приведена динамическая карта поверхности, полученная в нашем районе. В общих чертах картина мало меняется в верхнем 500-метровом слое (Предварительный отчет..., 1974). Распределение течений во время наших работ существенно не отличалось от среднего многолетнего (Бурков и др., 1973) и от их распределения во время отдельных рейсов. Даже антициклонический вихрь в районе ст. 6, обвязанный расхождению Северо-Атлантического течения и течения Ирмингера, уже бывал найден вблизи этого места (Dietrich, 1957, цит. по Augich, 1966), но такой же вихрь близ ст. 28 у других авторов отсутствовал. Фронт Северо-Атлантического течения (или Северный полярный фронт, по Буркову и др., 1973) был пересечен нами 6 раз — в районе ст. 4—6, 17—18, 21, 41—42, 46—47 и 51, фронт Лабрадорского течения — у ст. 36 и 39—40. Большая часть района работ приходится на Общий циклонический круговорот (ОЦК), разделяющийся на более мелкие циркуляции. Юго-восточная часть ОЦК меандрирует, как и ограничивающий его Полярный Фронт.

<sup>1</sup> В указанной работе определение биологической структуры на с. 47 должно звучать так: «Под биологической структурой пелагиали подразумевается правильность распределения по площади и глубине животных и растительных организмов (в первую очередь — планктона), правильность более сложная, чем при равномерном или случайном распределении». На с. 48: «...сообщества в Атлантическом океане распределяются по одному плану с тихоокеанскими» (а не «таким же образом»). Автору также не принадлежит утверждение, что «границы подвергнуты колебаниям», и др.

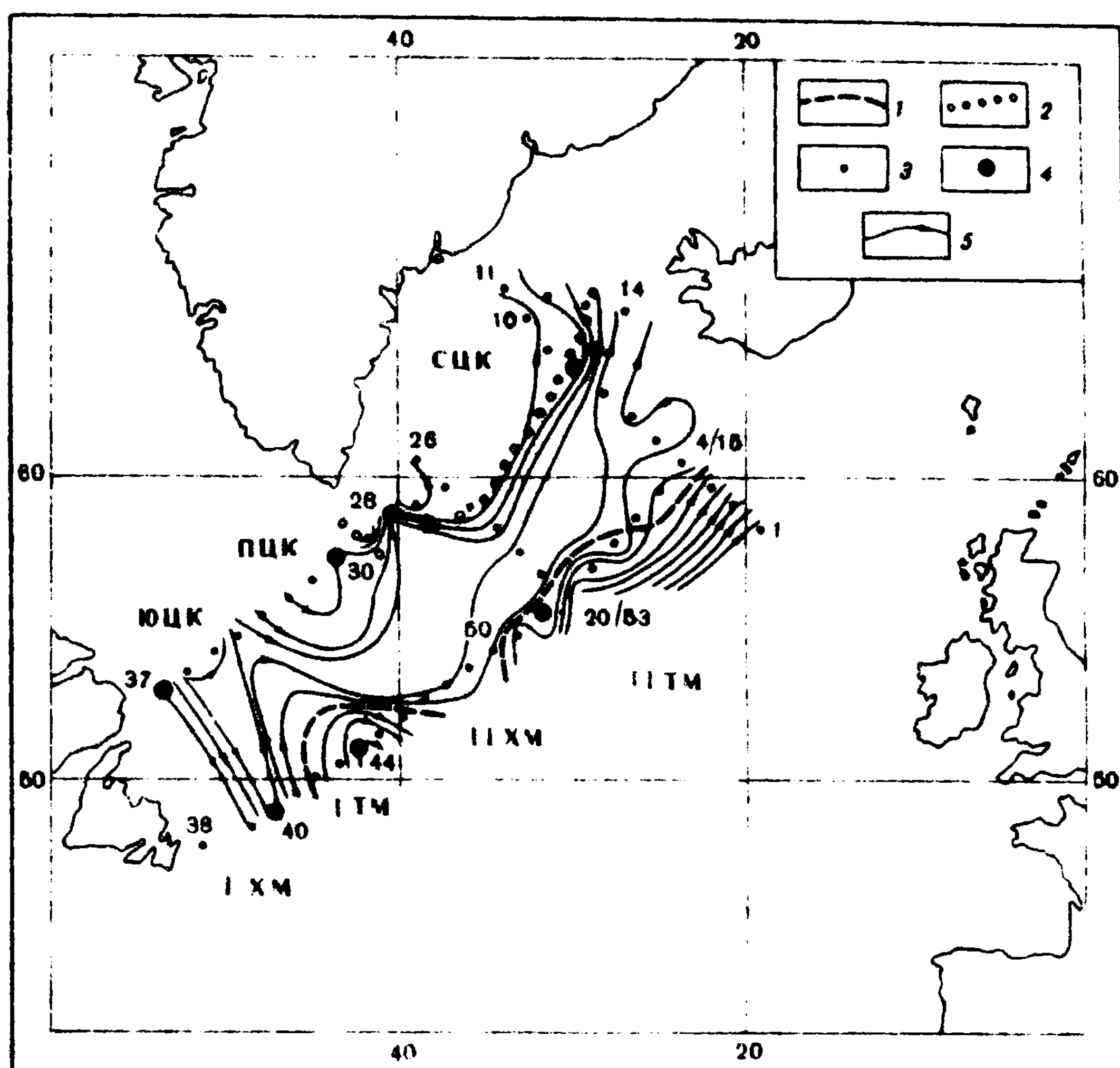
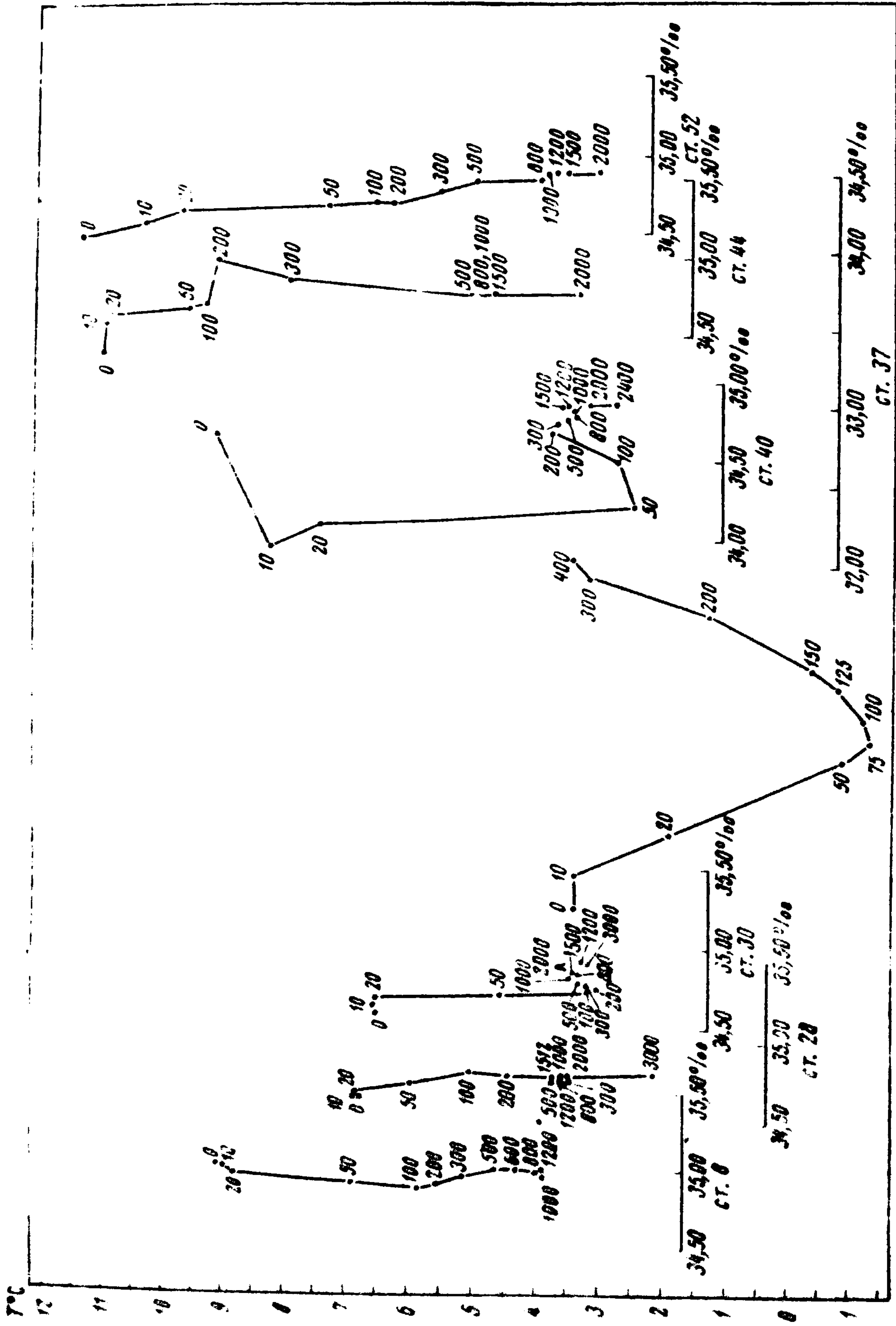


Рис. 1. Динамическая карта поверхности относительно 1500 дбар (Предварительный отчет..., 1974)

Цифры — номера станций; дробью написаны номера станций, взятых повторно в одной точке. I ХМ — Первый Холодный меандр, I ТМ — Первый Теплый меандр, II ХМ — Второй Холодный меандр, II ТМ — Второй Теплый меандр. ЮЦК — южный циклонический круговорот, ПЦК — промежуточный циклонический круговорот, СЦК — северный циклонический круговорот. 1 — фронт Атлантического течения, 2 — субполярная дивергенция, 3 — станции, 4 — станции, приведенные на рис. 2, 5 — динамические горизонты

Первый Холодный меандр (I ХМ) находится в районе Ньюфаундлендских банок. Далее на северо-восток, вниз по Северо-Атлантическому течению, мы пересекали I Теплый меандр (I ТМ) антициклонального направления, затем — II Холодный меандр (II ХМ), представляющий собой юго-восточную часть ОЦК. На крайнем северо-востоке района работ вдоль I разреза видно второе потепление (II ТМ) на северо-восточном краю ОЦК, где перенос теплых вод направлен к Гренландии. Понятно, что меандры подвижны, и их положение, форма и размеры непостоянны. ОЦК во время наших работ подразделялся на три циклонических круговорота, условно названных южным, промежуточным и северным (ЮЦК, ПЦК, СЦК). ЮЦК находится между Лабрадорским течением и I ТМ; ПЦК расположен между



I ТМ и антициклональным вихрем у ст. 28, его южная часть составляет II ХМ; СЦК простирается от ст. 28 до Датского пролива. В СЦК хорошо прослеживается субполярная дивергенция, расположенная рядом с полосой наибольшей скорости течения (см. рис. 1).

В районе работ мы обнаружили три структуры вод: полярную, субарктическую и трансформированную субтропическую. Несмешанных субтропических вод в исследованном нами районе нет. Между структурами найдены разнообразные переходы. Полярную структуру мы встретили только в Лабрадорском течении (рис. 2, ст. 37). Она характеризуется промежуточным холодным слоем с температурой ниже  $-1^{\circ}$  и соленостью ниже 34‰. Вне нашего района работ воды такой структуры распространены на север выше по Лабрадорскому течению и в середине Дэвисова пролива к северу от  $65^{\circ}$  с. ш. (Павштикс, 1972<sup>1</sup>); на юг они идут до южного края Большой Ньюфаундлендской банки (БНБ) (Владимирская, 1965а), образуя I Холодный меандр. В районе БНБ воды полярной и субтропической структуры подходят близко друг к другу (Владимирская, 1965а), а восточнее банки Флемиш Кап северный край трансформированных субтропических вод резко загибается в меридиональном направлении, образуя I Теплый меандр, занятый водой Северо-Атлантического течения (Семенова, 1964). На рис. 2, ст. 44 видно, что эта вода еще имеет на 200 м промежуточный слой повышенной солености, характерный для субтропических вод. Далее вниз по Северо-Атлантическому течению максимум солености исчезает и *TS*-кривые делаются почти прямыми вертикальными линиями.

Типичные субарктические *TS*-кривые получены в ЮЦК и в ПЦК. На ст. 40 (см. рис. 2) четко выражен промежуточный холодный и промежуточный теплый слой. Промежуточный теплый слой очень однороден в вертикальном направлении: точки горизонтов от 200 до 1500 м образуют единое сгущение. В принципе сходна структура и на ст. 30 (см. рис. 2), но там промежу-

<sup>1</sup> Все литературные данные приведены для того же сезона, что и наш

---

**Рис. 2. *TS*-кривые для главных структур вод (Предварительный отчет..., 1974)**

Ст. 8 ( $63^{\circ}03'$  с. ш.,  $30^{\circ}02'$  з. д.) — СЦК, смещение субарктических вод и вод Северо-Атлантического течения; ст. 28 ( $58^{\circ}45'$  с. ш.,  $40^{\circ}22'$  з. д.) — граница СЦК и ПЦК, субарктическая структура без промежуточных слоев; ст. 30 ( $57^{\circ}30'$  с. ш.,  $43^{\circ}25'$  з. д.) — ПЦК, субарктическая структура со слабо выраженными промежуточными слоями, холодным и теплым; ст. 37 ( $53^{\circ}21'$  с. ш.,  $53^{\circ}15'$  з. д.) — полярная структура Лабрадорского течения; ст. 40 ( $48^{\circ}54'$  с. ш.,  $47^{\circ}34'$  з. д.) — ЮЦК, субарктическая структура с хорошо выраженными промежуточными слоями; ст. 44 ( $51^{\circ}14'$  с. ш.,  $42^{\circ}30'$  з. д.) — I ТМ, трансформированная субтропическая структура с промежуточным максимумом солености; ст. 52 ( $56^{\circ}02'$  с. ш.,  $31^{\circ}33'$  з. д.) — Северо-Атлантическое течение, трансформированная субтропическая структура без максимума солености (ср. ст. 8). Шкала солености для ст. 37 должна располагаться так, чтобы на 75 м было 33,25‰.

точный теплый слой мало отличается по характеристикам от холодного. Во многих случаях (например, ст. 28, см. рис. 2) в пределах однородного слоя промежуточные холодные и теплые прослойки неразличимы; над этим промежуточным однородным слоем находится слой с большим градиентом температуры, а еще выше — тонкий поверхностный однородный слой. Воды такой структуры занимают открытую часть Дэвисова пролива к югу от 65° с. ш. (Павштикс, 1972). В СЦК в промежуточном однородном слое найден заметный градиент температуры; следовательно, слой этот не так однороден, как в ЮЦК и ПЦК, и *TS*-кривые напоминают там *TS*-кривые Северо-Атлантического течения (см. рис. 2, ст. 8 и 52). Это стоит в соответствии с общепринятым мнением, что наиболее чистые субарктические воды находятся в Лабрадорском море и наиболее трансформированы они в море Ирмингера. У Западной Гренландии наблюдается небольшой прогрев поверхности и общее увеличение солености с глубиной (Павштикс, 1972), что соответствует наклонным «лежащим» *TS*-кривым без перегибов.

### ПОЛЯ *TS*-ПАР НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ВИДОВ

Поля *TS*-пар были построены для пяти видов: *Metridia lucens*, *M. longa*, *Calanus glacialis*, *C. hyperboreus* и личинок морского окуня *Sebastes* sp. Личинки в основном были «непигментированного» типа; «пигментированные» были встречены только у банки Флемиш-Кап и на ст. 29. При построении полей *TS*-пар для каждого лова, где был найден каждый данный вид, на график наносились *TS*-пары со всех стандартных горизонтов в диапазоне глубин, между которыми был сделан лов.

Из рис. 3 видно, что поля *TS*-пар распадаются на три группы.

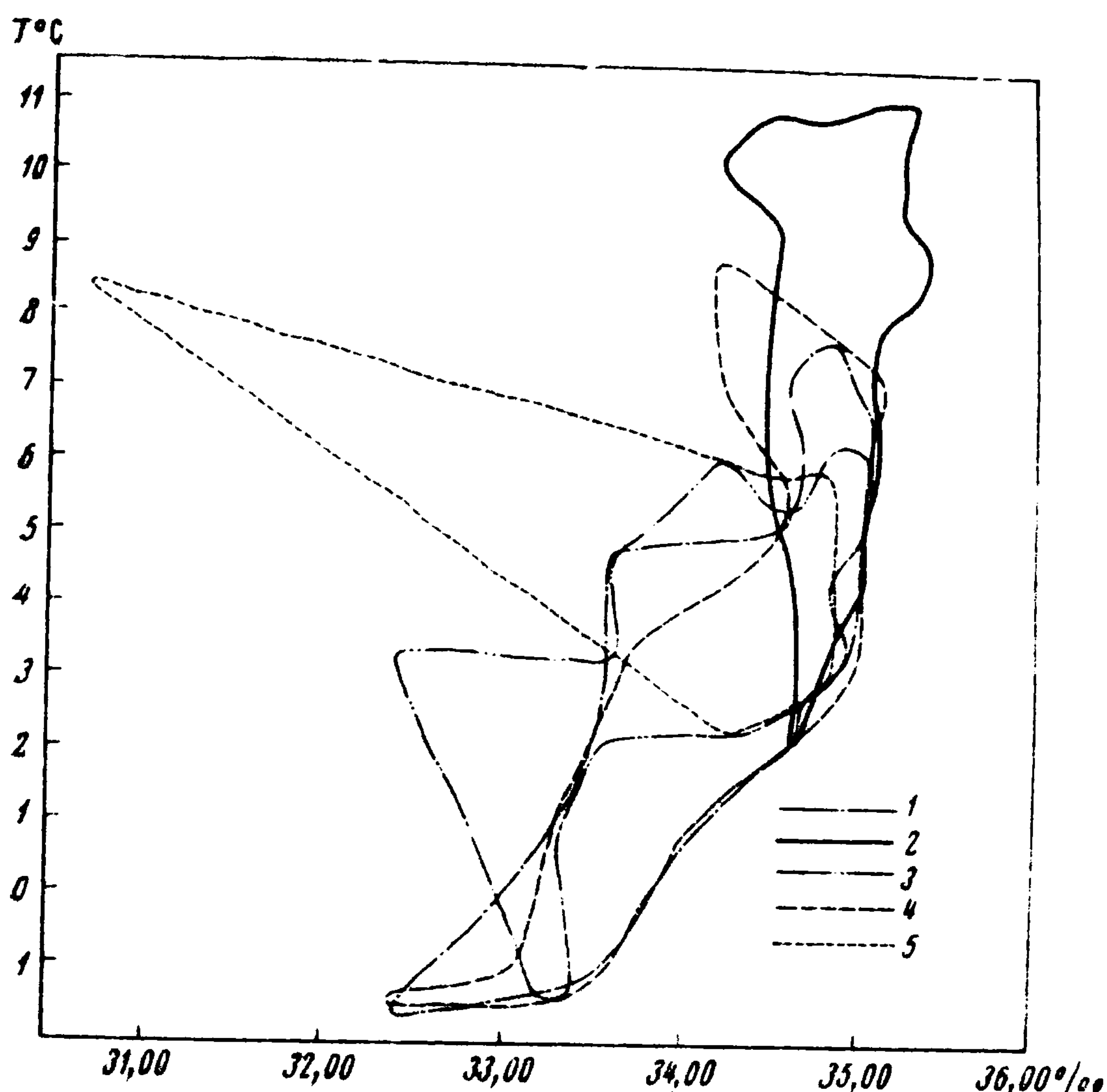
1. *Metridia lucens*. Узкая вертикальная диаграмма для этого вида как бы служит огибающей для *TS*-кривых СЦК и Северо-Атлантического течения.

2. Ледово-неритические («арктические») виды *Metridia longa*, *Calanus glacialis* и *C. hyperboreus*. Диаграммы этих видов сходны между собой: все они вытянуты слева вверх направо. По сути дела это диаграммы видов, обитающих в галоклине. Диаграммы ледово-неритических видов перекрывают нижнюю половину диаграммы *M. lucens* (вниз от 8°), но большая часть их собственных диаграмм лежит в области более холодных и более пресных вод.

3. Морской окунь имеет типичную диаграмму stenотермного евригалинного вида. Большая часть точек попадает в нижнюю часть диаграммы *M. lucens*.

Поскольку личинки окуня распространены как бореальный вид (Edinburgh..., 1973), интересно, какие части *TS*-диаграммы являются у него общими с остальными четырьмя видами, т. е. каковы характеристики воды, пригодной одновременно для обн-





**Рис. 3.** Поля  $TS$ -пар для пяти массовых видов атлантического зоопланктона  
 1 — *Metridia longa*; 2 — *M. lucens*; 3 — *Calanus glacialis*; 4 — *C. hyperboreus*; 5 — *Sebastes*  
 sp. Отдельные точки не нанесены, а приведены только огибающие для каждого поля точек

тания ледово-неритических, бореальных океанических видов и видов Северо-Атлантического течения. Из рис. 3 видно, что все пять рассматриваемых видов встречаются в узкой области при температуре  $3-6^{\circ}$  и солености около  $34,5-34,8\text{‰}$ . Узкий диапазон солености обязан стеногалинной диаграмме *M. lucens*. Если не считать ее, ледово-неритические виды и личинки окуня встречаются вместе в диапазоне  $2,5-5,0^{\circ}$  и  $33,8-34,8\text{‰}$ ; диаграмма получается стенотермнее и евригалинное, иными словами — более субарктической.

Термогалинный диапазон, в котором вместе встречаются ледово-неритические и бореальные виды (см. рис. 3), соответствует термогалинным характеристикам упомянутого выше однородного подповерхностного слоя воды, в котором иногда хорошо различаются промежуточный теплый и холодный слои и который хорошо виден на  $TS$ -кривых между  $100-200$  и  $1500-2000$  м, а иногда и глубже (см. рис. 2). Из сравнения  $TS$ -кривых для ст. 28

и 30 видно, как он, прогреваясь, отделяется от глубинных вод. Этот подповерхностный слой в исследованном районе и является общим биотопом для бореальных океанических и ледово-неритических видов и видов Северо-Атлантического течения, заселяющих определенные участки субарктических вод ОЦК<sup>1</sup>.

Из рис. 3 видно, что *TS*-диаграммы видов каждой из упомянутых групп далеко выходят за общее для них поле точек. Все они могут жить в термогалинных условиях упомянутого полутораклометрового слоя субарктических вод, но живут и за его пределами в трансформированной субарктической воде и в водах, сходных с ней по характеристикам и частично смешивающихся с нею.

### ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНДИКАТОРНЫХ ВИДОВ В АТЛАНТИЧЕСКОМ ОКЕАНЕ

*Metridia lucens* имеет независимую популяцию у берегов Америки в районе банок Джорджес и Браунс (Павштикс, Гоголева, 1964), где смешиваются субтропические и лабдорские воды (Брянцев, 1963). С этой смешанной водой она распространяется на северо-восток. В районе БНБ *M. lucens* встречается вместе с тропическими видами в водах Северо-Атлантического течения<sup>1</sup>. Там же встречаются ледово-неритические виды и бореальные океанические, вроде *Calanus finmarchicus* (Владимирская, 1965б; Семенова, 1964; Яшнов, 1961; Edinburgh..., 1973), т. е. *M. lucens* и тут живет в смешанной воде. По нашим данным, к востоку от Ньюфаундлендских банок *M. lucens* встречена на ст. 40, 42 (вместе с ледово-неритическими видами) и на всех следующих, до ст. 53 включительно. Сходные данные содержатся в упомянутых работах Е. В. Владимирской и Т. Н. Семеновой. По-видимому, существование *M. lucens* поддерживается тут за счет постоянного приноса из района банки Джорджес.

Из района БНБ *M. lucens* распространяется по всему Северо-Атлантическому течению (Edinburgh..., 1973). Наши разрезы пересекли лишь самый северо-западный край области ее распространения. На VI разрезе, идущем от банки Флемиш-Кап на северо-восток (ст. 40—53), *M. lucens* чаще всего и в наибольшем числе встречается на тех станциях, где *Calanus finmarchicus* отсутствует или малочислен. Если они встречаются на одной станции, обычным является их расхождение по вертикали: *M. lucens* — глубже, а *C. finmarchicus* — над ней. Такое же соотношение отмечено и на ст. 1—10 и 15—26.

*M. lucens* встречается в Северо-Атлантическом течении во всем обловленном столбе воды и в первую очередь — в I ТМ, где ее много в промежуточном слое повышенной солености. На стан-

<sup>1</sup> Виды, распространяющиеся с водами Северо-Атлантического течения, встречаются и в верхних слоях воды.

циях, взятых в пределах ОЦК, *M. luseps* в верхних слоях не найдена и распространяется по глубине, иногда встречаясь вместе с ледово-неритическими видами. Создается впечатление, как будто условия в глубине меньше меняются для нее, чем на поверхности: поверхность сильно охлаждается, а прохладные глубины — относительно меньше. Таким образом, по глубине *M. luseps* дальше продвигается на северо-запад, чем по поверхности. Этим она напоминает тропические виды (Маргулис, в печати). Вероятно, перенос по глубине облегчается более глубоким меандрированием Северо-Атлантического течения на глубине по сравнению с поверхностью (Предварительный отчет..., 1974).

В Восточно-Гренландском течении *M. luseps* не встречена (Грузов, 1961, с. 178). В Дэвисовом проливе, она, однако, есть и там это вид сезонный (Павштикс, 1972, с. 208). *M. luseps* появляется в апреле в водах течения Ирмингера и оттуда попадает в западно-гренландские воды<sup>1</sup>, а в весенне-летний сезон широко расселяется в Дэвисовом проливе, хотя и не достигает большой численности. В Лабрадорском море, по данным Е. А. Павштикс, *M. luseps* отсутствует. Мы ее нашли, однако, на ст. 33, которая и по другим признакам находилась под влиянием I ТМ.

Таким образом, *M. luseps* заселяет не весь ОЦК, а часть СЦК и другие участки, которые находятся под влиянием Северо-Атлантического течения. Очевидно, в ОЦК находится зона выселения *M. luseps*. Этот вид попадает в ПЦК с северо-востока с водой II ТМ, мимо юго-западной Исландии, далее — параллельно с Восточно-Гренландским течением и в обход мыса Фарвелл. Подобные же картины распространения были опубликованы недавно и для ряда тропических видов (Кашкин, 1974; Кашкина, 1974; Маргулис, 1974). *Metridia luseps*, подобно евритермным тропическим видам, может заселять часть ОЦК, но не может совершать по нему полный круг. Это вид переходной зоны между бореальной и тропической областью. Ее стацией в открытом океане является Северо-Атлантическое течение, что видно и из ее *TS*-диаграммы (см. рис. 3). Основой ареала является, по-видимому, район банки Джорджес. Вопрос о второй основе ее ареала в СЦК надо считать открытым.

Ледово-неритические виды рассматриваются нами вместе, хотя картины их распространения несколько различны. Некоторые виды этой группы сравнительно стенобионтны и найдены нами только в Лабрадорском течении. Таковы *Mertensia ovum*, *Limacina helicina*, *Themisto libellula*. Некоторые из нери-

---

<sup>1</sup> Сходно распространяются личинки морского окуня. К востоку от Гренландии они живут вдали от берегов, не заходя в Восточно-Гренландское течение. Обогнув мыс Фарвелл, они попадают в Западно-Гренландское течение, где встречаются совместно с личинками трески, которые на востоке живут в Восточно-Гренландском течении, т. е. отдельно от окуня, ближе к берегу, где находится и ледово-неритический зоопланктон. Эти данные приведены на картах В. П. Серебрякова (1977) на I съезде советских океанологов

тических видов не являются ледовыми, хотя имеются в планктоне Лабрадорского течения во все сезоны года. Таковы, например, *Centropages hamatus* и *Temora longicornis* (Семенова, 1964). *C. hamatus* не найден в Восточно-Гренландском течении, хотя отмечен в сентябре к северу от Исландии; в целом «неритический комплекс видов» в основном обитает восточнее Датского пролива (Грузов, 1961, с. 184). *C. hamatus* найден, однако, в Дэвисовом проливе в мае, сентябре и октябре (Павштикс, 1972). У северного края ареала на противоположном берегу Атлантики этот вид тоже встречается в планктоне с мая по октябрь, а остальное время проводит в виде покоящихся яиц на дне (Перцова, 1974).

Другие виды, хотя тоже имелись в Лабрадорском течении, распространены по исследованному району гораздо шире. Это *Metridia longa*, *Calanus glacialis* и *C. hyperboreus*. Они все или один из них встречаются в нижних горизонтах по всей площади ЮЦК и ПЦК и отсутствуют в I ТМ. В СЦК они встречены между Гренландией и субполярной дивергенцией (см. рис. 1). В юго-восточной части СЦК они не были нами найдены (рис. 4). Однако в мае 1961 г. *Calanus hyperboreus* был найден в СЦК в слое 0—50 м к юго-востоку от дивергенции, примерно до района нашей ст. 5 (Magnússon, Magnússon, Hallgrímson, 1965). Возможно, дело тут в гораздо более раннем сезоне. С другой стороны, Л. Н. Грузов (1963) в июле 1959 г. в пределах СЦК нашел ледово-неритических калянусов в слое 200—500 м лишь до района нашей ст. 22, где в том же слое и мы поймали *C. glacialis*. На другом разрезе Л. Н. Грузова крайние нахождение ледово-неритических видов во II ХМ тоже совпадают с нашими данными. Совпадает у нас и сезон работ.

Тропические виды на поверхности встречены нами неоднократно. Сюда входят сифонофоры, понтеллиды и птероподы. Наши данные были дополнены данными о нахождении тропических видов на поверхности из эдинбургского атласа (Edinburgh., 1973). Полученная карта (рис. 4) весьма напоминает карты распространения в этом районе тропических сальп (Кашкина, 1974) и сифонофор (Маргулис, 1974) и рыб из Северо-Атлантического течения (Кашкин, 1974).

Из рис. 4 видно, что ледово-неритические виды на поверхности были встречены только в Лабрадорском течении. В основном они в наш сезон жили глубже. Тропические виды на поверхности в основном встречены в I ТМ и II ТМ. В юго-западной части района работ границы тропических видов на поверхности и ледово-неритических видов в глубине практически совпадают. Их разделяет тут фронт Северо-Атлантического течения, который служит, следовательно, фаунистической границей. Вниз по течению от II ХМ фронт теряет роль фаунистической границы: ледово-неритические виды отступают на северо-запад за субполярную дивергенцию, а тропические виды по поверхности распрост-



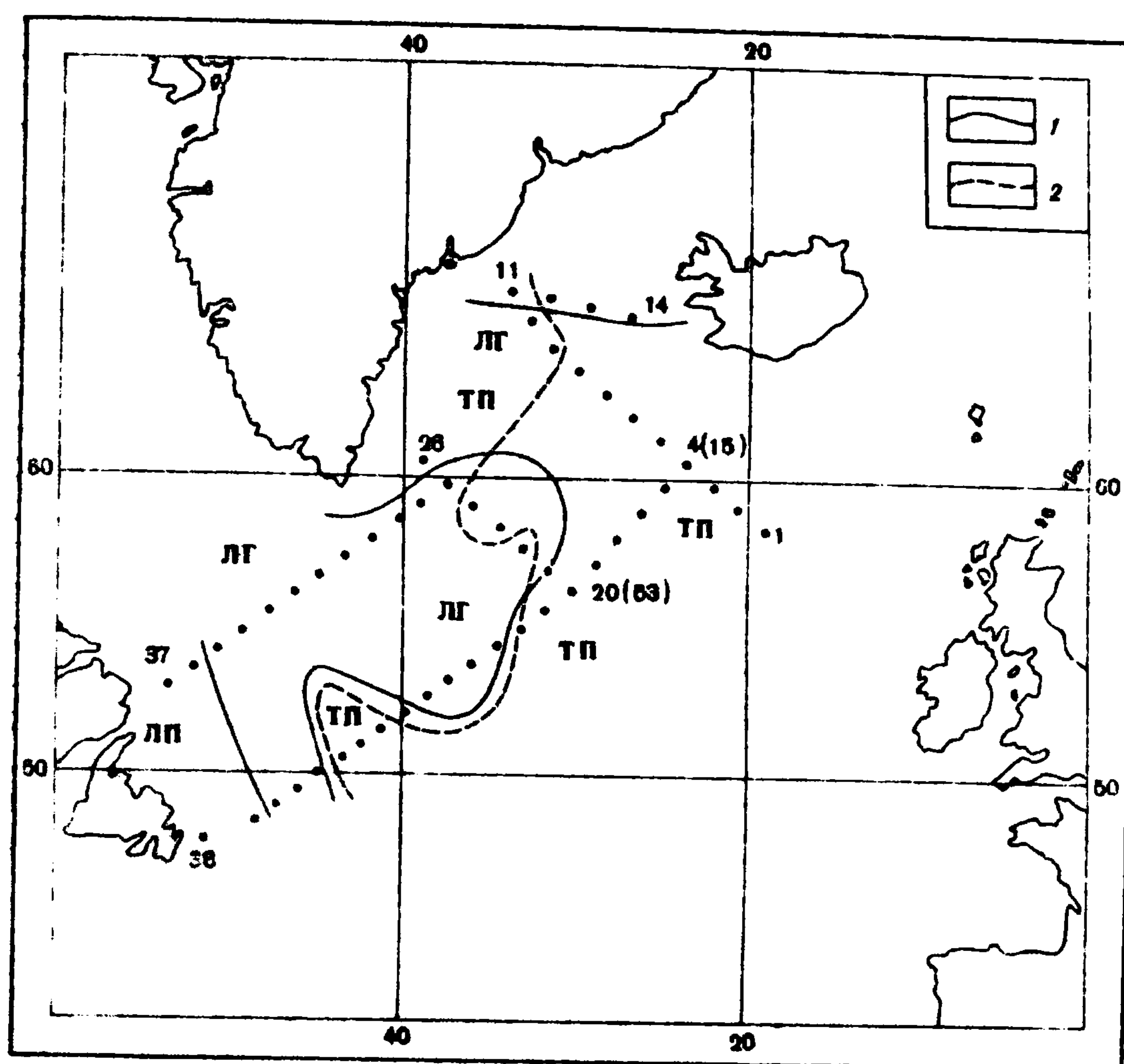


Рис. 4. Распространение тропических и ледово-неритических видов

1 — границы на поверхности; 2 — границы в более глубоких слоях воды. ЛП — ледово-неритические виды на поверхности, ЛГ — они же в глубине (2), ТП — тропические виды на поверхности. Видно, что до 11°Ш включительно тропические и ледово-неритические виды имеют общую границу, а ниже по Северо-Атлантическому течению их границы различны

раняются по СЦК против часовой стрелки и огибают мыс Фарвелл с Западно-Гренландским течением.

Следует отметить, что (по меньшей мере — в сезон наших работ) смешение фаун было сильнее выражено в глубине, чем на поверхности. По нашим данным, ледово-неритические виды были встречены в верхних слоях на четырех станциях, а только в глубине — на двадцати двух. По данным Р. Я. Маргулис (в печати), тропические сифонофоры в районе наших работ найдены соответственно на трех и на 14 станциях. *Metridia lucens*, как сказано выше, тоже распространяется по глубине на большее расстояние, чем на поверхности. Как известно, по мере приближения к границе глубинных однородных вод различия между структурами вод уменьшаются, а в нашем случае по глубине облегчен и занос течениями (см. выше). Эти обстоятельства должны способствовать большему смешению фаун на глубине по сравнению с поверхностью.

Бореальные виды, например, морской окунь или *Calanus finmarchicus*, есть в районе банки Джорджес, в I ХМ и далее повсюду в ОЦК. Личинки окуня в основном к нему и приурочены, а *C. finmarchicus* есть и в Северо-Атлантическом течении, в большом количестве — в его северо-западной части и в малом — в юго-восточной. Карты различных авторов, изображающие распределение *C. finmarchicus*, хорошо совпадают друг с другом (см., например, Яшнов, 1961; Грузов, 1963; Edinburgh... 1973). По нашим данным, *C. finmarchicus* в значительном количестве появляется лишь при переходе в ОЦК. На I разрезе его было много на ст. 4—7 и 9—10; на II разрезе — на ст. 12; на III разрезе (ст. 16—19) *C. finmarchicus* больших скоплений не образовывал, а на ст. 17 даже уступал доминирование птероподам; на IV разрезе его было много на ст. 20—22, 24, 26; на V разрезе — на ст. 28, 32—34; на VI разрезе его тоже было в общем немного, но относительно больше на ст. 40—42 и 46—53. Таким образом, *C. finmarchicus* был малочисленным в Лабрадорском течении, I ТМ и II ТМ. Ст. 8, 25 и 29, бедные калянусом, находятся на субполярной дивергенции; на всех этих станциях объем сестона меньше, чем на соседних, в том числе там меньше и калянуса.

Слои со скоплениями *C. finmarchicus* обычно приходились на верхние 50—100 м. Иногда в самых верхних 10—25 м его при этом не было или почти не было. Некоторое количество особей встречалось и в нижних горизонтах. С какими видами других зоогеографических групп встречается *C. finmarchicus*? Зимой, на глубине 500—1000 м (Reid et al., 1976) в однородном слое субарктической воды он живет вместе с ледово-неритическими видами. Весной и летом при подъеме массы *C. finmarchicus* в верхние слои он попадает в разных местах в различное биологическое окружение. В СЦК (и особенно во II ТМ) вместе с его основными скоплениями встречаются тропические виды. Между субполярной дивергенцией и Восточно-Гренландским течением более глубинная часть популяции *C. finmarchicus* обитает вместе с ледово-неритическими видами. Вместе с ними же он встречается на глубине везде в ЮЦК и ПЦК. В нашем рейсе наименее смешанное население сопровождало калянусу в районе ст. 23—24: там на поверхности не было тропических видов, а в глубине — ледово-неритических. *Calanus finmarchicus* в ОЦК кое-где живет с чужеродными (тропическими и переходными) видами, а кое-где с географически более близкими ему ледово-неритическими видами, в основном населяющими холодную прибрежную периферию его океанической станции.

Биотоп бореальных океанических видов в Атлантике, наименее подверженный сезонной трансформации, представляет собой более или менее однородный слой воды с температурой примерно 3—6° и соленостью 34,5—34,8‰. Он доступен для видов других фаунистических групп, которые проникают в

него на то или иное расстояние. Малые размеры ОЦК, содержащего эту воду, ведут к тому, что почти в каждом ее участке имеется чужеродный фаунистический элемент. Сходная картина найдена А. К. Гейнрих (1975) в экваториальных круговоротах: они узки, как и ОЦК, и по всей своей площади помимо местных видов населены видами из других круговоротов. Центральные круговороты в этом отношении отличны и от ОЦК, и от экваториальных: они широки и в их серединах есть галистазы, где встречаются только центральные виды, без смешения с видами соседних круговоротов.

### ТЕЧЕНИЯ И ВОДНЫЕ МАССЫ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

Северная часть Тихого океана и Берингово море заняты водами субарктической структуры и охвачены единой системой течений (Арсеньев, 1967; Бурков и др., 1973). В юго-западной части Берингова моря и северо-западной (Курило-Камчатской) части Тихого океана находится круговорот циклонического направления с субполярной дивергенцией по его оси (Западный круговорот). *TS*-кривые этого круговорота имеют промежуточный холодный слой и промежуточный теплый слой. У азиатского берега прибрежные воды характеризуются либо *TS*-кривыми арктического типа с промежуточным холодным слоем, имеющим температуру ниже  $0^{\circ}$ , либо кривыми, показывающими резкое опреснение поверхности при температуре  $6-7^{\circ}$ . Важно подчеркнуть, что охлаждение и опреснение воды тут местное, прибрежное, а не обязано адвекции из Полярного бассейна. Течение южного направления вдоль Курил и Хоккайдо достигает берегов Хонсю примерно около  $40^{\circ}$  с. ш.; оно имеет субарктическую структуру (Бурков, Арсеньев, 1958; Леонтьева, 1961) и образует холодный меандр, направленный под углом к оси Кюросио. Меандр этот заметен в основном на полярном фронте, т. е. на северной границе зоны смешения вод Кюросио и Оясио. Подобно I Холодному меандру в Атлантике, этот меандр обозначен нами как I ХМ. Далее вниз по Кюросио (около  $150^{\circ}$  в. д.) следует его I Теплый меандр (Бурков, 1966). Он заметен и на полярном фронте, и на фронте Кюросио, но на первом западнее, чем на втором. Затем сразу следует II Холодный меандр, заметный на обоих фронтах, но больше — на полярном. Он образован тут антициклонической петлей Курильского течения. II Теплый меандр не выглядит в верхних слоях воды меандром, а в этом месте Кюросио широко расходится, образуя Алеутское течение и Северо-Тихоокеанское течение. Это происходит около  $165^{\circ}$  в. д. (Бурков, 1966). Однако на карте для поверхности 500 дбар (Бурков и др., 1973) на этой долготе виден теплый меандр, западная часть которого образует восточную струю упомянутого выше субарктического циклонического круговорота.

Между субтропическими водами Куроисио и водами Западного круговорота субарктических вод находится зона смешения, или зона полярного фронта, соответствующего фронту Северо-Атлантического течения. *TS*-кривые фронта сходны в обоих океанах: в Тихом они тоже являются вертикальными, «стоячими», без промежуточных слоев, характерных для обеих смешивающихся структур — субполярной и субтропической. В направлении на восток воды зоны смешения занимают все более расширяющуюся зону, но в общем остаются на широте II ТМ.

К востоку от II ТМ в Тихом океане находится район, не имеющий аналогии в Атлантике, а именно — общий широтный поток субарктических вод и вод фронта в восточном направлении. Структура вод отличается тут отсутствием промежуточного холодного слоя. Субарктические *TS*-кривые являются ровными «лежачими» линиями, а *TS*-кривые вод фронта — более или менее вертикальными линиями. Не доходя берегов Америки, общий поток делится. Грубо говоря, воды, характеризующиеся «лежачими» *TS*-кривыми, поворачивают в Аляскинском заливе на север и далее — назад на запад, а воды, имеющие структуру полярного фронта, движутся вдоль берегов Калифорнии на юго-восток.

В Аляскинском заливе находится восточный циклонический субарктический круговорот, и из него выходит Аляскинское противотечение, соответствующее Восточно-Гренландскому течению. Воды Аляскинского противотечения входят в Берингово море и затем участвуют в общем циклоническом движении Западного круговорота. В алеутских проливах вода сильно перемешивается, и *TS*-кривые приближаются иногда по форме к *TS*-кривым СЦК. На восточном шельфе Берингова моря обычна отрицательная температура у дна при 8—10° на поверхности и общем опреснении (Арсеньев, 1967).

#### ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНДИКАТОРНЫХ ВИДОВ В ТИХОМ ОКЕАНЕ

*Metridia lucens* встречается в Алеутском течении и в северной части Северо-Тихоокеанского течения, т. е. в зоне фронта и в южных субполярных водах к северу примерно от 35—40° с. ш. Есть она и в Беринговом море (Беклемишев, 1969). К югу от Японии *M. lucens* найдена в слое 0—100 м в водах, происходящих из Оясио (Furukashi, 1965). Это такие же находки между берегом и левым краем струйного субтропического течения, как на банке Джорджес в Атлантике. Так же как и в Атлантике, в западной части Тихого океана с глубиной наблюдается усиление смешения тропических и субарктических видов, включая и *M. lucens* (Богоров, Виноградов, 1955; Kitou, 1965). По данным Марумо и др. (Marumo et al., 1960), в зоне смешения Куроисио и Оясио южная граница *M. lucens* в области I ХМ —



II ТМ хорошо следует изотерме  $10^{\circ}$ , т. е. она ограничивается тут полярным фронтом, а после II ТМ пересекает даже изотерму  $15^{\circ}$ . Иными словами, и в Тихом океане вниз по течению от II ТМ полярный фронт перестает играть роль фаунистической границы.

В отличие от Атлантики в Тихом океане и Беринговом море *M. luseps* постоянно живет и в западном субарктическом круговороте, соответствующем ЮЦК, но там она представлена особой var. *orientalis*. Между нею и типичной формой имеются переходы (Беклемишев, 1969), о которых сообщает и Ю. В. Гелетин (1975). Таким образом, в Тихом океане типичная *M. luseps* живет в стации, которая соответствует Северо-Атлантическому течению и в некоторой мере СЦК (и СЦК и Алеутское течение переносят трансформированную субарктическую воду). В нетрансформированной субарктической воде *M. luseps* имеет основу ареала только в Тихом океане и Беринговом море, но там она представлена формой *orientalis*. В Атлантике этой бореальной формы нет и основы ареала в чистой субарктической воде там у этого вида нет.

Ледово-неритические виды в Западной Пацифике есть только в Камчатском и в Курильском течении (Богоров, Виноградов, 1960). В Оясио их нет, и дело, вероятно, в том, что оно проникает гораздо южнее, чем Лабрадорское течение. Из ледово-неритических копепод, общих с Атлантикой, в Тихом океане есть только *Calanus glacialis* (Яшнов, 1963). Он населяет шельф Берингова моря, Западную Пацифику, Охотское море и север Японского. На шельфе Восточной Пацифики его замещает близкий вид *C. marshallae* (Frost, 1974; Reid et al., 1976). Вместе с ледово-неритическими калянусами встречается *Metridia ochotensis* — вид, близкий или идентичный атлантической *M. longa*. Весьма интересно, что *Limacina helicina* в Тихом океане распространена как океанический, а не как ледово-неритический вид.

Неледовые неритические виды в Беринговом море зимой совершенно отсутствуют, за исключением *Acartia longiremis*. Массовое появление неритических копепод и кладоцер происходит в конце июня, когда образуется прогретый и опресненный поверхностный слой, к которому они в основном и приурочены. Ниже этого слоя их немного, и там они живут совместно с океаническими видами. В северной части моря отмечено смешение неритических видов с ледово-неритическими и с океаническими, но там нет наиболее тепловодных неритических видов (Виноградов, 1956; Ohtogí, 1965).

Тропические виды на западе, в районе меандров полярного фронта, четко ограничены в своем распространении на север первичным полярным фронтом, т. е. северной границей зоны смешения (Беклемишев, Семина, 1956; Беклемишев, Бурков, 1958; и мн. др.). В западной части II ТМ их северо-западные границы в слое 0—50 м хорошо совпадают с юго-восточными

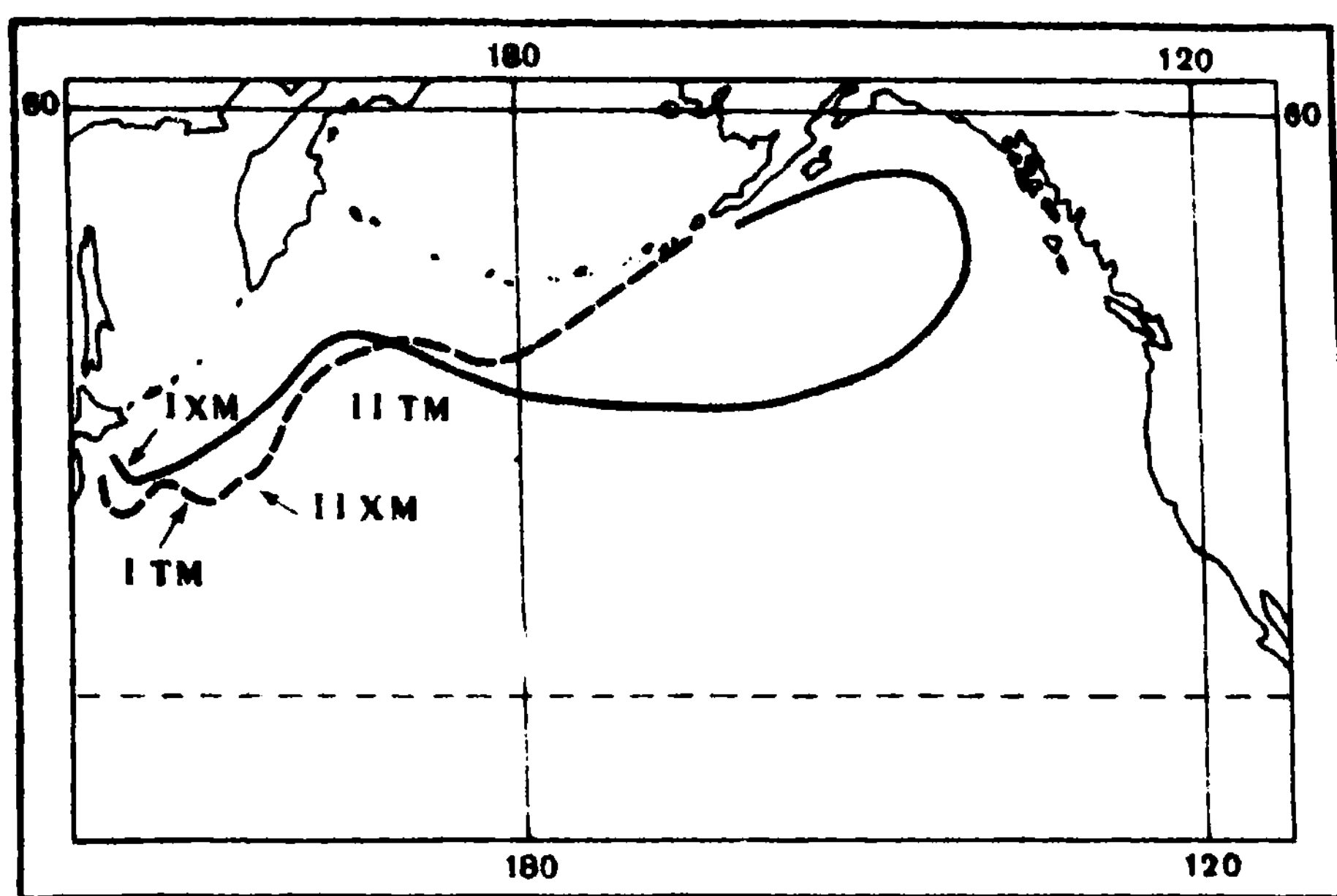
границами бореальных видов (Бродский, 1962) и с границей субарктических вод, имеющих промежуточный холодный слой (Уда, 1955, цит. по Леонтьевой, 1961).

К востоку от  $170^\circ$  в. д. разными авторами зарегистрированы случаи проникновения тропических видов на север примерно до  $50^\circ$  с. ш. Как раз тут бореальная *M. luseps* проникает на юг дальше, чем в районе меандров (некоторые другие бореальные виды этого не делают). Около  $170^\circ$  в. д. происходит заметное изменение широтной зональности тихоокеанского планктона (Беклемишев, Парин, 1960, рис. 2), что хорошо видно, в частности, по распределению *Calanus pacificus* (Яшнов, 1963; Гейнрих, 1968). В районе меандров он многочислен в водах полярного фронта, в небольшом количестве проникает со II ТМ в южную часть Берингова моря, а к востоку от меандров в основном уже заселяет субарктическое Алеутское течение и очень редок в Северо-Тихоокеанском течении, по структуре вод более близком к водам фронта, в которых его много на западе.

В Аляскинском заливе тропические виды распространяются на север примерно между  $140^\circ$  з. д. и берегом Канады; с ними идет и *C. pacificus*. К числу этих тропических видов относятся, например, *Eucalanus hyalinus*, сальпы и долиolidы, *Veleva*, колониальные радиолярии, бокоплавры трибы *Curvisognia*. Эта фауна доходит до о-ва Кодьяка, т. е. несущее их течение поворачивает в Аляскинском заливе на запад (Беклемишев, 1961а).

Примерно между  $170^\circ$  в. д. и  $150-160^\circ$  з. д., т. е. между II ТМ и расхождением биологических границ перед входом в Аляскинский залив, находится участок где эти границы имеют более или менее широтный ход. Этот участок расположен между нейтральными областями и приходится на часть Северо-Тихоокеанского течения с океаническим типом зональности (Беклемишев, Парин, 1960; Беклемишев, 1969; Beklemishev, Nakopetschpaуа, 1972). В Атлантике такого участка нет.

Среди бореальных видов в Тихом океане отсутствует *Calanus finmarchicus*. Очень вероятно, что причина этого — наличие в субарктических водах Тихого океана двух массовых видов того же рода и еще одной массовой крупной растительноядной колепеды (*Eucalanus bungii*) (Frost, 1974). В. А. Яшнов (1963), принимавший во внимание только зубчатонogie виды рода *Calanus*, упустил из вида возможность такого объяснения и искал причину отсутствия тихоокеанской популяции *C. finmarchicus* в гидрологических различиях обоих океанов. В частности, В. А. Яшнов полагал, что в Тихом океане нет биотопа, соответствующего субарктическому биотопу Атлантики, что явно неверно: биотоп такой есть (см. выше). Населяющие этот биотоп бореальные каланусы совершают обширные сезонные миграции, сходные с миграцией атлантического *C. finmarchicus* (Виноградов, 1956). В Западном круговороте они при подъеме к поверхности с тропическими видами не встречаются, а у его юго-вос-



**Рис. 5.** Граница тропических видов и граница вод субарктической структуры с промежуточным холодным слоем

Пунктир — предел распространения промежуточного холодного слоя в холодные годы (по Уде, из Леонтьевой, 1961; схематизовано); сплошная линия — предел распространения тропических видов в верхних слоях воды (по Марумо и др., 1960; Беклемишев, 1961а; Бродскому, 1962). Обозначения меандров те же, что на рис. 1. Между I TM и II TM обе линии почти совпадают.

точной границы — могут (Бродский, 1962). На глубинах порядка 1000—2000 м и глубже глубинные тропические виды проникают тут на север не далее чем до 45° с. ш. (Богоров, Виноградов, 1955), т. е. тоже не заселяют большей части Западного круговорота.

На востоке, в Аляскинском круговороте, картина иная. Там бореальные виды могут встречаться вместе с *Calanus pacificus* и с тропическими видами. Тропические виды в Аляскинском заливе встречаются в верхних слоях воды, но есть и на глубине. При этом, по-видимому, в восточной части Тихого океана тропические виды дальше проникают по глубине на север, чем в западной его части (Беклемишев, 1961а, б).

Бореальные и ледово-неритические виды в Тихом океане встречаются вместе только близ берегов и на шельфе Берингова моря.

Биотоп бореальных видов в Тихом океане по температуре сходен с одноименным биотопом в Атлантике, но преснее не менее чем на 1‰. В Беринговом море и северо-западной части Тихого океана бореальные виды живут в нем без контакта с видами иной географической природы. На южной периферии бореальных ареалов обитают южно-бореальные виды, населяющие субарктические воды без промежуточного холодного слоя, более или менее соответствующие СЦК и Субантарктике.

Положение меандров в Тихом океане показано на рис. 5. Нанесены только меандры полярного фронта, так как в Атлантике нами были обследованы соответствующие им меандры: там мы не доходили до южной границы зоны смещения. В качестве гидрологической границы на рисунке изображена граница структуры вод с промежуточным холодным слоем для холодных годов. Биологическая граница в районе меандров проведена по К. А. Бродскому (1962). Вдоль этой границы соприкасаются почти без налегания бореальные и тропические виды копепод. Наиболее северные находения тропических видов на  $165^\circ$  в. д. даны по Марумо с соавторами (Marumo et al., 1960) и по К. В. Беклемишеву (1961a); по данным этой же работы граница проведена далее на восток. Видно хорошее совпадение биологической границы и гидрологической границы в районе меандров и их расхождение далее на востоке. В Аляскинском заливе северная граница тропических видов делается сначала меридиональной, а затем — снова широтной. При этом она ограничивает тропические виды с юга, так как полоса, населенная тропическими видами, тянется там вдоль северного берега залива на запад вместе с Аляскинским противотечением.

#### СРАВНЕНИЕ СЕВЕРНОЙ АТЛАНТИКИ И СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ

Рассмотрим общие черты и различия циркуляции, распределения водных масс и распределения планктона в субарктических частях Тихого и Атлантического океанов. Связь этих явлений с физико-географической точки зрения была рассмотрена К. В. Беклемишевым и В. А. Бурковым (1976).

В западных частях обоих океанов имеется по циклоническому круговороту, в которых переносится вода субарктической структуры с промежуточным холодным слоем. В Атлантике промежуточный холодный слой бывает выражен хуже, чем в Тихом океане. В обоих океанах каждый из западных круговоротов подразделяется на два меньших; на их южной периферии между ними образуется теплый меандр (I ТМ), занятый смешанной водой субарктического и субтропического происхождения. Оба меньших подразделения западного круговорота в каждом из океанов образуют холодные меандры (I ХМ и II ХМ). Указанные круговороты населены океаническим бореальным планктоном. В Тихом океане преобладают три вида растительноядных копепод: *Calanus plumchrus*, *C. cristatus* и *Eucalanus bungii*, в Атлантическом — *C. finmarchicus*. Различны в обоих океанах и доминирующие евфаузииды. Важный индикаторный вид *Metridia lucens* в Тихом океане населяет весь Западный круговорот; она представлена в нем формой *orientalis*. В Атлантике нет формы *orientalis*, а типичная форма в круговороты, соответствующие



Западному (ЮЦК и ПЦК), лишь заносится местами в летний сезон.

Западная прибрежная периферия западных круговоротов в обоих океанах представляет собой течение южного направления с полярной (арктической) структурой вод, которая, подобно субполярной, имеет промежуточный холодный слой, но отличается по характеристикам; на мелководьях и в заливах вода модифицирована сильнее. В этих течениях живут ледово-неритические (арктические) виды и обычные, неледовые неритические виды; последние более многочисленны как раз в заливах и на мелководьях. Из ледово-неритических видов общим для обоих океанов является *Calanus glacialis*. Однако в Тихом океане он остается прибрежным, а в Атлантике встречается по всей площади ЮЦК и ПЦК, хотя бы на глубине. В Тихом океане и другие ледово-неритические виды остаются прибрежными, а в Атлантике распространяются подобно *C. glacialis*. До II ХМ включительно полярный фронт (т. е. северная граница зоны смешения субарктических и субтропических вод) играет роль фаунистической границы, на север от которой не распространяются тропические виды, а на юг — ледово-неритические.

За II ХМ в обоих океанах следует II Теплый меандр (II ТМ). В этом месте смешение вод усиливается и исчезает промежуточный холодный слой. Фронт делается хуже выраженным, его меандрирование — более условным, а повышение температуры больше обязано не меандру, а облегчению водообмена с водами южнее фронта. В Тихом океане во II ТМ бореальные и тропические виды распространяются дальше навстречу друг другу, чем во II ХМ, ширина зоны смешения фаун возрастает. В Атлантике II ТМ на полярном фронте едва выражен, а почти сразу за II ХМ происходит расхождение Северо-Атлантического течения и СЦК в районе наших ст. 4—6. В Тихом же океане подобное расхождение Северо-Тихоокеанского течения и Аляскинского круговорота отодвинуто от II ТМ далеко на восток. Это важное различие обоих океанов.

По своему положению атлантический СЦК соответствует Аляскинскому круговороту, но не вполне соответствует ему по структуре вод. Правда, в обоих случаях это трансформированная субарктическая вода, но в СЦК она трансформирована сильнее и больше напоминает структуру вод фронта, тогда как в Аляскинском заливе поверхность более опреснена и *TS*-кривые более субарктические, «лежачие». Восточно-Гренландское течение по положению соответствует Аляскинскому противотечению, но в отличие от последнего оно является ледовым арктическим. Лишь еще ниже по течению, в южной части Западно-Гренландского течения, летом отмечены «лежачие» кривые, напоминающие аляскинские.

Сходство фауны СЦК и Аляскинского круговорота в том, что в обоих находятся области выселения тропических видов. Одна-

ко прибрежная часть Восточно-Гренландского течения, по-видимому, всецело заселена ледово-неритическими видами, а Аляскинское — бореальными. Только у самого берега в Аляскинском заливе, помимо бореальных и тропических видов, встречаются ледово-неритические *Metridia longa* и *Calanus marshallae* (Беклемишев, 1961а; Frost, 1974).

Типичная форма *Metridia lucens* в обоих океанах встречается в зонах смешения тропической и бореальной фауны. В Тихом океане она есть также в субарктических водах без промежуточного холодного слоя — в Алеутском течении и Аляскинском круговороте; одноименный биотоп в Атлантике очень слабо выражен. Однако и там *M. lucens* заходит на южную периферию ЮЦК и ПЦК и населяет почти весь СЦК, кроме пригренландских вод (Грузов, 1961). В Тихом океане *M. lucens* населяет южнобореальный биотоп и переходную зону. В отношении атлантической популяции можно с уверенностью говорить только о «переходном» биотопе. На роль южнобореального биотопа мог бы претендовать лишь СЦК, при условии, что тепловодные формы могут совершать по нему полный круг в любой сезон.

Главное отличие Северной Атлантики от Северной Пацифики состоит в большем притоке в Атлантику вод из Полярного бассейна и, в частности, в двойном соединении с ним. Кроме того, Атлантика гораздо уже Тихого океана. В результате одноименные биотопы в Атлантике холодноводнее, чем в Тихом океане: Лабрадорское течение холоднее Курило-Камчатского, а Восточно-Гренландское холоднее Аляскинского. В то же время восточная нейтральная область в Атлантике начинается сразу от Ньюфаундлендских банок, субарктический круговорот (ОЦК) оказывается зажатым в Лабрадорском море и море Ирмингера, а трансформированные субтропические воды Северо-Атлантического течения занимают всю восточную половину океана. В результате фауна Северной Атлантики контрастнее, чем фауна Северной Пацифики. Арктические ледово-неритические виды встречаются с тропическими не только на востоке, но и на западе ОЦК. В нем самом на большей части площади встречаются ледово-неритические виды. К тому же ОЦК узок и местные бореальные виды почти нигде на его площади не встречаются без примеси видов другой природы. И то и другое является отличием от Пацифики. Кроме того, в Атлантике не остается места для южнобореального биотопа, и потенциально южнобореальные виды населяют там зону смешения, тогда как в Тихом океане эта зона составляет лишь часть их станции.

## ВЫВОДЫ

1. В Тихом океане и в Атлантике в пелагиали есть одноименные субарктические биотопы. Они расположены в западных частях этих океанов и представляют собой структуры вод с проме-

жуточным холодным слоем. В этих биотопах сходны распределение течений и структура вод. Каждый из этих биотопов населен самостоятельной фауной, которая именуется бореальной.

2. В центральных и восточных частях океанов распределение течений и структура вод различаются сильнее. В частности, поворот смешанных (субарктических плюс субтропических) вод на север и назад на запад происходит в Тихом океане у западных берегов Америки, а в Атлантическом — далеко не доходя до западных берегов Европы, в море Ирмингера.

3. Пространственная картина распределения видов зоопланктона в восточных и западных частях океанов различна. На западе полярный фронт служит границей тропической фауны; эта граница сходно меандрирует в обоих океанах. На востоке фронт границей уже не служит; там совместно встречаются бореальные и тропические виды и виды переходной зоны.

4. В Тихом океане на один биотопический участок больше, чем в Атлантическом: в средней части Тихого океана между районом меандров и поворотом вод в Аляскинском заливе находится акватория, где распределение течений, водных масс и планктона приблизительно зонально. В этом участке субарктическая структура вод представлена менее охлажденной модификацией без промежуточного холодного слоя, и в ней встречаются южнобореальные виды. В открытой части Тихого океана они, кроме того, есть в зоне смещения и в Аляскинском круговороте, в котором структура вод близка к субарктической. В Атлантике они населяют зону смещения и лишь местами проникают в субарктический круговорот.

5. У берегов, в холодной и опресненной воде, в обоих океанах встречаются ледово-неритические виды, часто именуемые арктическими. В Атлантике они присутствуют в большем числе, чем в Тихом океане.

6. Субарктические воды в Атлантике почти по всей площади населены ледово-неритическими видами, чего в Тихом океане не наблюдается. Восточно-Гренландское течение в основном населено ледово-неритическими видами, а в соответствующем ему Аляскинском течении ледово-неритических видов не больше, чем в других прибрежных районах.

7. Биологическая структура пелагической зоны субарктических вод в обоих океанах в принципе одинакова. В обоих случаях в западных частях океанов имеется бореальная (субарктическая) фауна, соприкасающаяся на юге с субтропической. В зоне смещения этих фаун имеются специфические для нее виды, которые могут также заселять трансформированную субарктическую воду и в этом случае именуется южнобореальными. В западных частях субарктических круговоротов бореальные виды смешаны только с ледово-неритическими, в восточных — еще и с тропическими видами и видами зоны смещения. Различия биологической



структуры обоих океанов обязаны большому водообмену Северной Атлантики с Полярным бассейном и ее малыми размерами по сравнению с Северной Пацификой.

## ЛИТЕРАТУРА

- Арсеньев В. С. 1967. Течения и водные массы Берингова моря. М., «Наука».
- Беклемишев К. В. 1961а. Зоопланктон северо-восточной части Тихого океана зимой 1958/59 г. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 45.
- Беклемишев К. В. 1961б. О пространственной структуре планктонных сообществ в зависимости от типа океанической циркуляции. Границы ареалов океанических планктонных животных в северной части Тихого океана. — Океанология, т. 1, вып. 6.
- Беклемишев К. В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М., «Наука».
- Беклемишев К. В. 1976. Биологическая структура пелагической зоны океанических субарктических вод. III съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва. Тезисы докл. Рига, 11—15 мая 1976 г., Т. 1. Рига, «Зинатне».
- Беклемишев К. В., Бурков В. А. 1958. Связь распределения планктона с распределением водных масс в зоне фронтов северо-западной части Тихого океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 27.
- Беклемишев К. В., Бурков В. А. 1976. Критерии однотипности геосистем открытого океана. XXIII Междунар. геогр. конгресс, Международная география 76, Section 5 (Общая физическая география).
- Беклемишев К. В., Парин Н. В. 1960. Биогеографические границы в пелагиали северной части Тихого океана зимой 1958/59 г. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 41.
- Беклемишев К. В., Семина Г. И. 1956. О структуре биогеографической границы между бореальной и тропической областями в пелагиали северо-западной части Тихого океана. — Докл. АН СССР, т. 108, № 6.
- Богоров В. Г., Виноградов М. Е. 1955. О зоопланктоне северо-западной части Тихого океана. — Докл. АН СССР, т. 102, № 4.
- Богоров В. Г., Виноградов М. Е. 1960. Распределение зоопланктона в Курило-Камчатском районе Тихого океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 34.
- Бродский К. А. 1962. К фауне и распределению веслоногих рачков *Calanoida* поверхностных вод северо-западной части Тихого океана. — Исслед. дальневост. морей СССР, вып. 8.
- Брянцев В. А. 1963. Водные массы новошотландского шельфа. — Труды АтлантНИРО, вып. 10.
- Бурков В. А. 1966. Структура течений Тихого океана и их номенклатура. — Океанология, т. 6, вып. 1.
- Бурков В. А., Арсеньев В. С. 1958. Опыт выделения водных масс в зоне соприкосновения Кюсю и Курильского течения. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 27.
- Бурков В. А., Булатов Р. П., Нейман В. Г. 1973. Крупномасштабные черты циркуляции вод Мирового океана. — Океанология, т. 13, вып. 3.
- Виноградов М. Е. 1956. Распределение зоопланктона в западных районах Берингова моря. — Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 7.
- Владимирская Е. В. 1965а. Распределение зоопланктона в районе Ньюфаундленда ранней осенью в связи с гидрологическим режимом. — Труды ВНИРО, т. 57.
- Владимирская Е. В. 1965б. Количественное распределение и сезонная динамика зоопланктона в районе Ньюфаундленда. — В сб.: Результаты исследований по программе МГГ. X раздел программы МГГ. Океанол. исслед., № 13.
- Владимирская Е. В. 1969. Развитие *Calanus finmarchicus* (Gunner) весной в районе Ньюфаундленда. — Труды ВНИРО, т. 66.



- Гейнрих А. К. 1968. О сезонных явлениях в планктоне северо-восточной части Тихого океана.— Океанология, т. 8, вып. 2.
- Гейнрих А. К. 1975. Значение выселяющихся видов в структуре планктонных тропических сообществ Тихого океана.— Океанология, т. 15, вып. 4.
- Гелетин Ю. В. 1975. Зависимость распределения копеподы *Metridia pacifica* на северо-западе Тихого океана от температуры воды.— Экология, № 3.
- Грузов Л. Н. 1961. Зоопланктон полярного фронта Восточно-Гренландского течения.— В сб.: Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманское кн. изд-во.
- Грузов Л. Н. 1963. Состав и распределение зоопланктона в северной части Атлантического океана в июле 1959 г.— Труды АтлантНИРО, вып. 10.
- Кашкин Н. И. 1974. Ихтиофауна звукорассеивающих слоев в восточной части Северной Атлантики.— Океанология, т. 14, вып. 3.
- Кашкина А. А. 1974. Распространение сальп (*Tunicata*, *Salpidae*) в Атлантическом океане.— В сб.: Видовой состав и распределение океанического планктона. М., «Наука».
- Леонтьева В. В. 1961. Воды Куро-сио в северо-западной части Тихого океана (летом 1953 и 1954 гг.).— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 38.
- Маргулис Р. Я. 1974. О распространении в Атлантическом океане сифонофор сем. *Hipporodiidae*, *Prayidae* и *Abylidae* (подотряд *Calycophorae*).— В сб.: Видовой состав и распределение океанического планктона. М., «Наука».
- Маргулис Р. Я. Распределение сифонофор в северо-западной Атлантике летом 1974 г.
- Павштик Е. А. 1972. О биологических сезонах в зоопланктоне Девисова пролива.— Исследования фауны морей, XII (XX).
- Павштик Е. А., Гоголева М. А. 1964. Распределение планктона в районе банок Джорджес и Браунс в 1962 г.— Труды ПИНРО, вып. 16.
- Перцова Н. М. 1974. Жизненный цикл и экология тепловодной копеподы *Centropages hamatus* в Белом море.— Зоол. журн., т. 53, вып. 7.
- Предварительный отчет о проведении III рейса НИС «Московский Университет-II» в северо-западную Атлантику в мае — сентябре 1974 г. Фонды Биол. фак. МГУ.
- Семенова Т. Н. 1964. О сезонных явлениях в планктоне Лабрадорского шельфа. Большой Ньюфаундлендской банки и банки Флеминг-Кап.— Труды ПИНРО, вып. 16.
- Серебряков В. П. 1977. Ихтиопланктон северо-западной части Атлантического океана (распределение и дрейф). I съезд советских океанологов Москва, 20—25 июня 1977 г. Тезисы докл., вып. II. Биология и химия океана, проблемы загрязнения океана, экономика океана. М., «Наука».
- Яшнов В. А. 1961. Водные массы и планктон. 1. Виды *Calanus finmarchicus* s. l. как индикаторы определенных водных масс.— Зоол. журн., т. 40, вып. 9.
- Яшнов В. А. 1963. Водные массы и планктон. 2. *Calanus glacialis* и *Calanus pacificus* как индикаторы определенных водных масс морей Тихого океана.— Зоол. журн., т. 42, вып. 7.
- Aurich H. J. 1966. Der Bestand von *Calanus finmarchicus* in der Irminger See im Juni 1955.— *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, Bd 13, N 3.
- Belkemishev K. V. 1976. *Ekologiya i biogeografiya pelagiali* (Ecology and biogeography of the open ocean) Washington, D. C., Naval Oceanogr. Office Transl. NOO T-25.
- Belkemishev C. W., Nakonechnaya A. P. 1972. Plankton of the North Pacific Current.— In: *Biological oceanography of the northern North Pacific Ocean dedicated to Sigeru Motoda*. A. Y. Takenouti et al. (Eds) Tokyo, Idemitsu Shoten.
- Edinburgh Oceanographic Laboratory. 1973. Continuous plankton records — a plankton atlas of the North Atlantic and the North Sea — *Bull. Marine Ecol.*, v. 7.
- Frost B. W. 1974. *Calanus marshallae*, a new species of calanoid copepod closely allied to the sibling species *C. finmarchicus* and *C. glacialis*.— *Marine Biol.*, v. 26, N 1.

- Furuhashi K.* 1965. Occurrence of cold water copepod, *Metridia lucens* Boeck, in the Enshunada of the Kuroshio region.— Inform. Bull. Planktonol. Japan, v. 12.
- Kitou M.* 1965. The distribution of the four boreal species of Copepoda in the western North Pacific — Oceanogr. Mag., v. 17, N 1—2.
- Magnusson J., Magnusson J., Halgrimsson I.* 1961. The «Aegir» redfish larvae expedition to the Irminger Sea in May 1961. Cruise report and biological observations.— Rit Fiskidildar, v. IV, N 2.
- Marumo R., Kitou M., Asaoka O.* 1960. Plankton in the north-western Pacific Ocean in summer of 1958.— Oceanogr., Mag., v. 12, N 1.
- Omori M.* 1965. The distribution of zooplankton in the Bering Sea and northern North Pacific, as observed by high-speed sampling of the surface waters, with special reference to the copepods.— J. Oceanogr. Soc. Japan, v. 21, N 1.
- Reid J. L., Brinton E., Fleminger A., Venkrick E. L., McGowan J. A.* 1976. Ocean circulation and marine life. San Diego, La Jolla MS, Scripps Oceanogr. Univ. Calif.

## О ВЕРТИКАЛЬНОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ САЛЬП (SALPIDAE, TUNICATA)

**А. А. Кашкина**

Кафедра гидробиологии МГУ

Сальпы уже давно служат объектом исследований, но сведений об их вертикальном распределении все еще очень немного. Причиной этого служат методические трудности количественного учета сальп и небольшое число продолжительных и регулярных (сезонных и многолетних) наблюдений за вертикальным распределением и миграциями планктона в низких широтах, т. е. именно там, где встречается большинство видов сальп и где они часто доминируют в планктоне. В общих сводках и монографиях вертикальное распределение сальп обычно не рассматривается (см., например, Banse, 1964), а при обработке количественных проб зоопланктона сальпы во многих случаях вообще не учитываются.

Сальпы — типичные фильтраторы-микропланктофаги, их принято считать компонентами эпипелагической фауны океана (Арштейн, 1894; Ihle, 1958). Именно в эпипелагиали фильтраторы представлены полнее всего и занимают доминирующее положение по численности и биомассе (Виноградов, 1968). Вместе с тем известно, что по крайней мере некоторые виды сальп, встречающиеся за пределами тропиков, способны проникать на значительные глубины (Арштейн, 1894, 1906; Krüger, 1939; Thompson, 1948; Foxton, 1966). В какой мере это может относиться к видам, встречающимся только в пределах тропической области, пока еще неясно. Иле (Ihle, 1958) считал все тепловодные виды сальп эпипелагическими формами, которые не могут жить на значи-

тельных глубинах при низкой температуре. Косвенным доводом в пользу этого тезиса использовалось отсутствие в мезопелагиали достаточного для существования сальп количества нанно- и микропланктона (Soest, 1975). Этот довод сейчас уже отпал: в мезопелагиали обнаружено сравнительно большое количество микропланктона. Повышенное количество микропланктона может наблюдаться на глубинах на которых регистрируются звуко-рассеивающие слои (Krey, 1967), где часто ловятся сальпы. В восточной части Тихого океана концентрация так называемых оливково-зеленых клеток на глубине 500—1000 м превышает 100 тыс. в 1 л (Мельников, 1975). О том, что пелагические оболочники способны успешно питаться на глубине несколько сот метров, свидетельствуют результаты просмотра содержимого их кишечника. В кишечнике одного крупного, длиной около 20 см, экземпляра сальпы (точнее не определенного), который пойман на глубине 450 м замыкающимся тралом Таккера у Гавайских островов, обнаружены диатомовые, перидиней, кокколитофориды, радиолярии, фораминиферы и много оливково-зеленых клеток (Fourqniér, 1973). Присутствие на глубине нескольких сот метров доступной для сальп и пирозом оформленной пищи подтверждает возможность их жизни в мезопелагиали.

Постепенно накапливается все больше и больше данных, свидетельствующих о том, что сальпы во многих районах океана способны играть ведущую роль в планктоне и даже существенно влиять на условия промысла рыб. Причины, определяющие возникновение всплесков массового размножения сальп, исследованы еще плохо, среди них не последнее место должны занимать источники родительских особей массовых видов, чье обильное потомство и создает в верхних слоях океана при благоприятной обстановке плотные и обширные по площади скопления. Одним из таких источников могут быть разреженные популяции сальп в подповерхностных (а может быть, в промежуточных и даже глубинных) водных массах.

В настоящей статье собраны разрозненные сведения о вертикальном распределении сальп для того, чтобы выяснить, стоит ли учитывать эти «глубинные» популяции при анализе причин возникновения скоплений в поверхностных слоях. Большую роль при этом могут играть суточные миграции, существование которых у сальп все еще иногда вызывает сомнение. Для краткости все данные группируются ниже по типам орудий лова и характеру наблюдений.

**Разноглубинные тралы.** В западной части экваториальной зоны Тихого океана послойные ловы тралом Айзекса — Кидда показали, что максимальная концентрация оболочников (преимущественно сальп) наблюдается на глубине 100—200 м (Каредин, Чучукало, 1973). Не исключено, что сальпы здесь могли концентрироваться на глубине термоклина, где концентрация фитопланктона часто может повышаться.



В экваториальной зоне Индийского океана, на разрезе Момбаса — Коломбо — Сингапур, в уловах трала Таккера сальпы в слое 0—100 м присутствовали только в ночное время, днем максимальное количество сальп поймано с глубин нескольких сот метров (Bradbury and oth., 1970).

В юго-восточной части Атлантического океана в уловах трала Шмидта сальпы присутствовали до глубины 880 м, хотя максимум концентрации обнаружен в эпипелагиали (Godeaux, Goffinet, 1968). В проливе Дрейка и прилежащих секторах Антарктики в поверхностном слое (до глубины 32 м) в уловах трала Айзекса — Кидда был встречен только один вид — *Thalia democratica*. Остальные виды сальп часто встречались во многих пробах, поднятых с глубины 1000—6000 м (Caldwell, 1966). В Средиземном море в светлое время суток верхний 200-метровый слой практически лишен макропланктона, который улавливается тралом Айзекса — Кидда, нет здесь и сальп. Самая многочисленная в районе тралений (у берегов Прованса) *Salpa fusiformis* днем концентрируется на глубине 300—800 м. Ночью она поднимается в поверхностные слои, при этом распределение ооцоидов и бластоцоидов идентично (Franqueville, 1971).

При обследовании планктона на глубине звукорассеивающих слоев в пробах нередко есть сальпы. Один из таких случаев отмечен у Азорских островов на глубине 274—580 м (Ehrhardt, 1968). Много *Thalia democratica* было на глубине 400 м в Красном море, у входа в Суэцкий залив (Halim, 1969). Сальпы встречались и в составе макропланктона, пойманного на глубине звукорассеивающих слоев в водах экваториальных течений Тихого океана (Воронина, 1964).

Материалы, собранные тралом Айзекса — Кидда в 24 районах Атлантического океана (от 68°50' с. ш. до 44°51' ю. ш.) и в 2 районах на севере Индийского океана (7—9° с. ш.), показали, что, несмотря на большую изменчивость распределения по вертикали во всех районах, где были сальпы, они есть на глубинах, занятых тропосферными субтропическими водными массами. Сальпы в этих водных массах держатся разреженно: максимальная концентрация одного из массовых видов (*Salpa fusiformis*) составила один бластоцоид на 7 м<sup>3</sup> (1476 экз. на 10<sup>4</sup> м<sup>3</sup>); в промежуточных водных массах сальпы также присутствуют, но концентрация их там во много раз меньше (Кашкина, 1973, 1974, 1975).

В западной части Средиземного моря, а также в Атлантическом океане у Бермудских островов многие виды сальп были пойманы тралом Айзекса — Кидда с глубины более 500 м. В Средиземном море к таким видам относятся *Thalia democratica*, *Iasis zonaria*, *Salpa maxima*, *Salpa fusiformis*, у Бермудских островов — *Cyclosalpa floridana*, *Cyclosalpa foxtoni*, *Salpa fusiformis*, *Salpa aspera*, *Salpa younti*, *Weelia cylindrica*, *Iasis zonaria*, *Thalia democratica*, *Thalia orientalis*, *Traustedtia multiten-*



*taculata*. Все эти виды в период сборов коллекции присутствовали в верхнем 50-метровом слое, что и послужило основанием считать всех сальп эпипелагическими формами (Soest, 1975). С этим выводом Зост вряд ли стоит безоговорочно соглашаться.

Замыкающиеся планктонные сети сравнительно хорошо улавливают сальп в верхних слоях океана, особенно мелкие и многочисленные формы *Thalia democratica*. Но в количественных пробах, взятых при вертикальных послойных ловах, сальпы встречаются только там, где их численность достаточно велика.

Так, на кромке Гольфстрима в районе Ньюфаундлендских банок и в водах Северо-Атлантического течения на 30° з. д. большие скопления сальп регистрируются замыкающимися сетями Джеди на глубинах 500—200 м (Канаева, 1960; Кусморская, 1960; Владимирская, 1968). Такие же результаты получены с помощью трала Айзекса — Кидда в водах этих течений (Кашкина, 1974).

Видимо, именно из-за разреженности сальп на значительных глубинах работ, посвященных вертикальному распределению зоопланктона и одновременно содержащих сведения о сальпах, не так уж много (Fraser, 1955; M. Bernard, 1958; Канаева, 1960; Casanova, 1966; Foxton, 1966, 1971; Ehrhardt, 1967, 1968; Tavares, 1967; Владимирская, 1968, 1972; Meurice, 1970; Braconnot, 1971a; Deevey, Brooks, 1971; Bhavanarayana, Ganapati, 1972; остальные работы указаны в табл. 1). Выборка из этих работ данных о максимальных глубинах поимки сальп замыкающимися планктонными сетями показывает, что в открытом океане глубже 500 м (судя по глубине замыкания сети) известны находки трех видов: *Salpa fusiformis*, *Salpa thompsoni* и *Metcalfina hexagona*. На глубинах более 1000 м обнаружена также и *Thalia democratica*, но не в открытом океане, а в Средиземном море, где на вертикальном распределении планктона сказывается гомогенность глубинных вод. На глубине более 250 м в открытом океане (т. е. явно за пределами эпипелагиали) обнаружено значительно больше видов; среди них есть не только холодноводные виды: *Cyclosalpa bakeri*, *Ihlea magalhantica*, *Salpa maxima*, *Weelia cylindrica*, *Thetys vagina*, *Pegea confoederata*, *Traustedtia multitentaculata*, *Thalia democratica*, *Lasis zonaria*. Число таких находок мало. Мала и численность сальп в уловах планктонных сетей с больших глубин. Например, суммарный улов *Ihlea magalhantica* у восточных берегов Австралии составлял около 130 тыс. экз., а на глубине 500—250 м поймано из них только 3 экз. Суммарный улов *Salpa fusiformis* в том же районе составил более 5 тыс. экз., но в слое 000—500 м поймано только 36 экз. (Thompson, 1948). Единичность находок сальп в пробах, взятых планктонными сетями на больших глубинах, свидетельствует о непригодности малогабаритных замыкающихся планктонных сетей для облова раз-

Таблица 1

Самые глубокие горизонты, на которых пойманы некоторые виды салп замыкающимися планктонными сетями

Вид	Поко- ление	Район	Самый глубо- кий горизонт лова, м	Автор
1	2	3	4	5
<i>Cyclosalpa pinnata</i>	ooz	Южная часть Ат- лантического океа- на	60—50*	Apstein, 1906
<i>Cyclosalpa bakeri</i>	bl	Тихий океан, у бе- регов Австралии	500—250	Thompson, 1948
<i>Helicosalpa virgula</i>	bl	Средиземное море	500—400	M. Bernard, 1958
<i>Brooksia rostrata</i>	—	Южная часть Ат- лантического океа- на	>100	Krüger, 1939
<i>Ihlea punctata</i>	—	Средиземное море	500	Lo Blanco, 1901
<i>Ihlea magalhanica</i>	bl	Южная часть Ат- лантического океа- на	400—200	Krüger, 1939
	—	Тихий океан, у бе- регов Австралии	500—250	Thompson, 1948
<i>Salpa fusiformis</i>	ooz, bl	Средиземное море	1500	Lo Blanco 1901
	ooz	Северная часть Ат- лантического океа- на	1000—800	Apstein, 1894a
	—	Южная часть Ат- лантического океа- на	800—600	Krüger, 1939
	—	Тихий океан, у бе- регов Австралии	1000—500	Thompson, 1948
<i>Salpa thompsoni</i>	ooz, bl	Антарктика	2000—1500	Foxton, 1966
<i>Salpa maxima</i>	bl	Средиземное море	1100—1000	Pell, 1939 (no Ihle, 1958)
	—	Тихий океан, у бе- регов Австралии	500—250	Thompson, 1948
	ooz, bl	Аравийское море	984—430	Sewell, 1953
<i>Weelia cylindrica</i>	ooz, bl	Аравийское море	984—430	Sewell, 1953
<i>Ritteriella amboi- nensis</i>	ooz	Красное море, за- лив Акаба	500—200	Feneux, Godeaux, 1970
<i>Ritteriella picteti</i>	—	Атлантический оке- ан у берегов Ан- глии	55	Fraser, 1955
<i>Metcalfina hexago- na</i>	ooz	Аравийское море, Оманский залив	1518—1491	Sewell, 1953
<i>Thetys vagina</i>	bl	Атлантический оке- ан, Бермудские острова	300—250	Moore, 1949
<i>Pegea confoederata</i>	bl	Средиземное море	1500	Lo Blanco, 1901
	ooz, bl	Аравийское море	984—430	Sewell, 1953

\* По данным ступенчатых ловов.

Таблица 1 (окончание)

Вид	Поко- ление	Район	Самый глубо- кий горизонт лова, м	Автор
3	2	3	4	5
<i>Traustedtia multi- tentaculata</i>	—	Тихий океан, у бе- регов Австралии	500—250	Thompson, 1948
<i>Thalia democratica</i>	—	Средиземное море	1300	Chun, 1887
	—	Южная часть Ат- лантического океа- на	100	Krüger, 1939
	—	Тихий океан, у бе- регов Австралии	500—250	Thompson, 1948
<i>Iasis zonaria</i>	ooz	Аравийское море	645—400	Sewell, 1953
	ooz	Аравийское море	645—400	Sewell, 1953
<i>Salpidae gen. sp.</i>	—	Северо- Атлантическое те- чение	500—200	Канаева, 1960
	—	Северо-западная часть атлантиче- ского океана	500—200	Владимирская, 1968
	—	Атлантический оке- ан, Бермудские острова	3000	Leavitt, 1938
	—	Атлантический оке- ан, Азорские остро- ва	530—274	Ehrhard, 1968

реженных популяций сальп, которые существуют на этих глубинах. За пределами поверхностного слоя сальпы редко улавливаются даже планктонными сетями со сравнительно большой площадью входного отверстия. У Бермудских островов на глубине 500 м сальпы в пробах планктоноуловителя Би (площадь входного отверстия 0,75 м<sup>2</sup>) отсутствуют, несмотря на то, что сборы здесь проводились круглогодично (Deevey, Brooks, 1971). В северо-восточной части Тихого океана, у берегов штата Орегон (США), в пробах, собранных при вертикальных ловах замыкающимися сетями (диаметр входного отверстия — 1 м), сальпы глубже 150 м также не обнаружены, хотя исследования продолжались несколько лет — с 1961 по 1964 г. (Hubbard, Pearcy, 1971). Отсутствие сальп в пробах с глубины более 150 м могло быть обусловлено не только низкой численностью, но также и особенностями этого района. Сборы у берегов Орегона проведены в пределах восточной разновидности субарктической структуры водных масс (по Радзиховской, Леонтьевой, 1963). Для этой разновидности характерна сильно выраженная и сложная стратификация водной толщи. Вблизи от северных границ ареалов немногие проникающие сюда виды сальп (всего 6 видов) могут заноситься в район сборов мате-

риала (и давать вспышки размножения) с потоками поверхностных вод из центральных районов в периоды ослабления Калифорнийского течения (Hubbard, Pearcy, 1971).

В тех случаях, когда сальпы встречаются в пробах планктонных замыкающихся сетей, взятых на больших глубинах, иногда в одном и том же улове присутствуют как оозоиды, так и бластозоиды одного и того же вида (*Salpa fusiformis*, *Salpa thompsoni*, *Salpa maxima*, *Weelia cylindrica*, *Pegea confoederata*, табл. 1).

Визуальные наблюдения из автономных подводных аппаратов. Сальпы неоднократно регистрировались на больших глубинах во время погружений биологов в мезо- и батискафах (Хромов, 1962, Furnestin, 1955; Picard, 1972; Tregouboff, 1956, 1958, 1962; Haigh, 1969; Franqueville, 1970; остальные работы указаны в табл. 2). Правда, подавляющее большинство этих наблюдений выполнено в Средиземном море, где температура воды на глубинах не падает ниже 12°. Но единичные случаи регистрации *Salpa fusiformis* за пределами эпипелагиали при спусках у берегов Португалии и Японии (см. табл. 2) бесспорно подтверждают возможность существования разреженных популяций этого вида на глубинах 500—1500 м.

Таблица 2

Максимальные глубины регистрации некоторых видов сальп во время спусков в батискафах

Вид	Покорение	Район	Максимальная глубина регистрации, м	Автор
<i>Cyclosalpa</i> sp.	ooz	Средиземное море	2025	Bernard, 1955
<i>Salpa fusiformis</i>	bl	Тот же	550	Peres, Picard, 1955
	—	Тихий океан, у берегов Японии	1380	Peres, 1958a
	—	Атлантический океан, у берегов Португалии	600	Peres, Picard, Ruivo, 1957
<i>Salpa maxima</i>	ooz	Средиземное море	1800	Tregouboff, 1961
<i>Pegea confoederata</i>	bl	Тот же	850	Tregouboff, 1959
<i>Thalia democratica</i>	bl	»	1500	Tregouboff, 1961
	bl	Атлантический океан, у берегов Португалии	140	Peres, 1958b
<i>Iasis zonaria</i>	bl	Средиземное море	1900	Tregouboff, 1961
<i>Salpidae</i> gen. sp.	—	То же	2157	Bernard, 1958
	—	Атлантический океан, у берегов Португалии	310	Peres, Picard, Ruivo, 1957



Подводная фотография. Еще одним неоспоримым доказательством присутствия живых сальп на больших глубинах служит фотография оозоида *Salpa fusiformis* s. l. непосредственно над дном океана (но не на поверхности грунта!), полученная на глубине 4905 м в юго-восточной части Тихого океана (Caldwell, 1966).

Сезонные и онтогенетические миграции. Существование сезонных миграций доказано пока лишь у двух видов — *Salpa fusiformis* и *Salpa thompsoni*.

В Средиземном море *Salpa fusiformis* как сравнительно холодноводная форма исчезает летом из поверхностных слоев и уходит на глубину около 400 м, откуда с наступлением осени поднимается к поверхности. Глубинная популяция *Salpa fusiformis* в летнее время малочисленна (Braconnot, 1963, 1971a).

Часть оозоидов *Salpa thompsoni* в Антарктике зимует в поверхностных слоях океана, не прекращая при этом питания и роста. Другая часть опускается на значительные глубины (свыше 1000 м), где рост сильно задерживается. Весной мелкие оозоиды могут подниматься к поверхности и приступать к размножению после откорма (Foxton, 1966). Значение глубинной части популяции, которая есть не только у этих двух видов (но, например, и у *Thalia democratica* в Средиземном море), очень существенно как для выживания вида в неблагоприятные периоды, так и для колонизации еще не занятых сальпами участков акватории океана. Популяция, «тлеющая» на большой глубине, способна быстро дать вспышку численности, поднявшись при благоприятных условиях на поверхность. Массовое и внезапное появление сальп в верхних слоях — чаще всего не результат их приноса из каких-то близлежащих районов со струями течений, а чисто локальный процесс, связанный с чрезвычайно интенсивным размножением немногочисленных особей, поднявшихся к поверхности из глубин (Braconnot, 1971b).

На основании единичности находок оозоидов некоторых видов у поверхности и присутствия их в ловах с больших глубин, оозоиды таких видов раньше относили к глубоководным формам. Обширные коллекции сальп, обработанные Меткалфом (Metcalf, 1918), состояли в основном из бластооидов, оозоиды почти всех видов встречались в этих коллекциях редко. Меткалф полагал, что оозоиды сальп (в том числе *Thalia democratica* и *Pegea confederata*) держатся на больших глубинах и поднимаются в верхние слои океана только в определенные периоды для размножения. Здесь они дают начало более многочисленному поколению бластооидов. Такой же точки зрения придерживался Сьюэлл (Sewell, 1926, 1953), несмотря на то, что он встретил в одной и той же пробе замыкающейся сети (взятой в Аравийском море с глубины 645—400 м) 1 оозоид и 2 бластоооида *Metcalfina hexagona*. Сьюэлл (1926) разделил сальп Индийского океана на две

группы. В первую группу вошли: *Metcalfina hexagona*, *Ritteriella picteti*, *Salpa fusiformis*, *Iasis zonaria*, *Thetys vagina*, *Pegea confederata*, оозоиды которых, по данным Сьюэлла, живут на больших глубинах и выносятся (или поднимаются) к поверхности редко. Во вторую группу вошли: *Cyclosalpa pinnata*, *Cyclosalpa floridana*, *Brooksia rostrata*, *Weelia cylindrica*, *Ritteriella amboinensis*, *Thalia democratica*, *Traustedtia multitentaculata*, оозоиды которых чаще встречаются в верхних слоях океана. Выше мы показали, что оба поколения могут быть встречены и в эпи- и в мезопелагиали, и поэтому вывод Сьюэлла нуждается в тщательной проверке, так как данных о вертикальном распределении тепловодных видов сальп все еще очень мало.

Суточные вертикальные миграции. Методические трудности количественных исследований распределения сальп особенно резко выявляются при попытке обобщения опубликованных данных о суточных вертикальных миграциях (табл. 3). Такие сведения есть лишь для единичных видов. Само существование суточных вертикальных миграций у сальп иногда ставилось под сомнение (Apstein, 1894, Yount, 1958). Имевшиеся раньше данные о суточных вертикальных миграциях получены преимущественно при сравнении численности сальп в светлое и темное время суток только в верхних слоях океана, что не позволяет судить об амплитуде миграций. В тех случаях, когда миграции обнаруживались, они наблюдались в эпипелагиали, где концентрация сальп в периоды их процветания достигает максимума. Исключением можно считать описание миграции *Salpa fusiformis* в Средиземном море, у берегов Прованса, о которой уже упоминалось выше и при которой амплитуда миграций оозоидов и бластоозоидов составляла 400—500 м (Franqueville, 1971).

Сведения, опубликованные многими исследователями, о суточной вертикальной миграции сальп не сопровождаются уточнением, какое именно поколение имеется в виду. Так как обычно численность бластоозоидов превышает численность оозоидов, можно считать, что данные, приведенные в табл. 3, относятся к бластоозоидам. Оозоиды *Salpa thompsoni* ночью подходят к поверхности ближе, чем бластоозоиды (Foxton, 1966). Сведения о суточных миграциях *Thalia democratica* противоречивы. Вероятно, в различных районах и в разное время этот вид может вести себя по-разному. *Thalia democratica* — мелкие, амплитуда их миграций может быть небольшой и установить существование миграций, вероятно, удастся не всегда.

В Аравийском море, по данным трала Айзекса — Кидда, суточные вертикальные миграции, в которых могут принимать участие не все особи популяции, совершают оозоиды и бластоозоиды *Salpa maxima* и *Iasis zonaria*. Они поднимаются ночью

Таблица 3  
Вертикальные суточные миграции сальп

Вид	Район	Горизонт наблюдений, м	Суточные миграции	Автор
<i>Ihleia magalhanica</i>	Тихий океан, у берегов Новой Зеландии	100—0	Есть	Bary, 1960
<i>Salpa fusiformis</i>	Северо-восточная Атлантика	100—50	»	Fraser, 1949 (Hunt, 1968)
	То же	10	Есть*	Hunt, 1968
	Юго-восточная Атлантика	10	»	Godeaux, Goffinet, 1968
	Южная Атлантика	10	»	Hurdy, 1936
	Средиземное море	800—0	»	Franceville, 1971
<i>Salpa thompsoni</i>	Пролив Дрейка и прилегающие сектора Антарктики	500—0	»	Caldwell, 1966
	Антарктика	1000—0 250(100)—0	» Есть	Caldwell, 1966 Mackintosh, 1934 Hurdy, Gunther, 1935
<i>Salpa thompsoni</i>	Антарктика	250—0	Есть	Foxton, 1966
<i>Weelia cylindrica</i>	Юго-восточная Атлантика	10	»	Godeaux, Goffinet, 1968
<i>Thalia democratica</i>	Северо-восточная Атлантика	10	Нет	Hunt, 1968
	Юго-восточная Атлантика	10	Есть	Godeaux, Goffinet, 1968
	Тихий океан, у берегов Австралии	10—0	Нет	Heion, 1972
	Тихий океан, у берегов Калифорнии	100—0	Есть	Michael, 1918
<i>Salpidae gen. sp.</i>	Гибралтарский пролив	50—0	Нет	Jespersen, 1935
	Южная Атлантика	100—0	Есть	Kröger, 1939
	Экваториальная часть Тихого океана	200—0	Нет**	Yount, 1958
	Экваториальная часть Индийского океана	1250—0	Есть	Bradbury and oth. 1970

\* Но не везде.    \*\* Или очень слабые.

до верхней границы слоя скачка температуры, но в приповерхностный прогретый слой океана не проникают. Миграция происходит в подповерхностной тропосферной водной массе; в промежуточной красноморской водной массе пойманы единичные особи сальп. Амплитуда миграций составляет 200—300 м, при

этом у бластозоонидов амплитуда несколько меньше, чем у оозоонидов (Кашкина, 1973, 1975).

Погружение сальп после их гибели. Находки сальп в пробах сетного планктона с больших глубин раньше были так немногочисленны, а уверенность в том, что сальпы — только эпипелагические животные, так велика, что случаи подобных находок иногда расценивали как поимку медленно оседающих трупов или гибнущих особей. Так, к северо-западу от Бермудских островов сальпы были в пробах горизонтально буксируемых сетей, замыкающихся при подъеме, вплоть до максимальной глубины ловов — 3000 м, на горизонтах 800 и 1600 м были два слоя повышения относительной численности сальп (Leavitt, 1938). Плотные скопления *Thalia democritica* обнаружены на глубине 500—2000 м в Оманском заливе (Sewell, 1953). В обоих случаях нет оснований сомневаться в том, что сальпы пойманы на указанных глубинах, но и В. Левитт и Р. Сьюэлл полагали, что сальпы не способны жить на таких больших глубинах, а опустились сюда после гибели. К тому же особи *Thalia democritica*, пойманные в Оманском заливе на большой глубине, были в плохой сохранности. Оболочки *Tunicata* содержат целлюлозу и с трудом поддаются бактериальному разложению, поэтому они могут долго сохраняться при медленном оседании до больших глубин. Несмотря на то, что удельный вес сальп близок к плотности океанической воды (у *Salpa maxima* он равен 1,0275 г/см<sup>3</sup>, Jacobs, 1944, цит. по Friederich, 1965, с. 139), скорость их оседания может быть, по-видимому, значительной. При солености 35,31‰ и температура 15,4° скорость оседания фиксированных оозоонидов *Thalia democritica* длиной 4—10 см колебалась в пределах 325—169 м/сут, а у бластозоонидов длиной 4—12 мм — 256—169 м/сут. Средняя скорость оседания соответственно равна 249 и 189 м/сут (Apstein, 1910). Скорость оседания более крупных особей *Salpa fusiformis* (длиной около 50 мм) значительно выше и достигает 1000 м/сут (Moseley, 1887). Нельзя полностью исключать возможность облова на больших глубинах не активной популяции, а кладбища погибших особей, так как при эпизодических ловах в том или ином районе история развития популяций сальп остается неизвестной. Только вертикальные миграции (а они у сальп есть) свидетельствуют о том, что мы обычно имеем дело не с кладбищем на больших глубинах, а с нормально функционирующей и деятельной популяцией.

## ВЫВОДЫ

1. Сальпы постоянно присутствуют в мезопелагиали во многих районах океана. Присутствие сальп на глубинах — это не особенность отдельных районов океана, а характерная черта экологии сальп.



2. Вертикальные миграции с амплитудой в несколько сот метров, известные у некоторых видов — одно из доказательств существования на глубинах нормально функционирующих популяций.

3. В мезопелагиали сальпы держатся разреженно, концентрация их не превышает (по уловам трала) 1 экз. на несколько кубических метров, в промежуточных и глубинных водных массах концентрация сальп во много раз меньше, чем в подповерхностных (тропосферных) водных массах. Малогабаритные планктонные сети не пригодны для количественного облова разреженных глубинных популяций сальп.

4. Вспышки массового размножения сальп возникают только в эпипелагиали, что и послужило причиной считать эту группу пелагических оболочников приуроченной, по существу, только к поверхностным слоям океана. Многочисленные данные заставляют в настоящее время признать существование активных популяций сальп на сравнительно больших глубинах. Эти «глубинные» популяции благодаря вертикальным миграциям следует расценивать как один из источников родительских особей, чье обильное потомство при быстром размножении в благоприятной обстановке создает плотные и обширные по площади скопления в поверхностных слоях.

## ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов М. Е. 1968. Вертикальное распределение океанического планктона. М., «Наука», 320 с.
- Владимирская Е. В. 1968. Распределение и сезонная динамика зоопланктона в северо-западной части Атлантического океана. — Автореф. канд. дис. 28 с.
- Владимирская Е. В. 1972. Распределение и сезонные изменения биомассы зоопланктона в северо-западной части Атлантического океана. — Труды ВНИРО, т. 77, с. 38—70.
- Воронина Н. М. 1964. Распределение макропланктона в водах экваториальных течений Тихого океана. — Океанология, т. 4, № 5, с. 884—895.
- Канаева И. П. 1960. — Распределение планктона в Атлантическом океане по тридцатому меридиану в апреле—мае 1959 г. — В кн. Советские рыбохоз. исслед. в морях Европейского Севера. М., Пищепромиздат, с. 139—153.
- Каредин Е. П., Чучкало В. И. 1973. Распределение макропланктона в верхнем 100-метровом слое в западно-экваториальной части Тихого океана (5° с. ш. — 10° ю. ш., 160° в. д. — 178° з. д.) — Всесоюз. совещ. по макропланктону морей и океанов. Тезисы докл., с. 24—26.
- Кашкина А. А. 1973. Сальпы (Salpidae, Tunicata) Аравийского моря и Бенгальского залива (коллекция нис «Петр Лебедев»). — В кн. Комплексные исслед. природы океана, т. 4. Изд-во МГУ, с. 198—211.
- Кашкина А. А. 1974. Распределение сальп в Атлантическом океане. — Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 20, с. 171—210.
- Кашкина А. А. 1975. Зоогеографическая характеристика и распределение сальп Атлантического океана — Дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. МГУ.
- Мельников И. А. 1975. — Микропланктон и органический детрит в водах юго-восточной части Тихого океана — Океанология, т. 15, № 1, с. 146—156.

- Храмов Н. С.** 1962.— Наблюдения за планктоном с подводной лодки «Северянка».— Труды Океаногр. комиссии АН СССР, т. 14, с. 105—108.
- Apstein C.** 1894. Die Thaliacea der Plankton-Expedition. B. Verteilung der Salpen.— *Ergebn. Plankt.-Exped. Humboldt — Stiftung* 2 (EaB), 1—68.
- Apstein C.** 1906. Salpen der deutschen Tiefsee-Expedition. — *Wiss. Ergebn. Dtsch. Tiefsee-Exped. 1898—99*, Bd 12, N 3, 245—290.
- Banse K.** 1964. On the vertical distribution of zooplankton in the sea.— *Progr. Oceanogr.*, v. 2, 53—125.
- Bary B. Mck.** 1960.— Notes on ecology, distribution and systematics of pelagic Tunicata from New Zealand. — *Pacif. Sci.*, v. 14, N 2, 101—121.
- Bernard E.** 1955. Densité du plancton au large de Toulon depuis le bathyscaphe FNRS III — *Bull. Inst. oceanogr. (Monaco)*, 1962, 16 p.
- Bernard F.** 1958. Plancton et benthos observés durant trois plongées en bathyscaphe au large de Toulon.— *Ann. Inst. oceanogr. (Monaco)*, c. 35, N 4, 287—326.
- Bernard M.** 1958. Systematique et distribution saisonnière des Tuniciers pelagiques d'Alger.— *Rapport procès-verbaux Comm. intern. explorat. scient. mer Méditerranée*, v. 14 (S), 211—231.
- Bhavanarayana P. V., Ganapati P. N.** 1972. Distribution of pelagic tunicates in the western part of the Bay of Bengal.— *Proc. Indian Acad. Sci.*, v. B 75, N 1, 1—14.
- Braconnot J. C.** 1963. Etude du cycle annuel des salpes et doliolles en rade de Villefranche — sur — Mer.— *J. Conseil perman. intern. explorat. mer*, v. 28, N 1, 21—36.
- Braconnot J. C.** 1971a. Contribution à l'étude biologique et écologique des Tuniciers pelagiques Salpides et Doliolides I Hydrologie et écologie des Salpides.— *Vie et Milieu*, ser. B, v. 22, N 2, 257—286.
- Braconnot J. C.** 1971b. Contribution à l'étude biologique et écologique des Tuniciers pelagique Salpides et Doliolides. II Ecologie des Doliolides, biologie des deux groupes.— *Vie et Milieu*, Ser. B, v. 22, N 3, 437—467.
- Bradbury M. G., Abott D. P., Boubjerg, Mariscal R. N., Fielding W. C., Barber R. T., Pearse V. B., Practor S. J., Ogden J. C., Wourms J. P., Taylor L. R., Christofferson J. G., Christofferson J. P., McPhaerson R. M., Wynne M. J., Stromborg P. M.** 1970. Studies on the fauna associated with the deep scattering layers in the equatorial Indian ocean, conducted on R/V Te Vega during October and November 1964.— *Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound. Scott. Ocean*, 409—452.
- Caldwell M. C.** 1966. The distribution of pelagic tunicates, family Salpidae in antarctic and sub-antarctic waters.— *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, v. 65, 1—16.
- Casanova J. P.** 1966. Pêches planctoniques superficielles et profondes en Méditerranée occidentale (Compagne de la «Thalassa», janvier 1961 entre les îles Baléares, la Sardaigne et l'Algerois). VII. Thaliacées.— *Rev. trav. Inst. pêches marit.*, v. 30, N 4, 385—390.
- Chun C.** 1887. Die pelagische Thierwelt in grosseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächen fauna.— *Bibl. Zool.*, Bd 1, 66 S.
- Deevey C. B., Brooks A. L.** 1971.— The annual cycle in quantity and composition of the zooplankton of the Sargasso Sea off Bermuda. II. The surface to 2000 m.— *Limnol. and Oceanogr.*, v. 16, N 6, 927—943.
- Ehrhardt J. P.** 1967. Contribution à l'étude du plancton superficiel et sub-superficiel du Canal de Sardaigne et de la mer Sud-Tyrrhénienne. I, II, III.— *Cahiers oceanogr.*, v. 19, N 8, 657—687; v. 19, N 9, 729—781; v. 19, N 10, 881—921.
- Ehrhardt J. P.** 1968.— Nouvelles données sur les couches diffusantes du milieu marine.— *Cahiers oceanogr.*, v. 20, N 4, 273—290.
- Fenaux R., Godeaux J.** 1970.— Repartition verticale des tunicières pélagiques au large d'Eilat (Golfe d'Aqaba) — *Bull. Soc. roy. sci., Liege*, v. 39, N 3—4, 200—209.

- Fournier R. O.** 1973. Studies on pigmented microorganisms from aphotic marine environments. III Evidence of apparent utilization by benthic and pelagic Tunicata.— *Limnol. and Oceanogr.*, v. 18, N 1, 38—43.
- Foxton P.** 1966. The distribution and life-history of *Salpa thompsoni* Foxton with observation on a related species, *Salpa gerlachei* Foxton — *Discovery Rept.*, v. 34, 1—116.
- Foxton P.** 1971. On *Ihleia magalhanica* (Apstein) (Tunicata Salpidae) and *Ihleia racovitzai* (van Beneden).— *Discovery Rept.*, v. 35, 179—198.
- Franqueville C.** 1970. Etude comparative de macroplancton en Méditerranée nord-occidentale par plongées en soucoupe SP350 et pêches au chalut pelagiques. — *Marine Biol.*, v. 5, N 3, 172—179.
- Franqueville C.** 1971. Macroplancton profond (invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale.— *Tethys*, v. 3, N 1, 11—55.
- Fraser J. H.** 1955. The salp *Ritterilla* off the English coast.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, 34, 247—248.
- Furnestin J.** 1955. Une plongée en bathyscaphe.— *Rev. trav. Inst. pêches marit.*, v. 19, N 4, 435—444.
- Godeaux J., Goffinet G.** 1968. Données sur la faune pélagique vivant au large des côtes du Gabon, du Congo, et de l'Angola (Tuniciers pelagiques. I. Salpidae.— *Ann. Soc. roy. zool., Belgique*, v. 98, N 1, 49—86.
- Haigh K.** 1969. Thirty days drifting.— *Hydrospace*, v. 2, N 4, 38—47.
- Hardy A. C.** 1936 Observations on the uneven distribution of oceanic plancton.— *Discovery Rept.*, v. 11, 511—538.
- Hardy A. C., Gunther E. R.** 1935. The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters, 1926—1927.— *Discovery Rept.*, v. 11, 1—45.
- Heron A. C.** 1972. Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica*. I Individual growth rate and generation time.— *Oecologia*, v. 10, N 4, 269—293.
- Hubbard L. T., Percy W. G.** 1971. Geographic distribution and relative abundance of Salpidae off the Oregon coast.— *J. Fish. Res. Board Canada*, v. 28, N 12, 1831—1836.
- Hunt H. G.** 1968. The seasonal and annual distribution of Thaliacea.— *Bull. Marine Ecol.*, v. 6, N 7, 225—249.
- Ihle I. E. W.** 1958. Salpidae.— In: Dr. H. G. Bronns «Klassen und Ordnungen des Tierreichs». Bd 3. Suppl. Tunicaten. Abt. II, Buch 2. Lfg. 4 241—401 S.
- Jespersen P.** 1935. Quantitative investigations on the distribution of macroplankton in different oceanic regions.— *Dana Rept.*, v. 7, 1—44.
- Krey J.** 1967. The vertical distribution of biomass in northern and tropical seas.— *Stud. Trop. Oceanogr.*, 5, 247—259.
- Krüger H.** 1939. Die Thaliacea der «Meteor» Expedition.— *Wiss. Ergebn. Dtsch. allgem. Exped. «Meteor» 1925—1927*, Bd 13, 111—132.
- Leavitt B. B.** 1938. The quantitative vertical distribution of macroplankton in the Atlantic ocean basin.— *Biol. Bull.*, v. 74, N 3, 376—394.
- Lo Bianco S.** 1901. Le pesche pelagiche abissali eseguite dal «Maia» nelle vicinanze di Capri.— *Mitt. Zool. St. Neapol.*, Bd 15, N 1—4, 413—482.
- Mackintosh N. A.** 1934. Distribution of the macroplankton in the Atlantic sector of Antarctic.— *Discovery Rept.*, v. 9, 65—160.
- Meurice J. C.** 1970. Contribution à l'étude du genre *Ritteriella* *Ritteriella amboinensis* Apstein.— *Ann. Soc. roy. zool. Belgique*, v. 100, N 3, 191—213.
- Metcalf M. M.** 1918 The Salpidae: a taxonomic study.— *Bull. U. S. Natur. Museum*, v. 100, N 2, 189 p.
- Michael E. L.** 1918. Differentials in behaviour of the two generations of *Salpa democratica* relative to the temperature of the sea.— *Univ. Calif., Publ. Zool.*, v. 18, N 12, 98—239.
- Moore H. B.** 1949. The zooplankton of the upper waters of the Bermuda area of the North Atlantic.— *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, v. 12, N 2, 1—97.
- Moseley H. N.** 1892. Notes by a naturalist. An account of observations made during the voyage of H. M. S. «Challenger» round the world in the years 1872—1876.

- Peres J. M.* 1968a. Deux plongées au large du Japon avec le bathyscaphe français FNRS III.— Bull. Inst. oceanogr., Monaco, 1134, 28 p.
- Peres J. M.* 1958b. Remarques générales sur un ensemble de quinze plongées effectuées avec le bathyscaphe FNRS III.— Ann. Inst. oceanogr. N. S., v. 35, N 4, 259—285.
- Peres J. M., Picard J.* 1955. Observations biologiques effectués au large de Toulon avec le bathyscaphe FNRS de la Marine Nationale.— Bull. Inst. oceanogr. Monaco, 1061, 8 p.
- Peres J. M., Picard J., Ruivo M.* 1957. Resultats de la Campagne de Recherches du Bathyscaphe FNRS III (organisée par la CNRS sur les Côtes du Portugal).— Bull. Inst. Oceanogr., Monaco, 1092, 30 p.
- Picard J.* 1972. A month in the Gulf Stream.— Nautilus, 12, 3—5.
- Sewell R. B. S.* 1926. The salps of Indian Seas.— Rec. Indian. Museum, 28, N 1—2, 65—126.
- Sewell R. B. S.* 1953. The pelagic Tunicata— Sci. Rept. J. Murray Exp., v. 10, N 1, 90 p.
- Soest R. W. M.* 1975. Zoogeography and speciation in the Salpidae (Tunicata, Thaliacea).— Beaufortia, v. 23, N 307.
- Tavares D. Q.* 1967. Occurrence of doliolids and salps during 1958, 1959 and 1960 off the Sao Paulo coast.— Bull. Inst. oceanogr., v. 16, 87—97.
- Thompson H.* 1948. Pelagic Tunicata of Australia. Melbourne, 196 p. 74 plates
- Tregouboff G.* 1956.— Prospection biologique sous-marine dans la region de Villefranche-sur-mer en juin 1956.— Bull. Inst. oceanogr. Monaco, 1085, 24 p.
- Tregouboff G.* 1958. Prospection biologique sous-marine dans la region de Villefranche-sur-mer au cours de l'année 1957. I. Plongées en bathyscaphe.— Bull. Inst. oceanogr. Monaco, 1117, 37 p.
- Tregouboff G.* 1959. Prospection biologique sous-marine dans la region de Villefranche-sur-mer en mars 1959.— Bull. Inst. oceanogr. Monaco, 1156, 18 p.
- Tregouboff G.* 1961.— Prospection biologique sous-marine dans la region de Villefranche-sur-mer en Juillet-août 1960.— Bull. Inst. oceanogr. Monaco, 1220, 14 p.
- Tregouboff G.* 1962. Prospection biologique sous-marine dans la region de Villefranche-sur-mer en janvier 1961.— Bull. Inst. oceanogr. Monaco, 1226, 14 p.
- Yount J. L.* 1958. Distribution and ecological aspects of central pacific Salpidae (Tunicata).— Pacific. Sci., v. 12, N 2, 111—130.

## ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ, ИХ ПАРАМЕТРЫ И ЗНАЧЕНИЕ

Т. С. Расс

Институт океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР

### ЗНАЧЕНИЕ ИНТРОДУКЦИИ И АККЛИМАТИЗАЦИИ

Состав фауны и флоры океанов и морей существенно изменялся в течение геологической истории Земли, вплоть до формирования современных соотношений материков и океанов и установления климаксов биот современной эпохи. В настоящее время многие районы и моря Мирового океана расположены в сходных по климату областях, но разобщены непре-



одолимыми для водных организмов преградами: материками, неблагоприятными по климатическим характеристикам районами океана или обширными водными пространствами. Фауна и флора сходных по климату областей содержит более или менее различающиеся таксономически компоненты, имея основной викарирующие виды, занимающие аналогичные экологические ниши.

В этих аспектах могут быть сопоставлены северные моря Атлантического и Тихого океанов, воды западной и восточной окраин тропической области Атлантического и Тихого океанов, моря бореальной и нотальной областей Мирового океана, солоноватые воды сходных климатических областей и т. д.

Сходство и различия состава фауны и флоры этих районов связаны в значительной мере с историей их формирования и не претерпевали до недавнего времени существенных изменений в течение послеледниковой эпохи. Но в последние века, особенно в последние десятилетия нашего века, установившийся видовой состав и соотношения компонентов биот во многих районах все чаще нарушаются вселением и акклиматизацией чужеродных организмов, экзотов. Трансплантация многих видов морских организмов за пределы их природного ареала происходит несмотря на наличие ограничивающих этот ареал природных барьеров, еще недавно непреодолимых для них. Важнейшим фактором расселения морских организмов из одного водоема в другой и изменений состава биот является деятельность человека, совершенствующего транспортные связи, активно изменяющего бассейновые связи и очертания водоемов, состав и динамику водной среды обитания фауны и флоры, разрежающего рыболовством численность массовых видов рыб.

Независимо от желания или нежелания человека многие виды морских организмов расширяют свой ареал, используя осуществляемые человеком изменения природы: прорытие каналов, изменение режима предустьевых пространств морей вследствие уменьшения объема, динамики и состава речного стока, сброс нагретой воды прибрежными электростанциями и т. д. Вселению экзотических, чуждых данному району, морских организмов помогает транспортная техника человека — морские суда, переносящие экзотов на днищах и в балластной воде на борту. Наконец, человек активно переносит через непреодолимые для морских организмов преграды интересующие его организмы для содержания их в аквариумах (откуда они нередко попадают в конце концов в природные водоемы) или для акклиматизации в новом районе, для разведения и культивирования.

В связи с деятельностью человека возможности вселения и акклиматизации экзотических видов морских организмов в ранее чуждые им районы чрезвычайно увеличились и стали в настоящее время реальной проблемой экологической биогео-

графии и практического использования биологических ресурсов водоемов. Интродукция и акклиматизация организмов стала глобальным явлением, обуславливая массовые нашествия экзотов, существенно меняющие сложившийся облик фауны и флоры вообще (Элтон, 1960) и в морских водоемах в частности (Зенкевич, 1951). В Советском Союзе, берега которого омываются водами морей трех океанов, в чьих пределах имеются обширные пространства солоноватых морей, кораблям которого доступны биологические ресурсы всех широт Мирового океана, вопросы интродукции и акклиматизации морских организмов привлекают особенное внимание, и разработка их актуальна и перспективна. Именно поэтому крупнейшим представителем биологической океанологии Л. А. Зенкевичем были разработаны теоретические основы акклиматизации морских организмов и вдохновлялась их практическая реализация (Зенкевич, 1940, 1951, 1952, 1963 и др.). Учитывая важность вопроса своевременно подвести некоторые итоги накопившимся фактическим данным, попытаться резюмировать и обобщить складывающиеся представления, рассмотреть некоторые возможности и перспективы. Эту задачу и ставит себе автор в настоящей работе. Приятным долгом является выразить благодарность О. Г. Резниченко, помогавшему ее подготовке.

## **ФАКТОРЫ И ФАЗЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ**

Интродукция и акклиматизация экзотических (чужеродных) морских организмов является одновременно проблемой экологии и биогеографии. Возможность вхождения чужеродного организма в качестве одного из компонентов в состав биоты, в которой его ранее не было, обуславливается эндогенно и экзогенно. Эндогенный фактор — способность вселяющегося организма существовать в новом для него водоеме, определяемая прежде всего соответствием физико-океанографических характеристик этого водоема необходимым для жизни экзота основным показателям. Решающее значение при этом имеет такое соответствие условий среды для наиболее лабильного периода жизненного цикла, включающего вымет икры (яиц) и начальные стадии развития. Экзогенный фактор — возможность нахождения и освоения вселяющимся в новый водоем видом соответствующей экологической ниши: незанятой или почти незанятой вследствие отсутствия в местной биоте вида, аналогичного (экологически) интродуцируемому, или создаваемой путем вытеснения экзотом оказавшегося более слабым местного вида аналогичного экологического профиля, либо путем использования какого-либо местного вида в качестве объекта питания. Различимы, таким образом, два типа акклиматизации — внедрение или замещение (Зенкевич, 1952).

Очевидно, наряду с экологическими факторами — эндогенным, по существу, аутэкологическим, и экзогенным — биотическим, или синэкологическим, существенную роль играет и географический фактор — удовлетворительное общее соответствие условий среды водоема реципиента условиям среды исходного водоема (водоема-донора), основного ареала, — жизненно важным для существования интродуцируемого в новый водоем вида. Акклиматизируемый материал должен быть уже на своей родине подготовлен к основным особенностям климата (гидрологического режима) того водоема, куда организм переносится (Зенкевич, 1940).

Все возрастающее значение приобретает воздействие человека — антропоический фактор. «Как и вообще в экологии, человек вольно или невольно изменяет географическое распространение растений, животных и микробов. Он постоянно экспериментирует с интродукциями, несмотря на то, что многие из них оказываются безуспешными; он несет большие экономические потери от вредителей, которыми часто оказываются перемещенные виды» (Одум, 1975, с. 471). Интродукция многих видов оказывается, однако, экономически выгодной, как это показано ниже. Антропоическая трансплантация и интродукция чужеродных организмов в новые для них водоемы производится человеком намеренно (ноотрансплантация) или ими используются транспортные средства человека и осуществленные им изменения природы без его ведома (аутотрансплантация).

Акклиматизация чужеродного вида в новом для него водоеме встречает в большинстве случаев сопротивление сложившейся местной биоты водоема или недостаточное соответствие абиотических условий, специфически необходимых для его жизни.

В случае успешной интродукции вселяющийся организм проходит несколько фаз акклиматизации (Зенкевич, 1940). После первой фазы малозаметного (вследствие относительно небольшой численности) появления вселенца обычно наступает вторая — фаза бурного размножения, обусловливаемая отсутствием в новом ареале естественных врагов или серьезных конкурентов, при достаточном количестве пищи. В некоторых случаях темп этого первоначального развития может быть уподоблен биологическому взрыву численности популяции. Когда в результате массового увеличения численности во второй фазе интродуцированный вид приближается к насыщению нового ареала и темп его размножения замедляется, это замедление является третьей фазой акклиматизации. Некоторое время численность интродуцированного вида удерживается при тех же высоких показателях плотности населения (IV фаза). Затем наступает сначала слабое, а затем довольно резкое снижение численности популяции (фазы V и VI) в связи с вступлением в силу явлений конкуренции, появлением естественных врагов.



сокращением количества основных объектов питания. Далее темп снижения замедляется (VII фаза) и, наконец, численность вида устанавливается на более или менее постоянном уровне, подверженном обычным для всех видов биоты флуктуациям (VIII фаза). Описанная детальная схема Л. А. Зенкевича, хорошо отражающая процесс акклиматизации, может быть резюмирована и сведена к пяти основным периодам: начальному — моменту интродукции (фаза I), увеличения численности или вторжения (фаза II), высокой численности, или нашествия (фазы III—IV), снижения численности (фазы VI—VII) и конечному — натурализации интродуцированного вида и стабилизации его численности в составе биоты водоема-реципиента (VIII фаза).

### ФОРМЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ

Акклиматизация чужеродного организма может существенно повлиять на состав и продуктивность биоты водоема-реципиента.

Интродуцированные организмы нередко замещают или сокращают численность местных видов водоема. Интродукция индотихоокеанской диатомеи *Biddulphia sinensis* на днищах судов в Северное море около 1903 г. привела к колоссальному ее размножению в новом водоеме, в некоторых частях которого она стала доминирующим видом фитопланктона (Hardy, 1956). Двустворчатый моллюск крепидула (*Crepidula fornicata*), перебравшийся на днищах кораблей (к которым он прикрепляется) из своего исходного природного ареала у восточных берегов Северной Америки в прибрежные воды Западной Европы (аутоотрансплантация), распространился здесь у берегов Англии, Франции, Голландии, Швеции (Walne, 1956; Walford, Wicklund, 1973). Крепидула быстро стала массовым доминирующим видом на устричных банках Эссекса, достигая местами средней плотности 446 особей на 1 м<sup>2</sup> и 10 т на акр (Элтон, 1960). Не будучи, по-видимому, непосредственно конкурентом устриц, она крайне ухудшила для них условия существования, загрязняя воду своими отбросами, создав также базу для грибковых инфекций раковин устриц. Приходится очищать устричные банки от крепидулы специальными драгировками. Непосредственно большой вред устрицам западного побережья Северной Америки приносит сверлящий моллюск *Ocenebra jaronica*, ненамеренно интродуцированный при привозе сюда тихоокеанских устриц из Японии. Подобное же явление отмечено и на Черном море, где акклиматизировался случайно завезенный около 1947 г. хищный япономорский моллюск рапана (*Rapana thomasi*), истребивший за немногие годы устриц Гудаутской устричной банки (Драпкин, 1963; Иванов, 1965).

Вселение в Черное море тихоокеанской рапаны повлекло за собой существенную перестройку сложившейся прибрежной



биоты (климакса). Появилась довольно редкая ранее планктоноядная рыбка — песчанка *Ammodytes cicerellus*, сначала единично, затем в массовом количестве, вплоть до улова 30 ц за одну «срезку» ставного невода. Кишечники песчанки были наполнены молодью рапаны, а типичный мирный бентофаг Черного моря — морской карась (*Diplodus annularis* (L.)) — стал в значительной мере питаться песчанкой. Сильно увеличились размеры черноморских раков-отшельников (*Clibanarius misanthropus*, *Diogenes varians*), начавших использовать в качестве «домика» раковины рапаны. На носимых ими раковинах рапаны стали поселяться черноморские актинии (*Actinia equina*), тогда как ранее обычный в Средиземном море симбиоз рака-отшельника и актинии в Черном море не наблюдался (Драпкин, 1963).

Наряду с акклиматизацией замещения различима акклиматизация внедрения (термины Зенкевича, 1963), когда новый вселенец входит в состав биоты, дополняя ее новым компонентом, без видимого вытеснения какого-либо из видов, составлявших ее до его появления.

Примеры акклиматизации внедрением довольно очевидны в случаях акклиматизации видов, совершенно отличных по биологии от компонентов биоты водоема-реципиента. Так, осуществленное на основе теоретических сопоставлений вселение полихеты *Nereis diversicolor*, моллюска *Abra* (*Syndesmya*) *ovata*, кефалей *Liza aurata* и *L. saliens* из Азовского моря в Каспийское в 1939—1947 гг. привело к значительному увеличению биомассы бентоса Каспийского моря и к образованию каспийской популяции кефалей, немногим, по-видимому, уступающей по численности исходной азовско-черноморской популяции. В этом случае не наблюдается вытеснения местных форм, и осуществленная на разумной основе нооакклиматизация несомненно полезна (Зенкевич, 1963), во всяком случае, с практической точки зрения. Подобный же результат получен при тщательно продуманной и хорошо обоснованной интродукции в воды Гавайских островов нескольких не представленных там рифовых и эстуарных видов рыб и беспозвоночных. Собственная морская фауна Гавайских островов, представляющих собой хорошо выраженный островной изолят, не содержит многих видов, обычных для биот, обитающих в сходных с имеющимися на Гавайях физико-географических условиях. Отражая историю заселения этих вод, она составлена в основном видами, имеющими достаточно долгий личиночный период для приноса течением из богатых жизнью западных и юго-западных районов тропических вод Тихого океана. В то же время собственная фауна Гавайских островов вовсе не содержит представителей, богатых видами рифовых окуней луцианов и летринов (*Lutjanus*, *Lethrinus*), в ней имеется только два вида груперов (*Epinephelus*) и два вида сельдевых рыб группы сардин, представленных

на других островах Океании соответственно 22 и 8 видами. Подобную же картину представляет фауна моллюсков и ракообразных. Вполне естественно было попытаться обогатить морскую фауну Гавайских островов путем интродукции экономически полезных для человека видов. Успешность этих попыток иллюстрируется табл. 1, показывающей, что в результате ноинтродукции из вод Японии, атлантических шгатов Америки, островов центральной Океании и юго-восточной Азии

Таблица 1

Успешная акклиматизация морских промысловых видов рыб и беспозвоночных в водах Гавайских островов по Вальфорду, Вилкунду и Рандоллу (Walford, Wicklund, 1973; Randall, 1972)

Вид	Исходный водоем (донор)	Дата трансплантации	Результат акклиматизации
<b>Моллюски</b>			
Тапес. «петушок», Tapes philippinatum	Воды Японии	1920	Многочислен, обеспечивает потребности рынка
Писмо-клям (Citherea meretrix)	»	1926, 1939	Хорошо прижилась
Виргинская устрица (Crassostrea virginica)	Атлантическое побережье США	1871, 1883—неудачно; 1893, 1895—успешно	Стала обычной на скалистой литорали залива Канеохи
<b>Ракообразные</b>			
Краб (Scylla serrata)	Воды Самоа	1926—1935, по несколько особей в год, всего 98 экз.	Стал обычен на всех островах, ценится как пищевой продукт
<b>Рыбы</b>			
Маркизская сардинка (Herclotichthys vittatus)	Маркизские острова	1955—1957	Хорошо прижилась
Окунь-руа (Cephalopholis argus)	Острова Общества	1956	Прижился и промышляется рыбаками
Синеполохий луциан (Lutianus kasmira)	Маркизские острова	1958	Довольно обычен с 1969 г. стал промысловым видом.
Луциан-гоау (L. vaigiensis)	Маркизские острова, Острова Общества	1955, 1956, 1958 соответственно 50, 239 и 23 экз.	Обычен и промышляется с 1969 г.
Моллинезия (Mol-lenesia latipinna)	Воды Техаса	1950, с целью истребления личинок комаров.	Хорошо прижилась в солоноватых водах
Тилания (Tilapia mossambica)	Сингапур	1951	Хорошо прижилась в солоноватых и пресных водоемах

морская фауна Гавайских островов обогатилась практически полезными для человека моллюсками, ракообразными и рыбами, акклиматизировавшимися здесь путем внедрения, без заметного вреда для местной биоты.

Существенное значение для интродукции и акклиматизации чужеродных организмов имеет относительная насыщенность биоты компонентами, определяющая в значительной мере возможное направление интродукции и форму акклиматизации. Это хорошо иллюстрируется сопоставлением фаун более или менее близких по физико-географическим условиям водосмов, различающихся в отношении насыщенности биот.

Так, соединение Средиземного и Красного морей около ста лет назад Суэцким каналом открыло для фауны этих морей путь через ранее непреодолимую преграду. На этом пути имеются трудности — озера высокой солености (например, Большое соленое озеро). Тем не менее около 130 видов разных групп организмов сумели воспользоваться открывшейся возможностью вселения в другой водоем. Как видно из табл. 2 из

Таблица 2

Число видов, вселившихся через Суэцкий канал, по группам, по данным Collette (1970), Walford, Wilcklund (1973)

Группа организмов	Из Красного моря в Средиземное	Из Средиземного моря в Красное	Группа организмов	Из Красного моря в Средиземное	Из Средиземного моря в Красное
Водоросли	1	2	Пантоподы	1	—
Губки	2	3	Моллюски	20	—
Кишечнополостные	29	—	Иглокожие	3	—
Черви (полихеты, сипункулиды)	10	2	Асцидии	6	—
Ракообразные	14	1	Рыбы	27	7
			Всего	113	15

Красного моря в Средиземное вселилось 113 видов, а из Средиземного в Красное — всего 15, почти в 8 раз меньше. Как известно, фауна Средиземного моря обеднена по сравнению с индозападнотихоокеанской фауной. В ней не представлены, в частности, рыбы характерных индозападнотихоокеанских семейств. Из них вселились в Средиземное море через Суэцкий канал ранее отсутствовавшие здесь *Dussumieriidae* (*Dussumieria acuta*, *Etrumeus teres*), *Leiognathidae* (*Leiognathus klunzingeri*), *Siganidae* (*Siganus rivulatus*, *S. luridus*), *Platycephalidae* (*Platycephalus indicus*), *Monacanthidae* (*Stephanolepis diaspros*). 20 видов рыб из вселившихся через Суэцкий канал стали обычными в Средиземном море, 7 из них имеют здесь промысловое значение, а 2 вида — кормовое для промысловых рыб.

## ВСЕЛЕНИЕ ЭКЗОТОВ В КАСПИЙСКОЕ МОРЕ

Большой интерес представляют интродукция и акклиматизация морских организмов средиземноморско-атлантического генезиса в Каспийском море, происходившая в разное время и по-разному, в связи с этапами геологической истории Каспия, антропогенными изменениями его связей с другими водоемами и нооинтродукцией некоторых видов.

Хотя Каспийское море исходно представляло собой часть среднемиоценового океана Тетис, населявшая его тогда морская фауна средиземноморского типа вымерла в периоды опреснений. К началу нашего века его фауна состояла в основном из реликтовых солоноватоводных видов плиоценового Понтического моря и пресноводно-проходных видов, населивших Каспий в ледниковое и послеледниковое время (Расс, 1951, 1965; Мордухай-Болтовской, 1960; Мусатов, 1974). Около десятка мелководных евригаллиных видов морской средиземноморской фауны вселились в Каспийское море по мелководному Манычскому проливу, временно связывавшему Понто-Азовский и Каспийский водоемы в Валдайскую (Вюрмскую) ледниковую эпоху, возможно, в пределах немногих тысячелетий до нашей эры. Согласно разным авторам (Расс, 1951; Мордухай-Болтовской, 1960; Зенкевич, 1963), они представлены морской травой zostерой, полихетой, губкой, моллюсками, планктическим ракообразным, мелкими прибрежными рыбами (табл. 3). Л. А. Зенкевич (1963, с. 447) рассматривает аутотрансплантацию этих видов как первую волну интродукции в Каспийское море средиземноморской фауны.

В 1917—1920 гг. вселился моллюск *Mytilaster lineatus*, по-видимому, на перевезенных по железной дороге из Батуми в Баку катерах, т. е. путем аутотрансплантации.

В 1930—1948 гг. из Азовского моря в Каспийское перевозили с целью акклиматизации молодь кефалей и кормовых для рыб полихет и моллюска абру. Вместе с ними оказались случайно завезенными планктические диатомовые водоросли и креветки, акклиматизировавшиеся столь же успешно.

Четвертая волна интродукции связана с установлением прямого водного пути между Азовским и Каспийским морями через прорытый Волго-Донской канал. Этим путем произошла аутотрансплантация в Каспийское море целого ряда организмов: двух видов усоногих ракообразных, восточноамериканских медузы и краба, ранее проникших с запада в Азовское море, полихеты, мшанок, водорослей и других видов.

Таким образом, иммиграция в Каспийское море чужеродных организмов проходила как по естественно возникавшим, так и по создаваемым человеком водным соединениям (Манычский проток, Волго-Донской канал), птицами и при перевозках по железной дороге, намеренно проводившимися транспланта-



Таблица 3

Интродукция и натурализация средиземноморско-атлантических организмов в Каспийское море (по Зенкевичу, 1963; Мордухай-Болтовскому, 1960; Зевиной, 1974; Рассу, 1951; 1975; Карпевич, 1968)

Натурализовавшийся организм	Время вселения	Характер (способ и путь) интродукции	Время натурализации
<i>Zostera nana</i>	От 3—5 до 13 тыс. лет до н. э.	По Манычскому проливу в Хвалынское время	До н. э.
<i>Fabricia sabella</i>	То же	То же	То же
<i>Bowerbankia imbricata</i>	»	»	»
<i>Cardium edule</i>	»	»	»
<i>Syngnathus abaster</i> (syn. <i>S. nigrolineatus</i> )	»	»	»
<i>Atherina boyeri</i> (syn. <i>A. mochon</i> )	»	»	»
<i>Pomatoschistus caucasicus</i>	»	»	»
<i>Calanipeda aquae-dulcis</i>	»	»	»
<i>Hydrobia ventrosa</i>	»	»	»
<i>Mytilaster lineatus</i>	1917—1920	На катерах, перевезенных из Батуми в Баку по железной дороге	1932 г.
<i>Liza</i> ( <i>Mugil</i> ) <i>aurata</i> , <i>L. saliens</i>	1930—1933	Интродуцированы для акклиматизации	1933 г.
<i>Rhizosolenia calcaravis</i>	1930	Интродуцирована при перевозке кефалей	1934 г.
<i>Palaemon elegans</i> ( <i>Leander squilla</i> ), ( <i>L. adspersus</i> )	1931—1934	То же	1937—1939 гг.
<i>Nereis diversicolor</i>	1939—1940	Интродуцирована для акклиматизации	
<i>Abra</i> ( <i>Syndesmya</i> ) <i>ovata</i>	1939—1940, 1947	То же	1944 и 1955
<i>Balanus improvisus</i> , <i>B. eburneus</i>	После 1952 г.	По Волго-Донскому каналу на днищах судов и непосредственно	1955
<i>Blackfordia virginica</i>	После 1952 г.	То же	1956 г.
<i>Rhithropanopeus harrissi</i>	То же	»	1958 г.
<i>Mercierella enigmatica</i>	»	»	1961 г.
<i>Conopeum seuratum</i>	»	»	1958 г.
<i>Membranipora crustulenta</i>	»	»	1956—1958 гг.
<i>Ceramium diaphanum</i>	»	Возможно, занесены птицами	1956—1958
<i>Ectocarpus confervoides</i>	»	То же	1956—1958

циями (ноотрансплантация) и случайными завозами при осуществлении последних. Нельзя не отметить относительной легкости вселения в Каспийское море организмов самой разнообразной таксономической принадлежности. Акклиматизация многих из вселившихся видов прошла внедрением, без потеснения местной каспийской биоты (например, кефали, нерис, абра, связанные с илистыми грунтами, не имевшими собственной фауны в Каспии). Также, по-видимому, заняли свободную экологическую нишу евригаллинные мелководные рыбы — игла, атерина, бубырь. Некоторые вселенцы, напротив, акклиматизировались путем замещения, значительно потеснив местные виды. Например, митиластер вытеснил два вида каспийских моллюсков — дрейссен, таких же, как он, обрастателей и био-фильтраторов (Зенкевич, 1963; Зевина, 1974), а планктическая диатомея ризосоления потеснила преобладавшее в Каспии жгутиковое экзувиееллу (*Exuviella*). Многие вселенцы получили в Каспии массовое развитие. Вселение организмов из Азовского и Черного морей в Каспийское проходило, очевидно, при всякой возможности преодоления разделяющей эти водоемы преграды; напротив, эти возможности не использовались каспийскими организмами, интродукции которых в Азовское и Черное моря не отмечается. Зенкевич (1963, с. 449) допускает «наличие в Каспийском море неполного использования местной фауной жизненных ресурсов водоема, а иногда и ее конкурентную слабость в борьбе с наиболее активными средиземноморцами». Эти вопросы обстоятельно разбираются А. Ф. Карпевич (1975).

История вселения и акклиматизации в Каспийском море азово-черноморских экзотов показывает, таким образом, реализацию заселения подходящего по физико-географическим характеристикам потенциального ареала как путем занятия имевшихся в нем свободных экологических ниш, так и путем вытеснения аборигенов более сильными экологическими видами. Общая биомасса бентоса Каспийского моря и кормовая ценность его для рыб при этом значительно увеличились (Романова, Осадчих, 1965).

## ВСЕЛЕНИЕ ЭКЗОТОВ В АРАЛЬСКОЕ МОРЕ

Вселение и акклиматизация экзотов в Аральское море представляет особый интерес, сильно напоминая эти явления в Каспийском море, но в более усиленной, почти гротескной форме (Мордухай-Болтовской, 1972).

Интродукция морских (солонатоводных) экзотов в Аральское озеро (море) активно производилась человеком начиная с 1927—1934 гг. Интродуцировали преимущественно организмы из солонатовых водоемов, главным образом из Каспийского моря, отчасти также из Азовского и Балтийского морей (Карпевич,

1968). Аборигенная фауна Аральского моря очень бедна по видовому составу вследствие полного опреснения этого водоема в начале четвертичной эпохи и последующей изоляции от Каспийского моря; в ней отсутствовали виды морского происхождения, хотя соленость водоема в нашу эпоху (10,3‰) стала более или менее благоприятной для солоноватоводных рыб и беспозвоночных, способных жить в условиях континентального климата этого водоема. Первая попытка вселения в Аральское море морской рыбы — каспийского пузанка (*Alosa caspia eastuarina*) — в 1927—1934 гг. потерпела неудачу, так как вселенцы не выдержали холодной аральской зимы. Также неудачной, по-видимому, по той же причине, была интродукция кефалей из Каспийского моря в 1954—1956 гг. Успешно осуществилось вселение в Аральское море балтийской сельди салаки (*Clupea harengus membras*), развивающуюся икру которой трансплантировали в 1954—1956 гг. Салака сразу же натурализовалась и достигла к 1960 г. большой численности. Однако затем численность ее резко снизилась вследствие недостатка корма, возникшего в связи с массовым размножением новых вселенцев из Каспия (Быков, 1968). Неосторожно завезенная при пересадке в Аральское море молоди кефалей молодь 8 видов мелких понто-каспийских евригалинных рыб — атерины, морской иглы, бычков (*Atherina boyeri*, *Syngnathus abaster*, *Pomatoschistus caucasicus*, *Proterorhinus marmoratus*, *Neogobius fluviatilis*, *N. melanostomus*, *N. kessleri*, *N. syrtan*) быстро акклиматизировалась и достигла большой численности. В результате интродукции число видов ихтиофауны Аральского моря возросло в полтора раза. Вселенцы — мелкие «сорные» евригалинные рыбы — явились более сильными пищевыми конкурентами молоди большинства промысловых рыб Аральского моря в отношении зоопланктона, а также пожирателями их икры. Акклиматизация вселенцев произошла, таким образом, путем потеснения аборигенов, и не выдержавшей конкуренции одновременно вселенной салаки (Быков, 1968). Успеху акклиматизации каспийских морских вселенцев способствовало обусловленное гидростроительством и также изъятием воды рек на орошение снижение уровня Арала почти на 2 м и неблагоприятное для аборигенов увеличение солености воды от 10,3 до 11,7‰. Биомасса зоопланктона сократилась при этом в 10 раз, биомасса бентоса вдвое, улов рыбы уменьшился с 44,1 тыс. т в 1960 г. до 16,5 тыс. т в 1968 г. (Маркова, 1970). Пример изменения фауны и продуктивности Аральского моря очень наглядно показывает огромные возможности и значение акклиматизации, предостерегая от неосмотрительности и небрежности, вызвавшей катастрофически успешную аутоакклиматизацию 8 видов мелких «сорных» рыб при неудавшейся ноотрансплантации практически ценных кефалей и салаки (Карпович, 1975).

## ТРАНСОКЕАНСКИЕ И МЕЖОКЕАНСКИЕ ТРАНСПЛАНТАЦИИ

Возможности и перспективы трансокеанской акклиматизации были ярко показаны Л. А. Зенкевичем (1957; Zenkevich, 1956). Глобальные масштабы, достигаемые в настоящее время трансплантацией и интродукцией морских организмов, иллюстрируются как примерами аутотрансплантации, так и ноотрансплантации. Отчетливо прослеживаются дальние аутотрансплантации организмов, способных распространяться при помощи кораблей дальнего плавания, на днищах или в балластной воде. В работах многих авторов (Bishop, 1951; Walford, Wicklund, 1973; Hoese, 1973; и др.) указываются трансплантации 5 видов прикрепляющихся к днищам судов усоногих ракообразных *Balanidae* из Австралазии в воды Западной Европы (*Elminius modestus*, около 1940 г.); от берегов Америки к берегам Европы, южной Австралии, Африки и Японии (*Balanus improvisus*; во второй половине XIX и в первой половине XX вв.); от американских берегов Атлантического океана к европейским, а затем и к Японии (*B. eburneus*, в 1947 и 1964 гг.); из юго-западной Африки в Австралию (*B. algicola*); из тропических вод Тихого океана в Японию и в Калифорнию (*B. amphitrite*, около 1940 г. и позже). Столь же протяженны аутотрансплантации и других обрастающих днища судов беспозвоночных — полихеты *Hydroides povegica*, мшанки *Bugula flagellata*, гидроида *Bougainvillia gamosa* — из северных вод Атлантического океана в Австралию и Новую Зеландию, полихеты *Mercierella enigmatica* из Индии в Каспий, мшанки *Victorella pavidata* — в обратном направлении. Также на кораблях, незаметно для человека, распространились через океаны и акклиматизировались в соответствующих по гидрофизическим характеристикам новых для них районах «потенциального ареала» многие другие организмы: моллюски, например *Mytilus edulis* и *Crepidula fornicata* — из Европы и Северной Америки в Японию в 1931 и 1968 гг. североатлантическая *Mya arenaria* — в тихоокеанские воды Америки и в Черное море, япономорская *Rapana thomasi* (venosa) в Черное море, крабы *Callinectes sapidus* и *Rhithropanopeus harrisi* — из восточноамериканских вод в европейские моря, последний вид в Каспийское море и в тихоокеанские воды Америки; европейский *Carcinus maenas* в атлантические воды Америки; восточноазиатский *Eriocheir sinensis* в западноевропейские моря. Известны случаи трансокеанской аутотрансплантации рыб в балластной воде кораблей при перевозке плавучих доков и перевозках крупных моллюсков. Это мелкие рыбы из семейств собачковых, клиновых, бычковых (*Blenniidae*, *Clinidae*, *Gobiidae*). Индотихоокеанские собачковые *Otobranchius dason* и *O. elongatus* интродуцированы в Вест-Индию и Венесуэлу (первый вид отмечен в 1963—1969 гг.) и на Гавайские острова (второй вид в 1951 г.). маленькая карибская клинида *Stathmonotus stahli* — в воды юго-западной Англии, два вида мелких евригалинных бычков (*Acanthogobius flavimanus*, *Tridentiger trigonocephalus*) от



берегов Восточной Азии (в СССР в Приморье) в Калифорнию в 1963 г. и в восточную Австралию в 1971—1973 гг. Приведенные примеры представляют собой только часть многочисленных случаев аутотрансплантации морских организмов (см., например, Walford, Wicklund, 1973).

Нооакклиматизация при помощи планомерно или спорадически проводившихся трансокеанских перевозок осуществлялась в особенно больших масштабах в отношении устриц и рыб.

Из табл. 4, содержащей сведения об акклиматизации устриц, видно, что осуществлены перевозки семи видов этих моллюсков. Успешная трансокеанская натурализация получена для части перевозок. Восточноатлантическая европейская устрица акклиматизировалась у Атлантического побережья Америки, у берегов Южной Африки и в Японии. Западноатлантическая виргинская устрица натурализовалась у Тихоокеанского побережья Америки и на Гавайских островах (после пересадки туда из Калифорнии). Тихоокеанская дальневосточная устрица акклиматизировалась у восточного побережья Америки, на Гавайских островах, в Западной Европе (Франция), в Австралии и Новой Зеландии. Для остальных видов устриц частично успешно осуществлена интродукция в менее отдаленные от их исходного ареала районы.

Практическое значение нооакклиматизации устриц очень велико: акклиматизированные в новых районах вселенцы дают там значительную продукцию (например, ежегодная продукция дальневосточной устрицы в западных водах Америки 30—40 тыс. т.).

Однако интродуцированные вселенцы не всегда находили подходящие для себя условия. Так, виргинская устрица не прижилась у берегов Европы, европейская устрица погибла от местных паразитов в Калифорнии, португальская устрица у берегов Англии размножается только в особо теплые годы.

Ноотрансплантация устриц, проводившаяся в широких масштабах, имеющая большое практическое значение, нередко сопровождалась, при недостаточно тщательном отборе перевозимого материала, ненамеренным переносом других организмов. По данным сводки Вальфорда, Викалунда (1973) при ноотрансплантации семи видов устриц (см. табл. 4) ненамеренно перевезено через океаны и из одного океана в другой не менее 20 видов акклиматизировавшихся в районах интродукции других организмов, т. е., самовселенцев. Среди них имеется 16 видов моллюсков, 2 вида ракообразных, 1 актиния. Соответственно основным направлениям трансплантации устриц большинство этих видов перевозились из западных прибрежных вод Атлантического океана в восточные воды Тихого и из западных вод Тихого океана (Япония) в его восточные воды (Америка). Первым путем трансплантированы 8 видов моллюсков; вторым — 6 видов моллюсков, копепода, актиния. 3 вида моллюсков трансплантированы через Атлантический океан из американских вод в европейские, один

Таблица 4

Интродукция и акклиматизация устриц (*Crassostrea* spp., *Ostrea* spp.)  
(Walford, Wicklund, 1973; Ihlingan, Gopalakrishnan, 1974)

Виды устриц, их исходный (природный) ареал (район-донор)	Район (водоем) интродукции (реципиент, акцептор)	Годы интродукции	Результат интродукции
Виргинская устрица ( <i>C. virginica</i> )—Атлантическое побережье Северной и Центральной Америки от Канады до Вест-Индии	Тихоокеанское побережье Северной Америки, от Канады (Британская Колумбия) до Сан-Франциско	1870	Временная натурализация, затем сокращение численности до немногих особей к 1969 г.
	Балтийское море, Бельты	1879—1880	Вселенцы росли, но не натурализовались
	Берега Англии	?	То же
	Гавайские острова То же	1871, 1883 1893*	» Натурализовалась, стала обычной на литорали до 1969 г.
Португальская устрица ( <i>C. angulata</i> )—берега Португалии	Побережье Франции, эстуарии Жироны, Шаранты, Арнашок (Бискайский залив)	1870	Натурализовалась, образовала большие популяции
	Побережье Англии	?	Неполная натурализация: воспроизводство нерегулярно, в особенно теплые летние сезоны
	Тунис: солоноватые озера	?	Натурализовалась как объект аквакультуры
	Южная Африка	1954	Результат неясен; по видимому, не очень успешен
Дальневосточная устрица ( <i>C. gigas</i> - <i>C. cucullata</i> )—Японское море, южная часть Охотского, берега Японии	Тихоокеанское побережье США и Канады	1900, 1930	Местами натурализовалась, спорадический массовый нерест в Канаде в 1932, 1942, 1958, 1961 гг.
	Австралия (Тасмания и юго-западная Австралия)	1947, 1948	Натурализовалась в Тасмании с 1955 г.
	Гавайские острова	?	Натурализовалась
	Новая Зеландия	?	Интродуцирована и культивируется
Австралийская скальная устрица ( <i>C. commercialis</i> )—берега восточной Австралии	Франция	?	То же
	Южная Африка	?	Экспериментально культивируется
Европейская устрица ( <i>O. edulis</i> )—берега Западной и южной Европы от Норвегии (до 65° с. ш. на север) до Марокко, в Средиземном и Черном морях	Атлантическое побережье США (штат Мэн) и Канады (Нью Брансвик)	1919, 1953, 1957	Натурализовалась и культивируется
	Южная Африка	?	То же
	Тихоокеанское побережье Америки. Калифорния	1962—1965	Была интродуцирована, но погибла от местных паразитов
	Япония (префектура Мияги)	?	Экспериментально культивируется
Калифорнийская устрица ( <i>O. lurida</i> )—Тихоокеанское побережье Америки	То же	?	То же
	Гавайские острова	?	Была интродуцирована, но акклиматизация не осуществлялась
Новозеландская устрица ( <i>O. angasi</i> )—Новая Зеландия	Тасмания	1920—1930	Интродуцирована

\* Посадочный материал был взят из зал. Сан-Франциско.

вид из вод Атлантического побережья Америки к берегам Японии; атлантический краб *Carcinus maenas* был интродуцирован в тихоокеанские воды Америки. Из использовавших ноотрансплантацию устриц для аутоотрансплантации других организмов 7 видов моллюсков имеют полезное практическое значение, и их акклиматизация повысила продуктивность районов вселения. Таковы *Mya arenaria*, *Modiolus demissus*, *Venus mercenaria*, *Gemma gemma*, *Petricola pholadiformis*, вселенные из Атлантического на Тихоокеанское побережье Америки, и *Tapes philippinarum* и *Trapezium ligatum*, вселенные из вод Японии на восточное побережье Тихого океана. Наряду с этим, однако, трансплантированы серьезные вредители устриц: вредный конкурент *Crepidula fornicata* (о которой уже упоминалось ранее), сверлящие хищные японские моллюски *Purpura cloviger*, *Osenebra japonica* и восточноамериканский *Urosalpinx cinerea*, паразитирующая на моллюсках копепода *Mytilicola orientalis*, вредящий молодым устрицам краб *Carcinus maenas*.

Таким образом, опыт трансокеанических трансплантаций устриц свидетельствует как о реальных возможностях нооакклиматизации, так и о необходимости тщательности при ее проведении, во избежание одновременного переноса вредных организмов.

Интересный опыт трансплантации камчатского краба (*Paralithodes camchatica*) в Баренцево море, проводившейся в течение ряда лет начиная 1965 г., по-видимому, приводит к успешной натурализации.

Трансокеанская нооинтродукция и акклиматизация морских промысловых рыб представляет, естественно, не менее существенный практический интерес. Соответствующие работы проводились, однако, главным образом с проходными (анадромными) и полупроходными видами и в меньших масштабах — с собственно морскими рыбами.

Замечательным достижением явилась интродукция в воды Тихоокеанского побережья Америки проходной сельди шэд (*Alosa sapidissima*) с Атлантического побережья, осуществлявшаяся перевозкой развивавшейся икры с 1871 по 1886 г. Шэд натурализовалась в 1873 г., став многочисленной к 1879 г. и одной из самых многочисленных промысловых рыб штата Калифорния к 1886 г. Она распространилась на север и на юг от мест интродукции, заняв ареал от Мексики до Аляски (единично до северо-восточной Азии). Наибольший улов, 3,2 тыс. т, был получен в 1914 г., после чего ежегодные уловы снизились до 0,3—1 тыс. т в год (Mansueti, Colb, 1953; Walford, Wicklund, 1973).

В 1879 и 1882 г., вслед за шэдом, с Атлантического побережья США на запад было перевезено 435 мальков полупроходного полосатого лаврака (*Rossus saxatilis*, чаще неправильно называемого полосатым окунем) выпущенных в залив Сан-Франциско. Полосатый лаврак натурализовался в тихоокеанских водах Америки, заняв ареал от Колумбии до южной Калифорнии и да-

вая промысловые уловы до 0,5 тыс. т (Raney, 1952). В 1965 г. около 100 тыс. личинок полосатого лаврака («окуня») было перевезено в СССР; подрошенные из этой партии 1200 мальков были выпущены в устье черноморской речки (Карпевич, 1975).

Начиная с 1872 г. были сделаны огромные усилия для меж-океанических трансплантаций лососей, главным образом видов северотихоокеанского рода *Oncorhynchus*.

Все 5 видов тихоокеанских лососей — проходные анадромные рыбы, нуждающиеся как в определенных условиях в период откорма в море, так и особенно в период развития в реках. Были сделаны попытки интродуцировать тихоокеанских лососей в различных районах Атлантического океана по берегам Америки от Канады до Флориды, Мексики, Никарагуа, Аргентины; в европейских водах от Норвегии до Италии; на Гавайских островах; в водах стран южного полушария — Чили, Австралии, Новой Зеландии (Davidson, Hutchinson, 1938). Тихоокеанские лососи акклиматизировались в немногих небольших районах северо-восточной Америки (реки залива Мэн, Нового Брансуика, Онтарио — *O. kisutch*, *O. gorbuscha*), Чили (*O. kisutch*, *O. nerka*) и южного острова Новой Зеландии (*O. tschawytcha*, *O. nerka* — Stokell, 1955; Radway Allen, 1957). Но и образовавшиеся в этих районах популяции частично перешли от анадромного к речному образу жизни, частично сильно уменьшились (Stokell, 1961) или вовсе перестали существовать (в заливе Мэн). С 1933 по 1939 г. в Советском Союзе проводилась интродукция кеты (*O. keta*) в реки Белого и Баренцева морей. Было выпущено около 2 млн. мальков, выращенных из полученной с Сахалинского рыбоводного завода развивающейся икры. Но эта попытка не увенчалась успехом. С моря подошли к берегам в 1936—1937 гг. только единичные экземпляры кеты. С 1956 по 1960 г. проводился ежегодно завоз развивающейся икры горбуши (*O. gorbuscha*) и в меньшем количестве — кеты с Сахалина на Мурман и Белое море, где икра доинкубировалась до выпускаемых в море личинок и мальков (всего было выпущено около 49 млн. экз.). В 1960 г. подошла к берегам Белого моря, Мурман, Норвегии, Англии и Исландии выросшая и созревшая в море горбуша, очевидно, от выпущенной в 1959 г. молоди: всего было отмечено более 80 тыс. особей (Аноним, 1961; Shearer, 1961). Но в 1961 г. к берегам подошло около 1 тыс., в 1962 — около 150 особей, а затем единичные экземпляры. Выпуск подрощенной молоди из завозимой с Сахалина икры продолжался с перерывом в 1965 г. Большие подходы горбуши отмечались в 1965, 1971 и 1973 гг. (Смирнов, Камышная, 1975). В остальные годы подходило от нескольких десятков до 1200—2400 рыб, несмотря на регулярный, за исключением 1965 г., выпуск в море от 10,5 до 35,9 млн. шт. молоди. По-видимому, полной натурализации горбуши на европейском Севере не произошло и ее существование там обеспечивается завозом с Сахалина развивающейся икры и поддерживается благоприятными по условиям годами.



Трансокеанские пересадки собственно морских промысловых рыб насчитывают пока небольшое число видов.

Природный ареал практически ценной тропической рыбы ханоса (*Chanos chanos*) сто лет тому назад простирался от Красного моря и восточной Африки до Гавайских островов и центральной Океании. В восточной части Тихого океана ханос отсутствовал, и преодоление отмеченного еще Дарвином восточнотихоокеанского водного барьера было для него, по-видимому, невозможно. В 1876—1877 гг. небольшое количество пойманных у Гавайских островов личинок ханоса перевезли на восток и выпустили в море у Сан-Франциско (Smith, 1896). Не имея на новом месте конкурентов, найдя там свободную для себя экологическую нишу и благоприятные для жизни условия, ханос полностью натурализовался и распространился южнее — в Калифорнийский залив (McHugh, Fitch, 1951) и вдоль берегов Мексики и Центральной Америки до Панамы. В настоящее время ханос — промысловая рыба тихоокеанского побережья Мексики (Berdegue, 1956; Shuster, 1960; Lachner, Robins, Courtenay, 1970).

Успешная интродукция в воды Гавайских островов четырех видов морских рыб с островов Общества и Маркизских была рассмотрена выше. Следует упомянуть также об успешной акклиматизации в эстуариях солоноватоводной тилапии (*Tilapia mosambica*), привезенной в Гонолулу из Сингапура в 1951 г.

Очень успешна была, как указывалось выше, интродукция в Каспийском море двух видов кефалей из Черного моря.

Была начата интродукция в Баренцево море субарктической умеренно холодноводной дальневосточной рыбы — камчатского терпуга (*Pleuronectes tenuipinna*). Небольшие количества развивающейся икры терпуга несколько раз (в 1958, 1971, 1972 гг.) успешно трансплантировали на восточный Мурман, где выпускали в море жизнеспособных личинок (Расс, 1962, 1965). Эта работа осталась незавершенной: слишком мало и слишком редко производилась трансплантация.

Ноотрансплантация желательных для человека видов рыб нередко сопровождалась ненамеренной аутоинтродукцией нежелательных видов, также перевозимых при недостаточной тщательности отбора и перевозки. Примеры такого рода показаны выше при рассмотрении интродукции экзотов в Каспийское и Аральское моря.

### **НЕКОТОРЫЕ ПЕРСПЕКТИВЫ ТРАНСПЛАНТАЦИИ И АККЛИМАТИЗАЦИИ МОРСКИХ РЫБ В ВОДОЕМАХ СССР**

Ихтиофауна морей европейской части СССР, Баренцева, Черного, Каспийского может быть пополнена акклиматизацией массовых промысловых видов рыб. Успешность акклиматизации предпринимается взыскательным подбором соответствующих видов

рыб на основе сравнительного анализа условий существования, состава и биологии рыбного населения морей, подкрепленного экспериментальными исследованиями (Расс, 1965).

Условия существования рыб в Баренцевом море характеризуются стыком в этом водоеме умеренно холодных атлантических вод и арктических вод Полярного бассейна. На их стыке и на стыке собственно морских вод с водами материкового стока находятся переходные субарктические и нижеарктические воды.

Промысловая ихтиофауна Баренцева моря состоит из трех групп рыб: умеренно холодноводной атлантической (треска, пикша, морской окунь, морская камбала и др. — всего 14 видов), собственно холодноводной арктической (голец, навага, сайка, полярная камбала и др. — всего 13 видов) и субарктическо-нижеарктической (мойва, камбала-ерш, чешско-печорские сельди, пятнистая зубатка — 5 видов).

Анализ ихтиофауны Баренцева моря показывает малочисленность в нем собственно субарктических видов и возможность пополнения этой группы акклиматизацией некоторых дальневосточных рыб. Запасы преобладающих на западе умеренно холодноводных видов и преобладающих на востоке арктических колеблются в зависимости от периодических потеплений и похолоданий.

Малое количество субарктических видов рыб в Баренцевом море определяется историей водоема и не лимитировано современным его состоянием. Область распространения этой группы рыб исключительно богата кормами, и условия существования в ней всегда благоприятны при любых климатических изменениях. Богатые для рыб кормовые ресурсы переходной зоны Баренцева моря используются неполностью вследствие сложившегося исторически малого числа субарктических видов.

Пригодные для акклиматизации субарктические виды рыб имеются на Дальнем Востоке. Целесообразно обогащение ихтиофауны Баренцева моря акклиматизацией массовых и ценных субарктических видов из вод Камчатки — одноперого терпуга, двухлинейной камбалы, полчешуйного бычка (Расс, 1965). Наличие в Баренцевом море подходящих для них климатических условий и отсутствие конкурентов обеспечивает успех их акклиматизации, при успехе которой можно ожидать получения больших уловов порядка 50—100 тыс. т.

В Черноморско-Азовском водоеме можно выделить три основные водные массы: слабо солоноватые воды Азовского моря и северо-западной части Черного, поверхностный (до глубины 50 м) слой с большими сезонными колебаниями температуры (от 0 до 28°) и внутренний слой (50—125 м), постоянно охлажденный до 6—8°. Глубже 125 м воды Черного моря содержат сероводород и лишены жизни.

Промысловая ихтиофауна Черного и Азовского морей складывается в основном из четырех групп рыб: пресноводно-проходной

(осетровые, карповые, сельди, окуневые, сом), собственно солоноватоводной (тюльки, бычки, перкарина), морской умеренно холодноводной (шпрот, мерланка, катран, глосса и др.), морской умеренно тепловодной (хамса, кефали, скумбрия, пелагида, ставрида, барабуля, калкан и др.).

Анализ и сопоставление ихтиофаун Черного, Азовского, Балтийского и Желтого морей выявляет возможности пополнения умеренно холодноводной ихтиофауны внутреннего слоя и тепловодной ихтиофауны поверхностного слоя (до глубины 50 м) вод Черноморско-Азовского водоема.

Населяющие холодный внутренний слой Черного моря морские холодноводные рыбы (шпрот, мерланка) очень многочисленны, но мелки и малоценны для промысла. Неиспользуются они и как кормовая база. Целесообразна акклиматизация во внутреннем охлажденном слое крупного хищника — балтийской трески, для использования огромных скоплений малоценных мелких видов — шпрота и мерланки. В этом слое имеются благоприятные для жизни трески условия как по гидрологическим характеристикам, так и по количеству пищи. Успех акклиматизации может обеспечить уловы порядка 50 тыс. т.

В северо-западной части Черного моря и в Азовском море резко уменьшились запасы пресноводно-проходных рыб вследствие необратимого ухудшения условий их жизни. В то же время здесь очень многочисленны солоноватоводные рыбы — тюлька и частично бычки. Целесообразно частичное использование их в качестве кормовой базы для более ценных рыб. Возможна акклиматизация в верхнем слое Черного моря с этой целью массовых морских рыб из солоноватой северной части Желтого моря — желтого горбыля, сельди-илиши, а также ценного японского морского судака из Южного Приморья. Горбыль и илиша достигают большой численности. Они смогут при акклиматизации восполнить убыль проходных и полупроходных видов, используя богатые кормовые ресурсы солоноватых районов (Расс, 1965).

Каспийское море было некогда водоемом, содержащим настоящую морскую ихтиофауну, включая тунцовых рыб (Сарматское море), однако фаза почти пресного озера обусловила ее вымирание в предшествовавшую современную эпоху. Современный состав рыбного населения Каспийского моря определился взаимодействием в этом водоеме как собственных солоноватых вод, так и играющим важнейшую роль большим стоком впадающих в него рек (Расс, 1951).

Основное значение в Каспии имеют две группы рыб — пресноводнопроходная (осетровые, карповые, проходные сельди и окуневые) и солоноватоводная (каспийские сельди, бычки, каспийские кильки). Очень слабо представлены морские евригалтные виды (атерина, морская игла, бычок-бубырь, кефали).

Целесообразно пополнение фауны Каспийского моря такими собственно морскими видами, которые способны жить в солоно-



вато́й воде, как, например, уже акклиматизировавшиеся в Каспии кефали, креветки, нерейс, абра. сердцеви́дка.

Анализ состава и истории ихтиофауны Каспийского моря показывает возможность и целесообразность ее пополнения морскими евриталинными видами Черноморско-Азовского водоема — хамсой и сарганом, а также балтийской салакой (Расс, 1965). Их акклиматизация увеличит ресурсы собственно морских рыб Каспийского моря. Уловы хамсы достигают в Черноморско-Азовском бассейне 70—90 тыс. т, уловы саргана у берегов Западной Европы 12—14 тыс. т. Промысловая ценность этих рыб при акклиматизации в Каспийском море, возможно, повысится вследствие значительного увеличения размеров их тела (Расс, 1975). Уловы салаки в Балтийском море достигают 200—230 тыс. т.

Практическая реализация этих научно обоснованных предложений может существенно восполнить рыбные ресурсы Баренцева, Черного и Каспийского морей, подорванные необратимыми изменениями условий жизни и нерациональным использованием промысловой ихтиофауны. Вселение перечисленных видов не может повредить ценнейшим промысловым рыбам Каспийского моря — осетровым.

#### **ПАРАМЕТРЫ ИНТРОДУКЦИИ И АККЛИМАТИЗАЦИИ ЭКЗОТОВ**

Реальная возможность интродукции и акклиматизации (натурализации) чужеродных организмов определяется тремя параметрами: физико-географическим, аутоэкологическим и синэкологическим, или биотическим.

Прежде всего определяет возможность акклиматизации соответствие физико-географических, или климатических (абиотических) условий водоема (района)-акцептора (реципиента) условиям водоема-донора. Основа такого соответствия природно разобщенных районов заложена в симметрии океана (Зенкевич, 1948). Относительно сходны по абиотическим условиям районы океанов, находящиеся в близких по климату областях, но разобщенные импедитными материковыми, климатическими или водными преградами. Сопоставимы в этом аспекте районы бореальных широт Атлантического и Тихого океанов, западные и восточные воды Тихого океана, бореальные и нотальные районы Атлантического и Тихого океанов, Арктика и Антарктика, районы тропической области Атлантического, Индийского и Тихого океанов.

Аутоэкологическим параметром определяется ограничиваемая абиотическими условиями возможность акклиматизации и натурализации при наличии в районе (водоеме)-акцепторе необходимых вселенцу в период воспроизводства условий для выживания икры и личинок, значительно более определенных и ограниченных, как правило, чем нужные ему в другие периоды жизни.



Синэкологическим параметром определяется возможность вселения экзота в зависимости от местной биоты, от наличия незанятой или занятой менее жизнестойким местным видом экологической ниши, от наличия и достаточности кормовых ресурсов, от стойкости вселенца по отношению к паразитическим инвазиям и к включению в рацион местных хищников (потреблению его местными хищниками). Этим параметром в основном определяется характер акклиматизации, происходящей путем внедрения или замещения.

Наличие незанятой ниши в биоте отдельных районов океана определяется геологической историей формирования района и его фауны и флоры. Очень демонстративны в этом отношении, например, незанятые или слабозанятые ниши южнобореальных проходных рыб у Тихоокеанского побережья Северной Америки (по сравнению с Атлантическим побережьем), ниша илоедов в Каспийском море (по сравнению с Азовским), ниша субарктических видов рыб в Баренцевом море (по сравнению с Беринговым), ниши некоторых тропических видов в водах Гавайских островов и Средиземного моря, солоноватоводных гидробионтов в Каспийском море, бореальных рыб в охлажденном на глубине 50—100 м слое вод Черного моря (по сравнению с Балтийским), ниша тропических фитопланктофагов в Карибском море (по сравнению с Южно-Китайским морем и с тихоокеанскими водами Мексики), ниша крупных бентофагов в Арктике (по сравнению с Антарктикой) и т. д.

Такие ниши легко заполняются при первой возможности соответствующими иммигрантами из более насыщенных жизнью районов, как это хорошо видно из изложенного выше, или могут быть заполнены путем соответствующей интродукции.

Незанятые ниши в морях создаются и в результате деятельности человека, изменяющей среду обитания и состав биот путем изменения режима рек и морей, влекущего сокращение численности проходных рыб, или чрезмерного селективного вылова некоторых видов рыб, усугубленного размножением их конкурентов.

Освободившиеся таким образом ниши могут быть заполнены в наших южных морях интродукцией собственно морских рыб, например, балтийской сельди — салаки и черноморских хамсы и саргана в Каспийское море, япономорского морского судака-суцуки и желтоморских рыб в Черное море, а в Баренцевом море интродукцией субарктических тихоокеанских рыб — одноперого терпуга, получешуйного бычка, двухлинейной камбалы. Перспективна и акклиматизация в Черном море япономорских беспозвоночных — дальневосточной устрицы, шримса-медвежонка и других видов.

Несомненно перспективна интродукция в Мексиканский залив и Карибское море ханоса из тихоокеанских вод Мексики.

«Природа не терпит пустоты». Незанятые ниши легко заполняются аутоинтродукцией использующих технику человека не-

редко нежелательных бесполезных или вредных для него видов. Поэтому существенно важно не опоздать с нооинтродукцией — рациональной трансплантацией и акклиматизацией тщательно отобранных, желательных для пополнения биот промысловых и кормовых организмов, нужных для человека.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алисаджиев Г. А. 1965. Реконструкция донной фауны Дагестанского района Каспийского моря в связи с массовым развитием в нем азово-черноморских вселенцев — В сб.: Изменения биологических комплексов Каспия за последние десятилетия» М., «Наука».
- Аноним 1961. Акклиматизация тихоокеанских лососей в бассейнах Баренцева и Белого морей. М., Пищепромиздат.
- Быхов Н. Е. 1968. Акклиматизация балтийской салаки в Аральском море. М., «Наука».
- Гускина Л. А. 1966. Интродукция лососей рода *Oncorhynchus* в Баренцевом и Белом морях. М.—Л., «Наука».
- Дранка Е. И. 1963. О влиянии рапаны *Rapana bezoar* Linne (Mollusca, Muriceidae) на фауну Черного моря. — Докл. АН СССР, т. 151, № 3.
- Завина Г. Б. 1971. Вселение средиземноморской фауны и флоры, связанное с деятельностью человека. Вселение корбуремии. — В сб.: Биологическая продуктивность Каспийского моря. М., «Наука».
- Завина Г. Б., Кузнецова И. А. 1965. Роль судоходства в изменении фауны Каспийского моря — Океанология, т. 5, вып. 3.
- Зенкевич Л. А. 1940. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых для рыб беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки. — Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы Отд. биол., т. 49, вып. 1.
- Зенкевич Л. А. 1948. Биологическая структура океана. — Зоол. журн., т. 27, вып. 2.
- Зенкевич Л. А. 1952. Теоретические обоснования. — В кн.: Сборник работ об акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. М., Изд. МОИП.
- Зенкевич Л. А. 1957. Биологическая таксация океана и проблема трансокеанических акклиматизации — В кн.: Материалы Международной конференции по охране запасов рыб и других морских животных. Рим, 1955.
- Зенкевич Л. А. 1963. Биология морей СССР. М., Изд-во АН СССР.
- Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А. 1937. К вопросу об акклиматизации в Каспийском и Аральском морях новых видов животных. — Зоол. журн., т. 16 (3).
- Иванов А. И. 1965. Изменение численности рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Черном море за период 1949—1961 гг. и некоторые особенности ее питания. — В кн.: Труды Совещания по изучению моллюсков. Л., ЗИН.
- Иванов А. И. 1973. Вселение в Черное море промыслового моллюска — *Mya arenaria* L., расширение ареала, динамика численности и некоторые особенности его биологии в новых условиях. — Материалы Всесоюз. симпозиума по изученности Черного и Средиземн. морей. Киев.
- Карпевич А. Ф. 1968. Итоги и перспективы работ по акклиматизации рыб и беспозвоночных в южных морях СССР. — В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М., «Наука».
- Карпевич А. Ф. 1975. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М., «Пищевая промышленность».
- Логиненко Б. М., Старобогатов Я. И. 1968. Тип Моллюски. — В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., «Пищевая промышленность».
- Маркова Е. Л. 1970. Современное состояние сырьевой и кормовой баз рыб Аральского моря в связи с изменением его режима. — В кн.: Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Кишинев. Изд-во АН МолдССР.
- Мордухий-Болтовской Ф. Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.—Л., Изд-во АН СССР.

- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1972. Современное состояние фауны Аральского моря.— Гидробиол. журн., т. 8, № 3.
- Мусатов А. П. 1974. История, происхождение фауны, формирование биологической продуктивности Каспийского моря.— В кн.: Биологическая продуктивность Каспийского моря. М., «Наука».
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М., «Мир».
- Расс Т. С. 1951. Ихтиофауна Каспийского моря и некоторые вопросы ее истории.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 6.
- Расс Т. С. 1960. Промыслово-географические комплексы Атлантического и Тихого океанов и их сопоставление.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 31.
- Расс Т. С. 1962. Терпуговые рыбы (Hexagrammidae, Pisces) и их интродукция в северные моря СССР.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 59.
- Расс Т. С. 1965. Рыбные ресурсы европейских морей СССР и возможности их пополнения акклиматизацией. М., «Наука».
- Расс Т. С. 1975. Солоноватоводные рыбы, их разведение и акклиматизация.— Природа, № 12.
- Резниченко О. Г. 1967а. Трансокеаническая аутоакклиматизация ригропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisi*; Brachyura) — Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 85.
- Романова Н. Н., Осадчих В. Ф. 1965. Современное состояние зообентоса Каспийского моря.— В кн.: Изменения биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М., «Наука».
- Смирнов А. И., Камышина М. С. 1975. Трансокеаническая акклиматизация горбуши.— Рыбн. хоз-во, № 3.
- Элтон Ч. 1960. Экология массовых животных и растений. М., ИЛ.
- Berdegue A. J. 1956. Peces de importancia comercial en la costa noroccidental de Mexico. Mexico.
- Bishop M. W. H. 1951. Distribution of barnacles by ships.— Nature, v. 167.
- Collette B. B. 1970. *Rastrelliger kanagurta*, another Red sea immigrant into the Mediterranean sea, with a key to the Mediterranean species of Scombridae — Bull. Sea Fish. Res. Station, N 54.
- Davidson F. A., Hutchinson S. Y. 1938. The geographic distribution and environmental limitation of the Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*).— Bull. Bur. Fish., v. 48, N 26.
- Hardy A. C. 1956. The open sea. Its natural history: the world of plankton. London.
- Hoese D. F. 1973. The introduction of the Gobiid fishes *Acanthogobius flavimanus* and *Tridentiger trigonocephalus* into Australia.— Koolewong, v. 2, N 3.
- Ihingran V. G., Gopalakrishnan V. 1974. Catalogue of cultivated aquatic organisms.— FAO Fish. Techn. Paper, N 130. FRI/T130. Rome.
- Lachner E. A., Robins C. R., Courtenay W. R. 1970. Exotic fishes and other aquatic organisms introduced into North America.— Smithsonian. Contrib. Zool., N 59.
- Mansueti R., Colb H. 1953. A historical review of the shad fisheries of North America.— Publ. Chesapeake Biol. Lab., N 97.
- McHugh J. L., Fitch J. E. 1961. An annotated list of the Clupeoid fishes of the Pacific coast from Alaska to Cape San Lucas, Baja California — Calif. Fish. Game, v. 37, N 4.
- Radway Allen K. 1957. Freshwater fishes.— In Science in New Zealand. Wellington.
- Randall J. E. 1972. Hawaiian fish immigrants. Sea.— Frontiers, 18 (N 3).
- Raney E. C. 1952. The life history of striped Bass.— Bull. Bingham Oceanogr. Coll., v. 14, N 1.
- Schuster W. H. 1960. Synopsis of biological data on Milkfish *Chanos* (Forsk., 1775).— FAO Fish. Synopsis, N 4, FB/60/54.
- Shearer W. M. 1961. Pacific salmon in the North Sea.— New Scientist, v. 10, N 232.
- Smith H. M. 1896. A review of the history and results of attempts to acclimatise fish and other water animals in the Pacific States.— Bull. U. S. Fish. Comm. (1896).

- Stokell G.* 1955. Fresh-water fishes of New Zealand. Christchurch.
- Stokell G.* 1961. The decline of the King Salmon *Oncorhynchus tshawytscha* in New Zealand.— 10th Pacific Sci. Congr. Honolulu.
- Sverdrup H. H., Johnson M. W., Fleming R. H.* 1942. The oceans.
- Walford L., Wicklund R.* 1973. Contribution to a world-wide inventory of exotic marine and anadromous organisms.— FAO Fish. Techn. Paper, N 121, FIRA/T121.
- Walne P. R.* 1956. The biology and distribution of the slipper limpet *Crepidula fornicata* in Essex rivers with notes on the distribution of the larger epibenthic invertebrates.— Fish. Invest., v. 20, N 6.
- Zenkevich L.* 1956. Biological appraisal of the ocean and the problem of transoceanic acclimatization. Papers presented Intern. techn. conf. Conservation living resources of the Sea. United Nations.

## МОРСКОЕ САДКОВОЕ РЫБОВОДСТВО: ПЕРВЫЕ ИТОГИ, ПРОБЛЕМЫ, ПЕРСПЕКТИВЫ

О. Д. Романычева

ВНИРО

Уменьшение запасов рыб и морских беспозвоночных Мирового океана и одновременное увеличение численности и повышение жизненного уровня населения привело к необходимости изыскания других источников получения рыбы, кроме промысла.

Для увеличения морских ресурсов в прибрежных зонах океанов и морей во многих странах ведутся поиски способов разведения и товарного выращивания рыб, создаются и функционируют морские рыбоводные хозяйства.

Использование садков для выращивания рыб позволяет освоить обширные площади прибрежного морского пространства с благоприятными для рыб условиями обитания. Создание морских садковых хозяйств не требует больших капиталовложений, занятия значительных земельных угодий и расхода дефицитной пресной воды. Продукцию из садков получают уже в первый год постройки хозяйств, и затраты на их организацию окупаются в 2—3 года.

Морское рыбоводство начало развиваться с 50-х годов нашего столетия как самостоятельная отрасль рыбоводства, или, как сейчас принято называть по аналогии с сельским хозяйством, — аквакультуры. В 1960—1970 гг. наблюдался бурный рост продукции аквакультуры (морской и пресноводной), и к 1973 г. она достигла величины 5 млн. т, т. е. 7% мировой добычи рыбы (в том числе выращивание рыб в море — 0,4 млн. т). В 1975 г. мировая продукция аквакультуры превысила 8 млн. т, причем доля морской аквакультуры составила не менее 50%. По прогнозам ФАО, продукция всей аквакультуры составила не менее 50%. По



прогнозам ФАО, продукция всей аквакультуры достигнет в 1980—1985 гг. 25 млн. т и к 2000 г. — около 50 млн. т, т. е. половины всей современной добычи рыбы. Ведущую роль будет играть развитие марикультуры.

По группам водных организмов продукция морской аквакультуры в 1973 г. распределялась приблизительно следующим образом:

	Млн. т	%		Млн. т	%
Рыбы	0,4	22	Водоросли	0,4	22
Моллюски	1,0	55	Ракообразные	0,02	1

Ожидается, что в будущем удельный вес рыбы и ракообразных будет возрастать.

Морская аквакультура получила наибольшее развитие в Японии. В морских прибрежных водах страны в специальных сооружениях различного типа выращиваются пищевые водоросли (4 вида), моллюски (13 видов), ракообразные (6 видов) и рыбы (10—15 видов). Продукция марикультуры составляет около 10% по весу и 20% по стоимости всего вылова рыбы. В 1955 г. продукция всей марикультуры достигла 150 тыс. т, в 1968 г. — 600 тыс. т, в 1973 г. — 790 тыс. т.

Выращивание рыб производится преимущественно в садках, но используются также сетные заграждения и отгороженные участки. Применяются в основном плавающие садки, имеющие бамбуковую раму, или садки без крышки, удерживаемые большими куктылями. Для содержания рыб в придонных слоях воды служат садки на железной раме, для лососевых рыб применяются садки многогранные, почти круглые, где эти рыбы меньше травмируются. Имеются садки-автоматы, устанавливаемые в открытой части моря. Садки круглые, диаметром 6 м. В центре садка проходит цилиндр, где расположены автоматические кормораздатчики, емкости для корма, устройства, способные опускать и поднимать и поднимать садок. В случае сильного шторма садок может опускаться на глубину до 30 м.

В качестве посадочного материала при товарном производстве используют молодь рыб, отлавливаемую в естественных водоемах (желтохвост, угорь), а также мальков и годовиков, выращиваемых в питомниках (тай, форель и др.).

В садках кормят рыб фаршем из мелкой рыбы, корм задают несколько раз в день. Разработаны и широко применяются специальные гранулированные корма. В садках, кроме морских местных рыб (желтохвоста, морских карасей, фуги и др.) выращивают также радужную форель и лососей. Из-за высоких температур воды летом период нагула этих рыб в садках — октябрь—апрель.

Молодь форели выращивают в пресноводных питомниках. Когда рыбы достигают веса 100 г, их постепенно переводят в мор-

скую воду. Темп роста форели в морской воде высокий: за 4—5 месяцев рыбы с начальным весом 100 г достигают 1—2 кг. Выход продукции составляет 20—50 кг/м<sup>3</sup>.

Садковое выращивание лососевых, в том числе и радужной форели, получило широкое развитие в США, Норвегии, Англии и других странах. В США особое внимание уделяется садковому выращиванию кижуча, который поступает в продажу под названием «мини-лосось». Молодь кижуча выращивают в пресной воде. В возрасте 12 месяцев ее переводят при постепенном увеличении солености в морскую воду. За 5 месяцев она вырастает до 300—350 г. Продуктивность садков 30 кг/м<sup>3</sup>. Объем выращиваемой продукции 90—100 т. Ожидается значительное увеличение производства товарного кижуча.

В Канаде создана экспериментальная морская ферма для лососевых на Тихом океане. Здесь будут применяться садки на полых плотках из железобетона. Садки прикрепляются к плотам, все сооружение удерживается канатами и стальными опорами. Размеры садков из нейлоновой дели 25—60 см<sup>2</sup> при глубине 6 м. Хозяйство рассчитано на выращивание 50 тыс. шт. дальневосточных лососей весом по 300 г (рыночный вес).

В последнее время в Норвегии, ранее не занимавшейся рыбодоводством, была создана специальная отрасль рыбной промышленности — лососеводство. В фиордах, омываемых теплым течением, путем отгораживания или установки плавающих садков были созданы нагульные участки, где выращивается радужная форель и лосось. В береговых бассейновых хозяйствах осуществляется получение и выращивание молоди этих рыб. Основу производства составляет пока радужная форель. Продукция хозяйств — 1500 т в год.

Кроме садков для содержания форели и лосося используются береговые бассейновые хозяйства, снабжаемые морской и пресной водой. Такие хозяйства имеются в Дании, где товарное форелеводство получило широкое развитие. Продукция датских форелевых хозяйств достигает 500 т в год.

В северных фиордах Шотландии практикуют выращивание радужной форели и лосося в береговых бассейнах, садках, загораживаниях, но продукция этих хозяйств еще невелика (около 100 т).

При выращивании форели и лосося в морской воде применяются как естественные корма (малоценные морские рыбы), так и специальные гранулированные, содержащие высокий процент протеина (30—45%), хорошо сбалансированные по аминокислотному составу и содержащие необходимый набор витаминов и микроэлементов. В Скандинавии особой популярностью пользуются гранулированные корма для молоди и товарной форели фирмы «Эвос». В США фирма «Пуриган» производит почти половину всей мировой продукции искусственных кормов для лососей, форели, сомика-кошки и других рыб.

В последние годы расширяется сеть питомников, снабжающих товарные хозяйства посадочным материалом. Особое внимание уделяется вопросам механизации и автоматизации трудоемких процессов (кормление, посадка, сортировка, отлов рыб и т. д.). Во многих странах развивается новое направление — морская инженерия, что наиболее характерно для современной марикультуры. Все большее число стран проявляет интерес к морскому товарному рыбоводству.

Морское садковое рыбоводство в нашей стране еще только развивается. Первая опытно-производственная садковая база была создана ВНИРО и Ростовским Рыбакколхозсоюзом в 1969 г. в бухте Рожок Таганрогского залива Азовского моря. Имея в виду широкое использование садков как в Таганрогском заливе, так и в других участках Азовского моря, при выборе места установки садков остановились на небольшой, почти открытой бухте на северном берегу Таганрогского залива. В этих довольно жестких условиях рыбоводные садки должны обладать большим запасом прочности и надежности. В результате ряда экспериментов, в которых принимали участие рыболовецкие колхозы, был разработан нагульный садок, получивший название «азовский» и показавший высокие эксплуатационные качества. Садок изготавливался из капроновой дели и устанавливался на гундерах.

В садках можно выращивать молодь и товарных рыб, но обитатели садков должны быть, как и сами садки, «штормоустойчивыми». Кроме того, рыбы должны обладать высоким темпом роста при большой плотности их посадки, потреблять задаваемый корм, быстро привыкать к садковым условиям и, конечно, иметь высокую товарную ценность. Были испытаны многие виды рыб, но только гибрид белуги со стерлядью (бестер), карп, белый амур и пестрый толстолобик отвечали этим требованиям.

Из выращиваемых рыб бестер, который унаследовал от белуги быстрый рост, отличается наиболее высоким темпом прироста. За первое лето мальки вырастают в садках от 3 до 70—120 г, за второе до 700—800 г. Продукция составляет 9—10 кг/м<sup>2</sup>. Бестер может стать одним из главных объектов в морском садковом рыбоводстве не только на юге страны, но и в Прибалтике, где он успешно приживается. Но пока товарное осетроводство сдерживается недостатком посадочного материала и отсутствием зимовалов.

Карп в садковых условиях растет не хуже, а зачастую даже лучше, чем в прудах. Годовики карпа за одно лето достигали в садках среднего веса 450 г, а в отдельные годы — 750 г. Рыбопродуктивность при выращивании карпа составляла от 6,5 до 12 кг/м<sup>2</sup>. Кроме карпа в садках успешно выращивались белый амур и толстолобики, а также молодь кутума, но из-за осолонения Таганрогского залива (до 12—14‰) выращивание этих рыб стало здесь невозможным.

Были получены положительные результаты при выращивании в садках молоди полосатого окуня, доставленного из США. За 2,5 месяца выращивания мальки увеличили вес от 8 до 60 г, отхода рыб не было. При проведении акклиматизационных работ, видимо, более целесообразно выпускать в море уже подрошенных мальков, что позволит повысить эффективность акклиматизации.

В последние годы Азоврыбвод проводит подращивание молоди белуги в морских садках, при этом молодь навеской 5 г к осени достигает веса 200—250 г. Выживаемость такой крупной молоди, уже мало подверженной воздействию хищников, по-видимому, будет значительно выше, чем мелкой 5-граммовой молоди.

В настоящее время Ростовский Рыбакколхозсоюз приступил к промышленному выращиванию бестера в морских садках. В 1974 г. было получено 14 ц товарного бестера, а в 1975 г. — 45 ц.

С 1972 г. морское садковое рыбоводство стало развиваться и в Прибалтике (побережье Эстонии), где в садках выращивается главным образом радужная форель. Экспериментальные работы по разработке биотехники и нормативов товарного выращивания форели в садках проводят ВНИРО и Таллинское отделение БалтНИИРХа. Получены первые положительные результаты, которые позволили дать промышленности рекомендации по выращиванию форели. Рыбколхозы и рыбпромышленные организации Эстонии также внесли большой вклад в садковое выращивание форели. Продукция промышленных форелевых хозяйств в 1972 г. составила 1,5 т, в 1973 г. — 5 т, а в 1974—1975 гг. увеличилась до 15—20 т в год.

В садковых хозяйствах Эстонии выращивают мелкую, порционную форель весом 100—200 г, товарную форель весом 300—500 г, крупную товарную форель весом 1000—1500 г.

В зависимости от планируемой продукции применяется посадочный материал весом от 3—10 до 300—400 г при средней плотности посадки от 1 до 7 кг/м<sup>2</sup>. За летний период выращивания в садках годовики форели увеличивают свой вес в 7—30 раз, двухгодовики — в 3—5 раз, трехгодовики в 2,5—4 раза. Рыбопродуктивность садков 8—20 кг/м<sup>2</sup>.

Кормление рыб осуществляется пастообразным кормом на основе рыбного фарша из малоценных рыб или отходов рыбного производства. Калорийность корма 1600—1900 ккал/кг. Кормовой коэффициент колеблется у рыб разного веса от 3 до 5.

В настоящее время биотехника товарного выращивания бестера и форели в основном уже разработана, но требуются отдельные уточнения и улучшения.

Основными трудностями при разработке вопросов морского рыбоводства на наш взгляд являются следующие.

1. Отсутствие специализированных экспериментальных баз. Имеющиеся небольшие, слабо оснащенные экспериментальные



пункты (ВНИРО, БалтНИИРХ) и ограниченное количество исследователей не позволяет развернуть исследования по марикультуре в должном объеме.

2. Небольшие средства, выделяемые на эти работы, и почти полное отсутствие специалистов в области морской инженерии не дает возможности вести исследования на высоком техническом уровне. Следует отметить, что промышленное освоение морского рыбоводства будет в значительной степени зависеть от темпов развития морской инженерии, а не только от морской биологии.

3. Промышленное освоение садкового метода выращивания рыб сдерживается недостатком посадочного материала, отсутствием специальных гранулированных кормов и зимовалов.

4. Не разработаны еще надежные методы предупреждения и лечения рыб в садках (в основном от вибриоза и сходного с ним заболевания).

5. В ряде случаев необходимо проводить борьбу с обрастанием садков, особенно в южных морях. Например, в Азовском море садки интенсивно обрастают гидроидными полипами (*Cordylorhiza caspia*) и баянусами. Эффективных мер борьбы с этим обрастанием пока нет.

6. Для повышения надежности садковых хозяйств и расширения акватории морского рыбоводства в некоторых районах потребуются специальные волнозащитные устройства, преимущественно — плавающие.

Морское садковое рыбоводство, не требующее больших капиталовложений, не занимающее значительных земельных угодий и не расходующее пресную воду, имеет все возможности для широкого развития в нашей стране.

Азовское, а возможно, также Каспийское и Аральское моря будут основными водоемами по производству товарных осетровых, в том числе и бестера. Кроме того, в Азовском и Черном морях можно будет выращивать в садках камбалу-калкана, глоссу, ромба, барабулю, кефалей, бычков и др. Опыты по выращиванию в садках бычков в Таганрогском заливе дали обнадеживающие результаты, бычки за одно лето достигли в садках веса 200—250 г.

В Балтийском море возможно выращивание в садках, кроме лососевых рыб, также сиговых, угря, камбаловых, осетровых (в том числе и сибирского осетра), а также некоторых др.

По предварительным данным, морское садковое рыбоводство может быть весьма эффективным и рентабельным. Так, в 1975 г. садковое осетровое хозяйство в Таганроге получило прибыль в размере 8 тыс. руб. Садковое выращивание форели в Рижском заливе также становится рентабельным.

# КАСПИЙСКОЕ МОРЕ

## СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ ПО СОВРЕМЕННЫМ ДАННЫМ

**Ф. Д. Мордухай-Болтовской**

Институт биологии внутренних вод АН СССР

Под каспийской фауной подразумевается своеобразный комплекс организмов из разных систематических групп, обитающих в полном составе в Каспийском море. Этот комплекс считается автохтонным для Каспия и в основной массе эндемичным для всего Понто-Каспийского бассейна, хотя ряд входящих в его состав видов распространился за его пределы в другие бассейны.

В опубликованной мною сводке (Мордухай-Болтовской, 1960) приводится полный список известных в то время автохтонных видов в Каспии и каспийских видов в бассейне Черного, Азовского и Аральского морей и других бассейнах. По имевшимся в то время данным, в Каспии обитает не менее 329 видов многоклеточных из автохтонного комплекса, в Понто-Азовском бассейне — 141 вид, в Аральском море — 31 вид и за пределами бассейнов рек Понто-Азова и Арала — 20 видов.

За семнадцать лет, прошедших со времени выхода упомянутой сводки, изучение каспийской фауны значительно продвинулось. Этому весьма способствовала подготовка трех определителей по фауне беспозвоночных наших южных морей, вышедших из печати в 1968—1974 гг. («Определитель фауны Черного и Азовского морей», тт. I, II, III, 1968—1972; «Атлас беспозвоночных Каспийского моря», 1968 и «Атлас беспозвоночных Аральского моря», 1974). Была произведена ревизия каспийских губок, моллюсков и кладоцер (полифемоидей), обнаружена большая группа автохтонных каспийских форм среди остракод и нематод, у которых они не были известны; отдельные каспийские виды были найдены в других группах. Многие из каспийских видов, ранее не известные за пределами Каспия, были найдены и в бассейне Черного и Азовского морей, отчасти и Аральского.

В результате списки автохтонных видов в Каспии и каспийских видов в Понто-Азовском и других бассейнах значительно увеличились. Расширились и сведения об их распространении как за счет нахождения каспийцев в водоемах, в которых они ранее не были известны, так и за счет наблюдавшегося в последние десятилетия изменения ареалов многих видов.

Ниже приводятся все появившиеся за последние 17 лет в литературе новые данные по составу и распространению каспийской фауны.

## СОСТАВ КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ

### Каспийское море

*Protozoa*. Группа простейших в моей сводке 1960 г. не рассматривалась главным образом на основании тех соображений, что они вообще обладают средствами распространения вне водоемов, лишаящими смысла выделение эндемичных форм.

Однако находения последних десятилетий заставляют относиться более осторожно к данным по распространению простейших. Это особенно относится к фораминиферам, средства распространения которых ограничены.

Е. М. Майер (1968, 1972, 1974) обнаружила в Каспийском море 17 видов фораминифер, из которых 11 — эндемичные каспийские виды, 4 — эндемичные подвиды широко распространенных морских видов. Только два атлантических вида представлены типичными формами. В обедненном состоянии (11 видов) эта группа фораминифер обитает и в Аральском море, где найдено 8 каспийских видов и 2 подвиды. Таким образом, очевидно, имеется определенный автохтонный каспийский комплекс фораминифер. В Черном море он пока не обнаружен (Михалевич, 1968).

Очень богатая фауна инфузорий была обнаружена Ф. Г. Агамалиевым (Agamaliiev, 1967) в интерстициальных водах прибрежных песков Каспия, который нашел в псаммоне Каспия 119 видов инфузорий (и 12 не определенных до вида форм); большинство из них относится к морской фауне, только 4 вида солоноватоводных и 5 — пресноводных. Из найденных здесь видов 14 оказались новыми. Однако судить об их зоогеографическом значении трудно в связи с тем, что инфузории в псаммоне изучены очень недостаточно. То же относится к известной пока только из Каспия круглоресничной инфузории *Zoothamnium relagiscum* Sams (Атлас..., 1968). Напомню, что описанные Н. С. Гавевской из Байкала эндемичные для него инфузории оказались широко распространенными.

*Porifera, Coelenterata*. В. М. Колтун (1968) произвел ревизию каспийских губок и все числившиеся ранее 5 видов свел в один вид — *Metschnikowia tuberculata* Grimm. В бассейне Азовского, Черного и Аральского морей каспийские губки пока не найдены.

Среди кишечнополостных новых форм, которых можно было бы считать автохтонными, не было найдено. Вопрос о том, существует ли еще третий вид *Moerisiidae* «биполярных» пелагических полипов, который нашла А. П. Кусморская, остался нерешенным.

*Turbellaria*. Эта богатая автохтонными видами группа в Кас-

пии до сих пор осталась недоизученной. В своей сводке я привел, пользуясь всеми опубликованными к тому времени работами и письменным сообщением В. Н. Беклемишева, 39 форм, из которых точно определенных видов только 14, семь форм определено только до рода, а 18 совсем не определены, но, очевидно, относятся тоже к автохтонному комплексу.

В работе В. Н. Беклемишева (1963) описывается 6 новых видов *Oligochoerus* из Каспия. В определителе турбеллярий Каспия, составленном Ю. В. Мамкаевым (1968), приводятся все эти виды, а также два новых эндемичных вида триклад — *Polycelis schulmani* Gr. и *Pentacoelum caspium* Bekl., но не приводятся указанные в моем списке *Macrostomum ensiferum* Bekl. и *Acroghynchus relictus* Bekl. (а также не определенные до вида *Achoerus*, *Pseudoconvoluta*, *Aphanostoma*, *Monocelis*). Число определенных до вида эндемичных форм доходит до 20, но в числе эндемиков остаются точно не определенные *Convoluta* sp. и *Sogocelis* sp. sp. Ю. В. Мамкаев пишет, что в Каспии есть еще триклады, до сих пор не описанные.

Действительно, недавно появились работы Н. А. Порфирьевой и Р. Я. Дыгановой (1973) и Р. Я. Дыгановой (1976), в которых описываются три новых вида триклад из Среднего и Северного Каспия: *Dendrocoelum caspicum* Porf. et Dyg., *D. romanovaе* Dyg., *D. apodendrocoeloideum* Dyg.; к этому же роду относится описанный ранее О. Гриммом *Polycelis schulmani*. Таким образом, в Каспии известно уже 5 эндемичных видов планарий. Общее число автохтонных каспийских турбеллярий, точно определенных до вида, составляет теперь 23. Но, очевидно, эта группа в Каспии изучена еще не достаточно. За неимением других цифр мы принимаем, что автохтонных видов этой группы, согласно мнению В. Н. Беклемишева, 39.

**Паразитические гельминты.** Паразитирующие на рыбах трематоды, цестоды, нематоды и скребни в Каспийском море очень многочисленны, но, как еще давно было показано В. А. Догелем и Б. Е. Быховским, более чем на 90% состоят из широко распространенных пресноводных форм. Из эндемичных для Каспийского бассейна видов гельминтов многие живут на пресноводных рыбах; живущих на автохтонных каспийских рыбах насчитывается 14, и их я относил к каспийскому комплексу. Новые виды были обнаружены в Каспии из рода *Dactylogyrus*, но только *D. chraplowi* Vuch найден на каспийской рыбе сапе (*Abramis sapa*), а остальные — на чисто пресноводных рыбах. Вообще распространение этого огромного (около 500 видов) пресноводного рода недостаточно изучено и эндемизм его видов может оказаться временным.

**Свободноживущие Nematodes** Ранее было известно 3 эндемичных вида этой группы; позднее в Каспии указан еще один вид, ранее известный лишь для Арала, — *Adoncholaimus aralensis* Fil. (Атлас..., 1968) Недавно А. В. Чесунов (1976) нашел в



Каспии еще 2 вида, так что всего известно 6 видов, относящихся к Понто-Каспийскому комплексу. Кроме того, он нашел 15 новых форм, не определенных пока до вида. Как я и предполагал, среди нематод, видимо, существует значительная группа понтокаспийских автохтонов.

*Rotatoria*. За последние десять лет фауна коловраток Каспийского и Аральского морей была изучена Л. А. Кутиковой (1968, 1974), которая описывает для Каспия 32 формы (с вариететами), а для Арала — 57 видов, замечая, что в действительности число видов, особенно в Каспии, значительно больше. Не изучены коловратки отр. *Bdelloidea*, живущие у дна и среди песка.

Но в группе коловраток, благодаря их исключительной способности образовывать покоящиеся стадии или переживать безводное состояние во взрослой стадии, практически отсутствуют эндемики. Описанные из Каспия и Арала виды распространены и в других бассейнах, за исключением двух видов *Trichocerca* — *Tr. caspica* Tschug. и *Tr. heterodactyla* Tschug. Однако Н. Н. Харин (1968) сводит первый вид в синонимы с *Tr. marina* (Daday), известной из Средиземного и Балтийского морей. Вероятно, и второй вид недолго будет считаться эндемиком.

*Nemertini*. Из Каспия (и Арала) не известно ни одного вида немертин, если не считать найденных А. Н. Державиным мелких форм, видимо относящихся к широко распространенному и известному из Волги пресноводному виду (*Prostoma graecense*).

*Polychaeta, Oligochaeta, Hirudinea, Bryozoa*. Известные среди полихет 3 эндемичных вида из сем. амфаретид по-прежнему были находимы часто в Каспии, а два из них и в Понто-Азовском бассейне. Среди олигохет, кроме известных ранее 4 видов и одного подвида, Н. П. Финогеновой (1976) в Каспии найдена еще значительная группа из 13 эндемичных для Понтокаспия видов — 7 видов из семейства тубифицид, 4 — из энхитреид и 2 из люмбрикулид. Всего в Каспии насчитывается 17 эндемичных видов и 1 подвид олигохет, хотя в настоящее время трудно судить об их принадлежности к автохтонному комплексу.

Кроме известных ранее 3 автохтонных видов пиявок, в Каспии обнаружен четвертый вид — *Caspiobdella tuberculata* Epst. (Эпштейн, 1968). Новых автохтонных видов мшанок в Каспии найдено не было.

*Mollusca*. Представления о составе автохтонной группы каспийских моллюсков сильно изменились в результате ревизии этой группы, выполненной в 1960 г. Я. И. Старобогатовым, Б. М. Логвиненко и А. Н. Голиковым. Автохтонных видов, по их мнению, оказалось гораздо больше, чем было известно ранее, особенно среди гастропод.

*Lamellibranchia*. Состав каспийских дрейссен после вышеупомянутой ревизии не изменился (4 вида, из которых один образует 2, а один — 4 подвида), но, по Б. М. Логвиненко и Я. И. Старобогатову (1968), фактически в Каспии в настоящее время

осталось два вида — *Dreissena polymorpha* (Pal.) и *Dr. rostriformis* (Desh.), а *Dr. elata* (Andr.) и *Dr. caspia* Eichw. полностью или почти полностью вымерли, вытесненные вселившимся в Каспий митиластером.

Состав каспийских кардинид после ревизии изменился в сторону увеличения: видов *Didasna* насчитывается по-прежнему 8, но видов *Adasna* и *Monodasna*, которые объединены в один род *Hypanis*, в Каспии теперь вместо семи насчитывается девять. При этом *M. filatovae* низведена до подвида *Hypanis caspia*, но выделены два новых вида: *H. angusticostata* Logv. et Star. и *H. semipellucida* Logv. et Star. Кроме того, в Каспии к 1960 г. появилась *H. (=Monodasna) colorata* (Eichw.), видимо проникшая сама из Азовского моря.

Всего в Каспии насчитывается теперь автохтонных видов кардинид 17, а всех двустворчатых моллюсков — 21 вид.

*Gastropoda*. В моей сводке для Каспия приведено 32 вида гастропод, из которых 31 вид переднежаберных и 1 вид легочных.

В «Атласе беспозвоночных Каспийского моря» Б. М. Логвиненко и Я. И. Старобогатов (1968) приводят в два с половиной раза больше — 81 вид гастропод, из коих 78 переднежаберных и 3 легочных, причем пишут, что гастроподы Каспия изучены не полностью и в дальнейшем будут описаны еще некоторые формы. Добавляется 10 новых видов рода *Purgohydrobia* (у одного вида изменено название), 36 новых видов рода *Purgula*, 2 новых вида *Pseudanmicola*, 2 новых вида *Anisus*. Подавляющее число видов гастропод Каспия (72 вида) относится к одному семейству *Purgulidae* (раньше считали, что они относятся к сем. *Hydrobiidae* и *Micromelaniidae*). Все описанные из Каспия гастроподы должны считаться автохтонами, но многие из них встречаются в Понто-Азовском бассейне (где найдено довольно много эндемиков этой же группы).

*Crustacea*. Ракообразные — первая по числу видов группа каспийской фауны. Они более разнообразны и представлены большим числом семейств, чем моллюски. Ракообразные составляют более 40% фауны многоклеточных Каспия, что вполне оправдывает выражение К. А. Зенкевича, назвавшего Каспий «Рачьим морем».

Подкласс *Branchiopoda*, отряд *Cladocera*. Автохтонные формы этого отряда представлены исключительно группой (надсемейством) *Polyphemoidea*, объединяющей три семейства: *Polyphemidae*, *Cercopagidae*, *Podonidae* (Мордухай-Болтовской, 1967). Эта группа была подвергнута мною ревизии, в результате которой число автохтонных видов с 16 увеличилось до 25 (Мордухай-Болтовской, 1968; М.-Boltovskoi, Rivier, 1971). Представитель семейства *Polyphemidae* — *Polyphemus exiguus* G. Sars, которого я был склонен считать подвигом широко распространенного в пресных водах *P. pediculus*, оказался самостоятельным видом (Мордухай-Болтовской, 1968а; Буторина, 1969).

Семейство Cercoragidae расширилось за счет нахождения 4 новых видов: *Cercoragis longiventris* M.-Bolt., *C. spinicaudata* M.-Bolt., *C. beklemishevi* M.-Bolt., *C. ossiani* M.-Bolt. Сопоставление строения различных видов и особенно нахождение аральского подвида *C. pengoi* ssp. *aralensis* M.-Bolt. заставляет отказаться от самостоятельности рода *Aragis*, соединив его с *Cercoragis*. Своеобразнейшая группа церкопатид, насчитывающая ныне уже 14 видов, недостаточно изучена, и дальнейшее исследование может открыть в ней новые формы. Вместе с тем обнаружилась их необыкновенная морфологическая изменчивость, вследствие которой возникает сомнение в существовании некоторых видов (в частности, *C. neopilae*) и трудность разграничения других.

Семейство Podonidae также оказалось богаче формами, причем пришлось разделить его на три рода: *Evadne*, *Podonevadne*, *Cornigerius*. Видимо, в особые виды следует выделить считавшиеся ранее «формами» *E. prolongata* Behn. (Ривьер, 1966) и *P. angusta* (G. Sars). В роде *Cornigerius* в Каспии обнаружен новый вид *C. arvidi* M.-Bolt. и найденный еще С. А. Зерновым в 1901 г. в Азовском море *C. bicornis*, считавшийся ранее сомнительным. Виды подонид тоже очень полиморфны и обычно имеют по несколько внутривидовых форм.

Подкласс Соперода. В этой группе изменений почти не было. Из отряда Naupacticoidea по недосмотру в мою сводку не был включен второй эндемичный для Каспия вид рода *Schizopera* — *Sch. akatovae* Bor. (Боруцкий, 1953). Несомненно, гарпактиконды в Каспии изучены недостаточно; число их видов значительно больше восьми, указанных в «Атласе беспозвоночных Каспия» (Кун, 1968). Еще Г. О. Сарс (Sars, 1927) указывал для Каспия новый эндемичный род *Cletodina* с двумя видами, но не дал их описания. Эта группа, состоящая из очень мелких форм, ведущих придонный скрытый образ жизни, недостаточно изучена вообще, вследствие чего ныне известные только из Каспия виды могут быть найдены и в других морях. Так, считавшийся эндемичным и широко распространенный в опресненных и даже пресных водах Понто-Каспия *Limnocletodes behningi* Bor. был найден и в Иссык-Куле и Северном Китае (Боруцкий, 1974). Трудно сказать, распространился ли он туда из Понто-Арало-Каспия или жил там и раньше. Считая его автохтоном, получаем всего 15 видов автохтонных копепод в Каспии.

Подкласс Ostracoda. Среди остракод каспийские автохтоны ко времени составления сводки вообще не были известны. Указанные Г. Сарсом новые виды не были им описаны.

Исследование понтокаспийских остракод, начатое в 1960-х годах Е. И. Шорниковым, неожиданно обнаружило богатую фауну эндемичных для Каспия остракод. Из 27 найденных в Каспии в живом состоянии видов остракод 18 оказались эндемичными (Шорников, 1966а, 1968, 1970) для Понто-Каспия. Почти все они относятся к морскому семейству Cytheridae, к родам *Leptocythere*



и *Loxosoncha*. 11 из них были найдены также в Понтоазовском бассейне (Шорников, 1964, 1966) и три — в Арале (Шорников, 1974). Таким образом, в Понто-Каспии оказалась хорошо выраженная группа автохтонных остракод, не распространяющаяся за его пределы. Остракод Каспия изучал также Г. Р. Фарраджов (1967), обнаруживший здесь всего 43 вида *Leptocythere*. 3 вида из которых оказались новыми. Вместе с ними автохтонная группа остракод составит 21 вид.

Нахождение эндемичной понтокаспийской группы среди остракод представляет значительный интерес и несколько неожиданно при известной способности их переносить высыхание и перенос ветром даже во взрослом состоянии. Несомненно, что остракоды еще не полностью изучены и среди них будут найдены еще другие новые формы.

*Amphipoda*. Эта обширная группа высших раков, насчитывающая более 70 видов, представлена двумя семействами — *Gammaridae* и *Corophiidae*. Первое — самое богатое видами после *Pygulidae* (более 60 видов). Амфиподы подверглись незначительным изменениям. В «Атласе Каспийского моря» приводится 69 автохтонных видов амфипод (Бирштейн, Романова, 1968), т. е. на два вида меньше, чем в моей сводке, в которой указан 71 вид. В нем приводится как самостоятельный вид *Chaetogammarus behningi* (Mart.), считавшийся ранее подвигом *Ch. ischnus* и пропущенный мною по недосмотру *Gmelinopsis aurita* G. Sars. Но не включены *Dikerogammarus villosus* Mart. (возможно, действительно отсутствующий в Каспии, *D. palmatus* и *Corophium sowinskyi* Mart.

В «Атласе» с учетом вышедших после моей сводки работ А. Н. Державина и Г. М. Пятаковой (1962, 1967) и Г. М. Пятаковой (1962а, 1962б) включаются два новых вида *Niphargoides* — *N. carausui* Derz. et Pjat., вместо *Stenogammarus olearii* Derz., и *N. derzhavini* Pjat., раньше обозначавшийся как *Niphargoides* sp., впервые дано описание *N. (Pontog.) paradoxus* (Derz.) и *Gmelina brachyura* Derz.; ликвидируется род *Sowinskaya* (включается в *Gammarus*) и вводится род *Akerogammarus* Derz. et Pjat., к которому относятся бывшие *Gammarus knipowitschi* Derz. и *G. contiguus* Derz. Предложенный А. Н. Державиным *Corophium anodon* Derz. сводится в синоним с широко распространенным *C. volutator* (Pal.), т. е. исключается из автохтонной группы. Если из списка в моей сводке убрать *D. villosus* и *C. anodon*, но добавить *Ch. behningi* и *Gm. aurita*, общее число автохтонных амфипод не изменится.

Однако в дальнейшем Г. М. Пятаковой (Derzhavin et Piatkova, 1968) был описан еще один новый вид — *Niphargoides boltovskoi* Pjat.

В последние годы мною и С. М. Ляховым (Мордухай-Болтовской, Ляхов, 1972) в Волге был найден новый вид рода *Stenogammarus*, названный *St. dzjubani* M.-Bolt. et Liach. Эта на



ходка интересна тем, что представляет единственный случай нахождения в Волге вида, относящегося к эндемичному понтокаспийскому роду, но пока не известного из самого Каспия.

В Каспии, кроме того, мною был найден *Iphigenella shablen-sis* (Cag.), ранее описанный Кэрэушу и др. (Cărgăușu et al., 1955) из дельты Дуная как вид особого рода *Shablogammarus*<sup>1</sup>.

Общее число каспийских автохтонных амфипод в Каспии в настоящее время можно принять равным 74. Весьма возможно, что их в действительности больше, но некоторые формы еще не описаны.

Я не отношу к автохтонным, как и по другим группам, четыре формы амфипод арктического происхождения, хотя две из них представляют собою эндемичные виды, близкие к арктическим.

Недавно по вопросу о систематике каспийских гаммарид выступил Сток (Stock, 1974), который предложил перестроить ее, ограничив объем некоторых родов и введя 5 новых родов: *Obesogammarus*, *Wolgagammarus* — монотипический род, в который выделяется недавно описанный *St. dzjubani*, и три монотипических рода, выделенных из рода *Niphargoides*, — *Compactogammarus*, *Uroniphargoides* и *Paraniphargoides*. Сток считает самостоятельным видом *Pontogammarus olvianus* Sov., считавшийся синонимом *P. obesus*, но не признает самостоятельности *Dikergammarus palmatus*, так что, если принять его изменения, общее число видов остается тем же.

*Cumasea*. Эта в высшей степени характерная для Понто-Каспия группа подверглась лишь незначительным изменениям. В «Атласе Каспийского моря» не приводятся два вида, указываемые А. Н. Державиным (1951): *Stenocuma gracillima* Derz. и *Нугсаносума* sp. Derz., описание которых так и не появилось в литературе.

Недавно в материалах по Каспию была обнаружена совершенно новая форма, относящаяся к новому роду и названная *Carinocuma birsteini* M.-Bolt. et Roman. (Мордухай-Болтовской, Романова, 1973). Считая вместе с видами, указанными Державиным, всего в Каспии известно 20 видов кумовых, относящихся к 8 родам из одного семейства *Pseudocumidae*.

*Mysidacea*, *Isopoda*, *Decapoda*. В этих группах изменений в списке автохтонов не произошло. Раки рода *Astacus*, обитающие в бассейне Каспия, были выделены в особый подрод *Pontastacus* (Bott, 1950; Караман, 1962).

*Arachnoidea*. По-прежнему из Каспия известны 2 автохтонных вида клещей, хотя можно не сомневаться, что среди

---

<sup>1</sup> Другой вид *Iphigenella* — *I. acanthopoda* Gr. — был найден в большом количестве в Ириклинском водохранилище на р. Урал М. Л. Грандильевской, Дексбах и др. (1966), выяснившими тесную связь этого вида с речными раками, на которых он обитает как комменсалист.

совершенно почти неизученных клещей в Каспии найдутся еще другие автохтонные формы.

*Chordata. Cyclostomata.* К автохтонным круглоротым по-прежнему относится лишь каспийская минога.

*Pisces.* Состав рыб, которых можно считать автохтонными каспийскими, не изменился в отношении осетровых, сельдевых и карповых, но по бычковым произошли некоторые изменения. По В. И. Пинчуку (1968), бычок *Neogobius platystris* (Pall.) не может считаться самостоятельным видом, а представляет собою подвид *N. cerphalarges* (Pall.), обитающий в более соленых водах. С другой стороны, по Ф. С. Замбриборщу (1968), бычок «бубырь» *Pomatoschistus caucasicus* (Kawr.) относится к каспийскому роду *Knipowitschia*. Недавно Миллер (Miller, 1972) показал, что к этому роду относится и известный из Адриатического моря *Gobius ranizzae* Verga. Миллер предполагает, что оба эти вида — дериваты каспийского *K. longicaudata*, расселившиеся за пределы Понто-Каспия. Следовательно, *K. caucasica* может быть отнесен к автохтонным формам Каспия (*G. ranizzae* в Понто-Каспии нет). Общее число автохтонных каспийских рыб остается прежним (53 вида).

Подводя итог, приводим общее число автохтонных видов по группам: Protozoa (только Foraminiferida) — 11, Porifera — 1, Coelenterata — 4, Turbellaria — 39, Trematodes — 7, Cestodes — 5, Nematodes — 8, Acanthocephala — 1, Polychaeta — 3, Oligochaeta — 17, Hirudineae — 4, Bryozoa — 1, Lamellibranchia — 21, Gastropoda — 81, Branchiopoda (Cladocera) — 25, Copepoda — 16, Amphipoda — 74, Mysidacea — 16, Cumacea — 20, Isopoda — 1, Decapoda — 3, Acarina — 2, Cyclostomata — 1, Pisces — 53, всего 435 видов, а многоклеточных — 429 видов.

По-прежнему на первом месте стоят ракообразные — 176 видов; за ними следуют моллюски — 102 вида, особенно брюхоногие — 81, затем уже рыбы — 53 и турбеллярии — 39 видов.

Наиболее богатый видами отряд — переднежаберные гастроподы — 78 видов, далее амфиподы — 74 вида, затем высшие рыбы — 48 видов. К ним относятся и самые богатые видами семейства — пиргулиды, гаммариды и гобииды.

Таким образом, общее число автохтонных видов многоклеточных в Каспии, по современным данным, на 94 вида или приблизительно на 29% больше, чем было известно к 1964 г. Как мы видели, есть основания предполагать, что общее число автохтонов в Каспийском море еще больше. Дальнейшие исследования его фауны, особенно микробентической, несомненно обнаружат еще ряд таких видов. Прежде всего, очевидно, должно быть найдено немало специфически каспийских (или понтокаспийских) видов свободноживущих нематод и клещей; затем можно ожидать их среди недостаточно изученных копепоид (циклопов и гарпактикоид), остракод и турбеллярий. Возможно приращение числа видов гастропод, хотя не исключено и упразднение некоторых из

описанных видов: вообще эта группа еще нуждается в исследовании. Трудно сказать, окажутся ли эндемичные виды среди инфузорий. В целом каспийская автохтонная фауна, вероятно, насчитывает около полутысячи видов.

### Азовское и Черное моря

К настоящему времени число каспийских видов, известных из бассейна Азовского и Черного морей, как и известных из Каспия, значительно увеличилось.

Фораминиферы в Понто-Азове были исследованы В. И. Михалевич (1968), обнаружившей здесь 26 видов их. Почти все это средиземноморско-атлантические формы: найдено 3 новых, пока известных только из Черного моря, вида (и 2 новых подвида), но нет никаких указаний на их близость к каспийским. В опресненных районах фораминиферы остались неизученными.

Губки каспийского типа неизвестны. Среди кишечнополостных, как и раньше, остается три вида, но один из них *Moerisia taeotica* — стоит по-прежнему под сомнением, так как был найден за пределами Понто-Каспия.

Турбеллярии в Понто-Азове, к сожалению, до сих пор остались неизученными и никаких дополнений к тому, что было известно с них к 1960 г., сделать нельзя.

По паразитическим червям ~~для~~ <sup>данных не поступало.</sup> Черного моря Т. А. Платонова (1968) приводит 124 вида свободноживущих нематод, из которых 72, т. е. больше половины, не найдены в других морях и временно могут считаться «эндемиками». Однако судить о наличии каспийского элемента среди нематод очень трудно вследствие неизученности нематод в Каспии. Пока из черноморских лиманов известны 2 вида из тех, которые отнесены А. В. Чесуновым (1976) к понтокаспийскому комплексу: *Diplolaimella signifera* Par., *Spherolaimus cuneatus* Par.

По полихетам, пиявкам и мшанкам новых данных не поступало, но среди олигохет в черноморских лиманах Н. П. Финюгеновой (1968, 1972) найдено уже 5 видов, известных кроме того, только из Каспия: тубифициды *Potamothrix caspius* (Last.), *P. alatus* Fin., *Psammoryctides deserticola* sb. sp. *lastockini* (Yar.) и энхитреиды *Marionina mica* Fin., *M. brevis* Fin. Т. Г. Мороз и Н. Р. Павлова (1975) приводят для устьев Днестра 6 видов олигохет, которых относят к «пontoкаспийским», однако 4 из них не имеют никакого отношения к Каспию, хотя найдены пока только в бассейне Черного моря.

Значительные изменения претерпели моллюски. По О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатову (1972), всех каспийских двустворчатых 11 видов, причем среди кардинд. или, как их называет Гроссу (Grossu, 1973), лимнокардинд., — четыре вида: *Hypanis (Adacna) jalpugensis*, Н. (А.) *luciae*, Н. (А.) *dolosmiana* и Н. (Monodacna) *colorata* эндемичны для Понто-Азовского



бассейна. Хотя *H. cologata* теперь обитает в Каспийском море, считается, что она переселилась туда после образования Волго-Донского канала (Пирогов, 1970). *H. luciae* Bor. и *H. dolosmiana* Bor. были описаны 50 лет назад Борча (Borcea, 1926) под именем *Adaspa luciae* и *A. relicta* v. *dolosmiana*, а позднее сведены Гроссу (Grossu, 1962) до форм одного подвида *A. plicata relicta*. Если вспомнить, что эти формы были найдены только в одном небольшом водоеме (лагуне Головица дельты Дуная) и после Борча их никто нигде не находил, возведение их в ранг самостоятельных видов без переисследования по живым экземплярам представляется преждевременным.

Большую группу эндемичных для Понто-Азова форм называют А. Н. Голиков и Я. И. Старобогатов (1966, 1972) среди гастропод: *Theodoxus euxinus* (Cles.) и 10 новых видов пиргулид: *Caspiella makarovi*, *C. logvinenkoi*, *Turricaspiella pseudotriton*, *T. boltowskoji*, *T. lindholmiana*, *T. limanica*, *T. azovica*, *T. ismailensis*, *T. ostroumovi*, *T. milachevitchi*, а также несколько подвигов. Все эти формы были найдены лишь в азовско-черноморских лиманах и опресненных частях Азовского моря. Эта группа представляет совершенно исключительное явление среди каспийской фауны в Понто-Азове: из 18 обитающих здесь каспийских гастропод 11, т. е. 61%, оказываются эндемичными видами!

Всего среди 29 видов моллюсков каспийского типа в Понто-Азове эндемичными оказываются 15 видов, т. е. более половины. Эндемизм моллюсков чрезвычайно высок по сравнению с другими группами каспийской фауны.

Среди ракообразных он гораздо ниже. Каспийские клadoцеры — полифемонидеи, живущие в Понто-Азове, которых всего 5 видов, все обитают и в Каспии. Есть лишь понтоазовский подвид *Cornigerius maeoticus maeoticus* (в Каспии живет *C. m. hircus*). Вновь найден и подробно описан стоявший под сомнением, как очень плохо описанный, *Cornigerius bicornis* Zern., а также *C. horribilis*, оказавшийся аберрацией *C. maeoticus* (М.-Волтовской, 1964, 1967). В последнее время в днепровских и донских водохранилищах (особенно Цимлянском), по которым распространились каспийские полифемиды, были найдены формы, промежуточные между *Podonevadne trigona ovum* и *Cornigerius bicornis*, что заставляет переисследовать весь род *Cornigerius*.

Каспийских копепод в Понто-Азове насчитывалось 4 вида. Пятый вид — *Schizopera neglecta* Ak. — был найден В. И. Монченко (1967) в Днепровско-Бугском лимане. Он был обнаружен и в восточной части Средиземного моря, так что для этого вида, как для лимноклетодеса, возникает вопрос: распространился ли он за пределы Понто-Каспия или, наоборот, проник в Каспий из других бассейнов?

Найденные у западных берегов Черного моря (Apostolov, 1969) три новых вида гарпактикоид — морские формы. Описанные В. И. Монченко (1974а, 1974б) из устьев рек северо-запад-



ной части этого моря *Halicyclops validus* Mon. и *Schizopera borutzkyi* Mon. автор не относит к каспийскому комплексу, хотя склонен считать первого из них «древним эндемиком Понта».

Остракоды каспийского типа были найдены в опресненных районах Понто-Азова в количестве 13 видов, относящихся к преимущественно морскому семейству Cytheridae: *Leptocythere longa* (Neg.), *L. cymbula* (Liv.), *L. reticulata* Schorn., *L. pediformis* Schorn., *L. relictata* Schorn., *L. graciloides* Schorn., *L. stratiocostata* (Schw.), *L. quinquetuberculata* (Schw.), *L. bacuana* (Liv.), *L. lopatici* Schorn., *Loxoconcha lepida* Stepan., *L. immodulata* Stepan. и *Candona schweyeri* Schorn. (Шорников, 1964, 1966, 1969). Эндемичен для Понто-Каспия и *Tyrrhenocythere amnicola donetziensis* Dub., но это лишь подвид широко распространенного вида. Все остальные виды совершенно совпадают с живущими в Каспии, не составляя даже особых форм: только у двух наблюдается более развитая скульптура раковинки.

Амфиподы каспийского типа представлены в Понто-Азовском бассейне 42 видами. Ко времени составления моей сводки 4 вида из них не были найдены в Каспии: *Niphargoides intermedius* Car., *Stenogammarus compresso—similis* Car., *Gammarus* (?) *shablensis* Car., *Corophium maeoticum* Sow. Но первый, по всей видимости, представляет собой подвид каспийского *N. bogodini*, второй совпадает с живущим в Каспии *S. sahausi* (Державин и Пятакова, 1962), а третий, позднее включенный (Мордухай-Болтовской и др., 1969) в род *Iphigenella*, как указывалось выше, был недавно найден мною в Среднем Каспии. Что касается *C. maeoticum*, то в Каспии он до сих пор не найден. Следует, однако, заметить, что этот вид живет главным образом в обрастаниях, как и *C. sowinskyi* Mart., с которым он никогда не встречается вместе (вероятно, они находятся в острой конкуренции). В обрастаниях Каспия везде встречается только *C. sowinskyi*. Неясно также положение с *Dikerogammarus villosus* (Sow.), нахождение которого в бассейне Каспия подвергается сомнению. Этот вопрос остается открытым, пока не выяснилось систематическое положение этого вида. Сомнение вызывает каспийское происхождение *Cardiophilus baegi*, который, хотя и найден в монодакне, живет по крайней мере в трех средиземноморских видах кардиум (Elian, 1962).

Если оставить оба последних вида в числе каспийских автохтонов, общее их число в Понто-Каспии останется прежним (42).

По мизидам, кумовым и изоподам изменений по сравнению с 1960 г. не было. Автохтонных видов среди них соответственно 9, 11 и 1, а эндемичный среди них — только мизида *Hemimysis serrata* Vac. Эндемичные для Черного и Азовского морей кумовые *Iphinoë maeotica* (Sow.) и *I. elisae* Vac., по всей видимости, — средиземноморского происхождения (Бэческу, 1969).

Среди декапод эндемичным видом каспийского комплекса считался колхидский *Astacus colchicus* Kessler. Однако еще Ботт

(Bott, 1950) указал на то, что этот вид не относится к каспийскому подроду *Pontastacus* и ближе к преимущественно западноевропейскому широкопалому *A. astacus*. В последнее время С. Я. Бродский (1973, 1974) отнес колхидского рака к широкопалому в качестве его подвида *A. a. colchius* Kessl. Длиннопалый рак *A. leptodactylus* образует в Азовском бассейне особый подвид *A. l. cubanicus* Birst. et Vin.

Клещи пока представлены одним каспийским видом.

Рыбы вообще относятся к живущим в Каспии видам, но очень многие из них образуют понтоазовские подвиды (или представлены в Понто-Азове типичной формой, подвид которой обитает в Каспии). Это особенно относится к сельдевым и бычковым. Эндемичным видом каспийского типа считалась только тюлька — *Clupeonella abrau* (Mal.), обитающая в обособленных замкнутых озерах Абрау и Абулионд (в Малой Азии). Бычок *Relictogobius kryzhanovskii* Pčel., которого многие считали представителем эндемичного черноморского рода, оказался относящимся к роду *Gobius*, представляя собой, видимо, подвид средиземноморского *G. (Chromogobius) quadrivittatus* Steind. (Miller, 1965). Впрочем, я еще в 1960 г. выражал сомнение в его каспийском происхождении.

Фаунистические исследования последних 10—15 лет вообще значительно дополнили сведения о составе каспийской фауны в низовьях понтоазовских рек. Группа из 7—9 каспийских видов остракод найдена в дельте Дуная и Днестра (Шорников, 1964). Очевидно, их найдут потом в Днепровско-Бугской системе, где остракод пока никто не исследовал. В дельте Дона мной обнаружен *Niphargoides compactus* (в материалах 50-х годов), хотя раньше я считал, что этот род совершенно отсутствует в Азовском бассейне. В Разельмском лимане дельты Дуная найден *Sergoragis pengoi* (M.-Boltovskoi, Negrea, 1965). Низовья Дуная после обнаружения в них некоторых каспийских видов остракод, моллюсков и других групп оказались наиболее богатым очагом каспийской фауны в Понто-Азове, содержащим не менее 120 видов (в Днепровско-Бугской системе — 111 видов, но там пока не исследовали остракод; в остальных системах еще меньше). В Дунае, как и в Волге, число каспийских видов правильно уменьшается вверх по течению, но в районе скалистого участка у Железных Ворот (в 960 км от устья) число видов каспийских беспозвоночных резко падает (от 30 до 15); следующее сильное уменьшение их числа (до 5 видов) наступает с переходом к режиму горной реки (около 1800 км от устья) (Мордухай-Болтовской, 1968; Полішук, 1974).

Всего в настоящее время в водоемах бассейна Черного и Азовского морей известно 178 видов из каспийского автохтонного комплекса, т. е. на 38 видов больше по сравнению с 1960 г., или на 37 видов больше по сравнению с 1964 г., когда был опубликован сокращенный вариант моей сводки (M.-Boltovskoi,

1964а). Список каспийских видов в Понто-Азове увеличился примерно на 26%. По систематическим группам они распределяются так: Coelenterata — 3, Turbellaria — 2, Trematodes — 5, Cestodes — 4, Acanthocephala — 1, Nematodes — 3, Polychaeta — 2, Oligochaeta — 2, Hirudinea — 2, Bryozoa — 1, Lamellibranchia — 11, Gastropoda — 18, Crustacea — 88 (Branchiopoda — 5, Copepoda — 5, Ostracoda — 13, Amphipoda — 42, Mysidacea — 9, Cumacea — 11, Isopoda — 1, Decapoda — 2, Acarina — 1, Pisces — 32.

В целом это составляет около 41% числа автохтонных видов в Каспии, но если не принимать во внимание фораминифер и турбеллярий, состав которых в Понто-Азове почти не известен, окажется, что каспийский комплекс в Понто-Азове (176 видов) составляет несколько менее половины (46%) этого комплекса в Каспии (384 вида), т. е. это соотношение осталось примерно таким же, как и в 1964 г.

Можно не сомневаться, что дальнейшие исследования увеличат число каспийских видов в Понто-Азове. Как и в Каспии, следует ожидать нахождение эндемичных понтокаспийских нематод, турбеллярий, клещей, увеличение количества видов копепод, а кроме того, очевидно будут найдены и каспийские фораминиферы. Общее количество видов этого комплекса в Понто-Азове, наверное, превосходит 200.

Из обитающих в Понто-Азове каспийских видов эндемичными для этого бассейна можно считать 19 видов, а именно: 1 вид кишечнополостных (под вопросом), 4 вида двустворчатых, 11 видов гастропод, 1 вид амфипод, 1 вид мизид и 1 вид рыб.

Получается, что число эндемиков значительно возросло по сравнению с 1960 г.

Однако обращает на себя внимание то, что более 3/4 эндемичных видов (15) дают моллюски, хотя общее количество каспийских моллюсков, обитающих в Понто-Азове (29 видов) втрое меньше, чем ракообразных (88 видов). За истекшие 17 лет среди каспийцев-ракообразных в Понто-Азове число эндемиков уменьшилось, в частности, оказался в Каспии и эндемичный «род» *Shablogammarus*. Найденные среди остракод новые каспийские виды все оказались совершенно не отличающимися от живущих в Каспии. Почему же среди моллюсков оказалось так много эндемиков?

Очень низкий процент эндемизма в каспийском комплексе в Понто-Азове, на мой взгляд, объясняется тем, что этот комплекс в подавляющей массе проник в Понто-Азов в послеледниковые перед наступлением Новоэвксинской эпохи, т. е. сравнительно очень недавно, 10 тысяч лет тому назад (Мордухай-Болтовской, 1960). Наличие большого числа эндемиков среди моллюсков А. Н. Голиков и Я. И. Старобогатов (1966) объясняют тем, что среди них сохранились многие древнеэвксинские виды, такие, как реликты, пережившие период сильного осолонения Понто-Азова в Карангатскую эпоху. Вообще говоря, это не лишено



вероятности — какие-то остатки древнеэвксинской фауны могли сохраниться.

Но почему же эти элементы практически не сохранились среди ракообразных и других групп? Немногие эндемичные виды среди них, близкие к каспийским, а тем более подвида (которые образуются в разных районах в пределах Каспия или Понто-Азова), могли образоваться за период, истекший со времени разделения Каспия и Понто-Азова. Мы не можем найти среди них группу, которую можно было принять за сохранившиеся древнеэвксинские реликты.

Может быть, трансформация ракообразных идет настолько медленно, что со времени Древнеэвксина больших изменений у них не должно было произойти? Так, среди остракод мы встречаем современные виды даже в плиоцене (Шорников, 1969). Однако нельзя отрицать явную склонность к формообразованию, например, полифемоидей, образующих полиморфные виды и множество внутривидовых форм. То же относится к рыбам, которые хорошо изучены таксономически, и среди них в Понто-Азове нет ни одного эндемичного самостоятельного вида (только подвиды), за исключением живущей в замкнутых озерах экологической формы *Clupeopella abgai*.

В то же время если условия среды имеют значение для морфологических изменений, то подвижные, часто эвритопные и распространяющиеся далеко по рекам амфиподы, мизиды, полифемоидей, рыбы должны были скорее подвергнуться формообразованию, чем малоподвижные гастроподы, населяющие довольно ограниченные биотопы и географически небольшие пространства.

Не заключается ли причина сильных отличий в степени эндемизма моллюсков и ракообразных и рыб в том, что различна оценка таксономического значения морфологических признаков? Возможно, что авторы работ, описывающих многочисленные новые виды моллюсков в Каспии и Понто-Азове, переоценивают значение индивидуальной и экологической изменчивости в строении раковины. Вероятно, все же особенности строения сегментов и конечностей ракообразных имеют большее таксономическое значение, чем строение наружной раковины моллюска.

### Аральское море

В Аральском море каспийская фауна сравнительно с Понто-Азовом очень бедна. В своей сводке я насчитывал в Арале 31 вид каспийских беспозвоночных, из которых эндемичны для Арала 6 видов, турбеллярий, 1 вид нематод и, может быть, 1 вид мшанки, т. е. всего 8 видов, и некоторые подвиды моллюсков и рыб. Правильнее было бы считать, что каспийских видов 29, так как не определенных до вида нематод и мшанку *Victorella bergi* (не сходную с каспийскими) не следовало относить к этой группе.



В настоящее время по фауне Арала поступили новые сведения.

В Аральском море обнаружено 11 форм фораминифер, совпадающих с живущими в Каспии; из них 7 относятся к каспийским автохтонам (Майер, 1974).

Турбеллярий каспийского типа оказалось не 8, как считалось ранее, а 7, так как один вид встречается и в Атлантике; из них еще 2 были найдены в Каспии и эндемичных для Арала остается теперь 3 вида. Это *Microdalyellia bergi* Bekl., *Phonorhynchoides flagellatus* Bekl., *Kirgisella forcipata* Bekl. (Мамкаев, 1974). Вследствие неизученности этой группы очень вероятно, что и они будут найдены в Каспии.

Новых каспийцев среди плоских, круглых и кольчатых червей обнаружено не было: по-прежнему (под большим вопросом) известен один вид нематод (найденный и в Каспии). Коловратку *Trichocerca heterodactyla*, как и не определенную до вида олигохету *Chaetogaster* sp. (Гаврилов, Семерной, 1974), едва ли следует причислять к каспийскому комплексу.

Среди кладоцер в Арале встречается 4 каспийских вида полифемонидей, из которых один — *Cercopagis pengoi* ssp. *agalensis* M.-Bolt. — образует ясно выраженный подвид, а подониды образуют внутривидовые формы, отличающиеся от каспийских.

Из копепод к каспийским можно отнести гарпактиконду *Limnocalanus behningi*, о которой уже говорилось; есть еще три эндемичных вида: *Schizopea agalensis* Bor., *Sch. reducta* Bor. и *Enhydrosoma birsteini* Bor.; возможно, что они относятся к каспийскому комплексу, но судить об этом трудно уже хотя бы потому, что аральская фауна гарпактиконд исследована лучше каспийской и в Каспии они не найдены. Из остракод в Аральском море известно 2 каспийских вида — *Amnicythere cymbula* и *Loxosonchissa immodulata*, совпадающие с живущими в Каспии, и один подвид. Высшие ракообразные каспийского типа (не считая акклиматизированных мизид), как ни странно, в Арале почти отсутствуют, чем он резко отличается от Понто-Каспия. Известен только один вид амфипод — *Pontogammarus agalensis* (Uij.), живущий и в Каспии; однако в последние годы в самом Аральском море он почти не встречается (Мордухай-Болтовской, 1972).

Из клещей известен один каспийский вид.

Моллюски представлены в Арале несколько богаче. Есть два каспийских вида дрейссен, представленные эндемичными подвидами, и два вида кардинид *Hydrobia*, тоже в виде эндемичных подвидов (в моей сводке значился один вид кардинид). Из гастропод известно 3 вида каспийского типа, из которых один — *Caspihydrobia husainovae* Star. — эндемичен для Арала.

Среди рыб насчитывается 4 каспийских вида (один образует аральский подвид).

Всего в Аральском море в настоящее время определено извештен 41 вид каспийского происхождения, если не считать мшанок и новые аральские виды гарпактикоид; а с ними вместе — 45 видов. Из них эндемичны для Арала 4 вида (а с упомянутыми формами — 8 видов).

Таким образом, каспийская фауна в Арале оказалась примерно на треть богаче видами, чем было известно ранее. В общем она по сравнению с Понто-Азовом очень бедна, в четыре-пять раз беднее. Интересно, что и по составу она сильно отличается от понтоазовской. В ней относительно богато представлены из многоклеточных турбеллярии, кладоцеры, двустворчатые моллюски, в то время как в Понто-Азове преобладают высшие раки, рыбы, брюхоногие моллюски.

Состав каспийской фауны в Понто-Азове и Арале и эндемичные элементы в Понто-Азове и Арале показаны в приложении.

### РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ

Картина распространения каспийской фауны за последние пятнадцать лет изменилась. Продолжающиеся фаунистические и экологические исследования дали много новых находений каспийских видов, но вместе с тем показали, что во многих местах они исчезли. Одновременно происходило два процесса: сокращение ареалов и расширение ареалов каспийских видов. Современное распространение каспийской фауны есть результат взаимодействия этих двух процессов. В общем подтверждается высказанный мною в 1960 г. прогноз, что у части этой фауны, не способной к активным переселениям и приспособлению к неустойчивости режима, ареал будет постепенно сокращаться; у другой же, более подвижной и эврибионтной части, напротив, будет расширяться.

### СОКРАЩЕНИЕ АРЕАЛОВ

Сокращение ареалов шло вообще под влиянием изменений режима водоемов.

Одна из причин сокращения ареалов каспийцев — повышение солености, особенно в Понто-Азовском бассейне, где осолонение морского типа (с преобладанием хлоридов) очень неблагоприятно для каспийских видов. Повышение солености произошло в Таганрогском заливе, где сократились площади, занимаемые биоценозами с преобладанием каспийских форм — монодакны и дрейссены, обитавшими в олигогалинной зоне (Некрасова, 1972). В результате осолонения открытого Березанского лимана исчезли жившие в нем некоторые каспийские виды (Гринбарт, 1965). Осолонение Гебедженского (Варненского) озера в Болгарии вследствие расширения его связи с морем вызвало гибель нескольких каспийских видов и, исчезновение одного из самых интересных ракообразных — полифемоидеи *Cercorepris pengoi*.

Очевидно, значительно уменьшилась площадь, занимаемая каспийскими биоценозами в Северном Каспии вследствие понижения уровня Каспийского моря.

Сильное уменьшение численности многих каспийских видов наблюдается в последние годы в Аральском море. В 1971 г. некогда развивавшаяся в массах дрейссена встречалась там редко, еще реже — адакны (*Hypaniss*), а единственную амфиподу — аральского понтогаммара — в самом море вообще не удавалось найти (Мордухай-Болтовской, 1972). Но причина здесь заключается скорее не в осолонении Арала (на 1,5—2‰), а в ухудшении условий питания вследствие обсыхания большинства зарастающих заливов.

Значительное сокращение ареалов каспийских видов наблюдалось в Волге и других реках Понто-Каспия, подвергшихся гидротехнической реконструкции. Известно, что при образовании на реке озерообразного водохранилища с почти непроточной водой и иловыми отложениями каспийская фауна, почти вся реофильная, исчезает. В Волге, превратившейся в каскад водохранилищ, начиная со второй половины 50-х и в течение 60-х годов нарушилась сложившаяся за тысячелетия стройная картина распространения каспийских высших ракообразных вверх по реке (более 30 видов в низовьях, постепенное уменьшение вверх по течению до 10—11 к Средней Волге и до 3—4 наиболее крупных или живущих в прибрежьи и обрастаниях форм к Верхней Волге, Оке и Каме). «Передовые» каспийские виды, заселявшие всю Среднюю Волгу (и частично нижние участки Верхней), — мизиды *Paramysis ullskyi*, амфиподы *Pontogammarus sarsi*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *Corophium curvispinum* (не считая распространившихся в другие бассейны речного рака и дрейссены) — выше Оки совершенно исчезли. Ниже Оки, на незарегулированном участке Волги некоторые из них еще сохранились; сохранились также в виде оторванных от основного ареала популяций в части притоков верховьев и в низовьях Камы и в некоторых участках Оки. Ниже устья Оки, в Куйбышевском водохранилище, они также сохранились, и к ним присоединяются еще некоторые виды каспийцев.

Исчезновение каспийских видов наблюдалось во многих местах еще до сооружения водохранилищ явно под влиянием бытового и промышленного загрязнения, как это хорошо видно по незарегулированной Оке и речному участку Волги между Рыбинским и Горьковским водохранилищами. По всей видимости, многие каспийские виды, в том числе *Corophium curvispinum*, *S. wolinskyi* и мизиды *Paramysis* могли бы быть хорошими показателями и органического (бытового), и промышленного загрязнения (Громов, 1971; Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976). Следует заметить, однако, что так называемое тепловое загрязнение (подогрев сбросными водами ТЭС) многие каспийские виды переносят хорошо. В зоне подогрева Конаковской ГРЭС в большом

количестве развивается дрейссена, в прудах — охладителях Кураховской ГРЭС — наблюдалось интенсивное размножение *Pontogammarus robustoides* (Китицына, 1971).

Из Верхней и Средней Волги, Оки и Камы исчезли приходившие ранее во время нерестовых миграций все каспийские сельди и осетровые (в небольшом количестве сохранилась стерлядь, постоянно живущая в реке). Нечто подобное происходило и в реках Днепр и Дон.

Таким образом, ареал распространения многих каспийских видов по внутренним водоемам уменьшился. Однако одновременно происходил и противоположный процесс.

### РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛОВ

Расширение ареалов может быть естественным и искусственным.

Естественное расширение ареалов шло помимо желания человека, хотя часто осуществлялось за счет антропогенных факторов при помощи судоходства.

В системе Волги прежде всего чрезвычайно сильно расселилось и увеличилось количество дрейссены *Dreissena polymorpha*, что отмечалось уже в конце 1950-х годов. Хотя она не проникла, по крайней мере в заметных количествах, выше г. Калинина и Шексны, во всех водохранилищах (кроме Иваньковского) на плотных субстратах ее много; местами дрейссена образует массовые скопления и причиняет вред гидротехническим сооружениям. Развитию дрейссены благоприятствует отсутствие летом течения, сносившего велигеров в условиях реки.

Наблюдалось также продолжающееся, начавшееся тысячелетия назад распространение некоторых видов ракообразных вверх по течению реки. Кроме описанного уже в литературе ранее проникновения мизиды *Paratysis ullskui* в Шексну, в 1960—1961 гг. было обнаружено продвижение приблизительно на 800 км вверх, до Юрьевца, гаммариды *Pontogammarus obesus*, ранее не заходившей выше Ульяновска (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976). Изопода *Jaega sarsi* в 1969 г. была обнаружена в Каме до устья р. Белой, а ранее не поднималась выше Средней Волги (Ляхов, Мордухай-Болтовской, 1973). Расселение этой мелкой формы могло идти и в обрастаниях судов. В Волге выше Чебоксар и в Каме выше устья Белой найден ранее неизвестный *Stenogammarus dzjubani* (Мордухай-Болтовской, Ляхов, 1973). (Возможно, впрочем, что его принимали за *St. masicus*, который указан для этих районов). В Волгоградском водохранилище найден моллюск *Theodoxus pallasi*, ранее не встречавшийся выше дельты Волги (Кирпиченко, Ляхов, 1963) <sup>1</sup>.

<sup>1</sup> В бассейн Каспия (в Нижнюю Волгу) проник из Азовского бассейна *Lithoglyphus naticoides* (Пирогов, 1972), но этот вполне пресноводный вид не относится к каспийскому комплексу.



В нижнюю часть Куйбышевского водохранилища проникли в 1968—1970 гг. каспийские бычки *Neogobius melanostomus* и *Benthophilus stellatus*, ранее, как и другие бычки, не выходившие за пределы низовий (Шаронов, 1971; Гавлена, 1970, 1973). Все Куйбышевское водохранилище, Волгу до Суры и низовья Камы в 1963—1966 гг. заселила тюлька *Clupeonella delicatula caspia*, ставшая здесь массовой рыбой.

В расселении тюльки сыграло роль образование озерообразного большого водохранилища. На Волге, Дону и Днепре это и дало возможность вселения каспийских полифемоидей, три вида которых (*Cercoragis pengoi*, *Podonevadne trigona ovum* и *Cornigerius maeoticus*) в 1962—1970 гг. были обнаружены в Цимлянском, нескольких днепровских, а последний — и в Волгоградском водохранилищах (Мордухай-Болтовской, 1965; Шейнин, 1964; Гламазда, 1971; Вьюшкова, 1971). По Днепру они достигли Кременчугского водохранилища и, по всей вероятности, проникнут в лежащие выше днепровские и волжские водохранилища. Полифемоиды, несомненно, попали в водохранилище пассивно, с балластной водой судов или вместе с перевозимыми для акклиматизации высшими раками. Выше упоминалось, что в водохранилищах *P. trigona ovum* образовала различные формы, переходные к *Cornigerius bicornis*.

Появление полифемоидей в водохранилищах подтверждает мое предположение, что планктонные каспийские виды не были ранее обнаружены в пресных водах не потому, что избегали их, а потому, что не могли активно вселяться в реки.

*Cornigerius* в Волгоградском водохранилище принадлежит к понтоазовскому подвиду *C. maeoticus maeoticus*, проникшему, очевидно, через Волго-Донской канал. Считают, что тем же путем проникла в это водохранилище и в низовье Волги и понтоазовская кардина монодакна (*Hypanis colorata* Eich.) (Воробьев, Пирогов, 1969).

Распространение каспийцев вверх по течению наблюдалось и в Дунае. В озере Балатон появился бычок *Neogobius fluviatilis* (Vigo, 1972).

Удивительно чрезвычайно далекое распространение вверх по Дунаю мизиды *Limnomysis benedeni* и особенно полухеты *Hypania invalida*. Оба вида в других реках не поднимаются выше низовьев, не способны преодолевать порожистые участки и не живут в обрастаниях. Лимномизис найдена в Чехословакии (выше 1700 км от устья), а гипания уже в пределах ФРГ, в водохранилищах на расстоянии 2200—2250 км от устья, причем в массовом количестве. В этот же район проникают еще вообще поднимающиеся очень высоко по рекам *Jaera* и *Cerophium curvispinum*, а также дрейссена (Weber, 1964; Kothe, 1968).

Наличие гипании здесь невозможно объяснить ее сохранением, как реликта Сарматского бассейна (Kothe, 1968) и приходится предполагать факт ее случайного заноса судами. В Днестре

установлено распространение нескольких видов гаммарид и корофинд на 850—1100 км от устья (Дедю, 1967), по Н. С. Ялынской (1965), дикерогаммары проникли даже в истоки Днестра.

Следует, однако, заметить, что в ряде случаев естественное распространение каспийцев прекращается при изменении условий под влиянием антропогенных факторов. Так, мизида *Parathysis ullskyi*, обнаруженная в 1955—1958 гг. в Шексне, в 1960-х и 1970-х годах уже не встречалась. Видимо, она погибла от насыщения воды массой минеральных взвесей во время перестройки Волго-Балтийского водного пути. Гаммариды *Pontogammarus obesus* уже к 1969 г. в Горьковском водохранилище не встречалась, но неизвестно, исчезла ли она под влиянием ухудшения условий обитания или вследствие вытеснения акклиматизированным и размножившимся здесь в больших количествах байкальским бокоплавом *Gmelinoides fasciatus* (Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1971). Появившийся в 1970 г. в Волгоградском водохранилище *Cornigerius maeoticus* при обследовании этого водоема в 1975 г. уже не был найден.

Как известно, ряд каспийских видов уже давно расселился за пределы Понто-Каспия. Список 20 таких видов я приводил в своей сводке. Имея в виду только те виды, которые распространились сами (вне связи с акклиматизацией), мы можем сделать к этому списку следующие дополнения.

В Балтийском море, по указанию П. К. Шивицкиса (1960), и Гасюнаса (1968), появился моллюск *Theodoxus pallasi* Lindh. К числу каспийских рыб, выселившихся за пределы Понто-Каспия в Адриатику, теперь относят и *Knipowitschia* (= *Rotatoschistus*) *caucasicus* (Kawr.), а может быть, и другие виды этого рода в Адриатике (Miller, 1972).

В Малой Азии Сток (Stock, 1974) недавно обнаружил гаммариду каспийского типа, которую назвал *Obesogammarus turgarum* Stock. В бассейне Эгейского моря на Балканском полуострове был найден рак *Astacus astacus colchicus* (Karaman, 1962). В бассейне Эльбы и Рейна, а также в верховьях Дуная были обнаружены турбеллярии *Oligochoerus limnophilus* Ax et Dorjes, относящиеся к чисто каспийскому роду, виды которого до сих пор не встречались за пределами Понто-Каспия.

Как упоминалось выше, относимые обычно к каспийскому комплексу гарпактиконды *Limnocletodes behningi* и *Schizopera neglecta* найдены за пределами Понто-Арал-Каспия (первый в Иссык-Куле и Китае, второй — в Средиземном море).

Продолжалось распространение некоторых видов по атлантическому бассейну. Дрейссена заселила уже почти всю Европу (не найдена только в Норвегии) (Morton, 1969). *Corophium curvispinum* появился в некоторых других реках Англии. *Chaetogammarus ischnus*, кроме Вислы, заселил другую балтийскую реку — Неман (Гасюнас, 1963). Этот вид был также найден в открытых частях Черного моря с нормальной черноморской со-

леностью, оказавшись, таким образом, весьма эвригалинным (Мордухай-Болтовской, 1970).

Таким образом, общее число животных каспийского комплекса, найденных за пределами Понто-Каспийского бассейна, теперь достигает 25 видов. Из них несколько видов не совпадают с ныне живущими в Каспии. Таковы гаммариды *Dikergammarus spandli* (Kar.), *Pontogammarus boeoticus* Schell., *Obesogammarus turcicum* Stock, мизиды *Paramysis kosswigi* Bac., *P. lacustris turcica* Bac., распространенные в Малой Азии и Балканском полуострове. Эти виды можно рассматривать как реликты эпохи более широкого распространения каспийской фауны, может быть Древнеэвксинского или более древних бассейнов (М.-Волтовской, 1964) <sup>1</sup>.

Искусственное расширение ареалов происходило в результате акклиматизации новых для водоемов видов, намеренно переселяемых в целях обогащения их фауны.

Каспийские беспозвоночные были излюбленным объектом акклиматизации в нашей стране и составляли более 3/4 всех перевозившихся беспозвоночных. Обзор работ по акклиматизации водных беспозвоночных, проводившихся в СССР, был недавно опубликован Ц. И. Иоффе (1973, 1975) и А. Ф. Карпевич (1975), а П. А. Журавель (1975) сопоставил все факты успешной акклиматизации каспийских форм.

Наиболее популярным объектом пересадок были мизиды рода *Paramysis*, особенно *P. lacustris* (= *P. kowalewskyi*), *P. intermedia*, в меньшей степени — *P. ullskyi*, *P. baeri*, а также *Limnomysis benedeni*.

Акклиматизация мизид была успешной в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах (*P. intermedia*, а в последнем также *P. lacustris*) (Бородич, Гавлена, 1970; Гудкова, 1967), в Ириклинском водохранилище на р. Урал (те же виды) (Грандлевская-Дексбах и др., 1976), в Манычских водохранилищах (Круглова и др., 1975). Особенно массовое развитие мизид наблюдалось в середине 60-х годов, по М. П. Мирошниченко (1965, 1975), в Цимлянском водохранилище<sup>2</sup>. *P. lacustris* прижилась в нескольких водохранилищах по Днепру (Зимбалевская и др., 1972), в Дубоссарском и некоторых мелких водохранилищах Молдавии вместе с *Limnomysis* (Дедю, 1967).

Более важное зоогеографическое значение имела акклиматизация мизид в других бассейнах. В 1960—1961 гг. они были пересажены в Каунасское водохранилище на р. Неман, где

<sup>1</sup> Шесть новых видов гастропод из эндемичного каспийского рода *Caspioglyptodon* были недавно описаны Я. И. Старобогатовым и З. Иззатуллаевым (1974) из реки в юго-восточной части Таджикистана, но только в виде пустых раковин, так что о значении этой находки судить трудно.

<sup>2</sup> М. П. Мирошниченко (1975) приводит для этого водохранилища 32 вида (1) каспийских ракообразных, однако из них около половины, несомненно, определены ошибочно.



прижились и в массах размножились, особенно *P. lacustris* (Гасюнас, 1963). Позже там акклиматизировалась даже *Hemimysis anomala* (Гасюнас, 1968). Здесь образовался, как пишет П. А. Журавель (1965), новый «мощный очаг» каспийской фауны, из которого материал для акклиматизации потом брали для пересадки в другие водоемы, в том числе Кегумское водохранилище на Даугаве, где мизиды тоже прижились. По Неману и Даугаве мизиды спустились до Балтийского моря, где *P. lacustris* была найдена у берегов Эстонии и в заливе Куршю-Марес и даже в южной части моря (Лукшенас, 1967). Эта мизида успешно акклиматизировалась также в озере Дуся, а в соседнем маленьком озере прижилась мизида *Limnomysis* (Гасюнас, 1975).

Очень удачной оказалась пересадка мизид в озере Балхаш, где четыре вида *Paramysis* (*P. lacustris*, *P. intermedia*, *P. ullskeyi*, *P. baeri*) образовали мощные популяции, интенсивно используемые в пищу рыбами (Тютеньков, 1963; Воробьева, Тютеньков, 1976). В 1962 г. парамизисы были перевезены и вскоре прижились в Каттакурганском водохранилище на р. Зеравшан (Ледяева, 1969), в 1963—1964 гг. в Каракумском на р. Сырдарье (Ахроров, 1969), а в 1969—1970 гг. в Каркидонском водохранилище у г. Ферганы (Мухамедиев, Умаров, 1972).

Еще раньше парамизисы были перевезены в Аральское море, где после 1961 г. широко распространились (Кортунова, 1965; Мордухай-Болтовской, 1972). Наконец в 1969—1970 гг. мизиды акклиматизировались в озере Иссык-Куль (Фолиян и др., 1972).

В результате область распространения каспийских мизид сильно расширилась на восток и на запад, в меньшей степени — на север (до 58—60° с. ш.), но она не сплошная, как показано у А. Ф. Карпевич и Е. Н. Боковой (1970), а состоит из обособленных ареалов. Из них озера Балхаш и Иссык-Куль — самые восточные в настоящее время местообитания каспийской фауны (не считая расселявшихся по морю *Cordylophora* и *Victorella*).

Каспийские полихеты *Hypania invalida* и *Hypaniola kowalewskyi* были акклиматизированы в Манычских водохранилищах и Балхаше, а первая также в Цимлянском и Запорожском водохранилищах (Мирошниченко, 1964; Круглова и др., 1975). В этих же водоемах прижился моллюск монодакна *Hypanis colorata*, образовавший в Балхаше массовые популяции (Воробьева, 1972; Журавель, 1975; Круглова и др., 1975). Однако дрейсена *D. polymorpha*, неожиданно самостоятельно появившаяся в этом озере, через несколько лет исчезла (Воробьева, 1975). Как известно, она уже и ранее появлялась в Балхаше, на что указывали находки пустых раковин (Абросов, 1973). Из амфипод в Балхаше и на Манычах прижилась корофинда *Corophium curvispinum*, а в Каунасском водохранилище и озере Дуся —



гаммариды *Pontogammarus robustoides*, *P. crassus*, *Chaetogammarus wagrachowskyi* (Гасюнас, 1975).

Из каспийских рыб пересаживались с целью акклиматизации в другие водоемы некоторые осетровые. Успешно акклиматизировались в бассейне Балтийского моря стерлядь и каспийский (русский) осетр, распространившийся по большой акватории моря (Мильштейн, 1975; Каиров, Костричкин, 1970). Пересаженная же в Аральское море еще в 1948 г. севрюга, попадавшая в уловах в первые годы, в дальнейшем перестала там встречаться (Быков, 1970).

Нередко вместе с теми видами, которые предполагалось акклиматизировать, попадали другие, которые также приживались в новом водоеме, а иногда именно они и приживались, а первые исчезали. Так, в Аральское море было случайно перевезено 6 видов каспийских бычков (*Neogobius syrtan*, *N. melanostomus*, *N. kessleri*, *N. bathybius*, *N. fluviatilis*, *Proterorhinus marmoratus*) и креветки (*Palaemon*); и те, и другие вскоре размножились там в массах (Баимов, 1966; Карпевич, 1968).

Подводя итог этому разделу, мы видим, что часть каспийской фауны расширяет свой ареал — отчасти за счет естественного распространения по рекам и водохранилищам, но преимущественно за счет искусственного расселения некоторых форм с целью акклиматизации.

Однако большее значение имеет наблюдающееся во многих районах Понто-Каспийского бассейна исчезновение отдельных каспийских видов или сокращение их ареалов, происходящее под влиянием изменения режима водоемов и их бытового и промышленного загрязнения. Во многих случаях они заслуживают охраны. Это прежде всего виды, представляющие интерес в морфологическом или биологическом отношении, не могущие активно расширять свой ареал и не выносящие значительного изменения условий. К их числу относятся, например, наиболее характерные для Понто-Каспия полифемоидеи (особенно *Sergoragis*, *Cornigerius*), кумовые (особенно *Pterocuma*), некоторые мизиды (*Hemimysis*) и амфиноды, полихеты-амфаретиды.

Оптимальные условия, при которых наблюдается их наибольшая численность, создаются в слабосоленоватых (или даже совсем опресненных) водоемах в районе низовьев или устьев понто-азовских рек, отличающихся обычно высокой продуктивностью. Одним из таких водоемов был Бугский лиман. Постоянный подпор со стороны Днепровского лимана создавал здесь слабoproточную олиго- и нижнемезогалинную зону со сравнительно малоизменчивой соленостью. В этом водоеме каспийская фауна была всегда чрезвычайно богата, что дало повод еще А. А. Остроумову (1902) назвать Бугский лиман «уголком древнего плиоценового моря, заброшенным в глубь материка». Развитие промышленности и растущее народонаселение в бассейне

**Состав каспийской фауны за пределами Каспийского моря**

Вид	Бассейн Черного и Азовского морей	Бассейн Аральско- го моря	За преде- лами Понто- Арало- Каспия	Бассейн Каспийского моря
<i>Foraminifera</i>				
1. <i>Ovammmina leptoderma</i> Mayer	—	+	—	+
2. <i>Ammoscalaria verae</i> (May- er)	—	+	—	+
3. <i>Birsteinella macrostoma</i> Mayer	—	+	—	+
4. <i>Gaudryinella perexilis</i> Mayer	—	+	—	+
5. <i>Florilus trochospiralis</i> Mayer	—	+	—	+
6. <i>Elphidium shochinae</i> May- er	—	+	—	+
7. <i>Elphidiella brotzkajae</i> Mayer	—	+	—	+
<i>Hydrozoa</i>				
1. <i>Cordylophora caspia</i> (Pall).	+	—	+	+
2. <i>Polypodium hydriforme</i> Uss.	+	+	+	+
3. <i>Moerisia maeotica</i> (Ostr.)	+	—	+	+ (аккл.?)
<i>Turbellaria</i>				
1. <i>Mecynostomum agile</i> (Bekl.)	—	+	—	+
2. <i>Promonotus orientalis</i> Bekl.	—	+	—	+
3. <i>Kirgisella forcipata</i> Bekl.	—	+	—	—
4. <i>Gieysztoria bergi</i> (Bekl.)	—	+	—	—
5. <i>Byrsophlebs geniculata</i> Bekl.	—	+	—	+
6. <i>Phonorhynchoides flagel- latus</i> Bekl.	—	+	—	—
7. <i>Pontaralia relicta</i> (Bekl.)	—	+	—	+
8. <i>Oligochoerus limnophilus</i> Ax et Der.	+	—	+	—
<i>Monogenolda</i>				
1. <i>Dactylogyrus propinquus</i> Bych.	+	+	—	+
2. <i>D. chalcalburni</i> Bych.	+	+	—	+
3. <i>D. mallaenus</i> Linst.	+	+	—	+
<del>4. <i>D. chramidi</i> Bych.</del>	—	—	—	—
5. <i>D. irisi</i> Bych.	+	—	—	—
6. <i>D. kulvieci</i> Bych.	—	+	—	+

Продолжение

Вид	Бассейн Черного и Азовского морей	Бассейн Аральско- го моря	За преде- лами Понто- Арало- Каспия	Бассейн Каспийского моря
<i>Trematodes</i>				
1. <i>Scrjabinopsolus acipense- ris</i> Ivan.	+	—	—	+
<i>Cestodes</i>				
1. <i>Caryophyllaeus fimbriceps</i> Chlop.	+	—	—	+
2. <i>Proteocephalus gobiorum</i> Dog. et Bych.	+	—	—	+
3. <i>Eubothrium clupeonellae</i> Dog. et Bych.	+	—	—	+
4. <i>E. acipenserinum</i> (Chol.)	+	—	—	+
<i>Acanthocephala</i>				
1. <i>Leptorhynchoides plagice- phalus</i> West.	+	—	—	+
<i>Nematodes</i>				
1. <i>Adoncholaimus aralensis</i> Fil.	—	+	—	+
2. <i>Diplolaimella signifera</i> Par.	+	—	—	+
3. <i>Sphaerolaimus cuneatus</i> Par.	+	—	—	+
4. <i>Cyclozone acipenserina</i> Dog.	+	—	—	+
<i>Polychaeta</i>				
1. <i>Hypania invalida</i> Grube	+	—	—	+
2. <i>Hypaniola kowalewskyi</i> (Gr.)	+	—	—	+
<i>Oligochaeta</i>				
1. <i>Potamothrix caspius</i> (Last.)	+	—	—	+
2. <i>P. alatus</i> Fin.	+	—	—	+
3. <i>Psammoryctides desertico- la</i> (Gr.)	+	—	—	+
	ssp <i>las- tockini</i>			
4. <i>Marionina mlca</i> Fin.	+	—	—	+
5. <i>M. brevis</i> Fin.	+	—	—	+
<i>Hirudinei</i>				
1. <i>Archaeobdella esmonti</i> Gr.	+	—	—	—
2. <i>Cystobranhus fasciatus</i> Koll.	+	—	—	+
<i>Bryozoa</i>				
1. <i>Victorella pavidula</i> Kent	+	—		+

Продолжение

Вид	Бассейн Черного и Азовского морей	Бассейн Аральско- го моря	За преде- лами Понто- Арало- Каспия	Бассейн Каспийского моря
<i>Lamellibranchia</i>				
1. <i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.)	+	+	+	+
2. <i>D. caspia</i> Eichw.	—	2 ssp. +	—	+
		ssp. palla- si		
3. <i>D. rostriformis</i> (Desh.)	+	—	—	+
	ssp. bugensis			
4. <i>Hypanis (Monodacna) colorata</i> (Eichw.)	+	—	—	+
				(аккл.?)
5. <i>H. (M.) caspia</i> Sc. et Star.	+	—	—	—
	ssp. grossui			
6. <i>H. (M.) pontica</i> (Eichw.)	+	—	—	—
				ssp. albida
7. <i>H. (M.) angusticostata</i> Bor.	+	—	—	+
	ssp. angusticos- tata			
8. <i>H. (M.) jalpugensis</i> (Borc.)	+	—	—	—
9. <i>H. (Adacna) plicata</i> (Mil.)	+	—	—	+
	ssp. relictata			
10. <i>H. (A.) laeviuscula</i> (Mil.)	+	—	—	+
	ssp. fragilis			
11. <i>H. (A.) vitrea</i> (Eichw.)	—	+	—	+
			ssp. herosi	
12. <i>H. (A.) minima</i> (Ostr.)	—	+	—	+
		2 ssp.		
13. <i>H. (A.) luciae</i> (Borc.)	+	—	—	—
14. <i>H. (A.) dolosmiana</i> (Borc.)	+	—	—	—
<i>Gastropoda</i>				
1. <i>Theodoxus pallasii</i> Lindh.	+	+	—	+
2. <i>T. euxinus</i> (Cless.)	+	—	—	—
3. <i>Caspihydrobia convexa</i> (Log. et St.)	+	—	—	—
4. <i>C. elchwaldiana</i> (Gol. et Star.)	—	—	—	—
5. <i>C. conica</i> (Logv. et Star.)	—	+	—	+
6. <i>C. husainovae</i> Star.	—	+	—	+
7. <i>Turricaspia boltowskoji</i> (Gol. et St.)	—	—	—	—
8. <i>T. triton</i> (Eichw.)	+	—	—	+



Продолжение

Вид	Бассейн Черного и Азовского морей	Бассейн Аральско- го моря	За преде- лами Понто- Арало- Каспия	Бассейн Каспийского моря
<i>Gastropoda</i>				
9. <i>T. pseudotriton</i> (Gol. et Star.)	+	—	—	—
10. <i>T. variabilis</i> (Eichw.)	+	—	—	+
11. <i>T. azovica</i> (Gol. et Star.)	+	—	—	—
12. <i>T. ismailensis</i> (Gol. et Star.)	+	—	—	—
13. <i>T. lindholmiana</i> (Gol. et Star.)	+	—	—	—
14. <i>T. limanica</i> (Gol. et Star.)	+	—	—	—
15. <i>T. ostroumovi</i> (Gol. et Star.)	+	—	—	—
16. <i>T. milashevitchi</i> (Gol. et Star.)	+	—	—	—
17. <i>T. caspia</i> (Eichw.)	ssp. <i>linctia</i>	—	—	+
18. <i>Caspia logvinenkoi</i> (Gol. et Star.)	+	—	—	—
19. <i>C. knipowitschi</i> (Makar)	+	—	—	+
20. <i>C. makarovi</i> (Gol. et Star.)	+	—	—	—
<i>Crustacea</i>				
<i>Cladocera</i>				
1. <i>Evadne anonyx</i> G. Sars	+	—	—	—
2. <i>Podonevadne trigona</i> (G. Sars)	ssp. <i>ovum</i>	—	—	+
3. <i>P. camptonyx</i> (G. Sars)	—	+	—	+
4. <i>Cornigerius maeoticus</i> (Pengo)	+	—	—	ssp. <i>hircus</i>
5. <i>C. bicornis</i> (Zern.)	+	—	—	+
6. <i>C. lacustris</i> (Spandl)	?	—	+	?
7. <i>Cercopagis pengoi</i> (Ostr.)	+	ssp. <i>aralensis</i>	—	+
<i>Copepoda</i>				
1. <i>Heterocope caspia</i> G. Sars	+	—	—	+
2. <i>Eurytemora grimmeri</i> G. Sars	+	—	—	+
3. <i>Limnocalanus behningi</i> Bor.	+	+	+	+
4. <i>Schizopera neglecta</i> Akat.	+	—	+	+

Продолжение

Вид	Бассейн Черного и Азовского морей	Бассейн Аральско- го моря	За преде- лами Понто- Арало- Каспия	Бассейн Каспийского моря
Copepoda				
5. Tracheliastes stellatus (Mayor)	+	—	—	+
Ostracoda				
1. Leptocythere longa (Neg.)	+	—	—	+
2. L. cymbula (Liv.)	+	+	—	+
3. L. reticulata Schorn.	+	—	—	+
4. L. pediformis Schorn.	+	—	—	+
5. L. relictа Schorn.	+	—	—	+
6. L. graciloides Schorn.	+	—	—	+
7. L. stratiocostata (Schw.)	+	—	—	+
8. L. quinetuberculata (Schw.)	+	—	—	+
9. L. bacuana (Liv.)	+	—	—	+
10. L. lopatiei Schorn.	+	—	—	+
11. Loxoconcha lepida Ste- pan.	+	—	—	+
12. L. immodulata Stepan.	+	+	—	+
13. Tyrrhenocythere amnico- la donetziensis Dulow.	+	+	—	+
14. Candona schweyeri Schorn	+	—	—	+
Amphipoda				
1. Dikerogammarus haemo- baphes (Eichw.)	+	—	—	+
D. h. fluviatilis Mart.	+	—	—	+
2 D. villosus (Sow.)	+	—	—	—?
D. v. bispinosus Mart	+	—	—	—
3. D. spandli (Kar.)	—	—	+	—
4. Pontogammarus maeoti- cus Sow.	+	—	—	+
5 P. weidemanni G. Sars	+	—	—	+
6. P. abbreviatus G. Sars	+	—	—	+
7 P sarsi Sow.	+	—	—	+
8 P robustoides G. Sars	+	—	—	+
P r aestuarius Derzh.	+	—	—	+
9. P aralensis (Ulj.)	+	+	—	+
10. P. subnudus G. Sars	+	—	—	+
11. P crassus (Grimm)	+	—	—	+

Продолжение

Вид	Бассейн Черного и Азовского морей	Бассейн Аральско- го моря	За преде- лами Понто- Арало- Каспия	Бассейн Каспийского моря
<b>Amphipoda</b>				
12. <i>P. obesus</i> G. Sars	+	—	—	+
— 13. <i>P. boeoticus</i> Shell.	—	—	+	—
— 14. <i>Obesogammarus turca-</i> <i>rum</i> Stock	—	—	+	—
15. <i>Niphargoides corpulentus</i> G. Sars	+	—	—	+
16. <i>N. compactus</i> G. Sars	+	—	—	+
17. <i>N. motasi</i> Car.	+	—	—	+
18. <i>N. spinicaudatus</i> Car.	+	—	—	+
19. <i>N. borodini</i> G. Sars	+	—	—	+
	ssp. <i>intermedius</i>			
20. <i>Stenogammarus com-</i> <i>pressus</i> (G. Sars)	+	—	—	+
21. <i>S. similis</i> (G. Sars)	+	—	—	+
22. <i>S. carausui</i> Derz. et Pjat.	+	—	—	+
23. <i>S. macrurus</i> (G. Sars)	—	—	—	+
24. <i>Chaetogammarus ischnus</i> Steb.	+	—	—	+
	ssp. <i>major</i>			
25. <i>C. behningi</i> (Mart.)	+	—	+	+
26. <i>C. placidus</i> (G. Sars)	+	—	—	+
27. <i>C. deminutus</i> Steb.	+	—	—	+
28. <i>C. warpachowskyi</i> (G. Sars)	+	—	—	+
29. <i>Iphigenella acanthopoda</i> Grimm	+	—	—	—
30. <i>I. andrussowi</i> G. Sars	+	—	—	+
31. <i>I. (?) shablensis</i> Car	+	—	—	+
32. <i>Cardiophilus baeri</i> G. Sars	+	—	—	+
33. <i>Gmelina pusilla</i> G. Sars	+	—	—	+
34. <i>G. kusnetzowi</i> (Sow.)	+	—	—	+
35. <i>G. costata</i> G. Sars	+	—	—	+
	ssp. <i>aestuarica</i>			
36. <i>Gmelinopsis tuberculata</i> G. Sars	+	—	—	+
37. <i>Amathillina cristata</i> Grimm.	+	—	—	+
38. <i>Pandorites podoceroides</i> G. Sars	+	—	—	+
39. <i>Corophium nobile</i> G. Sars	+	—	—	+

Продолжение

Вид	Бассейн Черного и Азовского морей	Бассейн Аральско- го моря	За преде- лами Понто- Арало- Каспия	Бассейн Каспийского моря
<b>Amphipoda</b>				
40. <i>C. robustum</i> G. Sars	+	—	—	+
41. <i>C. chelicorne</i> G. Sars	+	—	—	+
42. <i>C. maeoticum</i> Sow.	+	—	—	+
43. <i>C. curvispinum</i> G. Sars	+	—	+	+
44. <i>C. sowinskyi</i> Mart.	+	—	—	+
45. <i>C. mucronatum</i> G. Sars	—	—	—	+
<b>Mysidacea</b>				
1. <i>Paramysis baeri</i> Czern.	+	—	—	+
	ssp. <i>bispinosa</i>	—	—	—
2. <i>P. kessleri</i> G. Sars	+	—	—	+
	ssp. <i>sarsi</i>	—	—	—
3. <i>P. (Metamysis) ullskyi</i> (Czern.)	+	—	—	+
4. <i>P. (Mesomysis) lacustris</i> (Czern.).	+	—	—	+
	ssp. <i>tanaitica</i>	—	—	—
	<i>P. (M.) l. turcica</i> Bac.	—	+	—
5. <i>P. (M.) kosswigi</i> Bac.	—	—	+	—
6. <i>P. (M.) intermedia</i> (Czern.)	+	—	—	+
7. <i>Katamysis warpachow-</i> <i>skyi</i> G. Sars	+	—	—	+
8. <i>Limnomysis benedeni</i> Czern	+	—	—	+
9. <i>Hemimysis anomala</i> G. Sars	+	—	—	+
10. <i>H. serrata</i> Bač.	+	—	—	+
<b>Cumacea</b>				
1. <i>Pterocuma pectinata</i> (Sow.)	—	—	—	—
2. <i>P. sowinskyi</i> G. Sars	—	—	—	+
3. <i>P. rostrata</i> G. Sars	+	—	—	+
4. <i>Pseudocuma cercaroides</i> G. Sars	+	—	—	+
5. <i>P. laevis</i> G. Sars	+	—	—	+
6. <i>Stenocuma tenuicauda</i> G. Sars	+	—	—	+
7. <i>S. graciloides</i> G. Sars	+	—	—	+
8. <i>Schizorhynchus eudorel-</i> <i>loides</i> G. Sars	—	—	—	+
9. <i>S. scabrinusculus</i> G. Sars	+	—	—	+



Продолжение

Вид	Бассейн Черного и Азовского морей	Бассейн Аральско- го моря	За преде- лами Понто- Арало- Каспия	Бассейн Каспийского моря
<b>Cumacea</b>				
10. <i>Caspiocuma campylaspoides</i> G. Sars	+	—	—	+
11. <i>Volgocuma telmatophora</i> Derz.	+	—	—	+
<b>Isopoda</b>				
1. <i>Jaera sarsi</i> Valk	+	—	—	ssp. <b>casgica</b>
<b>Decapoda</b>				
1. <i>Astacus</i> ( <i>Pontastacus</i> ) <i>leptodactylus</i> Esch.	3 ssp. +	—	+	+
2. <i>A.</i> ( <i>P.</i> ) <i>pachypus</i> Rathke	+	—	—	+
<b>Acarina</b>				
1. <i>Caspihalacarus hyrcanus</i> Viets	+	—	—	+
2. <i>Copidognathus oxianus</i> Viets	—	+	—	+
<b>Pisces</b>				
1. <i>Acipenser ruthenus</i> L.	+	—	+	+
2. <i>A. nudiventris</i> Lov.	+	+	—	+
3. <i>A. güldenstädti</i> Brandt	ssp. <b>colchicus</b> +	—	—	+
4. <i>A. stellatus</i> Pall.	+	—	+	+
5. <i>Huso huso</i> (L.)	+	—	+	+
6. <i>Alosa</i> ( <i>Caspialosa</i> ) <i>caspia</i> (Eichw.)	ssp. <b>nordmanni. tanaica, palaeostomi</b> +	—	+	+
7. <i>A.</i> ( <i>C.</i> ) <i>kessleri</i> (Grimm)	ssp. <b>pontica</b> +	—	—	+
8. <i>A.</i> ( <i>C.</i> ) <i>brashnikowi</i> (Bord.)	ssp. <b>maeotica</b> +	—	—	+
9. <i>Clupeonella delicatula</i> (Nordm.)	+	—	—	ssp. <b>casgica</b> +
10. <i>C. abrau</i> (Nal.)	+	—	—	—
11. <i>Pungitius platygaster</i> (Kessl.)	+	+	—	+
12. <i>Lucioperca marina</i> (Cuv. et Val.)	+	—	—	+
13. <i>L. volgensis</i> (Gmel.)	+	—	—	+
14. <i>Abramis sapa</i> (Pall.)	+	ssp. <b>bergi</b> +	+	+
15. <i>Cobitis caspia</i> Eichw.	+	—	—	+

## Окончание

Вид	Бассейн Черного и Азовского морей	Бассейн Аральско- го моря	За преде- лами Повто- Арало- Каспия	Бассейн Каспийского моря
<i>Pisces</i>				
16. <i>Chalcalburnus chalcoides</i> (Güld.)	+	+	—	+
	4 ssp.	ssp. ara- lensis		
17. <i>Rutilus frisi</i> Nordm.	+	—	—	ssp. kutum
18. <i>Knipowitschia longicauda</i> (Kessl.)	+	—	—	+
19. <i>K. caucasica</i> (Kawr)	+	—	+	+
20. <i>Neogobius ratan</i> (Nordm.)	+	—	—	ssp. goebeli
21. <i>N. cephalarges</i> (Pall.)	—	—	—	+
				ssp.
22. <i>N. kessleri</i> (Gunth)	—	—	—	+
23. <i>N. syrman</i> (Nordm.)	—	—	—	+
				ssp. eurys- tomus
24. <i>N. fluviatilis</i> (Pall.)	+	—	—	+
				ssp. pallasi
25. <i>N. melanostomus</i> (Pall.)	+	—	—	+
				ssp. affinis
26. <i>Mesogobius gymnotrache- lus</i> (Kessl.)	+	—	—	+
				ssp. macro- phthalmus
27. <i>M. batrachcephalus</i> (Pall.)	+	—	—	+
				ssp. nonul- timus
28. <i>Proterorhinus marmora- tus</i> Pall.	+	—	—	+
29. <i>Caspiosoma caspium</i> (Kessl.)	+	—	—	+
30. <i>Benthophiloides brauneri</i> Bel. et Il	+	—	—	+
31. <i>Benthophilus stellatus</i> (Sauv.)	—	—	—	+
32. <i>B. ctenolepidus</i> Kessl.	+	—	—	+
	ssp. magistri			

Южного Буга создают реальную угрозу загрязнения и гибели большей части обитающей здесь каспийской фауны. Другой водоем (хотя и не столь богатый каспийской фауной, но во многих отношениях совершенно уникальный) — Аральское море, находится под угрозой почти полного уничтожения под влиянием изъятия речного стока (Мордухай-Болтовской, 1972).

На мой взгляд, на этих водоемах должны быть введены мероприятия, препятствующие значительным изменениям их гидрологического режима.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абросов В. Н. 1973. Озеро Балхаш. Л., «Наука». 180 с.
- Агамалиев Ф. Г. 1969. О зоогеографии псаммофильных инфузорий Каспия.— Зоол. журн., т. 48, вып. 7, с. 957—961.
- Агамалиев Ф. Г. 1974. Инфузории Туркменского залива Каспийского моря.— Зоол. журн., т. 53, вып. 1, с. 19—24.
- Атлас беспозвоночных Каспийского моря. 1968. Под ред. Я. А. Бирштейна, Л. Г. Виноградова и др. М., «Пищевая промышленность». 416 с.
- Атлас беспозвоночных Аральского моря. 1974. Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского и др. М., «Пищевая промышленность». 272 с.
- Ахроров Ф. 1969. Особенности видового состава и количественного развития донной фауны Каракумского водохранилища.— Изв. АН Тадж. ССР. Отдел биол., № 3(36).
- Баимов У. А. 1966. Материалы к морфобиологической характеристике бычков в Аральском море.— В кн.: Рыбы и гидробиологический режим Южно-Аральского бассейна. Ташкент, с. 121—147.
- Беклемишев В. Н. 1963. Турбеллярии Каспийского моря. III. Род *Oligoschoerus* n. gen. (Acoela).— Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Биология, т. 68, № 1, с. 29—40.
- Бирштейн А. Я., Романова Н. Н. 1968. Отряд бокоплав, Amphipoda.— В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря М., с. 241—289.
- Бородич Н. Д., Гавлена Ф. К. 1970. Распространение мизид в Куйбышевском водохранилище.— Инф. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 7, с. 52—56.
- Боруцкий Е. В. 1953. Новый вид *Schizopera* (Harpacticoida) из Каспийского моря.— Зоол. журн., т. 22, вып. 5, с. 848—852.
- Боруцкий Е. В. 1974. Подкласс Веслоногие. Copepoda — В кн.: Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., с. 134—178.
- Бродский С. Я. 1973. Речные раки (Crustacea, Astacidae) Советского Союза Сообщение I.— Вестн. зоологии, № 4, с. 49—53.
- Бродский С. Я. 1974. Речные раки (Crustacea, Astacidae) Советского Союза Сообщение III.— Вестн. зоологии, № 6, с. 43—49.
- Буторина Л. Г. 1969. К морфологии *Polyphemus exiguus* Sars.— Труды Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 19 (22), с. 137—157.
- Бэческу М. 1969. Отряд Кумовые — Cumacea Kröyer.— В кн. Определитель по фауне Черного и Азовского морей, т. II. Киев, с. 363—381.
- Воробьев В. И., Пирогов В. В. 1969. К распространению цветной монодакны в дельте Волги.— В кн.: Научные труды конф., посвященной 100-летию со дня рождения Ленина. Доклады, т. 2. Астрахань, с. 50—56.
- Воробьева Н. Б. 1972. Акклиматизация кормовых беспозвоночных в оз. Балхаш и потребление их рыбами.— В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Тезисы докл. Фрунзе, с. 187—190.
- Воробьева Н. Б. 1975. Обзор акклиматизации кормовых беспозвоночных в оз. Балхаш.— Изв. ГосНИОРХ, т. 103, с. 237—244.
- Воробьева Н. Б., Тютенков С. К. 1976. Эколого-биологическая характеристика мизид оз. Балхаш. III Съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва Тезисы докл., т. 3, с. 211—213.
- Вьюшкова В. П. 1971. Находка *Corniger maeoticus* в Волгоградском водохранилище.— Зоол. журн., т. 50, вып. 12, с. 1726.
- Гавлена Ф. К. 1970. Каспийский бычок-крутяк *Neogobius melanostomus affinis* (Eichw.) — новый элемент ихтиофауны Средней Волги.— Инф. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 6, с. 44—45.

- Гавлена Ф. К. 1973. Звездчатая пуголовка *Benthophilus stellatus* (Sauv.) в Куйбышевском водохранилище.— Вопросы ихтиол., т. 13, вып. 1 (78), с. 174—175.
- Гаврилов Г. Б., Семерной В. П. 1974. Класс Малощетинковые черви *Oligochaeta* — В кн.: Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., с. 101—110.
- Гасюнас И. И. 1963. Акклиматизация кормовых ракообразных (Каспийского реликтового типа) в водохранилище Каунасской ГЭС и возможности их переселения в другие водоемы.— Труды АН ЛитССР, т. 131 (30), 79.
- Гасюнас И. И. 1968. Акклиматизация мизиды *Hemimysis anomala* S. в водохранилище Каунасской ГЭС.— Труды АН ЛитССР. Серия В, т. 3 (47).
- Гасюнас И. И. 1972. Обогащение кормовой базы рыб водоемов Литвы акклиматизированными ракообразными каспийского комплекса.— В кн.: Вопросы разведения рыб и ракообразных в водоемах Литвы. Вильнюс, с. 57—68.
- Гасюнас И. И. 1975. *Pegacaris* оз. Дуся (бас. Балтийского моря).— Гидробиол. журн., т. XI, № 1, с. 46—50.
- Гламазда В. В. 1971. О нахождении *Sergoagis pengoi* (Ostr.) в Цимлянском водохранилище.— Гидробиол. журн., т. 7, вып. 4, с. 70—71.
- Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. 1966. Понтокаспийские брюхоногие моллюски в Азово-Черноморском бассейне.— Зоол. журн., т. 45, вып. 3, с. 352—362.
- Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. 1968. Зоогеографическая характеристика брюхоногих моллюсков Черного и Азовского морей.— В кн.: Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов, с. 109—115.
- Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. 1972. Класс Брюхоногие моллюски — *Gastropoda* Cuvier — В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей, т. III. Киев, с. 65—166.
- Грандильевская-Дексбах М. Л., Нечаев Ю. А., Шилкова Е. В. 1966. К распространению и биологии бокоплава *Iphigenella acanthopoda* Gr. в Ириклинском водохранилище (на р. Урал).— Докл. АН СССР, т. 170, № 2, с. 476—477.
- Грандильевская-Дексбах М. Л., Еременко А. Р., Шилкова Е. В. 1976. Акклиматизация мизид *Paratysis* (M.) *intermedia* Czern. и P. (M.) *lacustris* Czern. в Цимлянском водохранилище.— III съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва. Тезисы докл., т. 2, с. 179—181.
- Громов В. В. 1971. Изменение потамобентоса Средней Камы за последние 40 лет (1925—1966) — В кн.: Волга-1.— Материалы I конф. по изучению водоемов бассейна Волги, с. 147—152.
- Гудкова Н. С. 1967. Фауна и экология высших ракообразных Волгоградского водохранилища.— В кн.: Фауна Волгоградского водохранилища и влияние на нее загрязнения. Саратов, с. 36—40.
- Дедю И. И. 1967. Амфиподы и мизиды бассейнов рек Днестра и Прута. М., «Наука», с. 172.
- Державин А. Н., Пятакова Г. М. 1962. Новые виды каспийских амфипод.— Докл. АН АзербССР, т. 18, № 9.
- Державин А. Н., Пятакова Г. М. 1967. Новые виды гаммарид Каспийского моря.— В кн.: Биологическая продуктивность Курилко-Каспийского рыболовного района. Баку, с. 79—84.
- Дыганова Р. Я. 1976. Новые виды планарий (*Tricladida* *Paludicola*) из Среднего Каспия.— Зоол. журн., т. 55, вып. 12, с. 1773—1778.
- Жадин В. И. 1964. Донные биоценозы р. Оки и их изменения за 35 лет.— В кн.: Загрязнение и самоочищение р. Оки. М.— Л., с. 226—287.
- Журавель П. А. 1965. О процессе образования нового мощного очага фауны лиманно каспийского комплекса в водоемах бассейна Балтийского моря.— Труды АН ЛитССР. Сер. В, 2 (37).
- Журавель П. А. 1974. Акклиматизация кормовой лиманно-каспийской фауны в водохранилищах и озерах СССР Днепропетровск, с. 1—124.
- Журавель П. А. 1975. О дальнейшем расселении и акклиматизации *Monodonta colorata* Eichw и *M. pontica* Eichw во внутренних водоемах.— Гидробиол. журн., XI, № 3, с. 78—79.



- Замбриборщ Ф. С.** 1968. К систематике бычков Черного и Азовского морей. (Краткий определитель).— Вестн. зоол., № 1, с. 37—44.
- Зимбалева Л. Н., Оливари Г. А., Ковальчук Т. В.** 1972. Результаты и перспективы акклиматизации ракообразных в водохранилищах Днепровского каскада.— В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Тезисы докл. Фрунзе, с. 208—210.
- Иоффе Ц. И.** 1973. Акклиматизационные фонды беспозвоночных СССР — Изв. ГосНИОРХ, т. 84, с. 18—68.
- Иоффе Ц. И.** 1975. Научные основы и результаты акклиматизации беспозвоночных в пресноводных водоемах СССР.— Изв. ГосНИОРХ, т. 103, с. 36—42.
- Каревич А. Ф.** 1968. Итоги и перспективы работ по акклиматизации рыб и беспозвоночных в южных морях СССР.— В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М., «Наука», с. 50—69.
- Каревич А. Ф.** 1975. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М., «Пищевая промышленность», с. 1—432.
- Каревич А. Ф., Бокова Е. Н.** 1970. Влияние климата и биотехники на акклиматизацию мизид каспийского комплекса.— Труды ВНИРО, т. LXXVI, с. 163—177.
- Кирпиченко М. Я., Ляхов С. М.** 1963. О проникновении *Theodoxus pallasi* Lindh. (Gastropoda) в Нижнюю Волгу — Материалы по гидрологии и биологии волжских водохранилищ. М., Изд-во АН СССР, с. 17—18.
- Китицына Л. А.** 1971. Жизненный цикл и продукция бокоплава *Pontogammarus robustoides* (Gr.) в водоеме-охладителе Кураховской ГРЭС при разных температурных условиях. Симпозиум по влиянию подогр. вод ТЭС на биол. и гидр. вод. Борок, с. 27—29.
- Колтун В. М.** 1968. Класс Обыкновенные губки — Demospongiae.— В кн. Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., с. 39—42.
- Круглова В. М., Рейх Е. М., Тапильская Л. Н.** 1975. Роль акклиматизированных беспозвоночных в биоценозах Манычских водохранилищ через 20 лет после их вселения.— Изв. ГосНИОРХ, т. 103, с. 245—248.
- Кун М. С.** 1968. Отряд Веслоногие, Copepoda.— В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., с. 160—183.
- Кутикова Л. А.** 1968. Класс Коловратки, Rotatoria.— В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., с. 70—95.
- Кутикова Л. А.** 1974. Класс Коловратки, Rotatoria.— В кн. Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., с. 56—98.
- Ледяева А. И.** 1969. Результаты акклиматизации мизид в Каттакурганском водохранилище.— В кн.: Гидробиология и ихтиология Ин-т зоол. и паразитол. АН ТаджССР, с. 100—106.
- Ледяева А. И.** 1975. Донная фауна водохранилищ бассейна р. Заравшан и пути ее обогащения. Автореф. канд. дис. Ташкент, с. 1—21.
- Логвиненко Б. М., Старобогатов Я. И.** 1968. Тип Моллюски Mollusca.— В кн. Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., с. 308—385.
- Лукшенас Ю.** 1967. Распределение зоогеографических комплексов донных беспозвоночных в южной части Балтийского моря.— Океанология, т. VII, 4, с. 665—671.
- Ляхов С. М., Мордухай-Болтовской Ф. Д.** 1973. О распространении *Jaega sarsi* Valk. (Isopoda) в бассейне Волги.— Инф. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 20, с. 29—33.
- Майер Е. М.** 1968. Подкласс Фораминиферы, Foraminifera.— В кн. Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., с. 12—34.
- Майер Е. М.** 1972. Новые виды фораминифер Каспийского моря.— В кн. Комплексные исследования Каспийского моря, вып. 3, МГУ, с. 25—37.
- Майер Е. М.** 1974. Отряд Фораминиферы, Foraminifera.— В кн. Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., с. 11—36.
- Мамкаев Ю. В.** 1968. Тип Плоские черви. Класс Ресничные черви. Turbellaria.— В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., с. 51—63.
- Мамкаев Ю. В.** 1974. Класс Ресничные черви, Turbellaria.— В кн. Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., с. 42—55.

- Марковский Ю. М. 1953. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. I. Водоемы дельты Днестра и Днестровский лиман. Изд. АН УССР, 196 с.
- Мирошниченко М. П. 1964. О массовом развитии монодакны в Цимлянском водохранилище. — Зоол. журн., т. 43, вып. 12, с. 1865—1866.
- Мирошниченко М. П. 1965. Формирование зообентоса Цимлянского водохранилища (1952—1961 гг.) — Труды Волгогр. отд. ГосНИОРХ, т. 1, с. 92—122.
- Мирошниченко М. П. 1975. Многолетняя динамика развития высших ракообразных и их значение в донной фауне Цимлянского водохранилища — Труды Волгогр. отд. ГосНИОРХ, т. IX, с. 45—62.
- Михаилевич В. И. 1968. Подкласс Корненожки. Отряд Фораминиферы, Foraminifera d'Orbigny. — В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей, т. 1. Киев, с. 9—21.
- Монченко В. И. 1967. Нові дані про гарпактико ід Чорного моря. — Докл. АН УРСР. Сер. Б. 5.
- Монченко В. И. 1974а. Новый вид рода *Halicyclops* (Copepoda) из дельты Дуная — Зоол. журн., т. 53, вып. 8, с. 1155—1160.
- Монченко В. И. 1974б. Новые данные о распространении гарпактикоид у северо-западного побережья Черного моря. — Гидробиол. журн., т. X, № 5, с. 98—101.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.—Л., Изд-во АН СССР, 288 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1965. Каспийские полифемиды в водохранилищах Дона и Днепра. — Труды Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 8 (11), с. 37—43.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1968а. Отряд Ветвистоусые, Cladocera. — В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., с. 120—160.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1968б. Особенности каспийской фауны в бассейне Дуная — В кн.: Лимнологические исследования Дуная. Киев, с. 98—105.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1970. О каспийской фауне в Черном море (за пределами опресненных районов). — Гидробиол. журн., т. 6, № 6, с. 20—25.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1972. О современном состоянии фауны Аральского моря — Гидробиол. журн., т. 8, вып. 3, с. 14—20.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1974. Класс Ракообразные Подкласс Листоногие Отряд Ветвистоусые, Cladocera. — В кн.: Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., с. 111—134.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Галинский В. Л. 1974. О дальнейшем распространении каспийских полифемонидей по водохранилищам понтокаспийских рек. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 21, с. 40—44.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Грезе И. И., Василенко С. В. 1969. Отряд Амфиподы, или равноногие, Amphipoda Latreille. — В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей, т. II, с. 440—524.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Дзюбан Н. А. 1976. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий. — В кн.: Биологические и продукционные процессы в бассейне Волги. Л., Изд-во АН СССР.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Ляхов С. М. 1972. Новый вид амфипод рода *Stenogammarus* в бассейне Волги. — Зоол. журн., т. 51, вып. 1, с. 21—27.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Романова Н. Н. 1973. Новый вид и род кумовых (Cumacea) из Каспийского моря. — Зоол. журн., т. 52, вып. 3, с. 429—432.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Чиркова З. Н. 1971. О распространении байкальского бокоплава *Stelipoides fasciatus* в Горьковском водохранилище — Инф. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 9, с. 38—42.
- Мороз Т. Г., Павлова Н. Р. 1975. Малощетинковые черви (Oligochaeta) устьевой области Днестра. — Зоол. журн., т. 54, вып. 4, с. 613—615.

- Мухамедиев А. М., Умаров О.** 1972. Результаты и перспективы акклиматизации мизид в водоемах Ферганской долины.— В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Тезисы докл. Фрунзе, с. 233—234.
- Мюллер Г.** 1968. Класс Немертины — *Nemertini* (Cuvier) Siebold.— В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей, т. I. Киев, с. 84—110.
- Найдина Н. Н.** 1968. Отряд Ракушковые, *Ostracoda*.— В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., с. 187—213.
- Некрасова М. Я.** 1972. Зообентос Азовского моря после зарегулирования стока Дона.— Зоол. журн., т. 51, вып. 6, с. 789—797.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей** Свободноживущие беспозвоночные. Т. I, 1968, 437 с.; т. II, 1969, 536 с.; т. III, 1972, 337 с. Киев, «Наукова думка».
- Остроумов А. А.** 1902. Жизнь южнорусских морей. Изд. Казан. ун-та.
- Пинчук В. И.** 1968. О видовом составе бычков рода *Gobius* различных районов Черного моря у берегов Советского Союза.— В кн.: Экологическая биогеография контактных зон моря. Киев, с. 126—135.
- Пирогов В. В.** 1970. О нахождении нового вида моллюска из рода *Pyrgula* Christ. et Jap. в дельте реки Волги.— Труды Астрахан. заповедника им. В. И. Ленина, вып. 13, с. 249—253.
- Пирогов В. В.** 1972. О нахождении *Lithoglyphus patricoides* в дельте Волги.— Зоол. журн., т. 51, вып. 6, с. 912—913.
- Платонова Т. А.** 1968. Класс Круглые черви — *Nematoda* Rudolphi.— В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей, т. I. Киев, с. 111—183.
- Поліщук В. В.** 1974. Гідрофауна пониззя Дуная в межах України. Киев, «Наукова думка», с. 1—420.
- Порфирьева Н. А., Дыганова Р. Я.** 1973. *Dendrocoelum caspicum* sp. n. (Tricladida) из Каспия и его зоогеографические отношения.— Зоол. журн., т. 52, вып. 7, с. 982—988.
- Пятакова Г. М.** 1962а. Новые формы гаммарид Каспийского моря.— Докл. АН АзербССР, т. 18, № 6, с. 47—51.
- Пятакова Г. М.** 1962б. *Niphargoides derzhavini*, новый вид амфипод Каспийского моря.— Докл. АН АзербССР, т. 18, № 11, с. 71—73.
- Ривьер И. К.** 1966. К таксономии *Evadne anonychus* Sars.— Труды Ин-та биол. внутр. вод. АН СССР, вып. 12 (15), с. 151—158.
- Скарлато О. А., Старобогатов Я. И.** 1972. Класс Двустворчатые моллюски — *Bivalvia* Linne.— В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей, т. III. Киев, с. 178—249.
- Старобогатов Я. И.** 1974. Тип Моллюски, *Mollusca*.— В кн.: Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., с. 237—267.
- Старобогатов Я. И., Иззатуллаев З.** 1974. Новые виды солоноватоводных моллюсков семейства *Pyrgulidae* (Prosobranchia) из Таджикистана.— Зоол. журн., т. 53, вып. 6, с. 933—935.
- Тютеньков С. К.** 1963. Акклиматизация мизид и возможности вселения других беспозвоночных в оз. Балхаш.— Труды Ин-та ихтиол. и рыбного хоз-ва АН КазССР, т. 4.
- Фараджов Г. Р.** 1967. Остракоды западного побережья Среднего и Южного Каспия.— Материалы науч.-техн. конф. молодых ученых. Баку, Изд. АН АзербССР.
- Финогенова Н. П.** 1968. Класс Малощетниковые кольчецы — *Oligochaeta* Grube.— В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей, т. I, с. 372—393.
- Финогенова Н. П.** 1972. Новые виды малощетниковых червей (*Oligochaeta*) из Днепровско-Бугского лимана и Черного моря и ревизия некоторых видов.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 52, стр. 94—116.
- Финогенова Н. П.** 1976а. Малощетниковые черви Среднего и Южного Каспия.— В сб.: Гидробиол. исследования самоочищения водоемов. Л., стр. 141—151.
- Фолиян Л. А., Павлова М. В., Боярских Н. А.** 1972. Первые результаты акклиматизации мизид в оз. Иссык-Куль.— В кн.: Акклиматизация рыб



- и беспозвоночных в водоемах СССР. Тезисы докл. Фрунзе, с. 249—250.
- Харин Н. Н. 1968. Класс Коловратки — Rotatoria Ehrenberg. — В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей, т. 1. Киев, с. 183—220.
- Чесунов А. В. 1976. Свободноживущие нематоды мелководий юго-восточного Каспия. — В сб.: Комплексн. исслед. Каспийского моря, вып. 5, стр. 268—273.
- Шаронов Н. В. 1971. Расширение ареала некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги. — В кн.: Волга-1 — Материалы I конф по изучению водоемов бассейна Волги, с. 226—232.
- Шейнин М. С. 1964. О нахождении *Corniger maeoticus* Penzo в Цимлянском водохранилище и Дону. — Зоол. журн., т. 33, с. 12—40.
- Швицкис П. К. 1960. Фауна моллюсков на Литовском побережье Балтийского моря. — Труды АН ЛитССР. Сер. 8, т. 3 (23).
- Шорников Е. М. 1964. Опыт выделения каспийских элементов фауны остракод в Азовско-Черноморском бассейне. — Зоол. журн., т. 43, вып. 9, с. 1276—1293.
- Шорников Е. М. 1966. Остракоды Черного и Азовского морей. Автореферат. канд. дис. Л., с. 1—21.
- Шорников Е. М. 1969. Подкласс Остракоды, или Ракушковые раки — Ostracoda Latreille. — В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей, т. 2. Киев, с. 163—260.
- Шорников Е. М. 1974. Подкласс Ракушковые, Ostracoda. — В кн.: Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., с. 180—199.
- Эпштейн В. М. 1968. Класс Пиявки — Hirudinea. — В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., с. 113—117.
- Язынская Н. С. 1965. Понто-каспийские иммигранты из рода *Dikerogammarus* (Amphipida) в чистках Днепра. — Зоол. журн., т. 44, вып. 9, с. 1328—1332.
- Agamaliyev F. 1967. Faune de Ciliés mesopsammiques de la côte ouest de la mer Caspienne — Cahiers biol. marine, v. 8.
- Apostolov A. 1969. Copepoda Harpacticoida von Bulgarien. — Crustaceana, Bd 16, p. 3, S. 311—320.
- Ax P., Dorjes J. 1966. Oligochoerus limnophilus n. sp., ein kaspischen Faunenelement als erster Süßwasservertreter der Turbellaria Acoela in Flüssen Mitteleuropas — Intern. Rev. ges. Hydrobiol., Bd 51, p. 17—44.
- Bacesco M. 1966. Die Kaspische Reliktenfauna im Pontoazowschen Becken und in anderen Gewässern. — Kieler Meeresforsch., Bd 22, N 2, S. 176—188.
- Biro P. 1972. Neogobius fluviatilis in Lake Balaton — a Pontocaspian goby new to the fauna of central Europe. — J. Fish. Biol., v. 4, N 2, p. 249—256.
- Borcea J. 1926. Quelques remarques sur les adacnides et principalement sur les adacnides des lacs Razelm. — Ann. Stiint. Univ. Jassy, 13.
- Bott R. 1950. Die Flusskrebse Europas (Decapoda, Astacidae). — Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges., 483.
- Derzhavin A. N., Pytlova G. M. 1968. A new species of amphipod of the genus *Niphargoides* from the Caspian Sea. — Crustaceana, v. 15, pt 1, p. 98—100.
- Elian L. 1961. Un caz nou de comensalism in Marea Năgrea: *Cardiophilus miloslavskajae* in specii de *Cardium*. — Commun. Acad. Rep. Pop. Roumaine, 9, 1, p. 15—20.
- Grossu Al. V. 1962. Bivalvia (Scoici). — Fauna RPR, Mollusca, 3, 2, p. 217.
- Grossu Al. V. 1973. Les Limnocardides actuelles du bassin pontocaspique. — Inform. Soc. belge Malacologie, S. 2, N 7—8.
- Karaman M. S. 1962. Ein Beitrag zur Systematik der Astacidae (Decapoda). — Crustaceana, Bd 3, p. 3, S. 173—191.
- Kothe P. 1968. *Hypania invalida* (Polychaeta) und *Jaera sarsii* (Isopoda) erstmals in der deutschen Donau. — Arch. Hydrobiol., Suppl. Bd 34, H. 1/2, S. 88—114.
- Müller P. J. 1965. Relictogobius Kryzhanovskii and the penetration of mediterranean Gobies into the Black Sea. — Nature, v. 208, N 5009, p. 474—475.
- Müller P. J. 1972. Gobiid fishes of the Caspian genus *Knipowitschia* from the Adriatic Sea. — J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 52, N 1, p. 145—160.



- Mordukhai-Boltovskoi Ph. D.** 1964. Caspian fauna beyond the Caspian Sea — Intern. Rev. ges. Hydrobiol., Bd 49, N 1, S. 139—176.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph. D.** 1967. On the taxonomy of the genus *Cornigerius* (Cladocera).— Crustaceana, v. 12, pt 1, pp. 74—86.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph. D.** 1968. On the taxonomy of the Polyphemidae — Crustaceana, v. 14, pt 2, p. 197—209.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph. D., Negrea St.** 1965. Nouvelles données sur les Polyphemides caspiens de bassin du Danube et du Dniéper.— Véstn. Eescosl. Spol. zool., M. 29, N 3, p. 197—200.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph. D., Rivler I. K.** 1971. A brief survey of the ecology and biology of Caspian Polyphemoidea.— Marine Biol., v. 8, N 2, p. 170—182.
- Morton B. S.** 1969. Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* Pall. 4. Habits, habitats, distribution and control.— Water Treatment and Examination, v. 18, p. 233—240.
- Münzing J.** 1969. Variabilität, Verbreitung und Systematik der Arten und Unterarten in der Gattung *Pungitius* Coste 1848.— Z. Zool., System. Evolutionsforsch., v. 7, 3, S. 208—233.
- Stock J. H.** 1974. The systematics of certain Ponto-Caspian Gammaridae (Amphipoda).— Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., Bd 70, S. 75—95.
- Sars G. O.** 1927. Notes on the crustacean fauna of the Caspian Sea.— Сб в честь Н. М. Книповича, М., pp. 315—330.
- Valkanov A.** 1966. Zusammenhänge und Wechselbeziehungen zwischen der Donau und dem schwarzen Meer in hydrobiologischer und biologischer Beziehung.— Soci. Intern. Limnol., Colloq. Decen. Danubianum, Bulgaria, X, S. 3—13.
- Weber E.** 1964. Süßwasserpolychaeten in der Österreichischen Donau — Arch. Hydrobiol., Suppl., Bd 27, H. 4, S. 381—385.

# ПРЕСНЫЕ ВОДЫ

## РОСТ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ В УСЛОВИЯХ КОЛЕБЛЮЩИХСЯ ТЕМПЕРАТУР

Л. М. Сущеня

Отдел зоологии и паразитологии АН БССР

Среди многих абиотических факторов среды температура справедливо относится к числу важнейших. Она непосредственно **влияет на скорость метаболических процессов** у водных животных, особенности их поведения и распределения, в значительной степени определяет характер реакций гидробионтов на многие другие условия существования. К настоящему времени проведено огромное количество исследований по изучению температурной зависимости скоростей роста, развития, дыхания и других процессов у многих морских и пресноводных животных. Следует, однако, отметить, что большинство работ в этой области проведено в лабораторных условиях при различных константных температурах. Выявленные зависимости тем или иным способом экстраполируются на естественные условия обитания животных и используются для оценки скоростей соответствующих процессов в водоемах. Эта экстраполяция особенно затруднена тем, что в естественных условиях нормой существования подавляющего большинства водных организмов является колеблющаяся температура. Эти колебания нередко отличаются большой амплитудой и частотой. Такие условия существования характерны, как известно, для обитателей приливо-отливной зоны морей и многих планктонных вертикальных мигрантов, преодолевающих за короткое время значительный термоградиент. Не менее значительным может быть градиент температур в мелких временных водоемах и прудах, особенно в резко континентальных климатических зонах, где наблюдается сильное колебание температуры воды в течение суток.

Сказанное можно иллюстрировать несколькими примерами. При изучении суточного температурного режима горных потоков и стоячих водоемов Карпат установлено, что амплитуда колебания температуры в зависимости от типа водоема, высоты над уровнем моря и времени года составляет 3,3—16,2° (Kampfer, 1965). По наблюдениям сотрудников нашей лаборатории, в озере Ляцкие (Беловежская пуша, БССР) в июле 1974 г. суточные колебания температуры у поверхности достигали 4—8°, а среднесуточная температура в течение месяца изменялась в

пределах  $17-22,5^{\circ}$ , т. е. разница достигала  $5,5^{\circ}$  (рис. 1). Такими же особенностями отличался температурный режим в июле в прудах Белозерской ГРЭС. Более существенные колебания отмечены нами во временном водоеме в районе Большого Алма-атинского озера на высоте 1600 м над уровнем моря (Каз. ССР) в июне 1973 г. Здесь перепад температуры в течение суток достигал  $11,5^{\circ}$  (рис. 2), а в литоральной зоне самого озера —  $5,5^{\circ}$ .

Хорошо видно (см. рис. 1), что на месячной температурной кривой суточные изменения температуры имеют характер четких гармонических колебаний. Они велики по амплитуде, причем последняя сама подвержена определенным изменениям в течение вегетационного сезона.

Указанные факты, на наш взгляд, ставят перед специалистами по экологической физиологии и биологии развития водных животных задачи по изучению механизмов температурных адаптаций питания, дыхания, роста и развития пойкилотермных организмов в условиях резких колебаний температуры среды. Эти задачи связаны с анализом компенсаторных процессов, поддерживающих организм в состоянии гомеостаза, лабильности и сбалансированности метаболических процессов при частых колебаниях температуры среды, особенностей перестройки биохимических систем, обеспечивающих синтез и энергетику организма и т. д.

Постановка данной проблемы требует также иного подхода к оценке температурного режима водоемов в связи с изучением экологии водных организмов. Наиболее часто приводимые в работах гидробиологов среднемесячные, в лучшем случае декадные и даже среднесуточные температуры оказываются недостаточными для целей тщательного эколого-физиологического анализа процессов жизнедеятельности водных животных. Важное значение приобретает регистрация частотно-амплитудных параметров суточного температурного режима в наиболее характерные периоды существования популяции.

С эколого-физиологической точки зрения правомочен вопрос: равноценно ли действие колеблющейся температуры на организм действию соответствующей средней константной темпера-

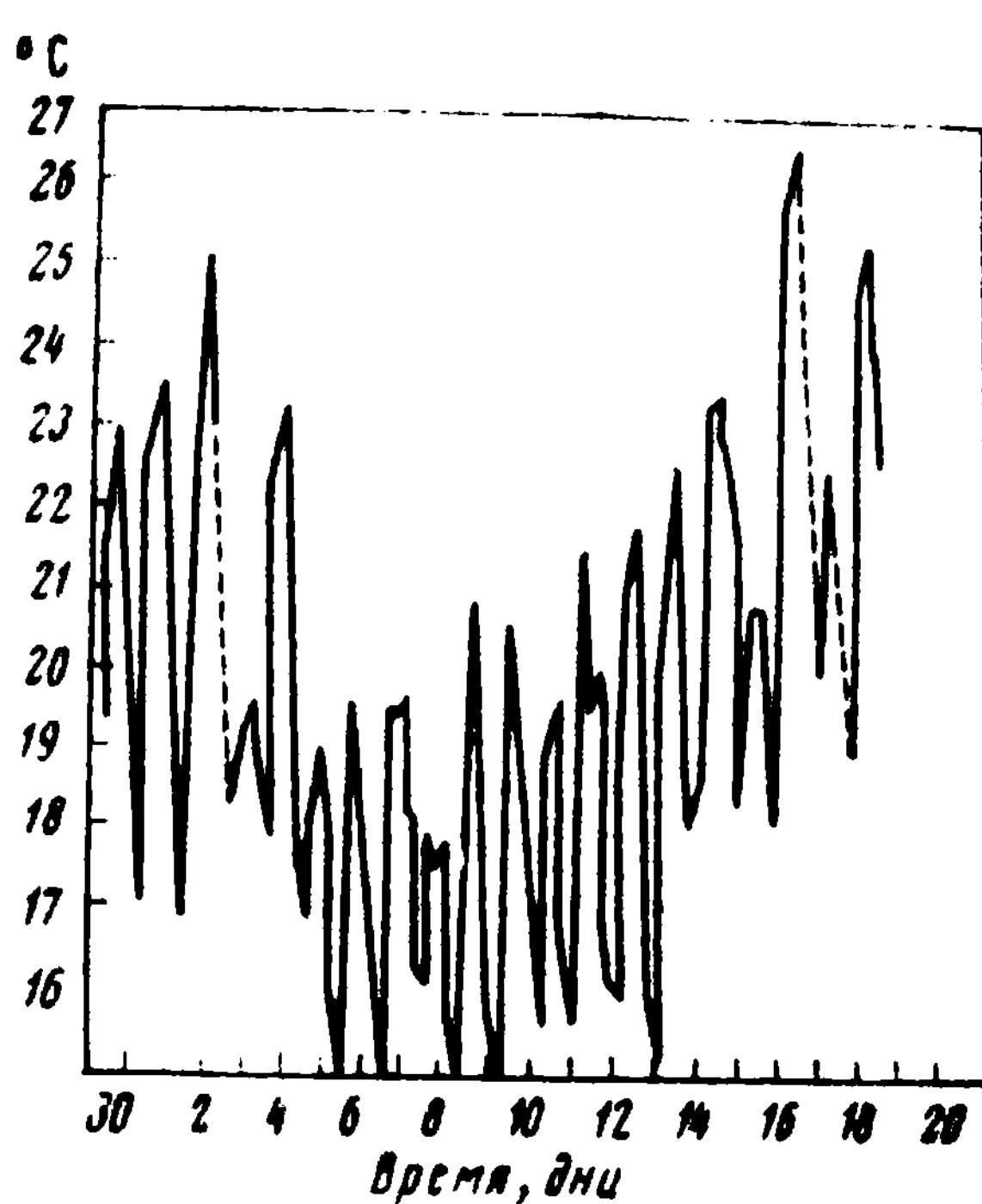


Рис. 1. Суточные колебания температуры воды в оз. Ляцкие (БССР) в июне-июле 1974 г

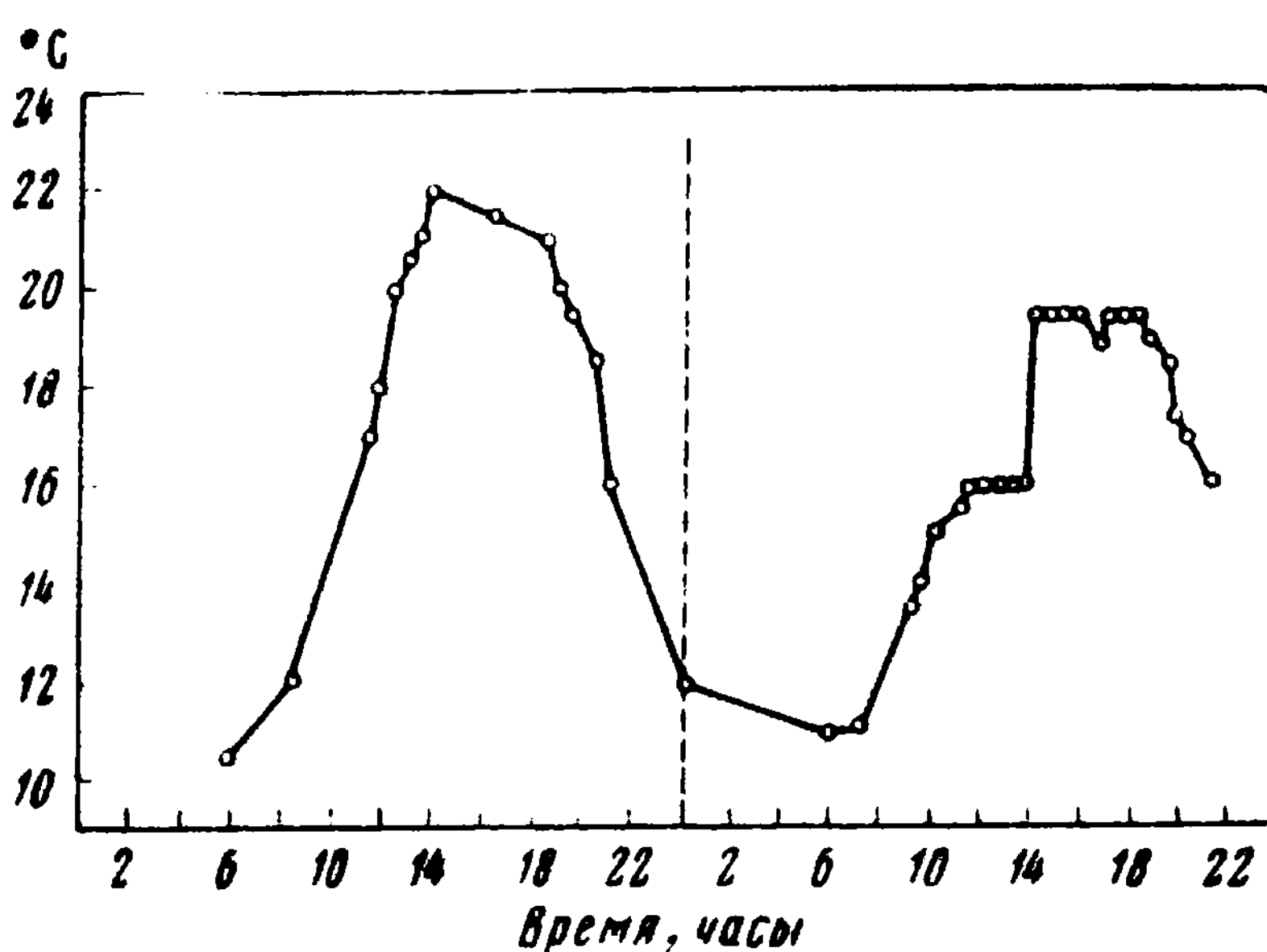


Рис. 2. Суточный ход изменения температуры во временном водоеме в районе Большого Алма-атинского озера (14—15 июня 1973 г.)

туры? Исследованиями на наземных и водных беспозвоночных показано, что эффекты в этих случаях оказываются, как правило, различными, причем характер воздействия колеблющегося температурного режима на различные процессы в организме специфичен. Животные, приспособленные к переменной температуре, в большинстве случаев хуже «переносят» постоянную температуру даже в зоне оптимума.

Первое из известных нам исследований эффекта переменной температуры выполнено на насекомых и принадлежит Шелфорду (Shelford, 1929), который обнаружил, что яйца, личинки и куколки яблоневой плодожорки в условиях колеблющихся температур развиваются на 7—8% быстрее, чем при средней константной температуре. С тех пор на насекомых получено значительное количество аналогичных данных, указывающих на еще более высокий эффект переменных температур. На их основе сделан общий вывод, что «стимулирующий эффект переменных температур (на скорость развития), по крайней мере в умеренной зоне, можно считать четко установленным, и это необходимо подчеркнуть, поскольку лабораторные эксперименты проводятся обычно при константной температуре» (Одум, 1975, с. 154).

Данные по влиянию амплитудного терморегима на скорость процессов у водных беспозвоночных пока малочисленны, однако и они не противоречат фактам, установленным на насекомых. Эффект ускорения развития при переменной температуре установлен у циклопа *Acanthocyclops viridis* (Khan, 1965) и краба *Rhithropanopeus harrisi* (Costlow и др., 1971). На этом виде крабов и коловратке *Brachionus* (рис. 3) показано, что при переменной температуре значительно расширяются температурные границы выживаемости животных, хотя абсолютные



величины выживаемости несколько ниже, чем при константной температуре (Halbach, 1973).

Примером различной реакции на переменную и среднюю константную температуры могут быть также данные по скорости развития *Cyclops vicinus* и *Eudiaptomus gracilis* (Munro, 1974).

У ряда планктонных форм выявлено плато на кривой скорости развития при естественном колебании температуры среды, которое не наблюдается в опытах при различных константных температурах. При естественном колебании температуры такое плато отмечено также для некоторых параметров роста, дыхания и истинной скорости воспроизведения популяций на примере *Acartia*, *Callinectes*, *Brachionus* (Conover, 1956; Leffler, 1972; Halbach, 1973).

Таким образом, можно констатировать, что как в условиях естественного колебания температуры, так и при экспериментальном переменном терморежиме параметры роста, размножения и метаболизма водных животных существенно отличаются от таковых при средней константной температуре. Вместе с тем полученные данные в большинстве случаев не позволяют оценить характер и величину эффекта переменной температуры. Неясно, определяется ли этот эффект самой сменой температуры или имеет значение временное повышение температуры в переменном режиме.

На основе анализа имеющихся экологических и некоторых биохимических данных, в частности по конформационной перестройке белков и термоспециализации биохимических реакций, можно предположить, что характер и величина эффекта переменной температуры на каждый процесс в организме зависят от большого числа факторов: амплитуды и частоты колебания температуры, степени соответствия этих колебаний зоне температурного оптимума данного вида, термотолерантности животных, их возраста и физиологического состояния, сопряженного действия колеблющейся температуры с другими факторами среды и т. д.

В связи с очевидным экологическим значением фактора переменной температуры в нашей лаборатории проведены исследования по изучению влияния частоты и амплитуды колебания температуры на скорость роста и развития, размножения, эффективность использования энергии ассимилированной пищи и некоторые другие показатели, определяющие рост численности и продуктивность популяций ракообразных<sup>1</sup>. Опыты проводили с представителями *Branchiopoda*, *Copepoda* и *Gammaridae*, различающимися по степени эвритермности. В настоящей статье из-

---

<sup>1</sup> Работа проведена группой сотрудников под непосредственным руководством Г. А. Галковский

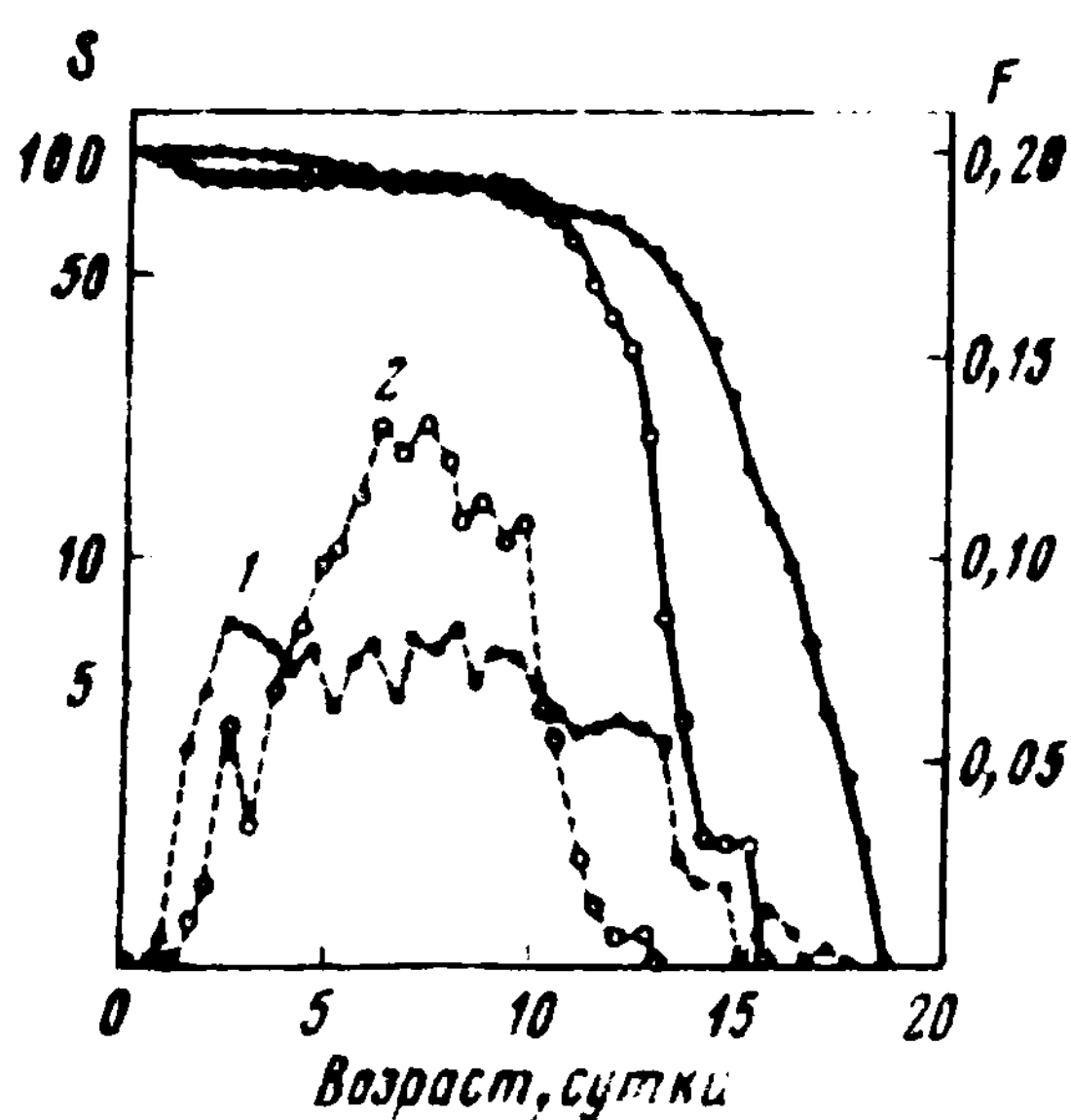


Рис. 3. Кривые выживаемости (сплошные линии) и рождаемости (пунктир) коловратки *Brachionus* при переменной (1) и постоянной (2) температурах (по Halbach, 1973)

$S$  — выживаемость, в %;  $F$  — количество новорожденных особей на 1 самку в час

ложены материалы, полученные преимущественно на *Daphnia magna* Straus.

Для проведения опытов была создана лабораторная установка с автоматическим программным устройством, позволяющая создавать переменный температурный режим с любой амплитудой и частотой колебания температуры в пределах  $4-40^{\circ}$ , с точностью регулирования  $\pm 0,15^{\circ}$ .

Как видно из рис. 1 и 2, изменение температуры в естественных условиях наиболее точно может быть описано синусоидальной кривой. На этом основании синусоидальное изменение температуры было взято за основу при проведении опытов.

Среднюю скорость процесса ( $\bar{V}$ ) в испытанных амплитудных режимах  $20 \pm 3$ ,  $20 \pm 5$ ,  $20 \pm 10$  и  $23 \pm 3^{\circ}$  рассчитывали по формуле

$$\bar{V} = 2 \int_0^{\tau/2} V[t(\tau)] dt,$$

где

$$t = T_{\text{ср}} + T_m \cdot \sin \frac{2\pi\tau}{24},$$

следовательно,

$$\bar{V} = 2 \int_0^{\tau/2} V \left( T_{\text{ср}} + T_m \cdot \sin \frac{2\pi\tau}{24} \right) dt,$$

где  $\tau$  — временная характеристика прохождения амплитудного цикла в часах (во всех приведенных расчетах  $\tau = 0 \div 24$ ),  $T_{\text{ср}}$  — средняя температура цикла,  $T_m$  — максимальное отклонение температуры от средней за цикл ( $^{\circ}\text{C}$ ).

Исходя из литературных данных и собственных наблюдений, было принято, что оптимальной температурой для дафний является  $20^{\circ}$ . Относительно этой средней константной температуры

испытывали суточный цикл колебания температуры в следующих режимах:  $20 \pm 3$ ,  $20 \pm 5$  и  $20 \pm 10^\circ$ . Для выяснения некоторых дополнительных вопросов, в частности, как влияет температура прохождения эмбриогенеза на скорость роста в постэмбриональном периоде, было проведено выращивание животных при константных температурах 10, 20 и  $30^\circ$ .

Следует отметить, что генетически разнородный материал приводит к значительному разбросу определяемых показателей, поэтому большинство опытов проведено на генетически однородных одновозрастных особях дафний, полученных в чистых линиях от партеногенетических самок.

По экспериментальным данным построена кривая, отражающая изменение удельной скорости роста дафний при различных константных температурах в пределах  $10\text{--}30^\circ$  (рис. 4). Ход кривой показывает, что оптимальная температурная зона роста особей этого вида находится в пределах  $20\text{--}26^\circ$ . В связи с этим была проведена также серия опытов в режиме  $23 \pm 3^\circ$ .

Полученная опорная кривая использована для расчета величин абсолютного прироста при каждой данной температуре и сравнения их с абсолютным приростом и удельной скоростью роста в указанных терморегимах (табл. 1). Как видно, в амплитудных режимах  $20 \pm 3$ ,  $20 \pm 5$  и  $23 \pm 3$  ускорение роста сопровождается увеличением значений абсолютного прироста. Относительно средней константной температуры  $20^\circ$  наибольший эффект получен в режиме  $20 \pm 5^\circ$ . Характерно, что максимальные значения относительного и абсолютного прироста наблюдались в режиме  $23 \pm 3^\circ$ , т. е. при колебании температуры в пределах оптимальной температурной зоны роста  $20\text{--}26^\circ$ . В отличие от этого в режиме  $20 \pm 10^\circ$ , при наибольшем размахе колебаний, ускорение роста сопровождалось падением абсолютных значений прироста. Эта амплитуда приводила к нарушениям метаболического саморегулирования, выявленных также по данным газообмена и некоторым другим показателям.

Таблица 1

Величины абсолютного прироста ( $\Delta W$ ) и удельной скорости весового роста ( $C_W$ ) *Daphnia magna*, рассчитанные и полученные в опытах при константной и переменной температурах

Терморегим, °	$\Delta W$		$C_W$	
	рассчитанные	опытные	рассчитанные	опытные
20	—	1,78	—	0,59
$20 \pm 3$	2,05	1,90	0,61	—
$20 \pm 5$	2,18	2,45	0,66	0,73
$20 \pm 10$	—	1,16	0,67	—
23	—	3,12	—	0,81
$23 \pm 3$	2,96	3,97	0,88	1,13

На основании эмпирической зависимости удельной скорости весового роста от температуры (рис. 4) разработана программа для ЭВМ «Наири» с целью оценки теоретически ожидаемого эффекта переменного температурного режима на величину относительного и абсолютного прироста животных. Расчеты показали, что во всех испытанных терморегимах ожидаемые значения удельной скорости весового роста выше, чем при средних константных температурах (см. табл. 1). При этом выявились

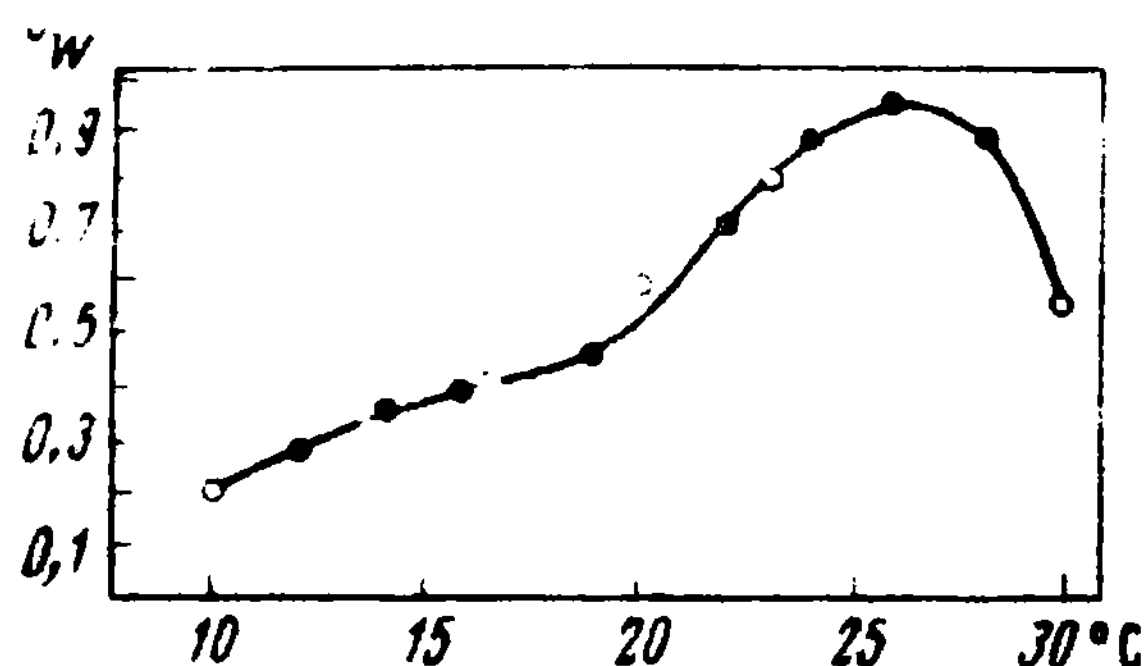


Рис. 4. Зависимость удельной скорости весового роста ( $C_w \cdot \text{сут}^{-1}$ ) от температуры у *Daphnia magna* за период от выхода из яйца до становления половой зрелости

два характерных момента: во-первых, экспериментальные значения удельной скорости роста в переменных режимах оказались выше, чем теоретически ожидаемые; во-вторых, ни в одном случае они не вышли за пределы максимальных значений этого показателя, полученных в соответствующем интервале постоянных температур. Оба эти факта, на наш взгляд, свидетельствуют в пользу гомеостатической природы эффекта амплитудного терморегима на скорость весового роста.

Те же закономерности характерны и для эффекта переменных температур на величину абсолютного прироста. Математическая модель подтвердила также наличие узкой температурной зоны ( $20-26^\circ$ ), в которой амплитудный терморегим оказывает максимальный эффект на абсолютный прирост.

Следует отметить, что рост животных в постэмбриональный период существенно зависит от температуры прохождения эмбриогенеза. При изучении этого вопроса, наряду с переменным терморегимом, были испытаны также три константных температуры:  $10$ ,  $20$  и  $30$ . Полученные данные приведены в табл. 2, где  $W_0$  и  $W_d$  — начальный и дефинитивный вес животных,  $1/D$  — скорость развития,  $C_w$  — удельная скорость весового роста. Как видно, прирост животных при  $10^\circ$  фактически не зависит от температуры прохождения эмбриогенеза. Наибольшее ускорение роста при увеличении температуры от  $10$  до  $30^\circ$  вызывает прохождение эмбриогенеза при  $20^\circ$ . Так, максимальная величина удельной скорости весового роста при  $30^\circ$  для особей, прошедших эмбриогенез при  $20^\circ$ , примерно в  $1,5-2,0$  раза выше, чем в случае прохождения эмбриогенеза при  $10$  и  $30^\circ$ . Таким образом, эффект температуры прохождения эмбриогенеза может существенно изменить характер зависимости параметров роста от температуры в постэмбриональный период. Это прояв-



Таблица 2

Влияние температуры прохождения эмбриогенеза (указана в скобках) на удельную скорость весового роста *Daphnia magna* при данной температуре опыта

t, °C	W <sub>0</sub> , мг	W <sub>d</sub> , мг	D, сут <sup>-1</sup>	CW	t, °C	W <sub>0</sub> , мг	W <sub>d</sub> , мг	D, сут <sup>-1</sup>	CW
10	0,066	2,225	0,06	0,21	30 (20)	0,051	1,490	0,32	1,13
20	0,092	2,336	0,17	0,54	10 (30)	0,051	1,771	0,08	0,29
30	0,140	1,150	0,33	0,69	20 (30)	0,051	1,070	0,17	0,51
10 (20)	0,092	2,310	0,07	0,21	30 (10)	0,066	1,464	0,25	0,77

Таблица 3

Значения абсолютного весового прироста *Daphnia magna* ( $\Delta W$ ), рассчитанные для амплитудного терморежима при различной температуре прохождения эмбриогенеза

Температура прохождения эмбриогенеза	Значения $\Delta W$ при 20°	Амплитудный терморегим	Значение $\Delta W$ , рассчитанное для амплитудного режима
10	1,00	20±3	1,02
		20±5	1,03
		23±3	1,21
		23±5	1,22
20	1,65	20±3	1,66
		20±5	1,67
		23±3	2,07
		23±5	2,08
30	0,70	20±3	0,73
		20±5	0,75
		23±3	0,84
		23±5	0,85

ляется и при анализе влияния переменного температурного режима на рост животных (табл. 3).

Следует отметить, что амплитудный терморегим сказывается не только на параметрах роста, но и на дыхании животных. Уровень обмена во всех режимах достоверно снижается. Этот факт свидетельствует о том, что при переменной температуре происходит перераспределение ассимилированной энергии в пользу роста и, следовательно, увеличение чистой эффективности роста животных.

Особого внимания заслуживает вопрос о влиянии амплитудного терморегима на скорость развития животных. Скорость развития ювенильных особей дафний, взятая как обратная величина продолжительности первого межличиночного периода, при

переменной температуре была на 14% выше, чем при средней константной.

Ускорение развития за весь ювенильный период (от выхода дафний из выводковой камеры до появления у них первых яиц), отмеченное в режиме  $20 \pm 5$ , составляло 9,5% по сравнению со средней константной температурой 20 и было обусловлено значительным сокращением (на 37%) последнего, 4-го межличиночного периода, связанного с началом генеративного роста.

Полученные данные позволили также охарактеризовать размер последовательных отрождений молоди и выживаемости в экспериментальных терморегимах. На этой основе построены кривые роста численности особей и рассчитаны соответствующие уравнения (Галковская и др., 1976). Оказалось, что эффект амплитудного терморегима  $20 \pm 5$  на скорость увеличения численности, по сравнению со средней константной температурой, составил 31,1%. Абсолютное количество отрожденных животных при экспериментальном выращивании чистых линий от самок одного помета при  $20^\circ$  составило 546, а при эффективном амплитудном режиме  $20 \pm 5^\circ$  2915 особей. Режим  $20 \pm 10^\circ$  дал несколько более низкую численность по сравнению со средней константной температурой.

Увеличение показателя роста численности популяции в определенных переменных терморегимах связано с ускорением ювенильного периода, большей продолжительностью периода размножения самок и большей общей продолжительностью жизни животных.

Таким образом, на основании имеющихся литературных данных и результатов, полученных в нашей лаборатории, можно констатировать, что при колеблющейся температуре, амплитуда которой не выходит за пределы оптимума, характерного для данного вида, важные эколого-физиологические и популяционные показатели существенно и достоверно отличаются от таковых при средней константной температуре. В этих условиях наблюдается увеличение удельной скорости линейного и весового роста, абсолютного прироста, скорости развития и истинной скорости воспроизведения популяции.

Наличие или отсутствие указанных эффектов, а также их величина должны зависеть не только от особенностей данного температурного режима, но и от адаптивных возможностей и температурной истории животных рассматриваемого вида. Это особенно важно учитывать при сравнительном изучении видов, различающихся по степени толерантности, так как следует ожидать, что эффект постоянных температур для stenотермных и эвритермных организмов будет существенно различаться.

В свете этих данных приобретает особое значение вопрос о мгновенной настройке скоростей процессов на изменение температуры и роли компенсаторных механизмов, определяющих стабилизацию метаболических реакций организма. Характер

реакций может определяться, вероятно, не только физиологическими адаптациями животных, но и генетическим полиморфизмом или адаптивной структурой популяции, основанной на существовании в популяции генетически дискретных единиц, соответствующих мозаичности окружающей среды (King, 1972).

Некоторые из перечисленных выше показателей имеют безусловное отношение к определению продуктивности популяций пойкилотермных животных. Так, например, при помощи математической модели, построенной для насекомых на основе таблиц выживания, показано, что незначительное ускорение развития (примерно на 10%) эквивалентно увеличению плодовитости животных в популяции на 100% (Lewontin, 1965). Это доказано экспериментально в работе Мессенджера (Messenger, 1964), который установил, что сокращение времени развития на 20% при переменной температуре относительно средней константной, равной 14°, сопровождалось увеличением плодовитости животных на 35%. С этим хорошо согласуются указанные выше данные нашей лаборатории об удлинении периода размножения самок в популяции ракообразных при действии переменных температур и изменении ряда других параметров, определяющих значительное увеличение численности животных.

В этой связи уместно сослаться на сводку по насекомым (Beck, 1968), где на основе анализа большого количества данных показано, что оценка скорости развития, порога развития, плодовитости и других жизненных функций животных на фоне различных константных температур по сравнению с переменными нередко вводит экологов в заблуждение. По мнению автора указанной монографии, имитационные модели динамики естественных популяций, основанные на константных температурах, значительно менее реалистичны, чем модели, основанные на действии переменных температур. Такое же заключение сделано при изучении влияния суточных колебаний температуры на репродуктивную функцию эстуарных рыб (Vlaming, 1972).

Важное значение имеет и то обстоятельство, что некоторые процессы в организме могут контролироваться не средней, а верхней или нижней температурой данного термоцикла.

Таким образом, можно заключить, что изучение важных физиологических и продукционных показателей у водных животных, обитающих при переменных температурах, может привести к экологически значимым заключениям лишь при постановке опытов в соответствующем термоцикле. При этом следует учитывать термоспецифичность различных биологических процессов, возможную нелинейность и непропорциональность изменения их скоростей на разных участках температурной шкалы и другие факторы, которые до последнего времени, как правило, мало или вовсе не принимаются во внимание при определении влияния температуры на те или иные эколого-физиологические показатели.

## ЛИТЕРАТУРА

- Галковская Г. А., Еремова Н. Г., Митякина Н. Ф. 1976. Скорость роста численности экспериментальных популяций *Daphnia magna* Straus в амплитудных терморегимах.— Изв. АН БССР. Сер. биол., № 2 (на белорус. яз.)
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М., «Мир».
- Beck S. D. 1968. Insect photoperiodism. N. Y., Acad. Press.
- Conover R. J. 1956. Biology of *Acartia clausi* and *Acartia tonsa*. Bull. Bingh. Oceanogr. Coll., v. 15.
- Costlow J. D., Bookhout C. C. 1971. The effect of cyclic temperatures on larval development of the mud-crab *Rhithro. panopeus harrisii*.— 4th Europ. Marine Biol. Sympos., Cambridge.
- Halbach U. 1973. In: Effects of temperature on the ectothermic organisms. W. Wieser (Ed.). Heidelberg, Springer.
- Kamler E. 1965. Thermal conditions in mountain waters and their influence on the distribution of Plecoptera and Ephemeroptera larvae.— Ecol. Polska, Ser. A, v. XIII, N 20.
- Khan F. M. 1965. The effects of constant and varying temperatures on the development of *Acanthocyclops viridis* (Jurine).— Proc. Roy. Irish Acad., v. 64.
- King C. E. 1972. Adaptation of Rotifers to seasonal variation.— Ecology, v. 53, N 3.
- Leffler C. W. 1972. Some effects of temperature on the growth and metabolic rate of juvenile blue crabs *Callinectes sapidus* in the laboratory.— Marine Biol., v. 14, N 2.
- Lewontin R. C. 1965. Selection for colonizing ability.— In: Genetics of colonizing species. H. I. Backer, G. L. Stebbins (Eds). N. Y., Acad. Press.
- Messenger P. S. 1964. The influence of rhythmically fluctuating temperatures on the development and reproduction of the spotted alfalfa aphid, *Therioaphis maculata* — J. Econ. Entomol. v. 57, N 1.
- Munro I. G. 1974. The effect of temperature on the development of egg, naupliar and copepodite stages of two species of Copepods: *Cyclops vicinus* Uljanin and *Eudiaptomus gracilis* Sars.— Oecologia, 16, N 3.
- Shelford V. E. 1929. Laboratory and field ecology. Baltimore, Williams and Wilkins Co.
- Vlaming V. 1972. The effects of diurnal thermoperiod treatments on reproductive function in the estuarine Gobiid fish, *Gillichthys mirabilis* Cooper.— J. Exptl Marine Biol. and Ecol., v. 9, N 1

## АКТУАЛЬНЫЕ ЗАДАЧИ ВОДНОЙ ТОКСИКОЛОГИИ В СВЯЗИ С ОХРАНОЙ ВОДОЕМОВ ОТ ЗАГРЯЗНЕНИЙ ТОКСИЧЕСКИМИ ВЕЩЕСТВАМИ

Н. С. Строганов

Московский государственный университет

Перед современной гидробиологией стоят две большие проблемы, которые решают гидробиологи разных направлений: проблема чистой воды и проблема продуктивности. Они приобретают все большее значение по мере того, как увеличивается численность населения и возрастает технический прогресс.



Острота этих проблем, необходимость их решения заключаются в том, что человечество уже испытывает большие затруднения в снабжении людей и производства чистой водой, пищей и органическим сырьем. Питьевая вода становится предметом международной торговли.

Исследования гидробиологов показывают, что эти две проблемы тесно связаны между собой и взаимно обусловлены. Хорошее качество воды в значительной степени формируется гидробионтами, а жизнь гидробионтов зависит от химического состава воды открытых водоемов. Если до последнего времени проблему продуктивности ставили на первое место, считая водную среду относительно устойчивой и удовлетворительной для водных организмов, то теперь проблему чистой воды следует ставить на первое место, так как качество природных вод значительно изменяется в результате деятельности человека.

Какую продуктивность в качественном и количественном отношении будут давать водоемы, будет зависеть от состава водных биоценозов, от их качества, темпа роста и воспроизводимости. Человек все больше стал понимать, что трудность состоит не только в получении промысловой биомассы, но и в том, каково ее качество. В результате изменения водной среды исчезают наиболее ценные промысловые рыбы, ракообразные, моллюски, а их место в промысле занимают менее ценные объекты. Такие изменения в значительной степени определяются загрязнением вод. Можно даже утверждать, что теперь качество и количество продукции водных организмов в значительной степени зависят от качества воды. Чистая вода становится главным, определяющим компонентом в системе связей организма и водной среды.

Чистой водой мы считаем такую воду, в которой достаточно полно идет разрушение поступающих загрязнений, которая прозрачна и приятна на вкус, в которой неограниченно долго живут и не ухудшают своего качества полезные человеку гидробионты (промысловые ценные рыбы, ракообразные, моллюски) и отсутствуют вредные вещества для людей и домашних животных (Строганов, 1972). Если эти свойства изменены в худшую для человека сторону в результате той или иной деятельности человека, то мы можем говорить о ее загрязненности (Строганов, 1970). В связи с таким пониманием термина «чистая вода» было выставлено требование, чтобы сточная вода, спускаемая в водоемы, не производила нежелательных человеку изменений в составе фауны и флоры водоемов в течение длительного времени. Это требование может быть удовлетворено только в том случае, если сточная вода не будет действовать ядовито на все звенья биологического цикла основных представителей фауны и флоры в данном водоеме (Строганов, 1941, 1968, 1970). В основном такое же понимание термина «чистая вода» приводится и в монографии А. Г. Гусева (1975).

Проблема чистой воды возникла не сегодня, и причин для этого было несколько. Однако наиболее существенными были и остаются две из них: рост населения и индустриализация с химизацией. За последние 20 лет проблема приобрела особо острое выражение во многих странах мира.

Главными воздействиями, нарушающими хорошее качество воды, являются разные химические соединения, обозначаемые общим термином — химическое загрязнение (нефть и ее продукты, тяжелые металлы, пестициды, детергенты и даже удобрения).

Нет необходимости об этом подробно говорить, так как угроза ухудшения качества воды во всех крупных водоемах суши и Мирового океана хорошо известна не только гидробиологам. Я остановлюсь на вопросах водной токсикологии в связи с химическим загрязнением вод и уменьшением количества чистой воды.

Необходимо проанализировать и оценить тенденции изменений биологических процессов в водоемах и качество их вод. Перед нами стоит общая проблема — сохранение и рациональное использование вод в условиях комплексного использования водоемов

#### **СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ГИДРОБИОНТОВ К ТОКСИКАНТАМ**

Загрязнение пресных и морских вод в разных акваториях происходит по-разному как по степени загрязнения, так и по качеству. Однако характер реагирования водных организмов на воздействия токсикантов имеет много общего. Жизнь в водоеме обычно протекает для многих видов в экстремальных условиях (хотя их мы называем нормальными). Очень немногие виды существуют в удовлетворительных условиях и достигают значительной численности. Это преобладающие, доминирующие виды. Наибольшая же часть видов не имеет благоприятных условий. Для них среда далека от оптимума, и поэтому такие виды хотя и существуют, но имеют малую численность или даже являются редкими видами. Присутствие токсикантов в воде еще более усложняет условия жизни водных организмов. Одни виды исчезают, другие резко уменьшают свою численность. Жизнь на пределе придает неустойчивый характер взаимоотношениям гидробионтов. Только немногие виды могут жить в новых условиях и достигать большой численности, давая высокую продуктивность, высокую биомассу. Формальный анализ водных сообществ в такой ситуации по разнообразию видов и по общей биомассе часто не показывает больших качественных изменений. Однако по качественному составу они значительно изменяются. Много примеров в этом направлении проведено мной для пресных вод и морей в обзорной статье из серии «Итоги науки» ВИНТИ — Водная токсикология (1976 г.).

В случае присутствия токсикантов в сравнительно высокой концентрации все резко изменяется и водные сообщества обедняются по разнообразию видов, снижают продуктивность, уменьшается общая биомасса. Происходит деградация водных сообществ. Крайний случай такого характера изменений выражается в очень бедном наборе животных и растений, численность и разнообразие которых стремится к предельно низкому значению — к нулю.

Общий характер изменения водных сообществ пресных и морских водоемов при их химическом загрязнении наблюдается всюду. Разница отмечается только в интенсивности и скорости изменения и в названиях видов, составляющих водные сообщества. В основе этой общей закономерности изменений лежит разная чувствительность видов к одному и тому же токсиканту. Такое утверждение не является неожиданным. Оно следует из рассмотрения причинно-следственных связей разных видов с токсикантом.

В нашей лаборатории были проведены исследования реакций гидробионтов на разные токсиканты. Если выразить чувствительность разных гидробионтов в дафниевых единицах, т. е. чувствительность *Daphnia magna* Straus принять за единицу, то получим в сопоставимых единицах такое соотношение чувствительностей, как указывается в таблице.

Как видно, чувствительность гидробионтов в каждой приведенной группе колеблется в широких пределах. Только в общих чертах можно указать, что наименьшей чувствительностью обладают, как правило, сапрофиты и нитрификаторы.

Чувствительность к токсикантам разная у разных гидробионтов, но в большинстве случаев все же можно видеть, что бактерии менее чувствительны, чем многоклеточные организмы. Утверждение Либмана (Liebmann, 1947), что бактерии самые чувствительные, так как они имеют относительно наибольшую поверхность, не подтверждается. Не подтверждается и мнение о том, что рыбы всегда являются самыми чувствительными.

Одновременно необходимо отметить, что по отношению к некоторым токсикантам высокой чувствительностью обладают нитрифицирующие бактерии, причем, даже среди них разница чувствительности может достигать 1—2 порядков (нитробактер, как правило, более чувствителен, чем нитрозомонас).

Перед водной токсикологией стоит задача — определение чувствительности гидробионтов к токсикантам с целью выявления связи между природой токсикантов и физиологическими, биохимическими особенностями водных организмов. Следует вскрывать зависимость чувствительности гидробионта от его типа обмена веществ, характера проникновения токсиканта внутрь организма и последующей связи с внутриклеточными субстратами и включением в биохимические процессы.

**Чувствительность гидробионтов, выраженная в дафниевых единицах, к разным токсикантам**

Группы гидробионтов	Салициланилид	Пентахлорфено- лятанатрий	8-оксихинолин
Сапрофиты и нитрификаторы	100—10 000	10 000—20 000	10 000—50 000
Водоросли и макрофиты	0,2—200	10—3000	1 000—10 000
Беспозвоночные животные (дафния magna, стрептоце- фалюсы, черви, личинки на- секомых, прудовики и др.)	1—200	0,5—500	1—1000
Рыбы пресноводные	1—200	100—5000	5

Решение этой задачи позволит классифицировать по группам как токсиканты, так и гидробионты по общим для групп признакам. Такая работа весьма трудоемка и кропотлива, но она необходима, так как огромное количество химических соединений возможных загрязнителей и обилие видов гидробионтов с разной чувствительностью исключают обязательное исследование каждого соединения и каждого вида. Следует учитывать, что чувствительность любого организма зависит от стадии развития (возраста), пола, экологических условий, т. е. от множества факторов внешней среды. Поэтому установление групп одинакового реагирования водных организмов на группу химических соединений позволит значительно сэкономить денежные средства и исследовательские кадры. При возможном появлении нового токсиканта можно будет прогнозировать его токсические свойства и ожидаемое реагирование разных гидробионтов и тем самым прогнозировать возможные перестройки водных сообществ.

Водные организмы, составляющие биоценоз, в разной степени относятся к одинаковой интенсивности токсического вещества. Одни виды при данных условиях гибнут, а другие получают стимулы к усилению жизненных процессов и увеличивают свою численность. Предвидение стимуляции численности некоторых видов при загрязнении водоема позволит правильное оценить последствия химического загрязнения (Строганов, 1960, 1973, 1975, 1976; Брагинский, 1972).

### **ЗНАЧЕНИЕ ИЗУЧЕНИЯ ВЛИЯНИЯ ТОКСИКАНТОВ В МАЛЫХ КОНЦЕНТРАЦИЯХ**

Другой важной задачей является изучение влияния токсикантов в малых концентрациях. Изменение продолжительности жизни гидробионта в среде с токсическим веществом зависит от его концентрации. Эта зависимость графически выражается обычно кривой (рис. 1).



Фенилртутный ацетат	Триэтилолово- хлорид	Трипропило- ловохлорид	Трибутилоло- вохлорид
10 000—5 000	30 000—10 000	10 000—20 000	10 000—100 000
5—500	1—30	0,5—10	50—70
0,5—200	1—5	1—10	0,5—2000
2—10	0,2—10	1—100	0,01—10 000

Если на абсциссе отложить логарифм концентрации, а на ординате продолжительность жизни, то с уменьшением концентрации токсиканта увеличивается иногда резко (1), иногда медленно (2) продолжительность жизни водного организма. При концентрации  $Sx_1$  или  $Sx_2$  она равняется практически продолжительности жизни контрольных организмов. Можно ли считать  $Sx$  уже безвредной концентрацией? Как реагирует гидробионт на токсикант в области концентрации  $O—Sx$ ? Эти вопросы все более остро встают перед исследователями, желающими предвидеть судьбу того или иного вида в водоеме при длительном воздействии химических загрязнений. Этот же вопрос встанет и при научном обосновании методик определения ПДК. Проблема реагирования гидробионтов на токсиканты в малых концентрациях имеет не только теоретическое значение, но и непосредственное практическое, прогностическое. Нельзя предвидеть характер изменений водных сообществ, если мы не знаем, как реагирует тот или иной гидробионт на длительное воздействие токсиканта.

В настоящее время многие исследователи обращают главное внимание на острое отравление, т. е. работают с концентрациями токсиканта в области  $Sx—C$  (рис. 1). Исследования биохимиков, биофизиков и физиологов направлены на изучение механизмов действия токсикантов и механизмов реагирования гидробионтов при остром отравлении. То, что таких исследований недостаточно для правильного понимания воздействия токсиканта с организмом, стало ясно для ряда исследователей. Приходится считаться с тем, что биофизические, биохимические и часть физиологических методик еще настолько грубы, что с их помощью можно работать только в области относительно высоких концентраций. При малых концентрациях они не улавливают достоверных изменений показателей. Создалось противоречивое положение. С одной стороны, резко увеличилось желание исследователей работать современными биофизическими и биохимическими методами, так как они сулят раскрыть са-

мые интимные связи между действующим химическим агентом и организмом. С другой — эти методы еще грубы, чтобы раскрыть эти интимные связи. Одновременно следует заметить, что и организм в этом взаимодействии выступает как очень чувствительный прибор, способный показать самые глубинные, на молекулярном уровне, изменения в клетке, в организме (хемомутации, нарушение регуляторных механизмов в организме как целом и особенно — другие отдельные последствия: плодовитость и качество потомства).

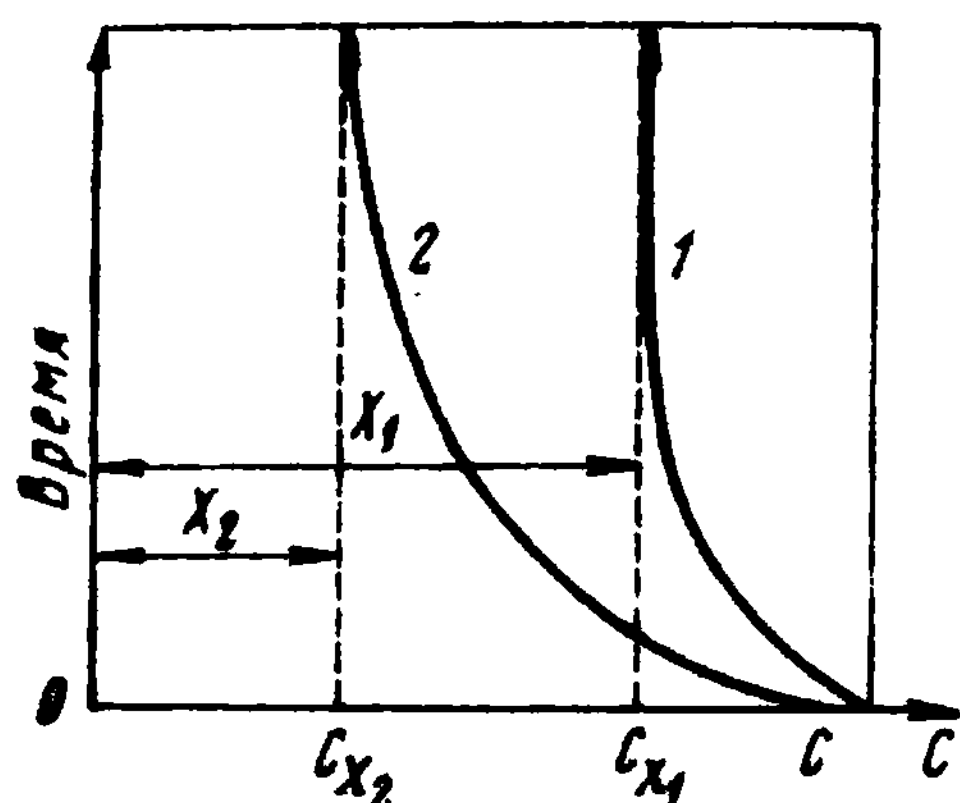


Рис. 1. Зависимость жизни гидробионта от концентрации токсиканта

Добытые факты о реагировании организма на высокие концентрации токсиканта, полученные биохимиками и биофизиками при помощи сложной аппаратуры, трудно переносить на реагирование при малых концентрациях.

Во-первых, при относительно больших концентрациях регуляторные механизмы организма, по существу, «сломлены», так как токсикант включается в системы биохимических процессов и их нарушает, а, во-вторых, при малых концентрациях каждая клетка, организм включают множество защитных механизмов против разрушающего действия токсиканта и репарируют возникшие нарушения. Другими словами, в этом явлении мы имеем разные проявления взаимодействия, и поэтому безоговорочный перенос данных, полученных при больших концентрациях в область действия малых, — весьма сомнителен. Полученные факты по воздействию токсикантов на изолированные митохондрии и лизосомы интересны, но нельзя считать их полностью отражающими характер нарушений в клетках и что именно нарушения в этих клеточных структурах являются причиной смерти организма.

Сложность и трудность поставленной практикой проблемы — влияние токсикантов в малых концентрациях на водные организмы, их сообщества и на экосистемы — ставит перед водными токсикологами задачу разработки и усовершенствования биологических методов. Они в настоящее время наиболее чувствительны, и факты, добытые с их помощью, легче интерпретируются в биологическом плане, чем другие. Однако это не означает, что другие методики надо полностью игнорировать.

В основе любых изменений в организме под влиянием токсических веществ лежат материальные процессы, и прежде всего биохимические и биофизические. Поэтому у исследователя всегда есть надежда «докопаться» до интимных процессов взаимодействия токсиканта с организмом при помощи биохимических и биофизических методик, так как они указывают конкретные процессы или состояния в конкретных участках тела организма. Следует пытаться увеличивать чувствительность биохимических и биофизических методик, чтобы работать с малыми концентрациями токсикантов. Пусть соревнуются исследователи, применяя биологические, физиологические, биохимические и биофизические методики в раскрытии причинно-следственных связей во взаимодействии организма с токсикантом при их малых концентрациях. Такое научное содружество необходимо еще и потому, что только оно поможет правильнее оценить биохимические и биофизические факты в свете биологических данных, а последние глубже понимать в свете биохимии и биофизики.

### НЕОБХОДИМОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ

В аспекте охраны полезных человеку гидробионтов (в широком понимании) и хорошего качества вод необходимо давать биологическую оценку чувствительности разных показателей. На воздействие экстремального фактора, в том числе и токсиканта, организм реагирует весьма мозаично, и если определяют концентрации токсиканта, при которых тот или иной показатель не отклоняется от контроля, то получают весьма различающиеся по величине концентрации (Строганов, 1972, 1975). Разница концентраций в наших опытах с большим прудовиком при воздействии трибутиловохлорида (ТБОХ) достигла 400 000 раз, с дафнией в растворах пирора 4000 раз (в третьем поколении), а в растворе, триэтиловохлорида (ТЭОХ) — 1000 раз (для исходных особей). Формально ориентироваться только на самый чувствительный показатель не всегда оправдано. Следует произвести биологическую оценку изменившихся показателей. Например, для выживаемости прудовика (*Limnaea stagnalis*) допустима концентрация ТБОХ 0,02 мг/л, а для изменения отношения веса раковины к ее длине —  $5 \cdot 10^{-6}$  мг/л. Другие показатели занимают промежуточное положение. Нужно ли считать показатель — отношение веса раковины к длине — настолько существенным, что по нему необходимо судить о физиологическом и биологическом благополучии вида при данном воздействии токсиканта? Вопрос не праздный и не вполне ясный. К нему может быть разное отношение. Можно рассуждать так: хотя сам по себе показатель не имеет существенного значения для сохранения вида, но раз он изменяется, то тем самым показывает, что организм реагирует на воздействие токсиканта, а это

дает основание предполагать, что, вероятно, какие-нибудь другие более существенные показатели тоже изменяются, хотя мы их не определяли. Исходя из этого, следует лимитировать концентрацию и по этому показателю. Другой путь рассуждений исходит из других предпосылок.

Толщина раковины и, следовательно, ее вес, зависят от содержания кальция в воде. В жесткой воде раковины толще, а в мягкой — тоньше (легче). Разная степень жесткости в довольно широких пределах не мешает существованию вида. Поэтому относительное уменьшение веса раковины еще не свидетельствует о биологическом неблагополучии вида. Примерно такой же характер рассмотрения показателей и их биологической значимости можно привести для любого действующего токсиканта как по комплексу биологических, так и особенно биохимических, биофизических и физиологических показателей. Однако если организм реагирует мозаично на внешнее воздействие и разные показатели этого реагирования изменяются в разной степени, то от исследователя требуется биологическая оценка этих изменений. Кроме формальной оценки достоверности изменения следует дать оценку в плане более широких закономерностей, в системе более высокого уровня. Такой подход как будто бы открывает двери для субъективизма исследователя и позволяет ему по личному усмотрению оценивать, что важно и что не важно. Мне думается, что субъективизм, конечно, может проявляться, но, чтобы уменьшить его плохое воздействие на выводы, следует усилить доказательства в обосновании важности того или иного показателя для физиологического и биологического благополучия особи и вида. Именно такое рассмотрение биологической важности показателей в широком плане может предостеречь от преувеличений в оценке биохимических и биофизических показателей реагирования гидробионтов на токсиканты.

Ранее было указано, что гидробионты обладают весьма различающейся чувствительностью. В работах нашей лаборатории (Stroganov, 1972, Строганов, 1975) было показано, что разница может достигать нескольких миллионов раз. Если учесть, что в наших опытах было только 20—25 видов водных организмов, в некоторых пресных водоемах число видов превышает тысячу, а в морях несколько десятков тысяч, то перед нами стоит очень трудная задача — определить чувствительность всего этого разнообразного населения. На любое антропогенное воздействие на водоем гидробионты будут реагировать в соответствии с чувствительностью к данным изменениям среды обитания. Нужно ли охранять всех гидробионтов в равной степени, без разграничения, или же человек в современных уже условиях может дать свою оценку важности для него того или иного вида? Вопрос настолько спорный, что я его ставлю здесь только исходя из факта весьма разной чувствительности гидробионтов и необхо-



димости сохранения хорошего качества вод в условиях прогрессирующего загрязнения почти всех водоемов. Невозможно сохранить все существующие виды в водоемах, да и нужно ли слепо стремиться все сохранить. В истории нашей планеты виды возникали и исчезали без всякого участия человека. Надо полагать, что некоторые из них были бы полезны нам теперь. Однако их нет и человечество решает свои задачи в их отсутствие. Некоторые виды (паразиты, патогенные и т. п. организмы) сейчас вредны для человека. Нужно ли их охранять в «заповедниках» или же уничтожать, как и возбудителя черной оспы? Очень много видов редких и пока бесполезных. Они не приносят вреда и видимой пользы. Почти в каждом классе или отряде таких видов немало. Как быть с ними? Некоторые из них (например, конская пиявка) обладают высокой чувствительностью к токсикантам. Некоторые виды бактерий, грибов, простейших, водорослей будут исчезать из водоемов, а мы это даже и не заметили, так как наш анализ недостаточно точен. Следовательно некоторые редкие чувствительные виды будут обязательно исчезать, так как человек непрерывно теснит и, вероятно, долго еще будет теснить дикую природу.

Поднятый вопрос не имеет однозначного ответа у наших современников. Желание сохранить весь современный генофонд в водоемах больше опирается на субъективную осторожность того или иного человека, чем на строгие научные данные. Но и противоположная сторона, выставляя требования радикального изменения дикой природы и превращения ее в систему типа агрокультур или паркового хозяйства, настораживает нас своей категоричностью при малой изученности вопроса применительно к большим масштабам водоемов. Как бы мы ни подходили к этому вопросу, нам придется давать оценку происходящим и возможным изменениям в водоемах в результате деятельности человека.

Знание чувствительности разных видов на разных стадиях их онтогенеза позволит промоделировать степень и характер изменений водных сообществ, экосистем при воздействии токсических веществ.

Данные водных токсикологов по чувствительности разных гидробионтов позволяют лучше прогнозировать, какие виды исчезнут, а какие достигнут большей численности и будут доминантами в сообществах. Такой прогноз важен не только для оценки будущей продуктивности полезных нам видов, оценки качества воды, но и для прогноза возможных неблагоприятных для нас последствий, которые могут выразиться в чрезмерном увеличении численности вредных, ненужных или даже малоценных видов («цветение» воды синезелеными водорослями, увеличение численности кильки, моллюска рапаны и др.). Биологическая оценка значимости того или иного вида в водном сообществе для пользы человека и знание чувствительности этого вида

к токсикантам могут служить основой оценки для прогноза возможных изменений в водоеме при его химическом загрязнении.

## ОТДАЛЕННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ДЕЙСТВИЯ ТОКСИКАНТОВ

Наиболее трудной задачей для водных токсикантов является изучение отдаленных последствий. Этот вопрос в современных условиях приобретает определенную остроту. Накапливаются факты, которые с большой категоричностью побуждают исследователей изучать отдаленные последствия на разных уровнях организации живого. Конечно, все изменения в сообществе начинаются с особи, а ее реагирование на воздействие токсикантов мы изучаем в большинстве случаев в течение короткого срока. Нет времени и не хватает терпения проследить отдаленные последствия через несколько поколений.

При кратковременном лабораторном изучении мы отмечаем, что подопытный организм живет и как будто бы ничем не отличается от контрольного. Физиологические и биохимические показатели тоже достоверно не отличаются от контроля. Мы делаем заключение о безвредности токсиканта при данной концентрации. Между тем если провести анализ реагирования организма в длительном испытании и определить его по созреванию, плодовитости, темпу роста, качеству потомства и другим показателям, то выявляется удивительная картина отношения его к токсиканту. Внешнее благополучие особи скрывает катастрофические для вида изменения, которые проявляются в полной мере только через несколько поколений. В свете решения больших задач об охране вод и рационального использования природных биологических ресурсов нам особенно важно знать степень и направление изменений, имеющих значение как для будущности особи, так и для вида, для хозяйственной деятельности человека, для промысла. Скрытые изменения в организме проявляются в разных отдаленных последствиях, которые можно сгруппировать следующим образом.

1. Отдаленные последствия проявляются в жизни особи, в физиологических функциях ее органов и тканей. Сюда относятся: общая продолжительность жизни, восприимчивость и резистентность к внешним воздействиям биотического и абиотического характера, поведение, аллергические и иммунобиологические реакции.

2. Отдаленные последствия проявляются через потомство в судьбе вида. Сюда относятся: время полового созревания, темп размножения, плодовитость, качество потомства (в широком понимании). Следует обратить внимание особо на генетические изменения потомства — уродства и жизнеспособность, хеомутацию и их оценку в биологическом и народнохозяйственном плане

3. Отдаленные последствия проявляются в сообществе, в экосистеме через нарушения в количестве и качестве особей данного вида. Сюда относятся: изменения структуры сообщества вследствие увеличения численности одних видов (стимуляции) и гибели других, нарушение активности функциональных групп, изменение пищевых связей в экосистеме, изменение устойчивости экосистемы и переход ее в новое качественное состояние.

4. Отдаленные последствия проявляются в хозяйственной значимости объекта промысла. Сюда относятся: изменение численности промыслового объекта и его качества, т. е. нарушение хозяйственной нормы, выражающейся в уменьшении размеров, ухудшении вкусовых качеств и т. п. Появление в большом количестве «сорных» и вредных организмов («цветение» воды, паразиты и патогенные организмы). В современных условиях водный токсиколог не может ограничиться изучением отдаленных последствий только на уровне особи. Необходимо включать в круг своих исследований и водные сообщества, экосистемы. Эта задача, конечно, трудная и не всякий научный коллектив может браться за ее разрешение. Но надо изыскивать средства и проводить исследования в этом направлении. Водные токсикологи должны кооперироваться с другими исследователями и в совместной работе разрешать эти сложные задачи.

Сферу отдаленных последствий усложняют два важных явления. Это привыкание и отбор на повышенную резистентность к действию токсиканта. Каждый гидробионт обладает способностью, видоизменяя свои биохимические и физиологические процессы, приспособляться, т. е. компенсировать, нормализовать возникшие нарушения. Степень приспособительных возможностей у разных гидробионтов различна, но в общем она относительно мала и не может обеспечить длительное существование вида при экстремальных воздействиях среды, какими являются химические загрязнения.

Происшедшие в организме нарушения приводят его к гибели не сразу, а через какое-то время в зависимости от его устойчивости. Например, при отравлении двухлетних осетров ядом, выделяемым синезеленой водорослью — афанизоменон флосаква, они отмирали в течение 2 месяцев, находясь в чистой воде. Если верховок после первых признаков отравления (перевортывание вверх брюшком) в растворе гексахлорбутадиена 3 мг/л перенести в чистую воду, то они постепенно отмирают в продолжение 30 дней (Строганов, Колосова, 1968). Совершенно ясно, что происшедшие за короткий срок нарушения в организме затем даже в отсутствие токсиканта не нормализуются длительное время.

В нашей лаборатории совместно с Куренцовой мы провели опыты на обратимость действия трипропиловохлорида (ТПОХ) у дафний. Как в предыдущих случаях, обратимость действия за-

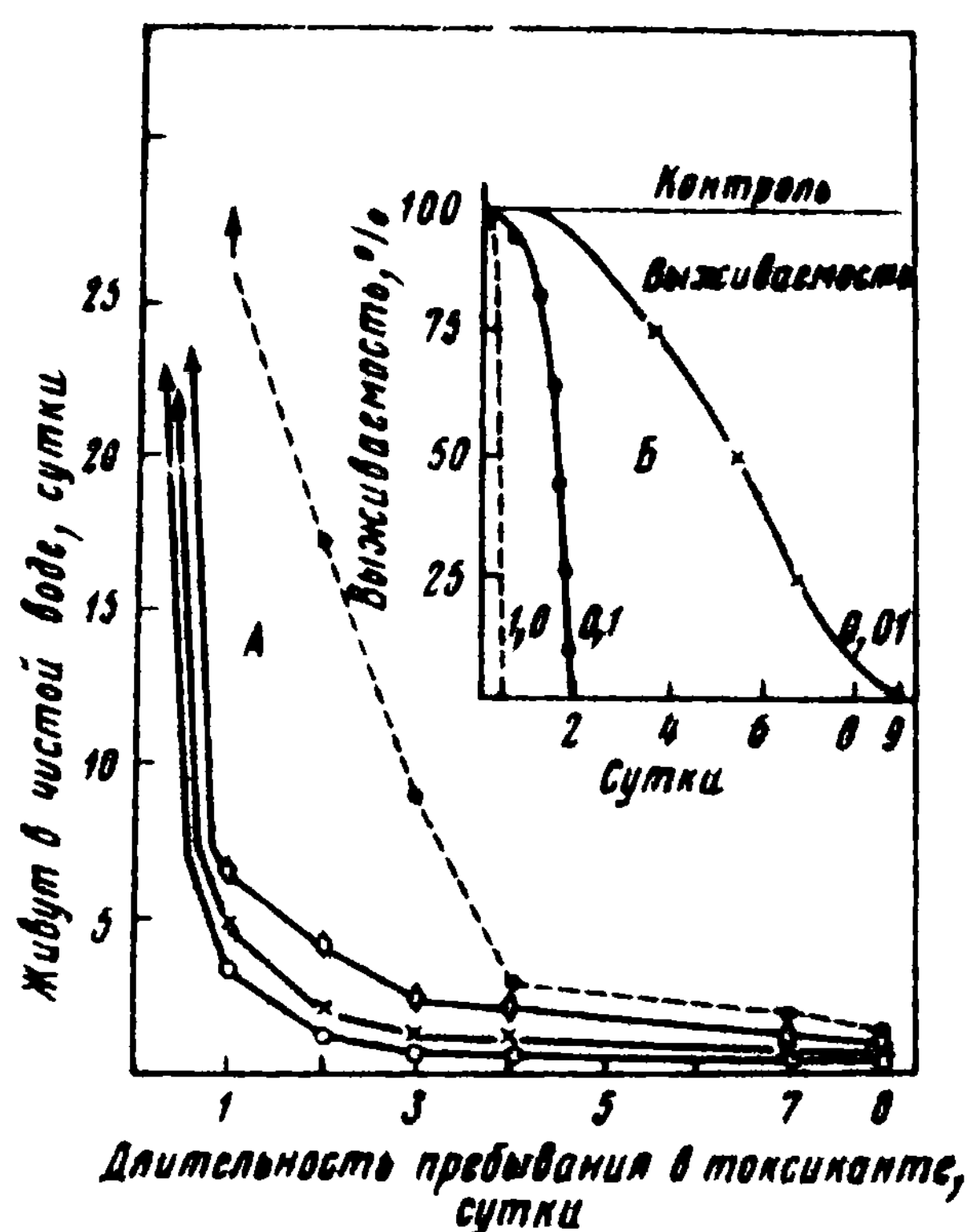
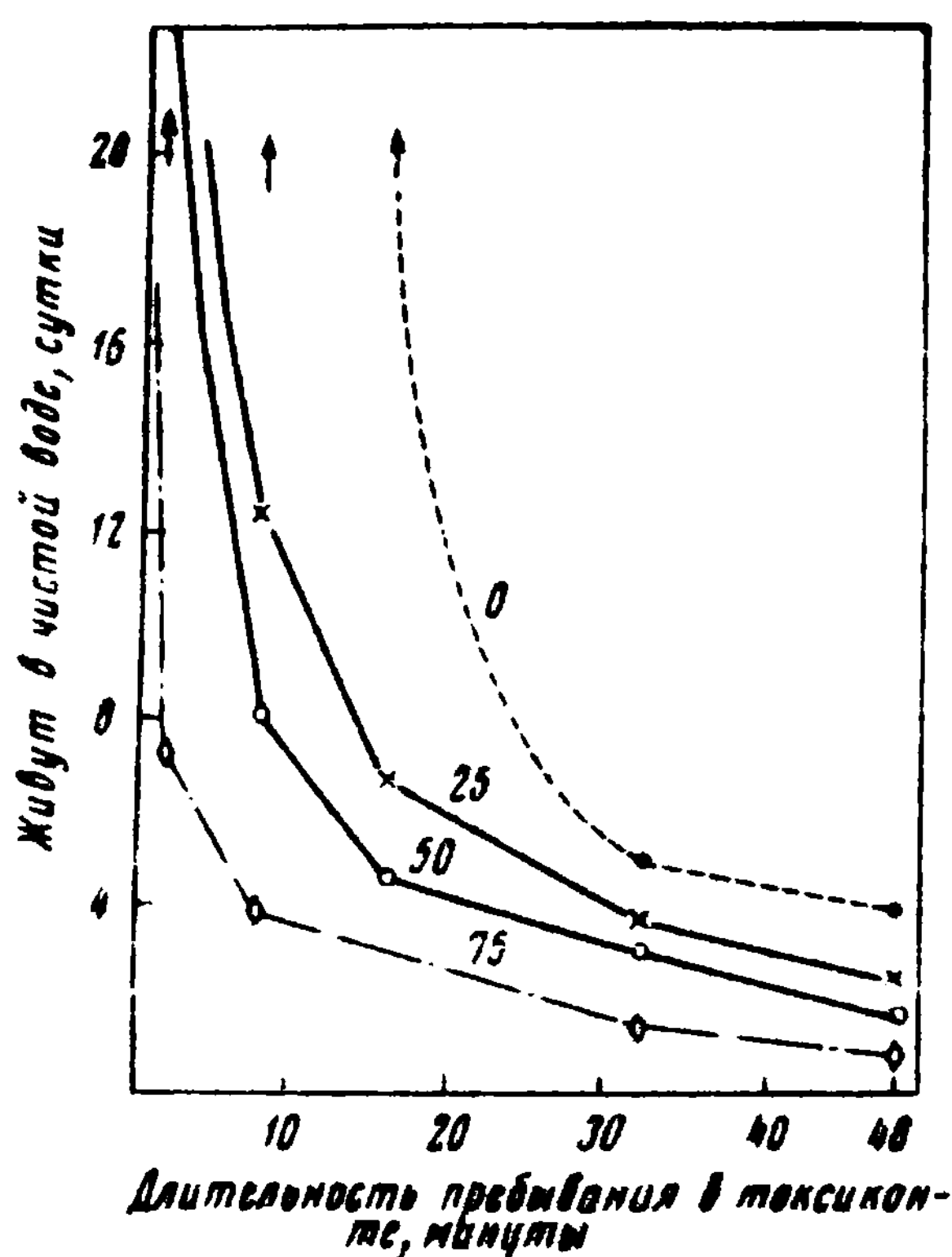


Рис. 2. Обратимость действия трипропилоловохлорида (1 мг/л) в зависимости от продолжительности пребывания *Daphnia magna* в растворе токсиканта. Числа у кривых — количество живых дафний (в %) после переноса из раствора токсиканта в чистую воду.

Рис. 3. Обратимость действия трипропилоловохлорида (0,01 мг/л) в зависимости от продолжительности пребывания *Daphnia magna* в токсиканте. А — процент живых дафний в чистой воде после переноса из раствора токсиканта (порядок кривых как на рис. 2); Б — выживаемость дафний при разных концентрациях.

висит от длительности воздействия токсиканта и его концентрации (рис. 2 и 3).

У дафний, находившихся в 0,01 мг/л ТПОХ в продолжение 1—6 суток, даже во втором поколении, полученном в чистой воде, наблюдается пониженная жизнеспособность. Они все погибают к 25—30-му дню опыта.

При сравнительно длительном воздействии ТПОХ (2 суток при 0,01 мг/л и 25 мин. при 1 мг/л) на дафний, практически нет обратимости действия. Животные, находясь после действия ТПОХ в чистой воде, все погибают через 7—15 дней. Допустимо значительно меньшее время воздействия токсиканта (при 1 мг/л — 1 мин. и меньше, а при 0,01 мг/л — 4 час и меньше). Приводимые факты представляют интерес кроме теоретического непосредственно и практический.

До настоящего времени еще наблюдаются так называемые залповые сбросы сточных вод, особенно во время паводков. Некоторые производственники считают, что кратковременные дей-



ствия токсикантов не опасны для гидробионтов. Приводимые факты убеждают в обратном.

Водные организмы не имеют большого «запаса прочности» против действия токсикантов. Их приспособительные возможности сравнительно малы и, как показывают опыты по обратимости действия, они гибнут даже после переноса в чистую воду.

Значительно больший эффект в устойчивости достигается при помощи отбора. К действию токсиканта относятся с разной степенью чувствительности все виды и все особи одного и того же вида. Даже, например, у дафнии magna, размножающейся путем партеногенеза, в течение ряда поколений получают потомки физиологически разнокачественные, хотя все они происходят от одной родительской особи. Вот эта разнокачественность и служит материалом для отбора на повышенную резистентность. Чем короче биологический цикл особей данного вида, тем быстрее можно получить резистентную линию, или клон (штамм). Отбирая резистентную особь, тем самым мы отбираем такой генотип, который дает и более резистентное потомство. Имеется много примеров, подтверждающих справедливость изложенных положений. Однако следует обратить внимание на допустимую степень изменения вида в результате отбора. Необходимо давать биологическую оценку допустимого изменения качества вида.

Работая с разными токсикантами, мы обратили внимание на то, что по отношению к одним (гексахлорбутадиен) отбор дает хороший результат и численность популяции восстанавливается довольно быстро, а по отношению к другим (кадмий, уран) происходит постепенное вырождение (Строганов, Колосова, 1968). Механизм действия того или другого токсиканта неясен, но, в общем виде, можно сказать, что кадмий и уран производят такие нарушения в наследственном аппарате, которые не обеспечивают нормальной жизнеспособности потомков и прежде всего их воспроизводимости.

Процесс отбора и становление нового клона (штамма) требует длительного времени. Надо подобрать такую концентрацию токсиканта, при которой длительное время могут жить и размножаться единичные экземпляры. Например, из партии в 300—400 особей под влиянием токсиканта выживает только 2—7 особей. Вот они-то и могут служить родоначальными особями устойчивого клона. Еще более жесткий отбор может наблюдаться у бактерий и водорослей. Например, совместно с Т. С. Балабановой мы получили, что под влиянием броморганического соединения (Пирор-70) и триэтилловохлорида (ТЭОХ) происходит отбор устойчивых сапрофитных и нитрифицирующих бактерий (рис. 4 и 5).

Пирор и триэтилловохлорид задерживают размножение микроорганизмов, и тем сильнее, чем больше концентрация токсиканта. Эти данные представляют для нас интерес и в аспекте способности воды к самоочищению. Под влиянием этих токси-

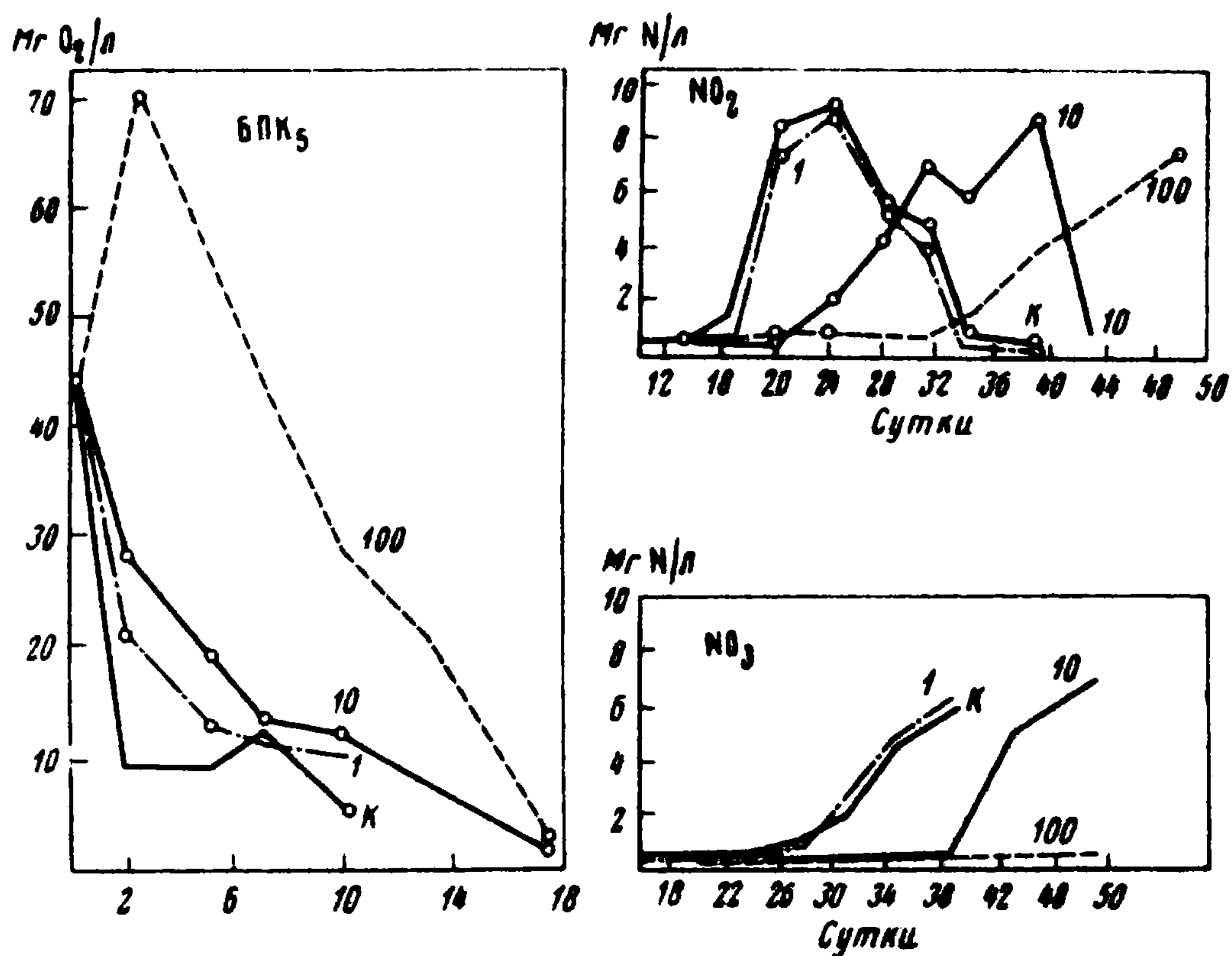


Рис. 4. Действие пирора-70 на процессы самоочищения (БПК<sub>5</sub>, NO<sub>2</sub>, NO<sub>3</sub>)

Опыт в открытых аквариумах с постоянным продуванием воздуха. Числа возле кривых — концентрации, в мг/л, К — контроль

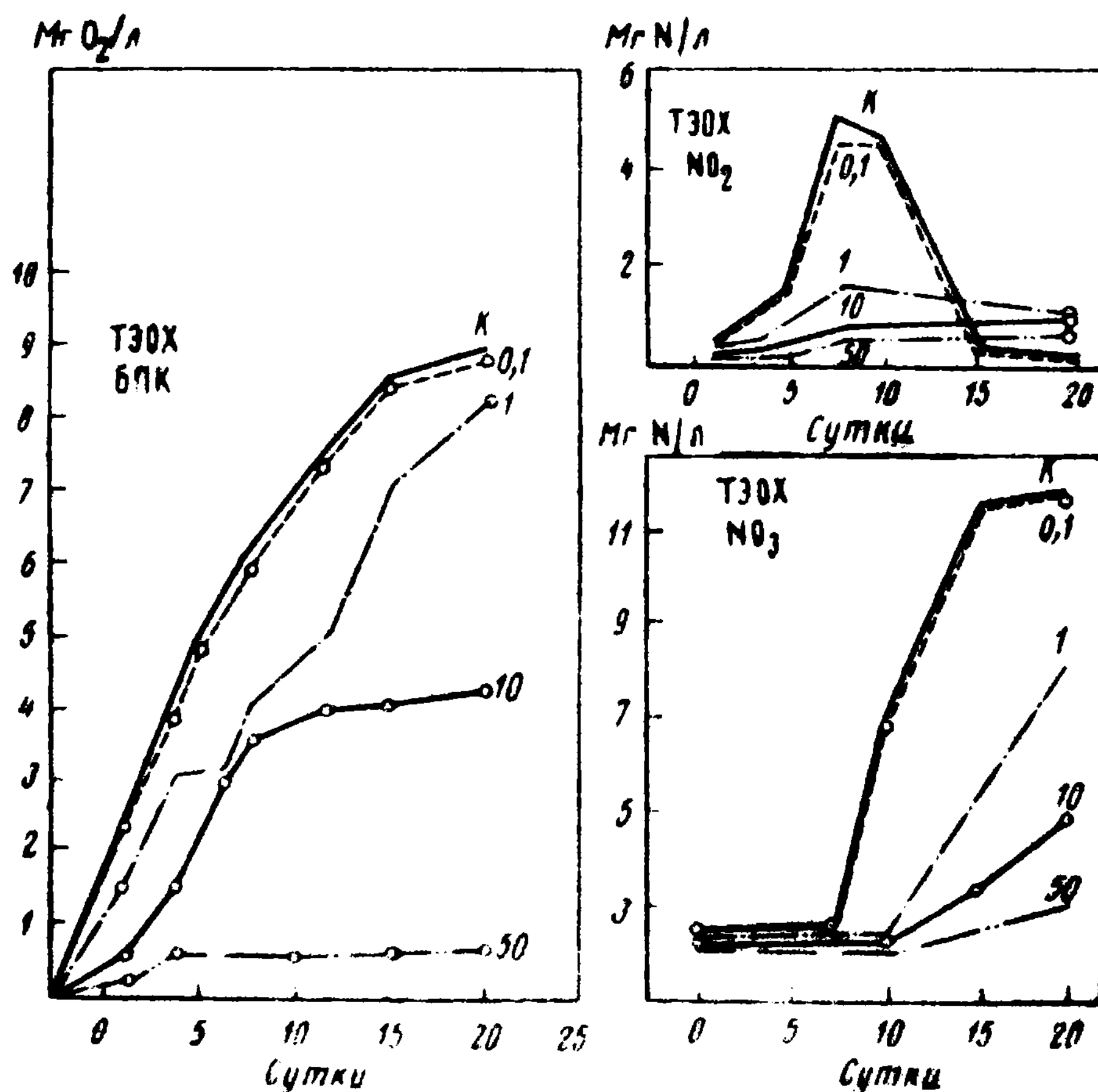
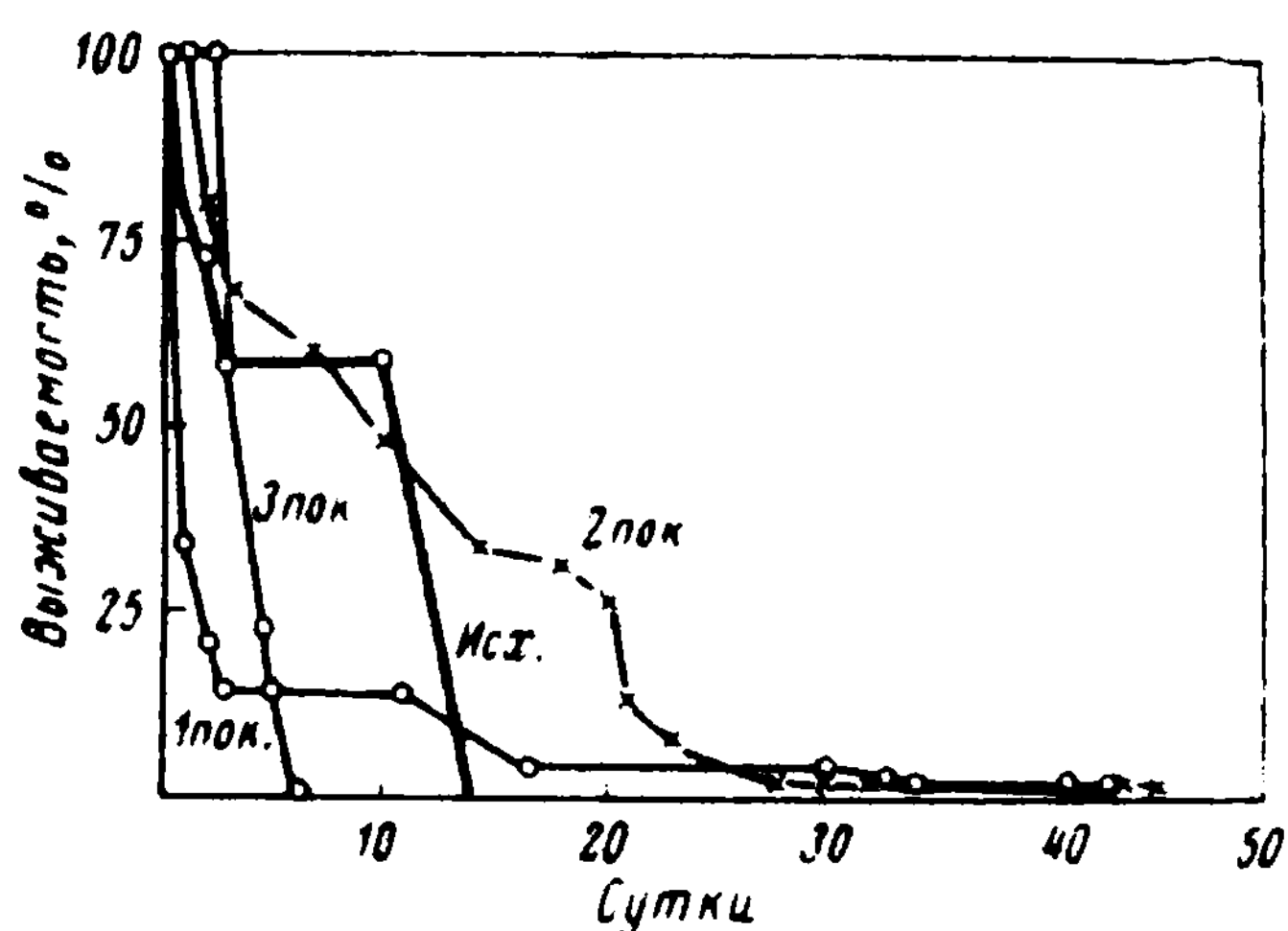


Рис. 5. Действие триэтилохлорида (ТЭОХ) на процессы самоочищения (БПК, NO<sub>2</sub>, NO<sub>3</sub>)

Числа возле кривых — концентрации токсиканта, в мг/л, К — контроль

кантов первая фаза разрушения органического вещества (биохимическое окисление) задерживается на 13 дней (при 100 мг/л), а процессы нитрификации — более чем на 30 дней. Под влиянием ТЭОХ в концентрации 50 мг/л сапрофиты не увеличивают своей численности в продолжение более 20 дней, а нитробактер в растворе пирора (100 мг/л) — даже более 50 дней. Если такая задержка происходит в реке со скоростью течения 4 км/час, то самоочищения воды практически не будет на протяжении 900—2100 и более километров. Вот почему сброшенные в верховье крупной реки токсиканты могут нарушить в ней процессы всех

Рис. 6. Отбор дафний на повышенную устойчивость к ПХФ Na (5 мг/л) в трех поколениях ИСХ — исходные дафнии, которые жили в токсиканте и от которых получено первое поколение (1-е поколение), а из него второе (2-е поколение) и т. д.



сообществ гидробионтов. К этому следует добавить, что и водоем-приемник такой реки тоже будет длительное время испытывать на себе ее токсическое воздействие.

Вопрос об отборе на повышенную резистентность мы решали и на дафниях. Для этого взяли пестицид-пентахлорфенолят натрия ПХФ Na в концентрациях медицинских ПДК для водоемов (5 мг/л) и попытались отобрать резистентных особей в ряде поколений. Наблюдения производили за каждой особью *Daphnia magna*, отдельно помещенной в стаканчик 100 мл раствора (опыт) или чистой воды (контроль). Таких стаканчиков было по 10 шт. для контроля и опыта (рис. 6). ПХФ Na на уровне ПДК не обеспечивает сохранности вида дафний. Во втором поколении отмечалось небольшое увеличение резистентности к пестициду, а единичные особи из первого и второго поколений жили на 20—30 дней дольше, чем исходные особи. Однако в третьем поколении все дафнии погибли раньше, чем исходные, совершенно не дав молоди. Линия вымерла. Хотя общая продолжительность жизни этой линии была больше исходных особей, она была бесперспективна.

Во второй серии опытов мы постарались выяснить этот вопрос на популяции *Daphnia magna*. Для этого по 100 шт. дафний разного возраста помещали в стаканы с 1 л раствора (опыт) или чистой воды (контроль), причем сначала дафний содержали при 1 мг/л в течение 35 дней, а затем переносили в раствор с 5 мг/л (рис. 7). Учитывали численность популяции.

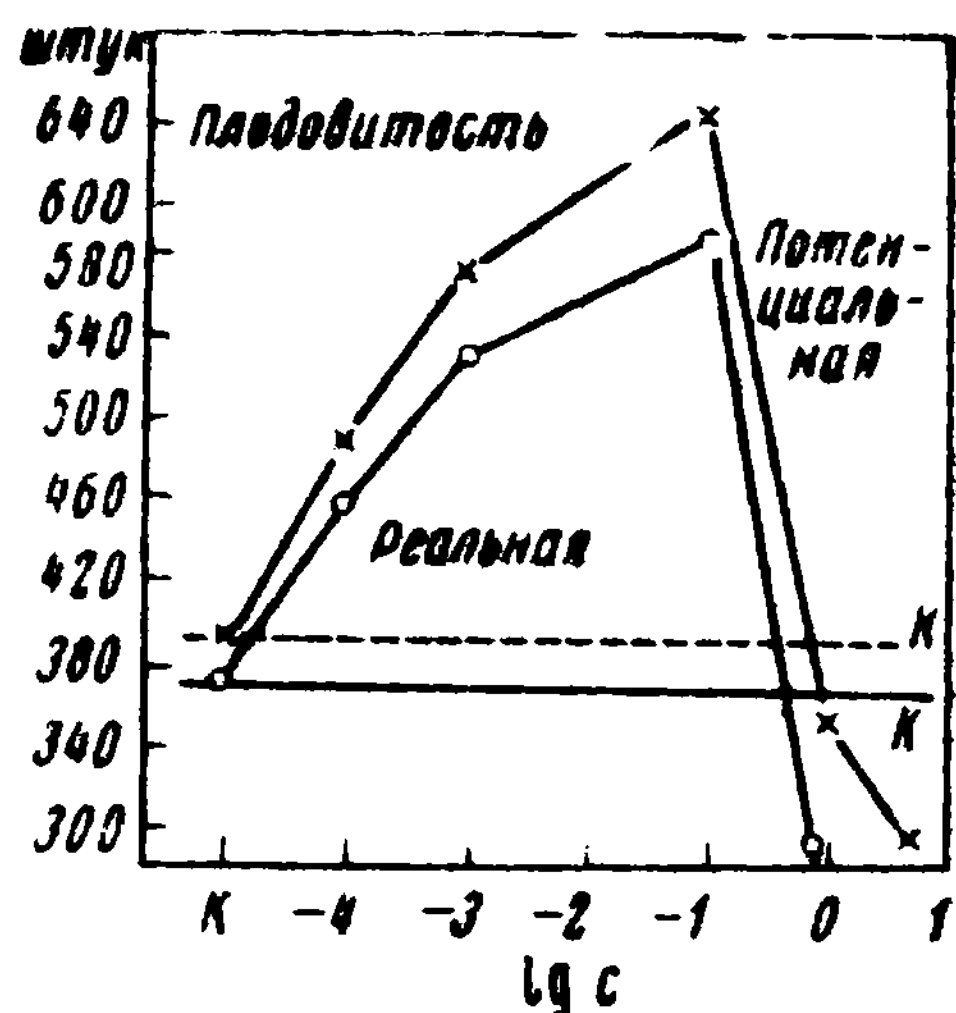
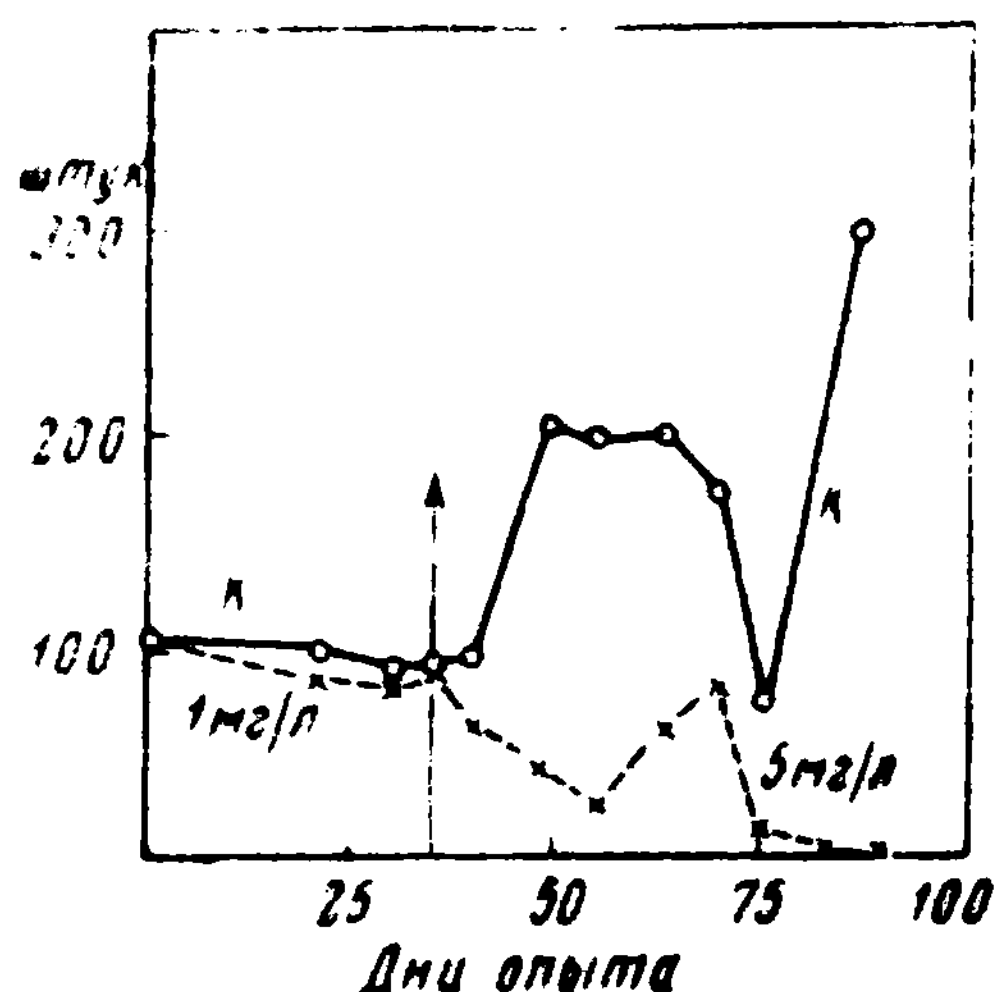


Рис. 7. Отбор дафний в популяции на повышенную устойчивость к ПХФ Na (5 мг/л)

Стрелка — время переноса дафний в большую концентрацию. Концентрации указаны возле кривых К — контроль

Рис. 8. Изменение плодовитости (потенциальной и реальной) у прудовика под влиянием кальциевой соли диметилдитиокарбаминовой кислоты

При концентрации ПХФ Na 1 мг/л популяция поддерживала свою численность примерно на уровне контроля. После переноса в раствор с 5 мг/л численность стала уменьшаться, и после непродолжительной вспышки вся популяция погибла. Как видно, отбор на резистентность к пестициду дал положительный результат. Популяция прожила при концентрации 5 мг/л примерно 55 дней. Это почти в 5 раз дольше, чем жили исходные особи. Однако и этот путь не обеспечил длительного существования популяции. В контроле популяция жила более 100 дней (опыт закончен).

При воздействии токсиканта происходит нарушение процесса воспроизводства. Хотя по внешнему виду и поведению водное животное как будто бы находится в удовлетворительных условиях, при анализе его плодовитости обнаруживаются резкие нарушения.

Мы помещали прудовиков (*Limnaea stagnalis*) в растворы кальциевой соли диметилдитиокарбаминовой кислоты разной концентрации и наблюдали за выживаемостью, поведением и размножением животных. Прудовиков кормили листьями одуванчика. Температура опытов колебалась в пределах 19—25°.

Изменение средней плодовитости в расчете на одного прудовика приводится на рис. 8.

Потенциальная (количество отложенных яиц) и реальная плодовитость (количество выклюнувшейся и прожившей 1—2 дня молоди) в значительной степени зависит от концентрации токсиканта. Обе величины плодовитости синхронно увеличиваются с увеличением концентрации кальциевой соли диметилдитиокар-



баминовой кислоты. Стимуляция образования молоди происходит вплоть до увеличения концентрации токсиканта до 0,1 мг/л. После этого резко снижается плодовитость, причем при концентрации 1 мг/л потенциальная плодовитость значительно превосходит реальную, которая уменьшается почти до нуля, а при 10 мг/л и потенциальная снижается до нуля, т. е. прудовики не образуют кладок. При концентрации 1 мг/л эти моллюски длительное время живут, образуют кладки, но жизнеспособного потомства не дают; вид при таких условиях исчезает, хотя по первому впечатлению можно сказать о благополучии вида.

Весьма коварным проявлением отдаленных последствий являются фундаментальные изменения в наследственности организма. Опыты по отбору на повышенную резистентность показывают, что отбор идет одновременно и по генотипу. Мы провели в нашей лаборатории опыты по влиянию полиэтиленimina на ряд поколений дафний (*Daphnia magna* Straus) по методике, принятой у нас в лаборатории (в работе приняли участие Н. Н. Максимова и Е. Ф. Исакова). Соединение этиленимин известно как токсическое вещество, обладающее мутагенными свойствами, а полиэтиленимин, как некоторые считают, теряет токсичность в силу полимеризации этиленimina.

Путем полимеризации получают полиэтиленимин (ПЭИ) разного строения и молекулярного веса (Гембицкий, Андронов, Жук, 1974). Вследствие обилия функциональных группировок с высокой реакционной способностью это вещество может выступать как биологически активное вещество.

Уже теперь ПЭИ находит широкое применение в народном хозяйстве и в частности в качестве флокулянта для очистки городских вод (Кинзирский, Захарова, 1974; Бейцер и др.) в целлюлозно-бумажной промышленности (Тесленко, Лапин, 1974), и поэтому это вещество будет попадать в водоемы. Кинзирский и Захарова в острых опытах на токсичность не нашли вредности его для крыс при дозах 200 мг/кг живого веса. Они не обнаружили по хромосомным aberrациям и генетической опасности. Химики высказывают мнение, что ПЭИ в силу своей большой молекулы (высокий молекулярный вес) не может быть токсичным веществом.

В своих исследованиях мы использовали препарат ПЭИ с молекулярным весом 63 000 (28,5% раствор), полученный в Центральном научно-исследовательском институте бумаги.

ПЭИ в концентрациях 10 мг/л и больше оказывает влияние на биологические процессы почти всех исследованных нами гидробионтов (нитрифицирующие бактерии, элодея, ряска, дафнии, прудовики, перловицы, гольяны). Я останавлиюсь только на исследованиях токсического вещества ПЭИ на дафний в ряду поколений.

Мы взяли концентрацию ПЭИ 1 мг/л и провели длительные наблюдения. При этой концентрации дафнии живут примерно

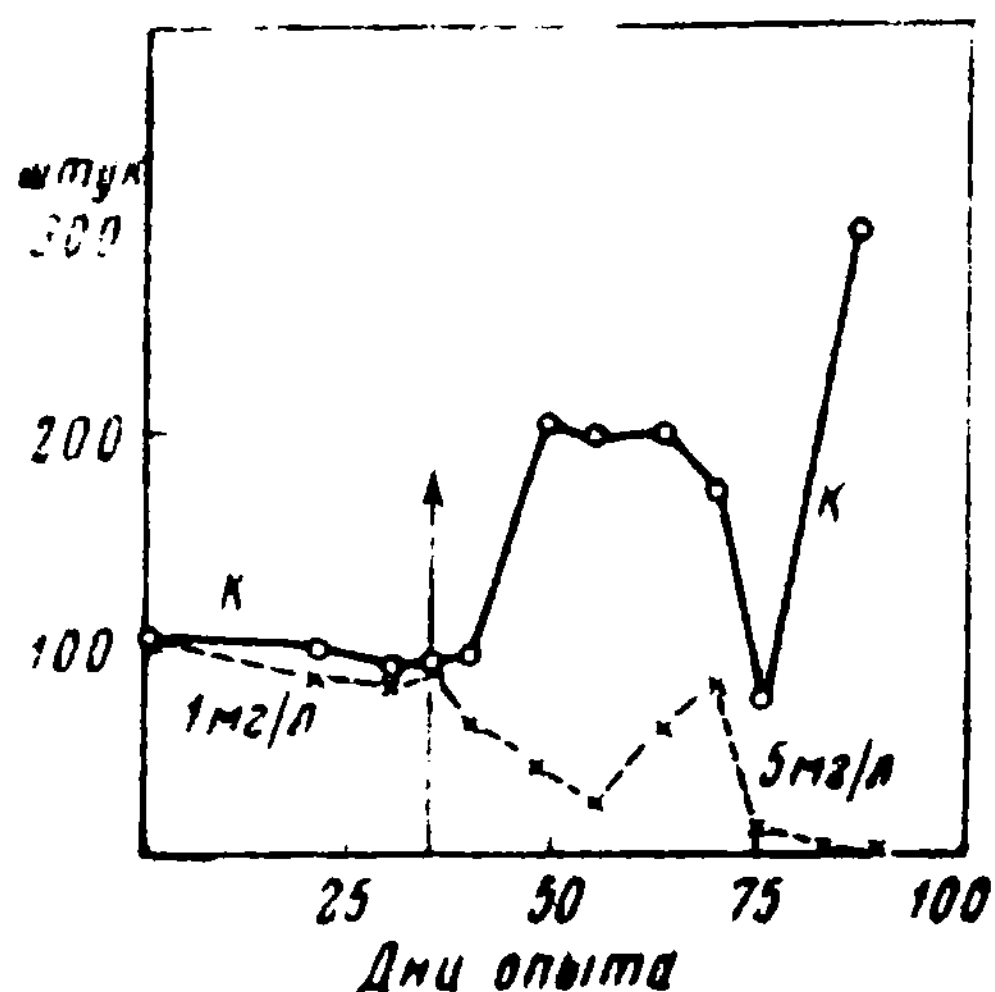


Рис. 7. Отбор дафний в популяции на повышенную устойчивость к ПХФ Na (5 мг/л)

Стрелка — время переноса дафний в большую концентрацию. Концентрации указаны возле кривых К — контроль

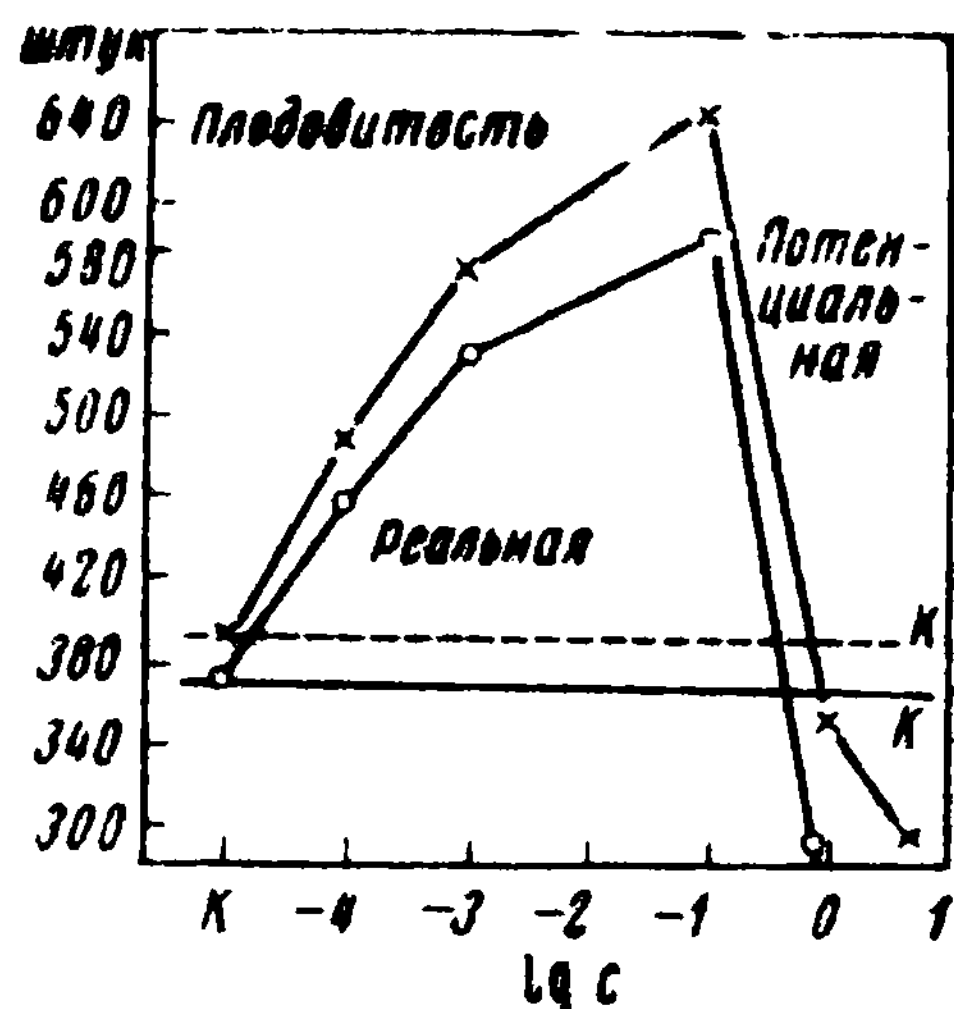


Рис. 8. Изменение плодовитости (потенциальной и реальной) у прудовика под влиянием кальциевой соли диметилдитиокарбаминовой кислоты

При концентрации ПХФ Na 1 мг/л популяция поддерживала свою численность примерно на уровне контроля. После переноса в раствор с 5 мг/л численность стала уменьшаться, и после непродолжительной вспышки вся популяция погибла. Как видно, отбор на резистентность к пестициду дал положительный результат. Популяция прожила при концентрации 5 мг/л примерно 55 дней. Это почти в 5 раз дольше, чем жили исходные особи. Однако и этот путь не обеспечил длительного существования популяции. В контроле популяция жила более 100 дней (опыт закончен).

При воздействии токсиканта происходит нарушение процесса воспроизводства. Хотя по внешнему виду и поведению водное животное как будто бы находится в удовлетворительных условиях, при анализе его плодовитости обнаруживаются резкие нарушения.

Мы помещали прудовиков (*Limnaea stagnalis*) в растворы кальциевой соли диметилдитиокарбаминовой кислоты разной концентрации и наблюдали за выживаемостью, поведением и размножением животных. Прудовиков кормили листьями одуванчика. Температура опытов колебалась в пределах 19—25°.

Изменение средней плодовитости в расчете на одного прудовика приводится на рис. 8.

Потенциальная (количество отложенных яиц) и реальная плодовитость (количество выклюнувшейся и прожившей 1—2 дня молоди) в значительной степени зависит от концентрации токсиканта. Обе величины плодовитости синхронно увеличиваются с увеличением концентрации кальциевой соли диметилдитиокар-

баминовой кислоты. Стимуляция образования молоди происходит вплоть до увеличения концентрации токсиканта до 0,1 мг/л. После этого резко снижается плодовитость, причем при концентрации 1 мг/л потенциальная плодовитость значительно превосходит реальную, которая уменьшается почти до нуля, а при 10 мг/л и потенциальная снижается до нуля, т. е. прудовики не образуют кладок. При концентрации 1 мг/л эти моллюски длительное время живут, образуют кладки, но жизнеспособного потомства не дают; вид при таких условиях исчезает, хотя по первому впечатлению можно сказать о благополучии вида.

Весьма коварным проявлением отдаленных последствий являются фундаментальные изменения в наследственности организма. Опыты по отбору на повышенную резистентность показывают, что отбор идет одновременно и по генотипу. Мы провели в нашей лаборатории опыты по влиянию полиэтиленimina на ряд поколений дафний (*Daphnia magna* Straus) по методике, принятой у нас в лаборатории (в работе приняли участие Н. Н. Максимова и Е. Ф. Исакова). Соединение этиленимин известно как токсическое вещество, обладающее мутагенными свойствами, а полиэтиленимин, как некоторые считают, теряет токсичность в силу полимеризации этиленимина.

Путем полимеризации получают полиэтиленимин (ПЭИ) разного строения и молекулярного веса (Гембицкий, Андронов, Жук, 1974). Вследствие обилия функциональных группировок с высокой реакционной способностью это вещество может выступать как биологически активное вещество.

Уже теперь ПЭИ находит широкое применение в народном хозяйстве и в частности в качестве флокулянта для очистки городских вод (Кинзирский, Захарова, 1974; Бейцер и др.) в целлюлозно-бумажной промышленности (Тесленко, Лапин, 1974), и поэтому это вещество будет попадать в водоемы. Кинзирский и Захарова в острых опытах на токсичность не нашли вредности его для крыс при дозах 200 мг/кг живого веса. Они не обнаружили по хромосомным aberrациям и генетической опасности. Химики высказывают мнение, что ПЭИ в силу своей большой молекулы (высокий молекулярный вес) не может быть токсичным веществом.

В своих исследованиях мы использовали препарат ПЭИ с молекулярным весом 63 000 (28,5% раствор), полученный в Центральном научно-исследовательском институте бумаги.

ПЭИ в концентрациях 10 мг/л и больше оказывает влияние на биологические процессы почти всех исследованных нами гидробионтов (нитрифицирующие бактерии, элодея, ряска, дафнии, прудовики, перловицы, гольяны). Я останавлиюсь только на исследованиях токсического вещества ПЭИ на дафний в ряду поколений.

Мы взяли концентрацию ПЭИ 1 мг/л и провели длительные наблюдения. При этой концентрации дафнии живут примерно

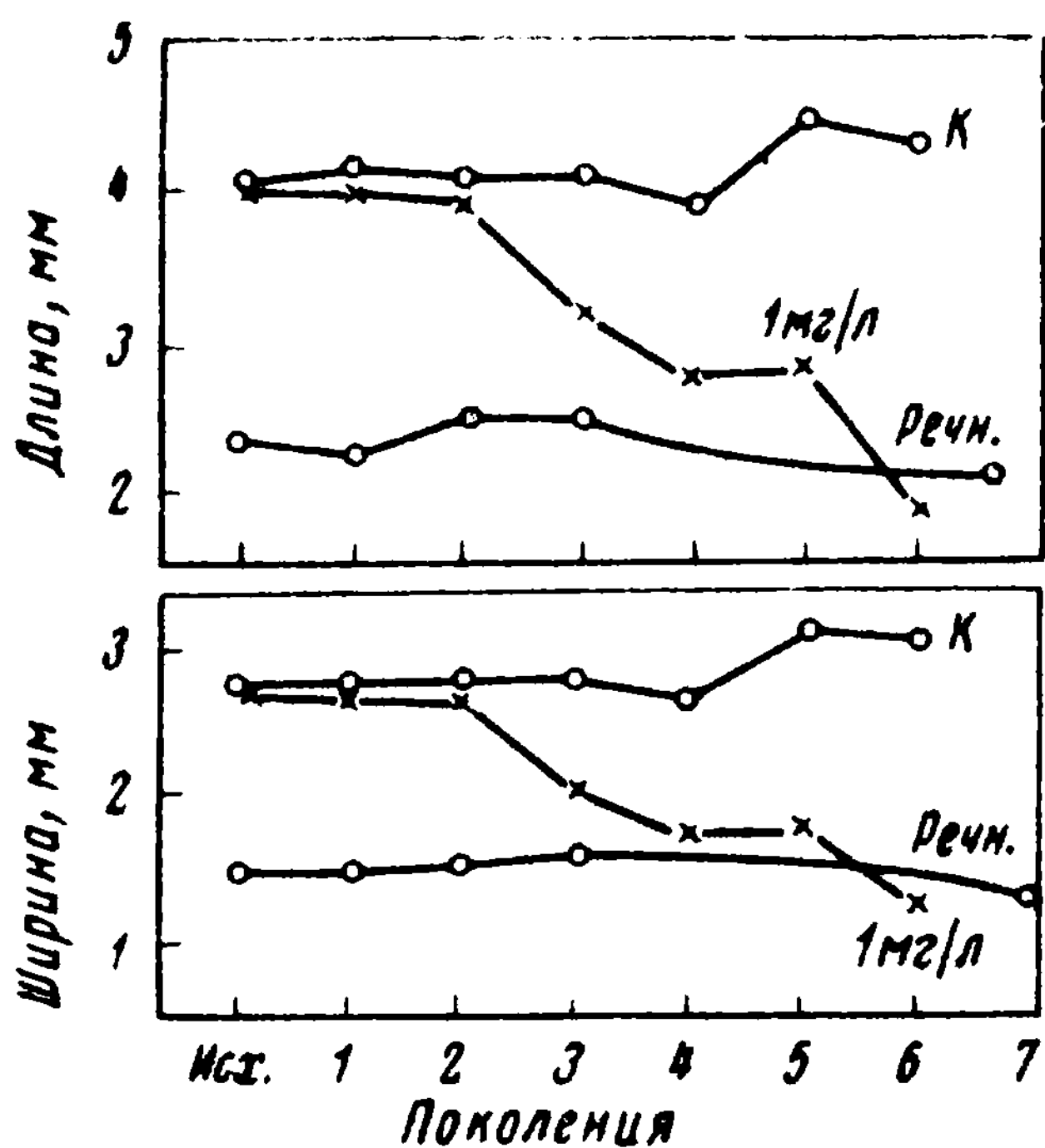


Рис. 9. Изменение размеров дафний под влиянием полиэтиленimina (1 мг/л)

К — контроль, 1 мг/л — в растворе ПЭИ, ИСХ — исходные дафнии, от которых получены все последующие поколения, Речн. — в чистой речной воде после переноса из раствора ПЭИ

так же, как в контроле, на протяжении 3—4 поколений. Однако в 5—6 поколениях резко увеличилась гибель до 80—85%. В 3—5 поколениях увеличилась плодовитость: потенциальная — примерно в 3 раза, а реальная — в 1,5 раза по сравнению с контролем. Одновременно после второго поколения дафнии стали меньшего размера, причем уменьшение размеров происходило до 6—7 поколений (рис. 9). Чтобы решить вопрос о генетической устойчивости происшедшего уменьшения размеров, мы перенесли этих дафний в чистую воду и проследили за жизнеспособностью и размерами (их и потомства) еще в продолжение 8 поколений (размер у всех определяли на 30-й день их жизни). Как видно на рис. 9, полученные карликовые дафнии устойчиво сохраняли свои размеры на протяжении восьми поколений жизни в чистой воде. Внешне карликовые особи были нормальных пропорций и давали достаточно жизнеспособное потомство.

Полиэтиленимин — трудно стандартизируемое вещество. В зависимости от способа получения образуется ПЭИ разного молекулярного веса, строения и биологической активности. Учитывая это, мы решили повторить опыты, но в точности такого же препарата нам не удалось получить. Институт бумаги нам представил новый препарат ПЭИ с молекулярным весом 6000 (25% раствор), который несколько отличается от предыдущего. Он оказался более токсичным, но меньше влияющим на размеры дафний.

Учитывая широкое внедрение ПЭИ в разные отрасли народного хозяйства, с одной стороны, трудности стандартизации его получения, недостаточность разработки методик определения мономеров, т. е. исходных веществ для получения ПЭИ, в малых концентрациях — с другой, необходимо провести исследовательские работы по изучению биологической активности препаратов ПЭИ разного молекулярного веса.



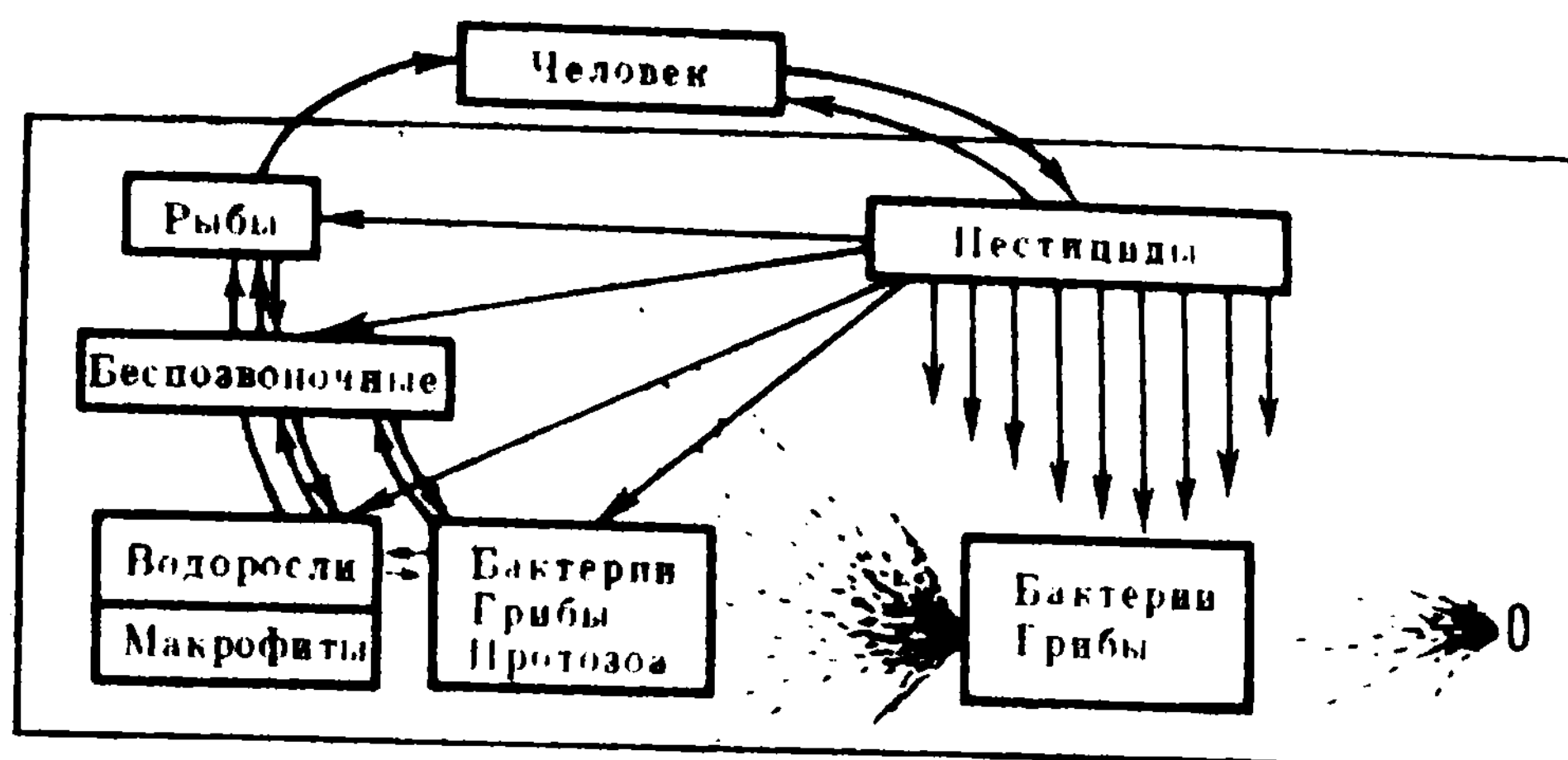


Рис. 10. Схема влияния токсиканта, вносимого человеком, на водное сообщество и его изменения

Рассмотренные нами задачи, стоящие перед водной токсикологией, следуют из более общих задач и имеют явную экологическую направленность. Это вполне понятно. Если бы воды поверхностных водоемов были чистыми и не содержали химических загрязнений, т. е. воды как среда обитания для гидробионтов не были токсичными или вредными, то не было бы проблемы чистой воды, не было бы и водной токсикологии.

В любом природном поверхностном водоеме за какой-то исторический срок сложились определенные водные многокомпонентные сообщества. Установилась «паутина» связей между разными видами разной степени соподчиненности. Выразить все эти связи даже схематически достаточно трудно. На рис. 10 приводится весьма обобщенная схема взаимоотношений между крупнейшими функциональными группами. На эти группы воздействует токсикант и разрушает или, во всяком случае, видоизменяет прежние связи.

По мере усиления химического загрязнения все больше видов выпадает из водных сообществ, и вся система упрощается. Видовое разнообразие уменьшается за счет высокочувствительных видов, а получают наибольшее благоприятствование виды, резистентные к токсическим веществам. Биомасса таких видов может достигать больших величин (например, нитчатые бактерии *Sphaerotilus*, бактериальные зооглеи *Leptomitius lacteus*, сине-зеленые водоросли *Microcystis*, *Aphanizomenon* и др.). На рис. 10 показана тенденция изменения водных сообществ от многокомпонентных к малокомпонентным и в пределе к нулю. В природной обстановке такого предела еще ни одно сообщество не достигает, а находится на каком-то промежуточном этапе.

Из анализа путей изменения водных сообществ под влиянием химического загрязнения можно заключить, что всякое сообщество имеет множество возможностей изменяться. По какому пути

будут развиваться водные сообщества, зависит от многих причин, но главными из них являются природа токсикантов и их концентрация, особенности уже сложившихся сообществ, гидрохимический и гидрологический режимы водоема и климатические особенности региона.

При любых условиях загрязнения проявляется общая черта изменений, которая выражается в переходе сообществ от одного устойчивого состояния к другому. В связи с этим возникает задача, в решении которой должны принять участие и водные токсикологи. Следует разумно определить пределы допустимых изменений водных сообществ и экосистем без ущерба для человека. Это означает, что надо разрабатывать понятие «экологическая норма» и допустимые пределы ее изменений.

Мы считаем, что экологическая норма не может быть одинаковой для всех сообществ, всех экосистем. Поэтому придется разрабатывать типы экологических норм и допустимые уровни их изменений.

Человечество уже вступило в такую эру преобразований Земли, в том числе и водоемов, что охрана вод будет длительной мерой и подчас дорогостоящей. Чем больше человек будет загрязнять водоемы, тем больше будет проявляться биологическая агрессивность отдельных видов. Мы уже теперь испытываем много неудобств от чрезмерного увеличения численности сине-зеленых водорослей.

Анализ состояния водоемов однозначно подводит к неутешительному выводу: процессы самоочищения недостаточны для того, чтобы переработать ту массу химических загрязнений, которую вносит человек в результате своей хозяйственной деятельности.

Водная токсикология как наука о токсичности водной среды, как среды обитания для гидробионтов разного уровня организации живого должна теперь рассматривать свои исследования не только в плане экологических проблем, но и проводить исследования закономерностей изменения водных сообществ под влиянием токсикантов. На первой конференции по водной токсикологии мной были сформулированы задачи (Строганов, 1970). Кроме того, возникли новые проблемы, в решении которых должны принять участие и водные токсикологи. Все настоятельнее требуется участие водных токсикологов в изучении связей между водными организмами в сообществах и экосистемах при воздействии химического загрязнения на водоем. Такая ориентация водной токсикологии правильна и долговременна. Из этой общей задачи вытекают более частные, такие, как изучение механизмов реагирования гидробионтов на токсические вещества, механизмы действия токсикантов.

С позиций водной токсикологии можно наметить последовательный ряд соподчиненных звеньев на пути решения общей задачи охраны и регулирования экологических водных систем

Изучение возрастной и видовой чувствительности — изменений внутри функциональных групп сообщества — изменений между функциональными группами — изменений в сообществе и во всей экосистеме. Изменение биохимических и физиологических показателей служит основанием для обоснования понимания чувствительности особи, ее реагирования на воздействие токсиканта.

Проблема охраны чистоты вод включает (как неотъемлемую часть) контроль за качеством воды. В настоящее время контроль осуществляется в широких размерах на всех крупных водоемах. Ежегодно производится до 5 млн. разных анализов. Все анализы производятся по двум линиям: химической и бактериологической. Реже анализируется качество воды по гидробиологическим и ихтиологическим показателям. Теперь налаживается в стране биологический контроль в системе так называемого мониторинга.

Учитывая появление нового качества в водоемах — токсичности среды обитания для гидробионтов, следует ввести токсикологический контроль. Такой контроль не заменяет другие виды контроля, но и его не заменяют существующие.

Токсикологический контроль должен в интегральной форме указать, обладает ли данная вода токсичностью для гидробионтов чистых вод или нет. Если обладает, то по возможности указать степень токсичности.

В США высказано предположение (Egenfeld, 1974), согласно которому охрана вод есть прежде всего биологическая проблема. Нам кажется, что это прежде всего социальная проблема, а экология и водная токсикология являются естественнонаучной основой правовой стороны охраны. Исходя из такого понимания, необходимо разрабатывать методологию токсикологического контроля.

Наряду с ПДК для рыбохозяйственных водоемов токсикологический контроль должен своевременно сигнализировать о неблагополучии с качеством вод. Чтобы повысить эффективность токсикологического контроля, следует осуществлять его как на крупных водоемах, так и в сточных водах, сбрасываемых в водоемы.

В нашей лаборатории были предприняты практические шаги по разработке токсикологического контроля для сточных вод и водоемов.

Интересные результаты были получены при токсикологическом контроле воды одной крупной реки в нижнем ее течении. В работе участвовали также Путинцев, Исакова, Шигин. Оказалось, что речная вода, привезенная в Москву и подвергнутая «окислению» при помощи продувания через нее воздуха, сохранила токсичность в продолжение более полутора месяцев. Дафнии размножались в такой воде хуже, чем в московской воде (контроль) (рис. 11).

Из этих данных следует важное заключение. Речная вода не смогла самоочиститься от токсиантов в течение сравнительно длительного времени. По-видимому, токсианты устойчивы к биологическому окислению и, может быть, являются тяжелыми металлами. Токсикологический контроль позволяет выявить та-

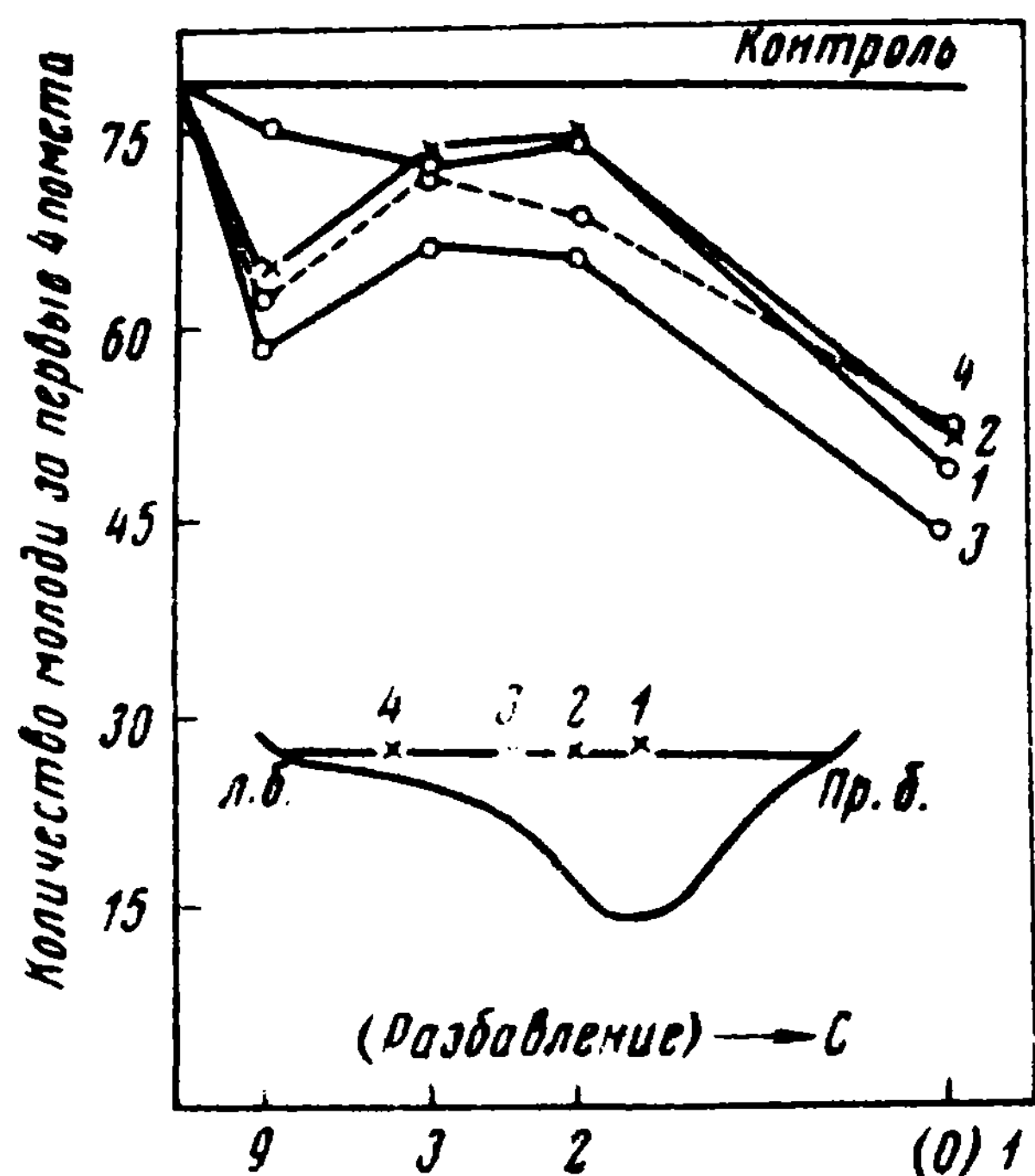


Рис. 11. Изменения продуцирования молоди дафниями при воздействии воды из загрязненной реки

кое качество воды, которое не выявляют другие методики контроля. Поэтому такой контроль в относительно длительном испытании является необходимым.

Токсикологический контроль поступающих в водоем сточных вод позволит конкретно указать источник токсичных вод. Проводя такой контроль на производствах и предприятиях, можно будет дифференцировать сточные воды по их токсичности и в соответствии с этим не «усреднять» сточные воды для очистки, а выявлять особо токсичные воды.

В заключение необходимо указать, что выдвинутые здесь задачи для водной токсикологии

следуют из потребностей народного хозяйства в охране хорошего качества вод и высокой продуктивности промысловых организмов. Борьба за чистую воду является не временной мерой, а довольно длительной, требующей комплексного научного подхода и усилий многих людей.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бейцер Ю. И., Луценко Г. Н., Тугушева Н. Ю., Цветкова А. И. 1974. Некоторые вопросы применения полиэтиленimina для очистки городских сточных вод.— В сб.: Синтез, свойства и практическое использование полиэтиленimina. Науч.-информ. группа ИНХС АН СССР. М., с. 122—132.
- Брагинский Л. П. 1972. Пестициды и жизнь водоемов. Киев, «Наукова думка», 227 с.
- Гембицкий П. А., Андронов В. А., Жук Д. С. 1974. О получении и свойствах полиэтиленimina.— В сб.: Синтез, свойства и практическое использование полиэтиленimina. Науч.-информ. группа ИНХС АН СССР. М., с. 7—18.
- Герасимов И., Будыко М. 1974. Актуальные проблемы взаимодействия человека и природы.— Коммунист, № 10, с. 79—91.
- Гусев А. Г. 1975. Охрана рыбохозяйственных водоемов от загрязнений. М., «Пищевая промышленность», 366 с.
- Дуглас У. О. 1975. Трехсотлетняя война. Хроника экологического бедствия. М., «Прогресс», 239 с.



- Кинзирский А. С., Захарова Т. А.** 1974. Некоторые данные по токсикологической характеристике нового флокулянта-полиэтиленimina.— В сб.: Синтез, свойства и практическое использование полиэтиленимина. Науч.-информ. группа ИНХС АН СССР. М., с. 58—61.
- Медведев Ю.** 1969. Безмолвный фронт. М., «Советская Россия», 190 с.
- Строганов Н. С.** 1941. Новые пути решения проблемы действия сточных промышленных вод на водные организмы.— В кн.: Действие сточных промышленных вод на водные организмы. Изд-во МГУ, с. 5—24.
- Строганов Н. С.** 1960. Современные проблемы водной токсикологии.— Вестник Моск. ун-та. Сер. IV. Биология и почвоведение, № 2.
- Строганов Н. С.** 1968. Загрязнение вод и задачи водной токсикологии. Тезисы докл. на Всесоюз. науч. конф. по вопросам водной токсикологии. М., «Наука», с. 7—9.
- Строганов Н. С.** 1970. Загрязнение вод и задачи водной токсикологии.— В сб.: Вопросы водной токсикологии. М., «Наука», с. 11—23.
- Строганов Н. С.** 1972. Научные основы установления ПДК токсических веществ в открытых водоемах. Биологический аспект. Тезисы докл. на Всесоюз. симп. по научным основам установления ПДК в водной среде. М., «Наука», с. 126—138.
- Строганов Н. С.** 1973. Теоретические аспекты действия пестицидов на водные организмы.— В сб.: Экспериментальная водная токсикология. Рига, «Зинатне», с. 11—37.
- Строганов Н. С.** 1975. Некоторые общие вопросы анализа действия оловоорганических соединений на гидробионтов.— В кн.: Оловоорганические соединения и жизненные процессы гидробионтов. Изд-во МГУ, с. 241—259.
- Строганов Н. С.** 1976. Токсическое загрязнение водоемов и деградация водных экосистем.— В сб.: Водная токсикология. Итоги науки. М., Изд-во ВИНТИ.
- Строганов Н. С., Колосова Л. В.** 1968. Влияние малых концентраций гексахлорбутадиена на водные организмы.— В сб.: Некоторые проблемы гидробиологии. М., «Наука», с. 126—138.
- Тесленко В. В., Лапин В. В.** 1974. Об использовании ПЭИ в бумажном производстве.— В сб.: Синтез, свойства и практическое использование полиэтиленимина. Науч.-информ. группа ИНХС АН СССР. М., с. 62—78.
- Erenfeld D. W.** 1974. Biological conservation. New York, Holt, Rinehart and Winston, 252 p.
- Liebmann H.** 1947. Цитировано по *Liebmann H.* 1962. Handbuch der Frischwasser- und Abwasserbiologie. Bd I, Jena, Veb G. Fischer Verl., 242.
- Maddox J.** 1972. Pollution and world-wide catastrophe.— Nature, v. 236, N 5348, 433.
- Rodne W.** 1972. Limnologie- wo und wozu? — Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd 42, N 1, 7—13.
- SOS.** 1972. Srodowisko. «Kosmos» (PRL). Ser. A 21, N 1, 102—105.
- Stroganow N. S.** 1972. Chemische Wasserverunreinigung und Gründe der Veränderung der Hydrobiontenzahl.— Verhandl. Intern. Verein. Limnol., 18, 955—960.

# **ОЖИДАЕМЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПРИРОДЕ БОЛЬШИХ ОЗЕР СЕВЕРО-ЗАПАДА СССР И ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА ПРИ ПЕРЕБРОСКЕ ЧАСТИ СТОКА СЕВЕРНЫХ ВОД В р. ВОЛГУ**

**И. И. Николаев, И. М. Распопов**

Институт озероведения АН СССР

Рост населения, развитие промышленности и все возрастающая интенсификация сельского хозяйства с применением орошения в южных областях европейской территории Советского Союза требуют все большего количества пресной воды. К сожалению, только мерами по рациональному использованию существующих ресурсов пресных вод в южных областях невозможно избавиться от «водного голода». Поэтому разрабатываются проекты переброски части стока северных озер и рек в южные бассейны.

Вполне естественно, что Институт озероведения АН СССР включил в свой план научных исследований в качестве одной из основных тем работы по прогнозированию биологического и химического режимов озер и будущих водохранилищ по трассе переброски вод в бассейн р. Волги по западному варианту.

По этому варианту предполагается перебросить около 17 км<sup>3</sup> воды из бассейнов озер Лача, Воже, Кубенское и из р. Сухоны (через озеро Кубенское) и 15 км<sup>3</sup> онежской воды (через озеро Белое). Эта переброска в большей или в меньшей степени отразится на природе ряда озер и рек Северо-Запада европейской части СССР, среди которых по экономическому значению выделяются крупнейшие водоемы этого района: Ладожское, Онежское, Белое, Кубенское, Воже, Лача. Поскольку сток из Ладожского бассейна в значительной степени определяет режим Финского залива (особенно его восточной части), изъятие 15 км<sup>3</sup>, соответствующее 20% стока р. Невы, отразится на режиме и этого водоема (рисунок).

Рассмотрим сначала систему озер Лача — Воже — Кубенское и р. Сухону. Эти озера довольно большие по площади, но мелководные (табл. 1). Они расположены в зоне избыточного увлажнения. Основными элементами водного баланса являются речной приток и сток, доля которых в приходной и расходной частях превышает 93%. На осадки и испарение остается только 4—6%. Термический режим озер определяется климатическими условиями окружающей местности, и вследствие этого их термические характеристики близки между собой.

В период открытой воды, продолжительность которого в среднем составляет 170—190 дней, озера доступны ветровому перемешиванию. При ветрах более 3 м/сек вся водная масса переме-

Таблица 1

## Морфометрические данные озер

Озеро	Площадь, км <sup>2</sup>	Объем, км <sup>3</sup>	Средняя глубина, м
Лача	345	0,54	1,6
Воже	418	0,60	1,4
Кубенское	400	1,23	2,5

шивается до дна. Следствием этого является отсутствие термической стратификации (Малинина, Распопов, 1975).

При проектируемой переброске части стока северных водоемов уровень режим озер предполагается сохранить близким к естественному. Произойдут лишь некоторые изменения во внутригодовом ходе уровня воды в сторону небольшого снижения максимальных и повышения меженных уровней. Не изменятся существующие морфометрические характеристики озер. Их термический режим по-прежнему будет определяться климатическими факторами.

Осуществление переброски вызовет следующие изменения в гидрологическом режиме озер: сток из оз. Воже осуществляется в оз. Лача по р. Свиди. Он будет почти полностью изъят из оз. Лача и направлен в оз. Кубенское в объеме 1,85 км<sup>3</sup>. Следствием такого перераспределения стока явится уменьшение приходной и расходной частей водного баланса оз. Лача почти вдвое, что приведет к уменьшению проточности озера. Коэффициент условного водообмена с 7,0 снизится до 3,7. В гидрологическом режиме оз. Воже существенных изменений не ожидается. Напротив, большие изменения режима будут наблюдаться в оз. Кубенском. В связи с тем, что через оз. Кубенское переброска будет осуществляться поэтапно, будет ступенчато изменяться и водный баланс водоема. Поступление вод из оз. Воже почти на 50% увеличит приходную часть водного баланса оз. Кубенского, а коэффициент условного водообмена возрастет до 5 против существующего 3,7. Затем в озеро направится вода сухонских водохранилищ (верхнесухонских, Камчугского, Великоустюгского) общим объемом около 11 км<sup>3</sup>. Поступление такого количества воды увеличит приходную часть водного баланса более чем в 3 раза, а коэффициент условного водообмена достигнет 13,8. Возрастет роль стоковых течений, направленных к устью р. По-розовицы. В то же время, несмотря на возможное увеличение роли стоковых течений, основными течениями останутся ветровые.

Воды всех трех озер близки по химическому составу и по величине минерализации. Все они относятся к гидрокарбонатному

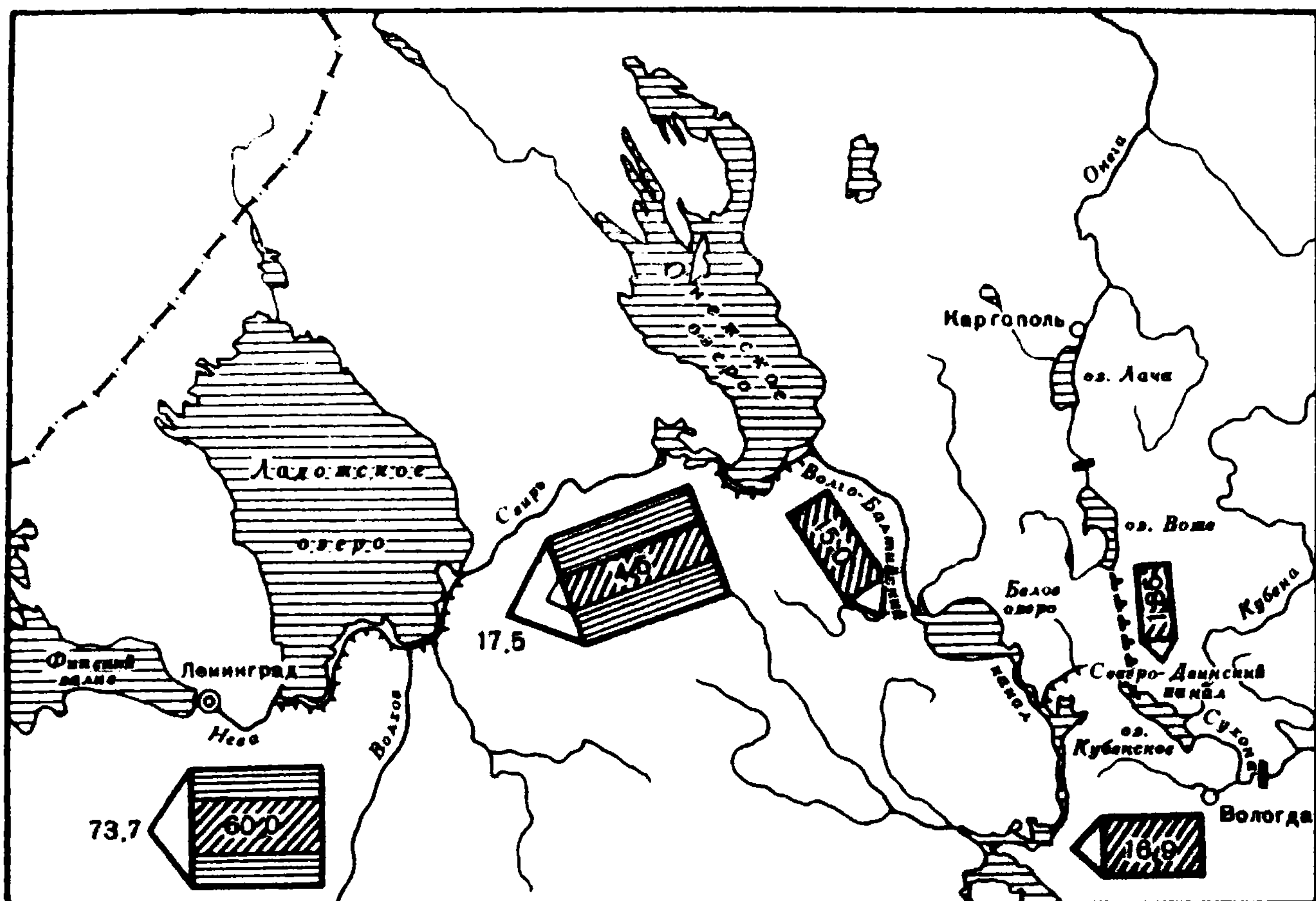


Схема планируемой переброски вод в бассейн р. Волги (западный вариант)

Косая штриховка — ожидаемые объемы переброски вод и стока рек, в км<sup>3</sup>. Прямая штриховка — ожидаемое уменьшение стока рек

классу кальциевой группы. Минерализация оз. Лача 141 мг/л, Воже — 138, а Кубенского — 161 мг/л. Наименьшие изменения в химизме вод ожидаются в оз. Воже, поскольку приходная и расходная части водного баланса останутся прежними. Уменьшение водообмена оз. Лача почти в 2 раза мало отразится на минерализации его вод, которая возрастает всего на 5 мг/л. Однако из-за возрастания роли сульфатных вод р. Ковжи в питании озера, увеличится как абсолютное, так и относительное содержание сульфатного иона. В зимнее время возрастет роль питания обедненными кислородом подземными водами, что может вызвать усиление кислородного дефицита, а в неблагоприятные годы привести к заморным явлениям.

Гидрохимический режим оз. Кубенского будет определяться составом сухонских вод. Общая минерализация в озере повысится на 20—30% и достигнет 194 мг/л. По ионному составу воды останутся прежними. Следует ожидать обогащения озерных вод биогенными веществами. Количество минерального фосфора увеличится примерно на один порядок, аммонийного азота — в 1,5 раза, на 30—40% возрастет перманганатная окисляемость (табл. 2).



Таблица 2

Средние концентрации биогенных элементов в Кубенском озере до и после переброски сухонских вод

Биогенные элементы, мг/л	Кубенское озеро		Биогенные элементы, мг/л	Кубенское озеро	
	до переброски	после переброски		до переброски	после переброски
$P_{\text{мин}}$	0,004	0,03	$N_{\text{NO}_3}$	0,07	0,06
$N_{\text{NH}_4}$	0,13	0,20	Перманганатная окисляемость, мгО/л	13,0	17,1

Антропогенные изменения в гидрологическом и гидрохимическом режиме озер повлекут за собой перестройку водных экосистем.

Наименьшие изменения, вероятно, следует ожидать в зарастании озер макрофитами за исключением участков, прилегающих к районам строительства гидротехнических сооружений, где растения подвергнутся уничтожению.

С макрофитами тесно связано развитие перифитона, так как растения служат последнему субстратом. Существенных изменений в видовом составе и продуктивности водорослей обрастаний ожидать не приходится.

Замедление водообмена в оз. Лача может повлечь за собой усиление развития синезеленых планктонных водорослей, которое, как показал опыт создания водохранилищ, нежелательно для водоема.

В Кубенском озере вследствие обогащения воды биогенами, в особенности фосфором, в затишных местах не исключено развитие синезеленых водорослей, хотя увеличение динамики вод имеет тенденцию усиливать развитие диатомовых водорослей в планктоне.

Среди зоопланктонных организмов в связи с возрастанием динамичности вод при переброске в Кубенском озере можно ожидать большего развития ракообразных и депрессии мелко-размерной фракции, т. е. коловраток и инфузорий.

Донная и фитофильная фауна озер разнообразна и богата благодаря отсутствию больших глубин, обилию растительности. Наибольшие изменения в бентических сообществах произойдут в оз. Лача в связи с резким снижением водообмена и ухудшением газового режима в подледный период. Уменьшится видовое разнообразие донных организмов и численность пелофилов. Возрастет роль *Chironomus plumosus*. Биомасса бентоса, несмотря на общее снижение численности организмов, в отдельные сезоны года может даже возрасти за счет крупных личинок мотыля. Однако в периоды вылета насекомых бентос будет бедным. Кормовая база рыб может стать неустойчивой.

Большую тревогу вызывает планируемое поступление больших масс сухонских вод в оз. Кубенское. Для того, чтобы не допустить ухудшения качества озерных вод, необходимо предусмотреть полную биологическую и химическую (от фосфорных и сульфатных соединений) очистку сухонских вод, так как накопление этих соединений вызовет развитие нежелательных процессов сульфатредукции и евтрофирования.

Осуществление переброски через оз. Кубенское сухонских вод в вод оз. Воже вызовет трансформацию ихтиоценоза.

При возрастании евтрофирования сложатся неблагоприятные условия существования для лососевых рыб. В то же время повышение трофического уровня оз. Кубенского вызовет повышение биомассы ихтиоценоза. Этот процесс пойдет за счет количественного усиления популяций малоценных рыб. Возможно резкое возрастание численности плотвы, ельца, ерша, окуня. Из хищных рыб в хорошем положении окажется щука. Без проведения серии рыбоводных мероприятий по поддержке ценных видов рыб и без очистки промстоков, поступающих в р. Сухону, процесс превращения существующего ихтиоценоза в окунево-плотичный станет необратимым, а скорость его увеличиваться.

Прогнозы влияния планируемых перебросок вод в бассейн р. Волги на рыбную продуктивность других рассматриваемых озер Северо-Запада составляются сотрудниками Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства и в настоящей статье не рассматриваются.

Теперь рассмотрим систему озер Онежское и Белое.

Переброска 15 км<sup>3</sup> онежской воды в бассейн р. Волги не внесет изменений в водный баланс Онежского озера, так как изменится лишь направление стока воды. Не произойдет существенных изменений и в других элементах гидрологического режима озера, кроме нарушений в системе течений в южной части озера, поскольку основное стоковое течение будет направляться не в юго-западную часть озера, как в настоящее время, а в южную.

Существенных отрицательных последствий от такого перераспределения стока не предвидится, но одно нежелательное явление учитывать следует. В результате резкого сокращения проточности в районе бухты Вознесенье (поток воды в р. Свирь сократится до 4—4,5 км<sup>3</sup>) загрязненные воды из последней будут поступать в открытую часть озера. Следовательно, к существующим крупным очагам загрязнения вод Онежского озера (Кондопожский залив, район Петрозаводска и Кижей, северной части Повенецкого залива) добавится еще один. Учитывая быстрый рост водного транспорта на Онежском озере (Григорьев, Люлин, 1970), район Вознесенского порта может оказаться одним из опасных очагов загрязнений вод центральной части Онежского озера.

Невозможно учесть размеры дополнительного загрязнения вод Онежского озера, которые могут произойти в зоне изъятия вод, учитывая весь комплекс технических (насосных) сооружений по трассе переброски вод от озера до Волго-Балтийского водораздела. Проектирующим организациям следует учитывать, что хотя в настоящее время вода центральной (и южной) части Онежского озера является более чистой, чем Ладожского озера, но перечисленные выше очаги загрязнения уже теперь наносят крупный экономический ущерб природным ресурсам озера (сокращение рыбного промысла в наиболее продуктивных заливах, дополнительные затраты на очистку питьевых вод и т. д.).

Не очень существенные изменения произойдут в гидрохимическом режиме озера. Равновесие в химическом балансе вод после переброски установится примерно через 50 лет, когда минерализация воды уменьшится на 3,4 мг/л (на 10% по сравнению с современной) за счет изъятия стока наиболее минерализованных вод р. Вытегры. Концентрация большинства биогенных элементов понизится на 1—4%. Режим растворенных газов не претерпит заметных изменений.

В биологическом режиме некоторые изменения, вероятно, произойдут, но современный уровень гидробиологии не позволяет их достоверно прогнозировать.

Одно можно предсказать с уверенностью — при слабой самоочистительной способности онежских вод особое значение для сохранения гидробиологических особенностей озера имеет охрана его от загрязнения промышленными и бытовыми отходами и нефтепродуктами.

Белое озеро. При переброске через Белое озеро 15 км<sup>3</sup> водообменность его увеличится в 4 раза против существующей и составит около 3,0 вместо 0,7 в настоящее время. Этот фактор сам по себе не вызовет отрицательного влияния на процессы биологической продуктивности, поскольку в некоторых крупных мелководных озерах Северо-Запада, в том числе Кубенском, Лача и Ильмене, имеющих в настоящее время такой или более высокий уровень биологической продуктивности, годовой водообмен больше 3. При сохранении уровня режима, близкого к существующему, не предвидится и других неблагоприятных экологических последствий, кроме одного. Речь идет о мутности воды, которая в оз. Белом может существенно увеличиться вследствие размывания грунтов по трассе переброски воды. Проектирующим организациям следует учесть, что при уже существующем режиме высокая мутность воды ограничивает фотосинтез в Белом озере верхними 2, а в некоторые периоды 1 м водной толщи и даже меньше. Средняя прозрачность воды озера в настоящее время около 1 м (по белому диску). В редких случаях она доходит до 1,5 м, но после штормов понижается до 0,3—0,2 м. Увеличение взвеси в воде приведет к снижению фотосинтеза фитопланктона, что отрицательно повлияет на само-



очистительную способность этого водоема. В настоящее время грунты на трассе Волго-Балтийского водного пути севернее Белого озера подвержены очень сильному размыву. Об этом свидетельствует следующий факт. В некоторых водохранилищах между Белым и Онежским озерами летом 1973 г. была зафиксирована прозрачность воды всего лишь 10—15 см, а в Новинкинском — даже 7 см.

Ожидаемая депрессия фотосинтеза в Белом озере будет усилена сокращением на 20—40% фонда биогенов, поскольку вода Онежского озера в настоящее время содержит меньшие концентрации фосфатов и нитратов, чем вода Белого озера. Примерно в 2.5 раза понизится общая минерализация воды, достигающая сейчас 120 мг/л (в среднем). Вода по-прежнему будет относиться к гидрокарбонатному классу.

Последнее, на что следует обратить внимание, это система Ладожское озеро — р. Нева — Финский залив.

Ладожское озеро и р. Нева. Изъятие из стока Ладожского озера 15 км<sup>3</sup> уменьшает общую величину стока в этот водоем на 20%. При планируемом сохранении уровня озера в существующем положении можно ожидать следующих изменений в режиме озера.

Сократится общий водообмен озера на 20%, вследствие чего возрастет накопление веществ в водоеме. Это вызовет усиление существующей тенденции евтрофирования Ладоги и ухудшение качества воды из-за загрязнений ее промышленными и бытовыми стоками, древесиной и нефтяными отходами от водного транспорта.

Сокращение стока вод Онежского озера, отличающихся от ладожских пониженным содержанием солей и органических веществ, несколько увеличит их концентрацию в воде Ладожского озера. Повышение солесодержания количественно выразится в единицах миллиграмм на литр при условии сохранения пропорций отдельных гидрохимических компонентов и не отразится ни на качестве воды, ни на экологических процессах. Второе — увеличение содержания органического вещества в воде будет тоже незначительным, но оно будет в некоторой степени содействовать процессу евтрофирования Ладоги.

Существенно, что сокращение разбавления ладожских вод более осветленными водами Онежского озера будет происходить в основном в юго-восточной части Ладоги, куда поступает большой объем стока не полностью очищенных промышленных и бытовых вод из рек Сясь, Волхов (Сясьский ЦБК, промкомбинаты на Волхове), городские воды Новой Ладоги, поселка Свирица, а также загрязнения нефтепродуктами от водного транспорта. Нужно учитывать, что при северо-восточных и восточных ветрах загрязненные воды юго-восточной Ладоги — из Волховской и Свирской губ — дрейфуют на запад и могут достигать истока р. Невы.



Ухудшение качества воды в Ладожском озере вызовет ее ухудшение и в истоке р. Невы. Санитарное состояние р. Невы, при существующем уровне сброса неочищенных промышленных и бытовых вод, ухудшится по следующим причинам: сократится процесс разбавления стоков вследствие сокращения проточности на 20%; увеличится заток органических веществ (с возможными биологически вредными веществами и микроорганизмами) из Невской губы придонным компенсационным течением.

Финский залив. Река Нева является самой многоводной рекой Балтийского бассейна. Среднегодовой сток ее составляет 73,7 км<sup>3</sup> в год (Иванова, Кириллова, 1966), что соответствует 20% всего речного стока Балтики, свыше 70% стока бассейна Финского залива и более 90% стока его восточной части. Существует прямая связь колебаний солености вод Балтийского моря с колебаниями речного стока. В соответствии с этим следует рассмотреть возможное влияние планируемого изъятия стока Ладожского бассейна на солевой режим Балтики и в особенности Финского залива. Сокращение стока Невы на 15 км<sup>3</sup> вызовет сокращение общего речного стока в Балтику примерно на 4%. Эта величина значительно перекрывается амплитудами годовых и многолетних колебаний стока рек Балтийского бассейна (отклонение от нормы суммарного стока главных рек Невы, Нарвы, Западной Двины и Немана в многоводный период 1899—1906 гг. превышало норму на 20%, а в маловодный 1937—1949 гг. было меньше нормы на 15%). Однако сокращение стока на 4% все же может отразиться на режиме Балтики, и притом не только на солевом режиме. Следует учитывать, что в годы понижения стока во всем Балтийском бассейне величина депрессии увеличится на 4%, что усугубит следующие неблагоприятные явления в этом водоеме, наблюдающиеся при сокращении стока: а) увеличение солености воды, особенно во впадинах; б) усиление вертикальной слоистости вод; в) усиление стагнации глубинных вод; г) расширение заморной зоны; д) ослабление процессов разбавления и самоочищения загрязненных вод антропогенного происхождения.

Перечисленные отрицательные явления в режиме Балтийского моря в последние 3—4 десятилетия имели тенденцию усиления по двум причинам: а) в связи с вековой тенденцией уменьшения климатической увлажненности в районе Балтийского моря, сток в этот водоем сокращался, а соленость воды повышалась; б) антропогенное загрязнение Балтики заметно повышается на протяжении всего текущего столетия (Oden, Ahl, 1974) и в настоящее время интенсивно развивается процесс антропогенного евтрофирования моря (Николаев, 1974).

Ввиду того, что вековая тенденция уменьшения увлажненности климата в бассейне Балтийского моря, по расчетам А. В. Шнитникова (1969), будет продолжаться на протяжении еще нескольких десятилетий, планируемое сокращение стока

Невы на 15 км<sup>3</sup> неизбежно усилит развивающиеся в настоящее время неблагоприятные тенденции в режиме всего Балтийского моря.

Все сказанное в значительно большей степени отразится на режиме Финского залива. Следует учитывать, что уже в настоящее время в западной части Финского залива вследствие резкого солевого расслоения водной толщи образовалась устойчивая заморная зона, как отрог исчезающей заморной зоны центральной Балтики. При сокращении стока Невы на 20% вертикальная устойчивость вод Финского залива увеличится, и заморная зона может распространиться до средней части залива. Почти пресная вода Невской губы может осолониться до 2—4‰.

Невозможно предвидеть все экологические последствия этого процесса в восточной части Финского залива, но о следующих неблагоприятных тенденциях можно говорить уверенно.

1. Существенно уменьшится водообменность, что сократит процесс разбавления загрязненных вод и усилит процесс накопления веществ, в том числе антропогенного происхождения.

2. Заметно изменятся экологические условия фауны, в том числе промысловых рыб. По аналогии с Азовским морем, увеличение солености может существенно сократить продуктивность ценных видов рыб восточной части Финского залива, адаптированных к пониженному содержанию солей в воде.

## ЛИТЕРАТУРА

- Григорьев С. В., Люлин А. Г. 1970. Транспортное использование и значение Онежского озера.— В кн.: Онежское озеро как объект хозяйственного использования. Л., «Наука».
- Иванова З. М., Кириллова В. А. 1966. Расчет речного притока в Ладожское озеро и сток Невы.— В кн.: Гидрологический режим и водный баланс Ладожского озера. Изд-во ЛГУ.
- Николаев И. И. 1974. Основные тенденции в биологии современной Балтики.— Океанология, т. 14, вып. 6.
- Малнина Т. И., Распопов И. М. 1975. Озера Лача, Воже, Кубенское как потенциальные ресурсы пополнения вод р. Волги.— В сб.: Водные ресурсы и их комплексное использование. Материалы Всесоюз. научн. конф. по проблеме комплексн. использования и охраны водных ресурсов бассейна Волги, вып. 1. Пермь.
- Шнитников А. В. 1969. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. Л., «Наука».
- Oden S., Ahl Th. 1974. Man-made changes the scandinavian environment and the Baltic Sea.— 19th Congr. SIL, Abstracts.

# ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ В РИСОВЫХ ПОЛЯХ УЗБЕКИСТАНА

Л. И. Лебедева, А. Х. Рахманова

МГУ

Рисовые поля занимают в нашей стране значительную территорию. Их общая площадь в 1975 г. составила 350 тыс. га, из них 70 тыс. га приходится на долю Узбекистана. В 10 пятилетке уделяется большое внимание культуре риса и предусматривается увеличение занятых под рисовыми полями площадей как в Средней Азии, так и на Кубани.

Рисовые поля — это особый тип водоема со специфическим режимом проточности, температур, периодом вегетации, с особым составом фауны и условиями ее формирования, с разным способом эксплуатации (с осушением и без него), с полями разного возраста от 1—2-х до 100 и более лет.

Для успешного решения задачи по комплексному использованию рисовых полей, в частности, для разведения рыбы, нужно располагать данными по кормовой базе.

Зоопланктон, развивающийся в обилии в рисовых чеках в период их заполнения водой, является важной составной частью кормовой базы рыб. Для этой цели, помимо имеющихся детальных сведений по видовому составу, численности и биомассе зоопланктона рисовых полей, необходимы данные по темпу воспроизводства и величине создаваемой продукции в первую очередь для массовых видов. Поскольку ветвистоусые ракообразные, по собственным и литературным данным (Мухамедиев, 1967; Арипов, 1970; Лебедева, Рахманова, 1976), составляют от 73 до 96% всего зоопланктона, исследования по воспроизводству видовых популяций кладоцер были в центре нашего внимания.

Стремление изучить продукционный процесс природных популяций ветвистоусых ракообразных определяло основное направление данной работы: все наблюдения за ростом и размножением кладоцер проводились непосредственно в рисовых чеках, при содержании подопытных животных в специально сконструированных садках, параллельно с изучением структуры, численности и биомассы доминирующих видов в планктоне.

Приведенные материалы представляют собой результаты анализа сборов планктона и полевых экспериментальных наблюдений, проведенных на рисовых чеках в 1974 г. Работа проводилась на рисовых полях с/х «Богат» Хорезмского оазиса Узбекской ССР в низовье Амударьи. Рисовые поля, на которых выполнялись исследования, являются сравнительно молодыми — 3-й год посадки риса — и относятся, по классификации А. М. Муха-

меднева (1967), к типу «курук-кесак», т. е. заливаются водой в период вегетации риса на 110—130 дней. Экспериментальные чеки находились в центре орошаемого массива, общая площадь которого составляла 1500 га. Уровень воды в чеках поддерживался на отметке 15—20 см. Максимальная температура (41°) наблюдалась в июне, а минимальная (17,4°) в мае, суточные колебания составляли до 17°. По материалам ежедекадных сборов зоопланктона, в течение всего периода вегетации (с мая по сентябрь 1974 г.) было зарегистрировано 23 вида *Cladocera*, 6 видов *Copepoda* и 6 видов *Rotatoria*. Среди ветвистоусых ракообразных наибольшей численностью и биомассой характеризовались следующие виды:

	Процент от общей биомассы зоопланктона
<i>Simocephalus elizabethae</i> (King)	36,0
<i>Moina macrocopa</i> (Straus)	17,0
<i>Moina weberi</i> Richard	
<i>Scapholeberis kingi</i> Sars	16,9
<i>Diaphanosoma sarsii</i> Rich	4,5
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine)	2,2
<i>Macrothrix odiosa</i> Gurhey	1,2

Биомасса перечисленных видов составляет 77% от общей биомассы зоопланктона (по среднесезонным данным), что и определило выбор именно этих видов для изучения темпа роста и размножения в природных условиях.

Кроме того, представлялось интересным исследовать воспроизводство видов, относящихся к элементам тропической фауны. Так, *M. weberi* относится к африканским видам, *M. odiosa* — к азиатско-африканским, *M. macrocopa* — к американо-африканским, *S. elizabethae* — к азиатско-американским, а *S. kingi* и *D. sarsii* — к видам, распространенным в южном полушарии (Мануйлова, 1964). Именно у этих обитателей временных водоемов, представителей тропической фауны, можно было ожидать высоких темпов воспроизводства. Детальное обсуждение динамики численности и биомассы перечисленных видов в течение лета 1974 г. не входило в задачу данной статьи, однако краткие сведения привести считаем необходимым. Динамика биомасс изучаемых видов клadoцер неодинакова, так *M. macrocopa*, *M. weberi*, *S. kingi* присутствуют в мае — августе в планктоне почти постоянно. Среднемесячные значения биомассы этих видов в течение лета изменяются незначительно: от 0,21 до 3,88 г/м<sup>3</sup> для *M. macrocopa*, от 0,98 до 4,67 г/м<sup>3</sup> для *M. weberi* и от 1,59 до 10,0 г/м<sup>3</sup> для *S. kingi*. *Diaphanosoma sarsii* и *Ceriodaphnia reticulata* присутствуют в планктоне главным образом во второй половине лета, достигая максимума в сентябре; при этом биомасса *D. sarsii* составляет в среднем 4,52 г/м<sup>3</sup>, а биомасса *C. reticulata* — 2,40 г/м<sup>3</sup>. Развитие *Macrothrix odiosa* наблюдалось в



основном в первой половине лета, средняя биомасса этого вида в июне составила 0,91 г/м³.

Наибольшего обилия в планктоне достигает *Simoscephalus elizabethae*, который дает два максимума биомассы — в июне и в конце августа. Среднемесячные значения биомассы *S. elizabethae* в мае — сентябре изменялись от 1,25 до 22,83 г/м³.

## РОСТ

Для оценки скорости воспроизводства доминирующих видов клadoцер рисовых полей были проведены эксперименты по изучению их скорости роста и размножения в естественных условиях с применением метода полуизоляции в стеклянных садках. Основным принципом изучения роста и размножения клadoцер было получение данных в условиях, максимально приближенных к природным. Для этой цели был использован метод, предложенный К. А. Воскресенским и Л. И. Лебедевой (1964) и испытанный в условиях прибрежной и пелагической части водохранилищ средней полосы (Лебедева, 1961, 1963а, б). Согласно этой методике, отдельных особей изучаемых видов содержали в стеклянных коленчатых садках, затянутых шелковым ситом (садки находились в чеках). Для выяснения характера сезонных изменений серии опытов проводили ежемесячно. Продолжительность каждой серии составляла 15 дней. Серии наблюдений начинали с рассаживания 10—15 новорожденных особей каждого вида по одной штуке в отдельный садок. У подопытных рачков ежедневно измеряли длину тела, регистрировали время наступления половой зрелости и первого помета, длительность эмбрионального развития и количество молоди в последующих пометах. Рост клadoцер в рисовых полях был охарактеризован кривой линейного роста и данными по суточному приросту за весь период наблюдений. Расчет суточных приростов веса разных возрастов имеет большое значение для определения суточной продукции этих возрастов.

Поскольку *M. тасгосора* была одним из самых массовых и постоянных видов в течение всего периода вегетации, было проведено 4 серии наблюдений за ее ростом и размножением в следующие сроки:

1-я серия	15—31 мая	3-я серия	10—26 июля
2-я серия	11—26 июня	4-я серия	10—26 августа

Средняя температура воды в чеках во время опытов составляла 24,1; 26,7; 35,3 и 19,6° соответственно. На рис. 1 линейного роста и суточного прироста *Moipa тасгосора* отчетливо видно, что наиболее интенсивный рост мойн в течение всего лета происходил в первые сутки после рождения. После наступления половой зрелости и первого помета темп роста *M. тасгосора* снижается, суточные приросты длины в этот период составляли

Таблица 1

Средние величины суточных приростов длины некоторых видов рода *Simocерphalus*

Вид	Месяц. год	Среднесуточный прирост длины, мм	
		ювенильные рачки	размножающиеся самки
Рыбинское водохранилище			
S. vetulus	VI, 1953	0,29	0,06
	VI, 1954	0,39	0,06
	VII, 1953	0,16	0,07
	VII, 1954	0,16	0,05
S serrulatus	VII, 1954	0,21	0,04
Рисовые поля Хорезма			
S elizabethae	VI, 1974	0,15	0,06
	VII, 1974	0,26	0,04

0,08—0,09 мм. Значительное замедление роста мoinн наблюдалось после 8—9-го дня; суточные приросты длины в этот период были одинаковыми во всех сериях и составляли 0,02 мм. Таким образом, по изменению величин суточных приростов, индивидуальный рост *M. тасгосора* можно разделить на три периода роста (рис. 1): первый — от рождения до наступления половой зрелости; второй — после наступления половой зрелости до 8—9-го дня (период нарастания темпа размножения по числу молоди в пометах) и третий — период медленного роста при одновременном снижении темпа размножения. Сопоставляя кривые линейного роста *M. тасгосора* в мае — августе, можно отметить, что сезонные отличия в скорости роста мoinны в рисовых полях были выражены слабо. Наиболее интенсивный рост наблюдался в июне, в период наиболее высокой температуры воды; самый медленный рост зарегистрирован в августе, в период наименьшей температуры воды; различия между кривыми роста в этот период значимы при 0,95. Как видно из рис. 1, рост мoinн в мае и июне был сходным, кривые различаются незначимо. На основании проведенного анализа особенностей роста *M. тасгосора* в рисовых полях можно сделать вывод о незначительных сезонных изменениях, которые проявляются главным образом в первом периоде роста. Этот вывод позволит в будущих исследованиях по росту *M. тасгосора* в рисовых полях со сходным режимом проводить одну серию наблюдений, дополняя ее данными по росту новорожденных мoinн в течение 1—2 дней (до наступления половой зрелости). Для расчета ориентировочных значений продукции мoinны можно пользоваться величинами приростов, приведенными нами, учитывая малую изменчивость роста мoinн в течение вегетационного сезона.

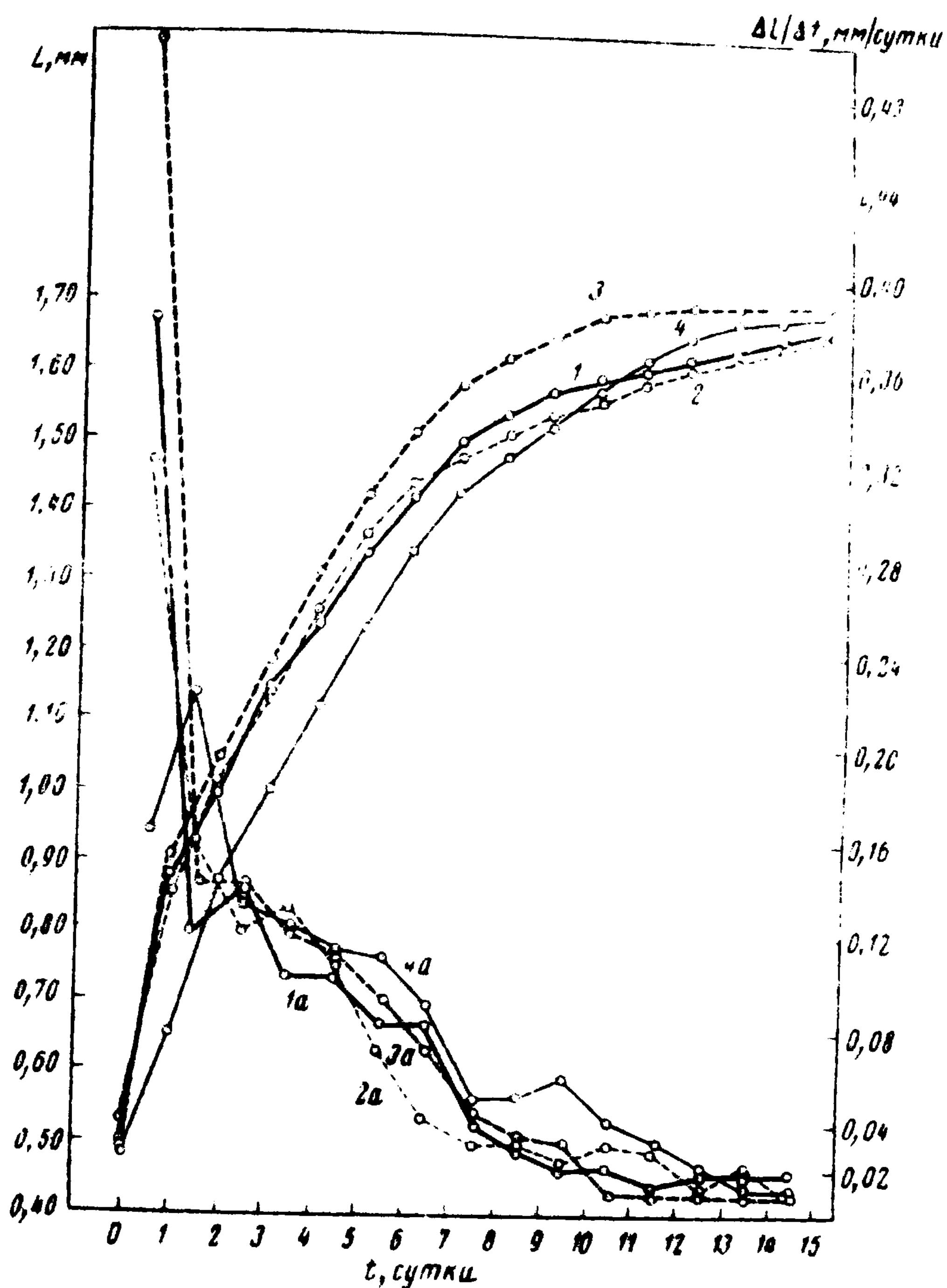


Рис. 1. Кривые роста (1—4) и приростов (1а—4а) *Moina macgosi* в рисовых чеках

1—1а — серия с 15 по 31 мая; 2—2а — серия с 11 по 26 июня; 3—3а — серия с 10 по 26 июля;  
4—4а — серия с 10 по 26 августа

Для выявления сезонных особенностей роста постоянно присутствующего в планктоне *Scapholeberis kingi* проведено 5 серий наблюдений в следующие сроки:

1-я серия	31 мая—16 июня	4-я серия	10—25 августа
2-я серия	11—25 июня	5-я серия	10—25 сентября
3-я серия	10—25 июля		

Результаты наблюдений представлены на рис. 2, откуда видно, что наиболее интенсивный темп роста во всех опытах наблю-

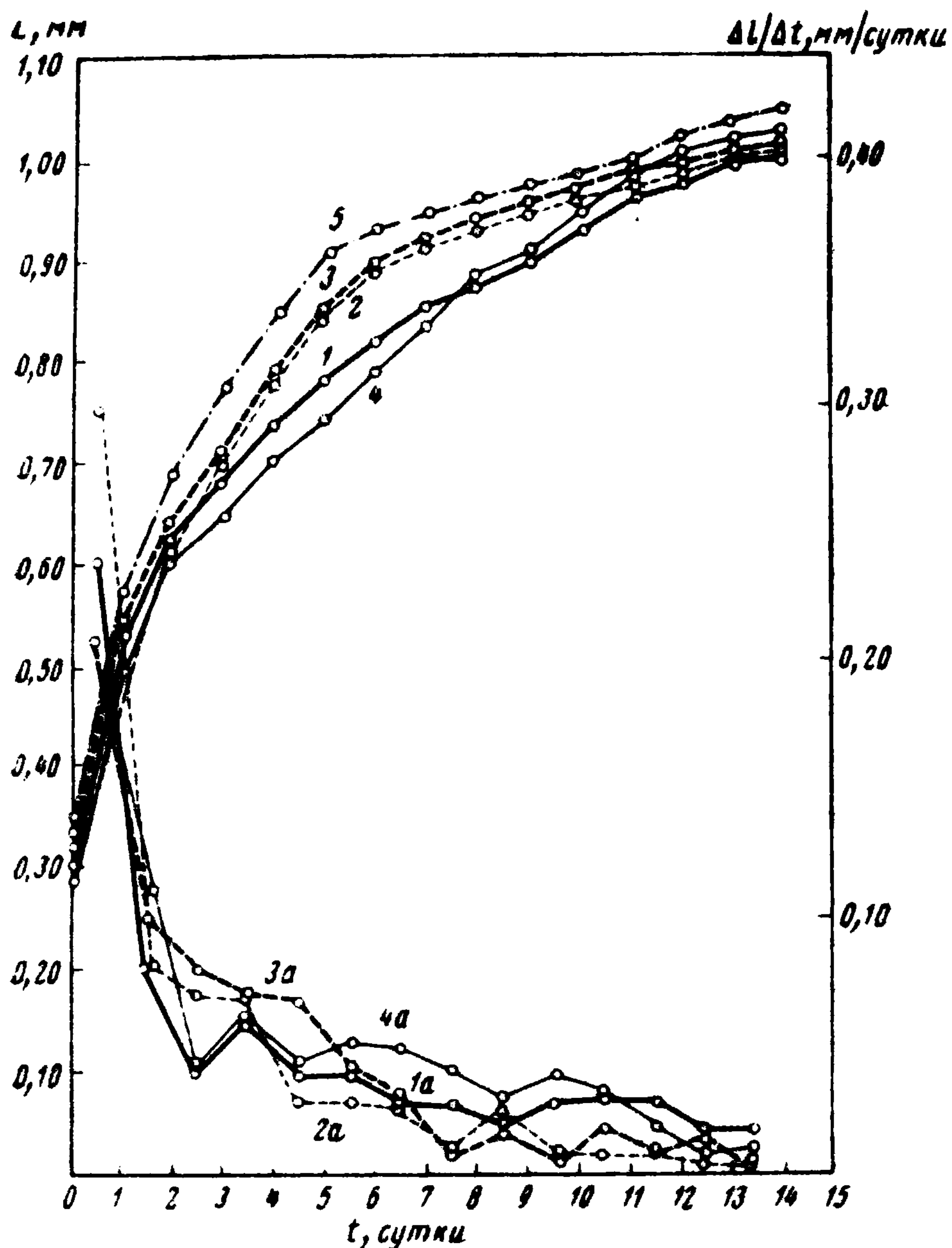


Рис. 2. Кривые роста (1—5) и приростов (1a—4a) *Scapholeberis kingi* в рисовых чеках

1—1a — серия с 11 по 25 июня; 2—2a — серия с 10 по 25 июля; 3—3a — серия с 10 по 25 августа; 4—4a — серия с 10 по 25 сентября; 5—5a — серия с 31 мая по 16 июня

дается у молоди *S. kingi* в течение первых двух дней после рождения. Суточные приросты веса в это время составляли от 0,016 до 0,033 мг; наименьший прирост был в сентябре при температуре 19°, а наибольший — в июле, при температуре 36°. После наступления половой зрелости темп роста резко снижался; среднесуточные приросты веса до первого помета менялись от 0,06 до 0,09 мг. После первого отрождения молоди линейный рост еще более замедлялся, среднесуточные приросты в этом периоде снижались от 0,024 (в июне) до 0,013 мм (в сентябре). Особенность линейного роста *S. kingi* состояла в том, что при более медленном росте рачков в первые дни жизни (в августе) наблюдается более быстрый рост в позднем периоде. Поэтому при неодинаковом ходе кривой линейного роста для разных серий раз-



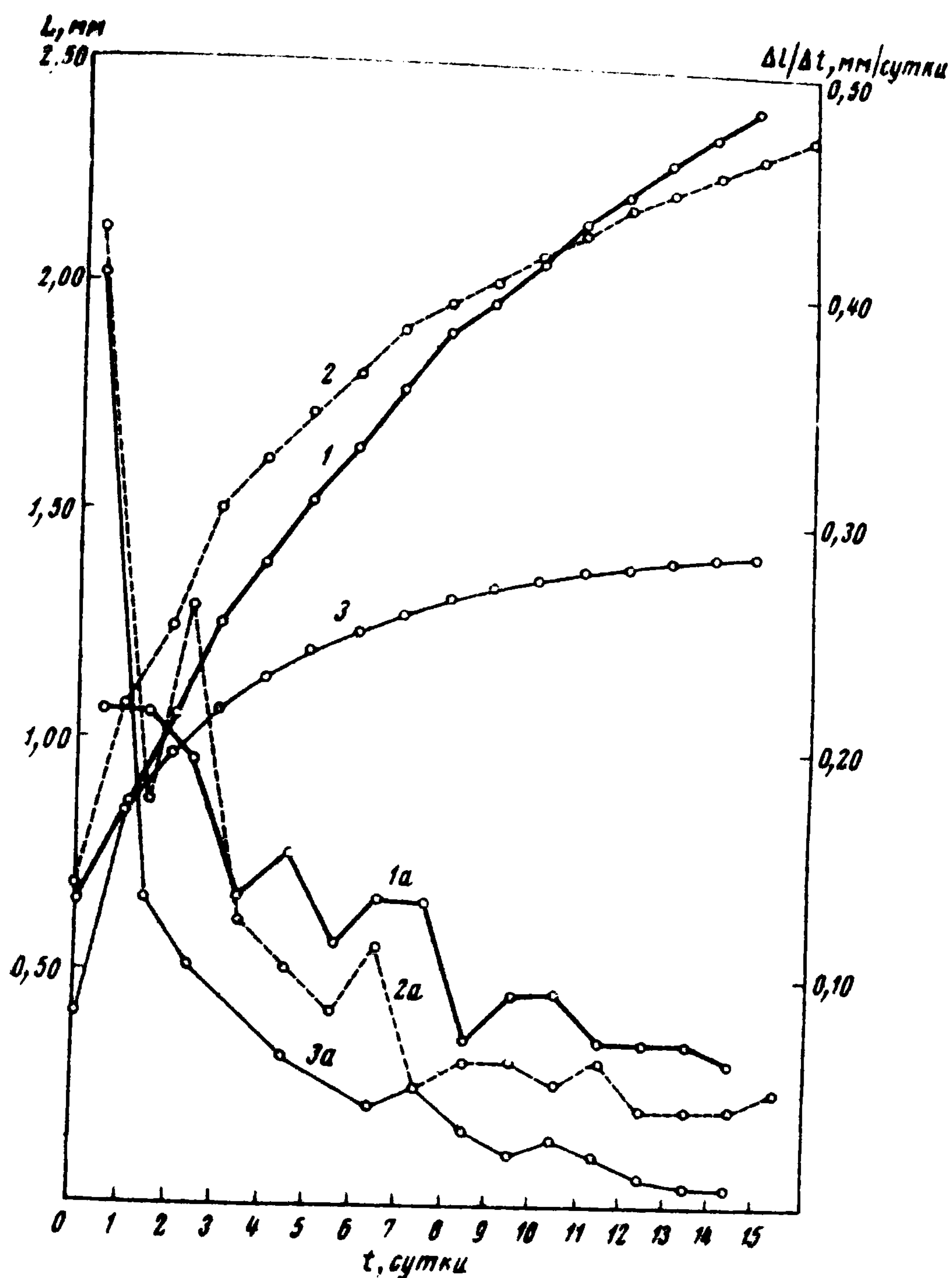


Рис. 3. Кривые роста (1—3) и приростов (1а—3а) *Simocephalus elisabethae* и *Macrothrix odiosa* в рисовых чеках

1—1а — серия с 11 по 26 июня; 2—2а — серия с 10 по 29 июля; 3—3а — серия с 11 по 27 июня (*M. odiosa*)

меры 15-дневных рачков были сходными. Подводя итог исследований сезонных особенностей роста *S. kingi*, следует отметить, что наиболее высокий темп роста скафолебериса наблюдался в июле при средней температуре  $35,3^\circ$ , а самый медленный — в сентябре при средней температуре  $16^\circ$ ; эти кривые отличаются значительно по данным статистической обработки для  $\Delta = 0,05$  мм и  $\alpha = 0,95$ . Наибольшие различия в темпе роста зарегистрированы в течение первых суток после рождения. В целом следует заключить, что сезонные различия в темпе роста *S. kingi* невелики.

Рост *Simocerphalus elizabethae* изучался 11—26 июня (первая серия) и 10—29 июля (вторая серия). Средние температуры для этих серий составляли 26,4 и 35,3° соответственно. Как видно из рис. 3, рост *S. elizabethae* в течение индивидуальной жизни рачков неодинаков. Максимальные суточные приросты были характерны для первых 4—5 дней жизни рачков, до наступления периода половой зрелости и первого помета, так же как это было установлено для других видов рода *Simocerphalus* для средней полосы (Лебедева, 1968, 1969). Интересно сопоставить величины приростов длины, имеющиеся для других видов симоцефал из побережья Рыбинского водохранилища.

Как видно из табл. 1, сходство средних показателей для разных видов рода *Simocerphalus* очень велико. Существенно, что обитатель водохранилищ *S. vetulus* способен развивать в некоторых случаях более высокий темп роста, чем *S. elizabethae*. Величины суточных приростов в период размножения практически одинаковы для всех видов, а различия в темпе роста касаются главным образом первого периода роста ювенильных особей.

Однако половозрелость у *S. elizabethae* наступает значительно раньше, чем у видов средней полосы — на 3—4-й день (вместо 7—8-го дня у *S. vetulus*). После наступления половой зрелости рост *S. elizabethae* замедляется, а к 16-му дню суточный прирост составил всего 0,01 мм, или 0,01 мг. Сравнивая кривые роста за июнь и июль, следует отметить более высокий темп роста в июле (в диапазоне температур от 30 до 40°), чем в июне (при температуре от 21 до 25°); особенно значительно отличаются приросты в первые дни жизни. Оптимальные температуры для *S. elizabethae* неизвестны, но полученные данные свидетельствуют о том, что повышение температуры до 40° не угнетает, а стимулирует рост *S. elizabethae*. Половозрелость самок в июне наступает при длине 1,38 мм, а в июле — при 1,06 мм, так как при повышении температуры половозрелыми становятся более мелкие и молодые симоцефалы. Суточные приросты веса у ювенильных *S. elizabethae* составили в июне — июле 0,08 и 0,113 мг, а у размножающихся самок — 0,007 и 0,012 мг соответственно.

Таким образом, рост *S. elizabethae* в рисовых полях не обнаруживает особых, не свойственных другим видам симоцефалов особенностей.

Наблюдения за ростом *Macrothrix odiosa* ограничены одной серией опытов с 11 по 27 июня 1974 г., результаты представлены на рис. 3. Максимальный суточный прирост длины зарегистрирован за первый день после рождения, величина суточного прироста составила 0,4 мм. После раннего полового созревания (на второй день) темп роста резко снижается, среднесуточные приросты после перехода самок к партеногенетическому размножению составляют 0,02 мм, а среднесуточный привес ювенильных

и размножающихся самок составляет 0,038 и 0,002 мг соответственно. К 15-дневному возрасту самки *M. odiosa* достигли длины всего 1,4 мм.

Для изучения роста *Ceriodaphnia reticulata* было проведено 2 серии наблюдений 10—26 июня и 10—27 августа в соответствии с периодом развития цериодафний в планктоне. Температура для этих серий была 26,4 и 19,6°. Результаты представлены на рис. 4. Отсутствие сезонных изменений в темпе роста в наблюдавшемся диапазоне температур и плотности популяции (различие кривых незначимо при  $\Delta=0,05$  мм и  $\alpha=0,95$ ) позволяет сделать вывод о том, что впредь для характеристики темпа роста для *C. reticulata* можно проводить только одну серию наблюдений в середине лета. Для роста *C. reticulata* в рисовых чеках характерно также отсутствие четко выраженных периодов роста; среднесуточный прирост веса в течение всего периода наблюдений составлял 0,01 мг и только в первые два дня был несколько выше. Заметное снижение темпа роста было отмечено лишь после 16—17 дня, к этому времени длина рачков достигала 1,30 мм. Интересно заметить, что при выращивании *C. reticulata* в садках на оз. Сартлан (Южная Сибирь) Д. П. Померанцева (1974) получала рачков длиной 0,68 мм в возрасте 18 дней при температуре 16,1—22,9°, т. е. преобладающая в планктоне оз. Сартлан *C. reticulata* не достигает возможных размеров, рост ее останавливается на 7—8-й день, а потенциальные возможности роста этого вида в средней полосе при указанных температурах не реализуются.

Методика частичной изоляции ракообразных дала возможность изучить темп роста массовых видов клadoцер в условиях рисовых полей в течение всего периода вегетации. У всех изученных видов — *S. elizabethae*, *S. kingi*, *C. reticulata*, *M. macroscopa* и *M. odiosa* — скорость и характер роста в течение лета изменялись неодинаково. Значительные отличия темпа роста в разных сериях (в разные месяцы) были зарегистрированы у *S. elizabethae*, в меньшей мере в течение сезона менялся темп роста у *M. macroscopa* и *S. kingi* и практически не изменялся у *C. reticulata*. Сезонные отличия темпа роста, обнаруженные для клadoцер пелагиали и прибрежья водохранилищ средней полосы (Лебедева, 1963, 1968), у клadoцер рисовых полей Узбекистана выражены значительно слабее и связаны главным образом с изменением температурного режима. Увеличение скорости роста наблюдалось у *S. elizabethae* и *M. macroscopa* в июле при повышении температуры до 40°, что позволяет сделать вывод о том, что высокие температуры благоприятствуют высокому темпу роста этих видов, в то время как у *S. kingi* и *C. reticulata* повышение температуры не ускоряет их рост.

На основании анализа изменения суточного прироста в проведенных сериях для избранных видов ракообразных можно выделить три периода роста.

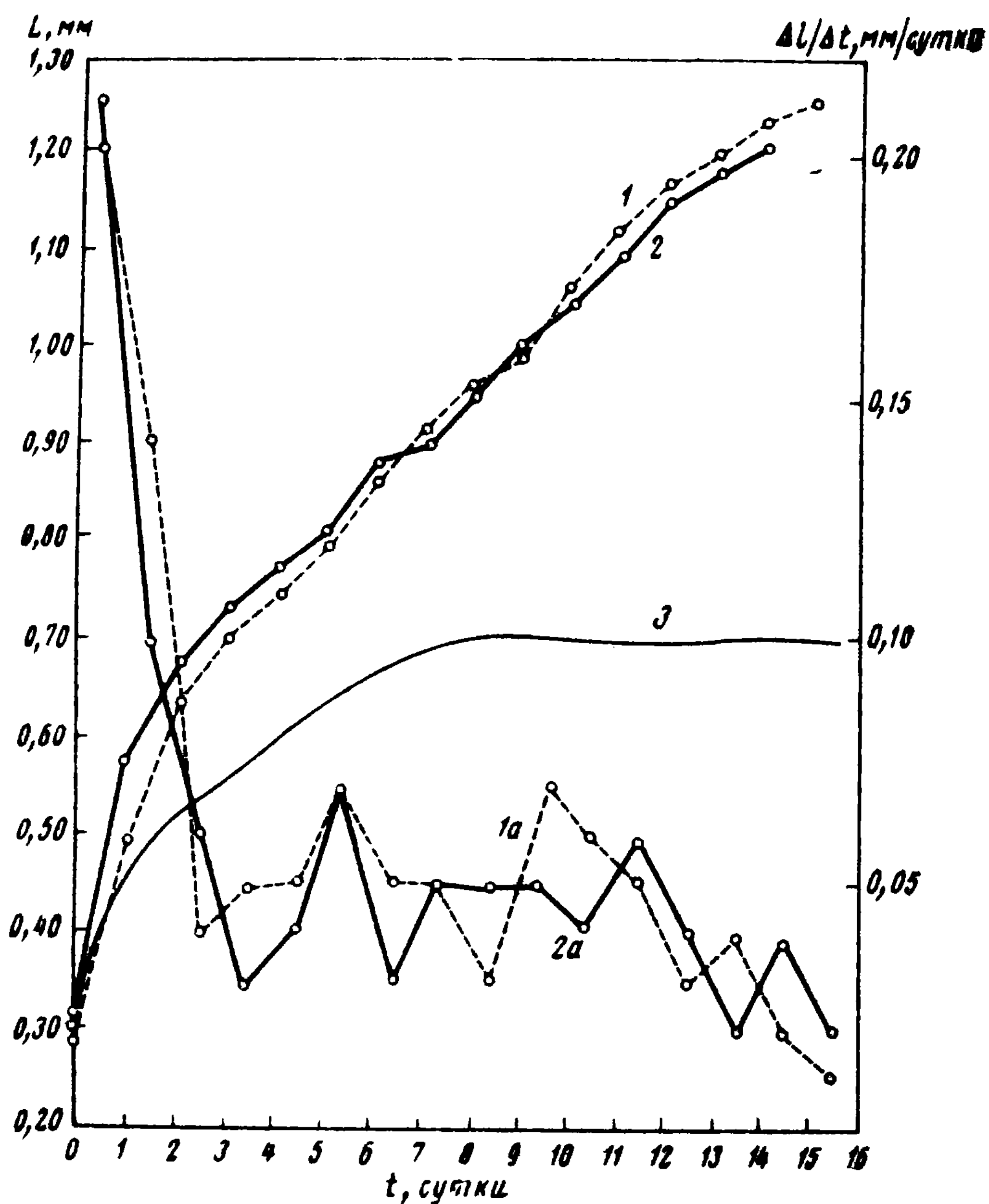


Рис. 4. Кривые роста (1—2) и приростов (1a—2a) *Ceriodaphnia reticulata* в рисовых чеках

1—1a — серия с 10 по 26 июня; 2—2a — серия с 10 по 27 августа; 3 — серия в оз. Сартаан (по Померанцевой, 1974)

**Первый период** (ювенильный рост) — от рождения до наступления половой зрелости; суточные приросты в этот период самые большие. Относительные приросты длины составляли у разных видов от 30 до 100%.

**Второй период** — рост в период интенсивного размножения (от времени наступления половой зрелости и первого помета до начала снижения количества молоди в помете). Суточные приросты веса в этот период достаточно велики. Относительные суточные приросты длины составляли около 10—20%.

**Третий период** — период замедленного роста при одновременном снижении плодовитости. Темп роста резко замедляется, относительные суточные приросты веса в этот период составляли от 1 до 5%.



Изменение внешних условий, главным образом температуры, сказывается в первую очередь на скорости роста кладоцер в первом периоде, в меньшей мере — на втором периоде и почти не влияет на третий период. Это обстоятельство заставляет обращать особенно большое внимание на рост кладоцер в первом периоде, тем более, что в составе летних популяций кладоцер обычно преобладает молодь в возрасте одного-двух дней (Лебедева, 1968). Возраст и размер самок, приступающих к размножению, закономерно изменялся в течение вегетационного периода. От мая к сентябрю половозрелость наступала у все более мелких по размеру и все более старших по возрасту особей. Подводя итог данным по темпу роста массовых видов кладоцер в условиях рисовых полей, в условиях высокой проточности и высоких температур, можно отметить следующее.

1. Видовые особенности роста в зависимости от сезона выражены значительно.

2. Темп роста тропических и субтропических видов (*S. elizabethae* и *S. kingi*) повышается с повышением температуры в интервале 20—40°.

3. Половозрелость самок наступает в более короткие сроки по сравнению с близкими видами средней полосы.

## РАЗМНОЖЕНИЕ

Скорость воспроизводства и величина продукций популяций кладоцер наряду с темпом роста определяется скоростью их размножения и развития. Резкое замедление линейного и весового роста самок кладоцер, как было показано выше, в большинстве случаев связанное с наступлением половой зрелости и переходом к размножению, в значительной мере компенсируется увеличением продукции популяций за счет развития яиц и отрождения молодки. Так, по данным Д. Грина (Green, 1956), сухой вес партеногенетических яиц *Daphnia magna* в период их эмбрионального развития составляет 16—25% от веса матери. По материалам Г. А. Печень и Л. П. Кузнецовой (1966), при выращивании *Daphnia pulex* на *Oocystis solitaria* после достижения половой зрелости прирост дафний за счет размножения составлял свыше 70% от общего прироста животных. Однако потенциальные возможности увеличения биомассы при длительном размножении самок следует сопоставлять с реальными сроками их существования в водоеме, так как при оценке величины продукции природной популяции следует учитывать ее возрастной состав, который часто представлен главным образом ювенильными особями. Такой возрастной состав был зарегистрирован для многих массовых видов кладоцер в прибрежье и пелагиали водохранилищ средней полосы (Лебедева, 1961, 1963а, б). Соотношение ювенильных и размножающихся особей популяции значительно изменяется в течение вегетационного сезона; соответ-

ственно этому изменяется и величина продукции популяции за счет роста ( $P_1$ ) и размножения ( $P_2$ ). Соотношение величин продукции ( $P_1$  и  $P_2$ ) имеет не только самостоятельный интерес, но и определяет соотношение объема работ по изучению роста и размножения. Для обитателей временных водоемов (рисовые поля) темп размножения имеет особенно большое значение, так как весь жизненный цикл обитателей этих водоемов с неустойчивым водным режимом диктует необходимость как можно больше дать потомства. Важным фактором, способствующим особенно раннему размножению, является высокая температура воды в летнее время. Все эти обстоятельства служат основанием для изучения темпа размножения кладоцер в рисовых чеках. Следует заметить, что все полученные нами данные относятся к партеногенетическим размножающимся самкам. При изучении темпа размножения кладоцер рисовых полей стояла задача проследить изменение темпа размножения массовых видов ветвистоусых ракообразных в течение индивидуальной жизни и вегетационного сезона, а также выявить наиболее продуктивные виды.

Целый ряд характеристик темпа размножения был получен в результате обработки проб планктона, к ним относятся следующие показатели.

1. Среднее количество молоди в помете у размножающихся самок популяции.

2. Размер самок, впервые приступивших к размножению.

3. Соотношение ювильной и размножающейся части популяции.

4. Связь между плодовитостью и размером тела размножающихся самок популяции.

5. Максимальное и минимальное количество молоди в помете. Все эти данные были получены нами на основании обработки живых проб планктона. Однако для определения величины продукции за счет размножения перечисленных сведений недостаточно. Помимо них определяли следующее.

1. Время наступления половой зрелости в прямом эксперименте.

2. Время первого помета.

3. Частоту пометов или продолжительность эмбрионального развития.

4. Изменение плодовитости с возрастом самок в последующих пометах (по мере увеличения размеров тела и возраста).

5. Изменение этих показателей в течение вегетационного периода.

Прежде чем перейти к изложению материала, следует заметить, что мы не ставили себе задачу объяснять каждое изменение показателей в природе теми или иными причинами; это очень сложно для природных экспериментов, поскольку здесь одновременно влияет целый ряд изменяющихся факторов, а мы реги-

стрируем только результат. Однако мы стремились учитывать основные факторы внешних условий: температуру, взмученность, развитие фито- и бактериопланктона, а также численность самих зоопланктеров. Особое внимание обращали на сезон проведения наблюдений. Поскольку наблюдения за размножением *Moina macroscopa*, *Scapholeberis mucronata*, *Simoccephalus elizabethae*, *Macrothrix odiosa* и *Ceriodaphnia reticulata* проводили за одними и теми же рачками параллельно с изучением их роста, то номера серии и сроки те же, что указаны при рассмотрении раздела по росту. Данные по размножению приводятся для каждого вида отдельно. Материалы по размножению *Moina macroscopa*, приведенные в табл. 2, характеризуют темп размножения мoinны в рисовых чеках.

Таблица 2

Экспериментальные данные по размножению и развитию *Moina macroscopa* летом 1974 г.

Некоторые показатели размножения и развития	Май	Июнь	Июль	Август
Время наступления половой зрелости, сутки	1,0	1,0	1,0	2,0
Возраст первого помета, сутки	2,9	2,0	2,0	3,0
Суммарное число потомков за 15 дней	166,9	169,1	171,5	141,1
Число молоди в одном помете	15,2	13,8	15,6	12,8
Минимальное число потомков в помете	5	2	5	4
Максимальное число потомков в помете	28	25	30	25
Длина самок при наступлении половой зрелости, мм	0,87	0,88	0,90	0,86
Длительность эмбрионального развития, сутки	1,1	0,9	1,2	1,1

Как видно из табл. 2, для *Moina macroscopa* в течение всего вегетационного сезона характерно раннее созревание, очень короткий срок эмбрионального развития, небольшая изменчивость всех показателей размножения в течение лета, несмотря на значительную разницу температуры воды в разных сериях. Даже суммарное число молоди за период наблюдений отличалось очень мало, несколько снижаясь лишь в августе. Интересно проследить изменение числа молоди в последующих пометах для всех серий наблюдений. Как видно из рис. 5, плодовитость партеногенетических самок *M. macroscopa* постепенно увеличивается от 1-го помета к 6-му, от 2—5 до 25—30 шт., а затем аналогично снижается. Вершины совпадают у всех 4 серий, статистическая обработка показала, что различие 4 кривых незначимо, т. е. внутрен-

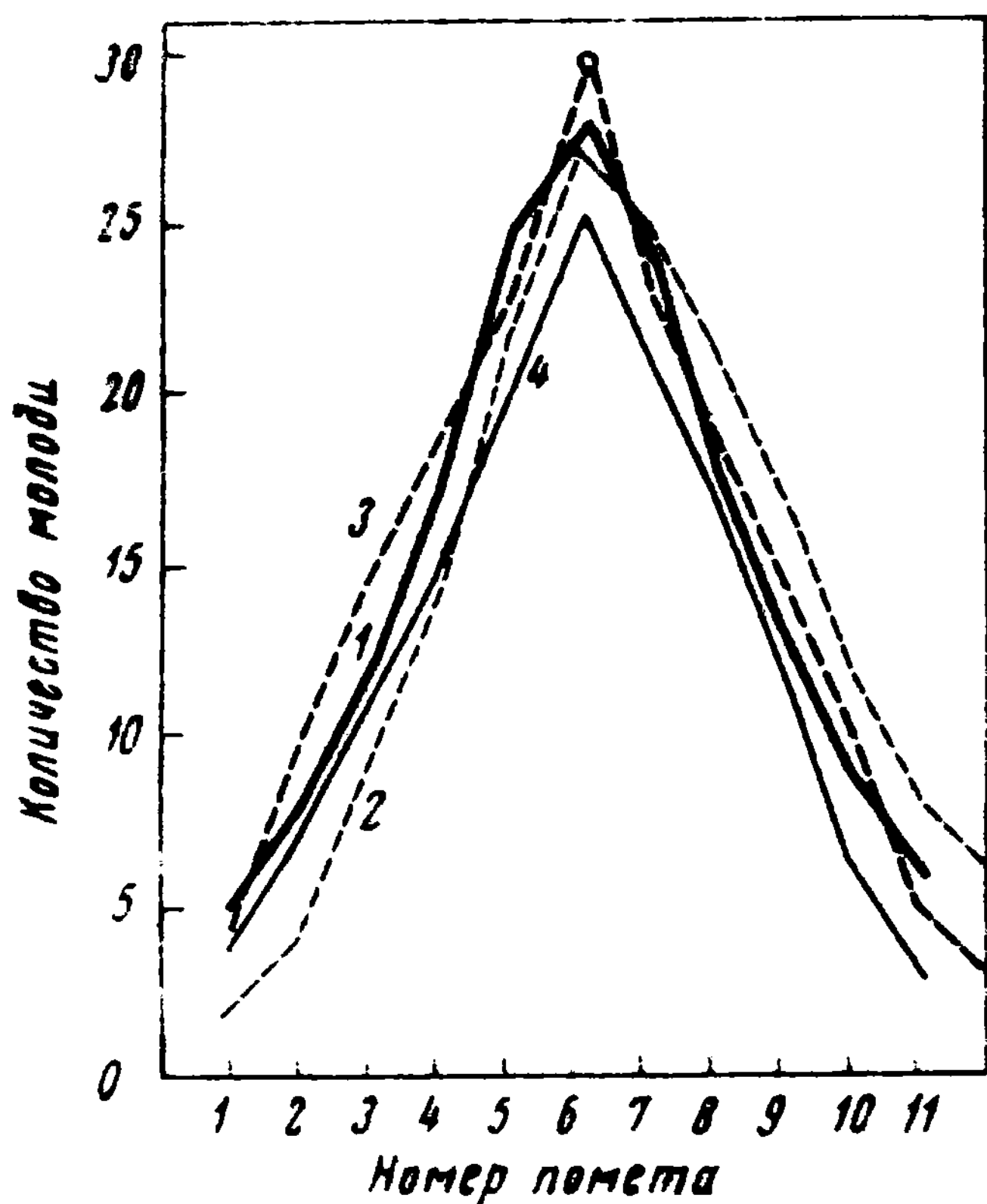


Рис. 5. Возрастные изменения индивидуальной плодовитости *Moipa tasgocora*

1 — серия с 15 по 31 мая; 2 — серия с 11 по 26 июня; 3 — серия с 10 по 26 июля; 4 — серия с 10 по 26 августа

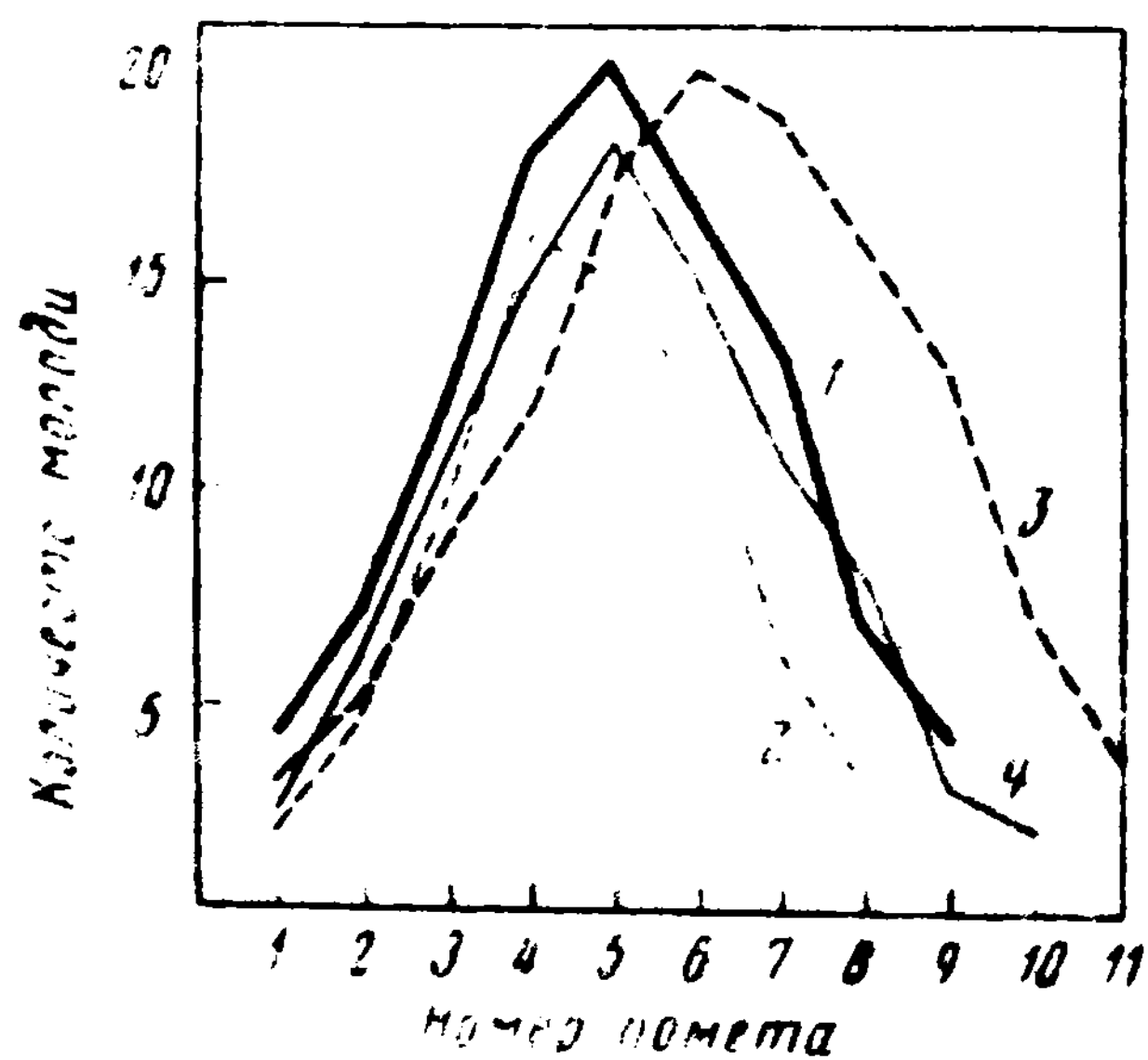


Рис. 6. Возрастные изменения индивидуальной плодовитости *Scapholeberis kingi*

1 — серия с 11 по 25 июня; 2 — серия с 10 по 25 июля; 3 — серия с 10 по 25 августа; 4 — серия с 10 по 25 сентября

ний ритм размножения самок одинаково отчетливо наблюдался в течение всего лета. Как правило, снижение темпа размножения у моины сопровождалось снижением скорости роста после 6-го помета. Для *Scapholeberis kingi* данные по размножению представлены в табл. 3.

Приведенные цифры показывают, что наиболее высокий темп размножения у *Scapholeberis kingi* был в июле, что проявлялось в более раннем созревании мелких самок и более высокой их плодовитости. В остальные периоды показатели размножения изменялись в близких пределах. Самый низкий темп размножения был в мае-июне (1-я серия) при появлении *Scapholeberis kingi* в планктоне. Изменение числа молодых *S. kingi* в помете (рис. 6) сходно с *M. тасгосора*: постепенное увеличение плодовитости продолжается от 1-го помета до 4—6-го, затем следует постепенное снижение. Четкий внутренний ритм достаточно хорошо прослеживается во всех сериях с той разницей, что в начале и конце сезона снижение плодовитости происходит после 4-го помета, а в середине лета — после 5—6-го помета. Кривые отличаются значимо только в период снижения плодовитости. Таким образом, можно заключить что у *S. kingi* сезонные отличия изменения плодовитости невелики.

Материалы по размножению *S. elizabethae*, *S. reticulata*, *M. odiosa* представлены в табл. 4.



Таблица 3

Экспериментальные данные по размножению и развитию *Scapholeberis kingi* в рисовых чеках в мае — сентябре 1974 г.

Некоторые показатели размножения и развития	Май—июнь	Июль	Июль	Август	Сентябрь
Время наступления половой зрелости, сутки	1,0	1,0	1,0	2,0	2,0
Возраст первого помета, сутки	3,0	2,0	2,0	3,0	4,0
Суммарное число потомков за 15 дней	64,0	85,3	106,6	75,3	75,3
Число молодых в одном помете	5,3	8,5	9,7	8,4	8,1
Минимальное число потомков в помете	2	3	4	2	2
Максимальное число потомков в помете	14	16	17	15	16
Длина самок при наступлении половой зрелости, мм	0,57	0,56	0,49	0,53	0,60
Длительность эмбрионального развития, сутки	1,5	1,3	1,2	1,3	1,4

Таблица 4

Экспериментальные данные по размножению и развитию *Simoccephalus elizabethae*, *Macrothrix odiosa* и *Ceriodaphnia reticulata* летом 1974 г.

Некоторые показатели размножения и развития	<i>S. elizabethae</i>		<i>M. odiosa</i>	<i>C. reticulata</i>	
	Июнь	июль	Июнь	Июль	август
Время наступления половой зрелости, дни	4,0	2,0	1,0	2,0	3,0
Возраст первого помета, сутки	3,9	3,0	2,0	4,0	4,0
Число помест за 3—15 дней жизни	10,0	15,0	12,0	10,0	11,0
Суммарное число потомков за 15 дней	125,3	248,3	143	94,5	107,1
Число молодых в одном помете	12,5	16,6	11,9	9,5	9,8
Минимальное число потомков в помете	3	4	4	2	3
Максимальное число потомков в помете	23	26	20	19	21
Длина самок при наступлении половой зрелости	1,48	1,05	0,83	0,63	0,74
Длительность эмбрионального развития, сутки	1,0	0,8	1,1	1,1	1,0

Как видно, сроки наступления половой зрелости и первого помета у *S. elizabethae* значительно сокращаются с повышением температуры в июле. Особенно резко увеличивается плодовитость самок, и общее количество потомков в июле почти вдвое выше, чем за тот же период в июне. В противоположность небольшому различию темпа роста *S. elizabethae* и *S. vetulus*, а также других видов симоцефал в водохранилищах средней полосы темп размножения южного вида *S. elizabethae* в несколько раз выше. Так, количество потомков за 15 дней в июльской серии у *S. elizabethae* в 7,5 раза больше, чем у *S. vetulus* в этот же период, а сроки созревания самок и продолжительность эмбрионального периода в 2—3 раза меньше.

Как видно из рис. 7, изменение плодовитости у самок в течение индивидуальной жизни, так же как у моины и скафолебериса, закономерно изменяется в июне и июле; до 6 помета различие кривых на графике незначимо, а во втором периоде, при снижении плодовитости, различие кривых статистически достоверно. Следует отметить, что в июле нарастание плодовитости продолжается дольше, чем в июне, а снижение идет медленнее.

Для размножения *Macrothrix odiosa* (табл. 4, рис. 7) характерно раннее созревание и высокий темп размножения. В изменении плодовитости у самок в течение индивидуальной жизни четко проявляется уже описанный внутренний ритм, снижение плодовитости происходит после седьмого помета. Показатели размножения во многом сходны с аналогичными характеристиками для *S. elizabethae*.

Данные по темпу размножения *Ceriodaphnia reticulata* представлены в табл. 4, откуда видно, что сезонные отличия у этого вида выражены слабо. Они проявляются в том, что в августе наблюдался несколько более высокий темп размножения, главным образом за счет сокращения длительности эмбрионального развития и незначительного увеличения плодовитости самок (рис. 8). При сохранении уже описанного ритма размножения самок, кривые изменения плодовитости в июне и августе различаются значимо на всем протяжении. Эта особенность проявляется при большом сходстве кривых роста в этот период. Темп размножения *Ceriodaphnia reticulata* имеет значительное сходство с *M. тасгосора* по многим показателям; однако плодовитость моин за 15 дней выше в 1,3—1,8 раза, чем у цериодафний в соответствующие месяцы.

Материалы по темпу размножения массовых видов клadoцер в условиях рисовых полей позволили обнаружить некоторые особенности, характерные, по-видимому, для представителей тропической фауны. Эта особенность прежде всего заключается в более высоком темпе размножения. Для рассмотренных видов характерно раннее созревание, быстрое эмбриональное развитие, нарастание плодовитости в первые 7—10 дней. Затем следует постепенное, аналогичное подъему, снижение плодовитости. За-

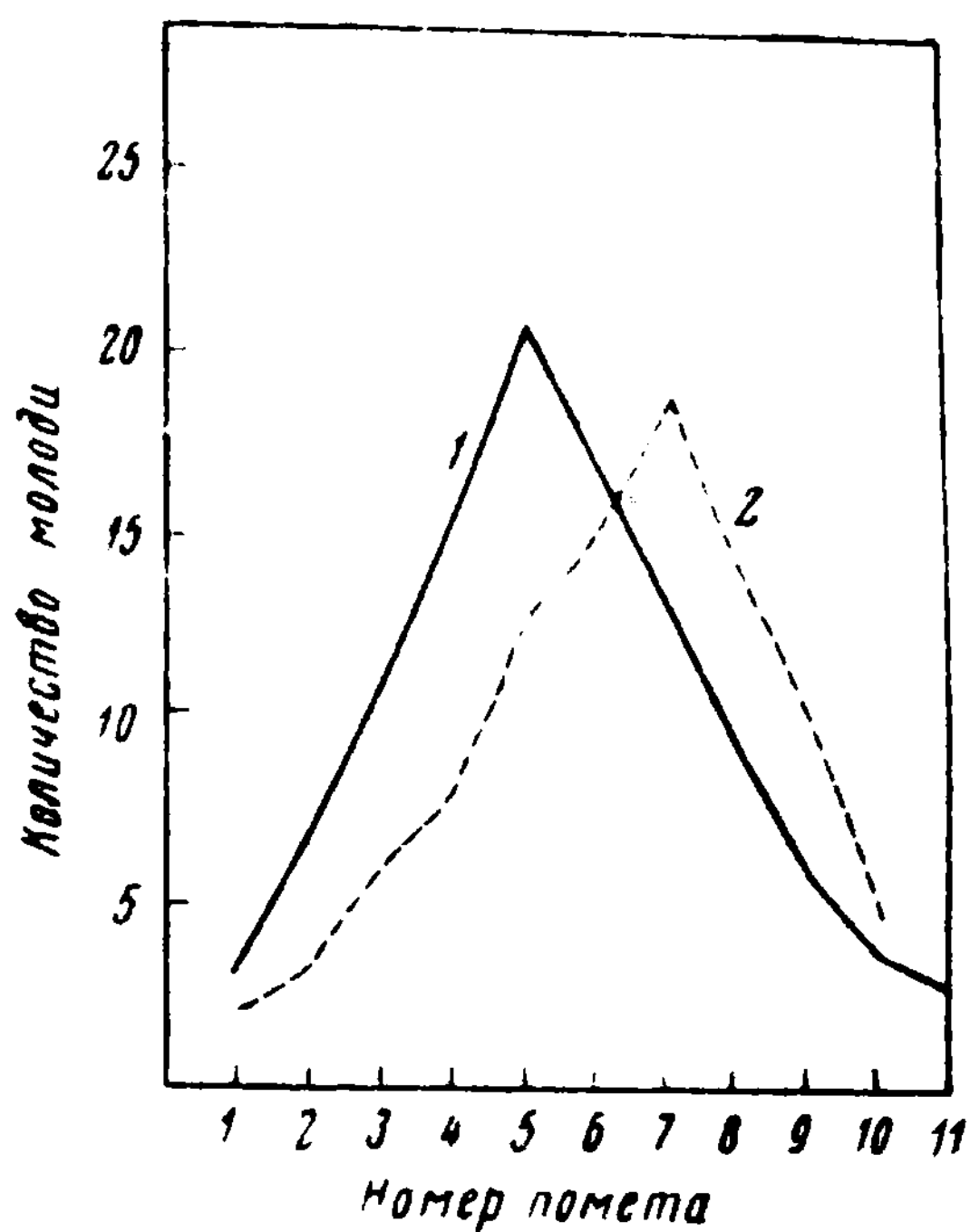
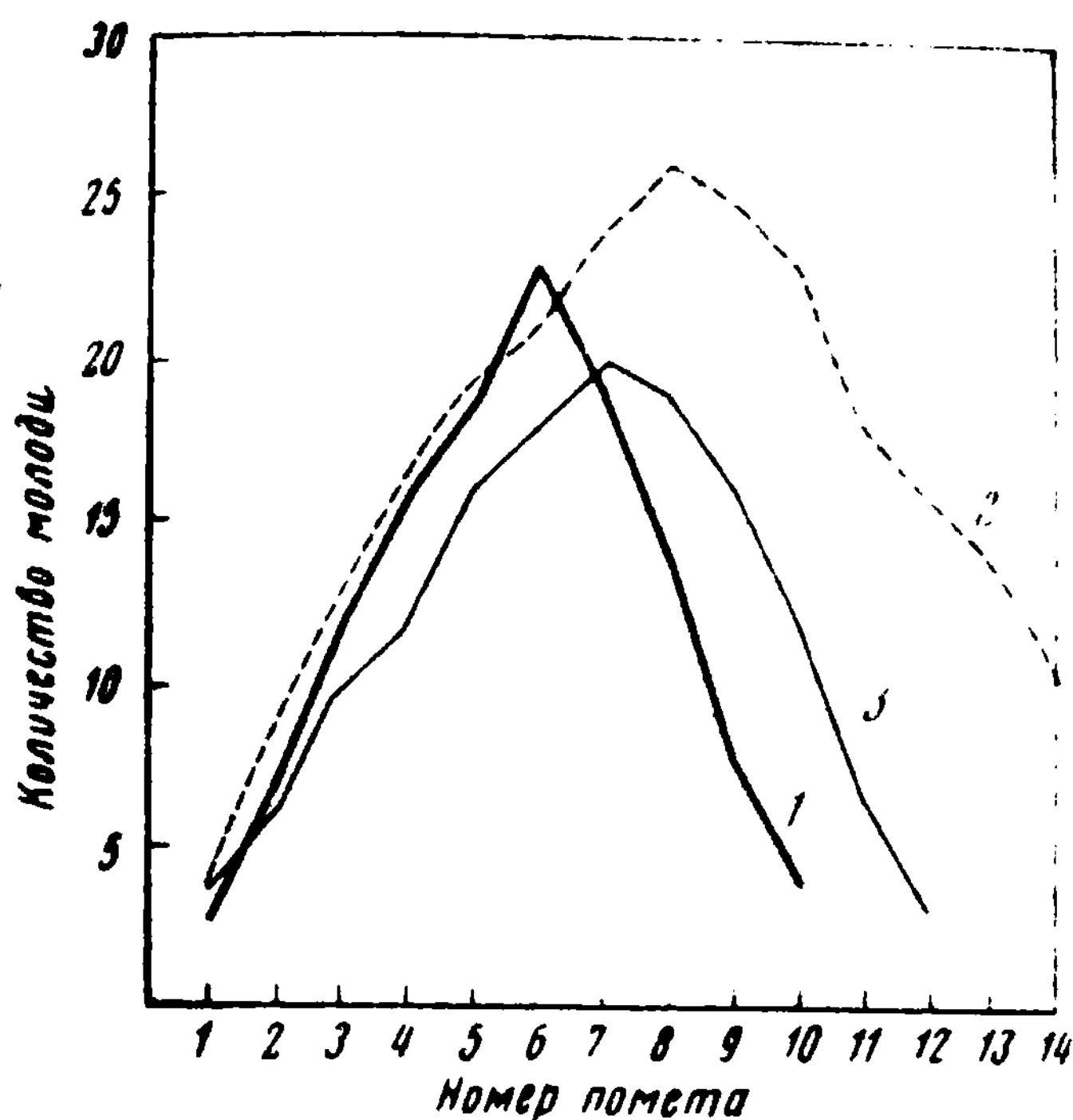


Рис. 7. Возрастные изменения индивидуальной плодовитости *Simoscephalus elizabethae* (1—2) и *Macrothrix odiosa* (3)

1 — серия с 11 по 26 июня; 2 — серия с 10 по 26 июля; 3 — серия с 11 по 27 июня

Рис. 8. Возрастные изменения индивидуальной плодовитости *Ceriodaphnia reticulata*

1 — серия с 10 по 26 июня; 2 — серия с 10 по 27 августа

кономерное увеличение и снижение плодовитости самок отражают внутренний ритм размножения. Внутренний ритм, по нашим данным, проявлялся четко во все сезоны у всех изученных видов в условиях рисовых полей. Можно предположить, что это объясняется старением особи, но для окончательного утверждения необходимо провести более длительные эксперименты. Скорее всего, это можно объяснить внутренним ритмом, свойственным обитателям временных водоемов, жизненный цикл которых построен так, чтобы в максимально сжатые сроки выдать продукцию — потомков. Поэтому наблюдается быстрое увеличение плодовитости от помета к помету, затем плодовитость снижается. Наименее изменчивой величиной среди других показателей скорости размножения является продолжительность эмбрионального развития. Наиболее изменчивой является плодовитость и, как итог, общее количество молоди за 15 дней. Самые высокие показатели у *S. elizabethae*, а самые низкие — у *S. kingi*.

## ПРОДУКЦИЯ

В основу определения продукции перечисленных видов кладоцер были положены приведенные экспериментальные данные по их росту и размножению, а также анализ природных популяций этих видов по размерному и возрастному составу (в сутках).

численности и биомассы с учетом соотношения ювенильных и размножающихся особей. Пробы планктона для качественного и количественного анализов состава популяции были собраны в местах расположения экспериментальных установок в рисовом чеке. При определении величины продукции ( $P$ ), биомассы ( $B$ ) и  $P/B$ -коэффициентов для данных видов каждые 7—10 дней, ставились следующие цели.

1. Выяснить, как изменяется темп продуцирования в течение вегетационного сезона, а также определить периоды максимальных и минимальных величин продукций и  $P/B$ -коэффициентов.

2. Каковы границы колебания  $P/B$ -коэффициентов в течение вегетационного периода.

3. Каково соотношение величины продукции за счет роста ( $P_1$ ) и размножения ( $P_2$ ) у кладоцер рисовых полей.

4. Сравнить величины  $P/B$ -коэффициентов представителей тропической фауны с близкими видами средней полосы.

5. Определить величину продукции кладоцер-фильтраторов в разные месяцы и в целом за период вегетации.

По сборам кладоцер в водоемах невозможно судить о возрастном составе их популяции (в сутках). Данные по соотношению возраста и размера ветвистоусых ракообразных, полученные при изучении их роста в природе, становятся ключом для расшифровки возрастного состава. На основе измерения 100—200 особей каждого вида в пробе строится гистограмма размерного состава особей популяции. Шкала соотношения размера и возраста (см. рис. 1—4), полученная в эксперименте в соответствующий период наблюдений, прикладывается к оси абсцисс гистограммы, на которой нанесены размеры особей, что дает возможность определить возрастной состав популяции. Для популяции *M. macrodora* было построено 7 гистограмм, для *Scapholeberis kingi* — 9, для *Simoccephalus elizabethae* — 4, для *Moina weberi* — 6, для *Ceriodaphnia reticulata* — 4 и для *Macrothrix odiosa* — 2, т. е. всего 32 гистограммы. Неодинаковое для разных видов число гистограмм связано со сроком массового развития каждого из перечисленных видов в планктоне. Суточную продукцию каждой возрастной группы определяли, вычитая из индивидуального веса последующего возраста вес предыдущего и умножая этот привес на число особей. Сумма продукций всех возрастов составляла  $P_1$  — суточную продукцию популяции за счет весового роста особей. Общая величина продукции популяции  $P$  складывалась из продукции за счет роста  $P_1$  и продукции за счет размножения  $P_2$ . Продукция за счет размножения рассчитывалась на основании данных по частоте пометов, а также плодовитости и численности самок популяции с учетом их возраста. Отношение суточной продукции  $P$  к наличной биомассе  $B$  дает суточный  $P/B$ -коэффициент, который характеризует темп продуцирования популяции за данные сутки. Величины суточных продукций,  $P/B$ -коэффициентов и соответствующих биомасс,



вычисленные с интервалом 10—15 дней, послужили основой для расчета продукции и  $P/V$ -коэффициентов за месяц и в целом за период наблюдений.

Расчет суточного  $P/V$ -коэффициента для *M. тасгосора* (табл. 5) показал, что в течение лета он изменяется в близких пределах: от 0,65 до 0,98.

Таблица 5

Величины продукции ( $P$ , г/м<sup>3</sup>), биомассы ( $B$ , г/м<sup>3</sup>) и  $P/V$ -коэффициентов популяций *Moina тасгосора* и *Moina weberi*

Дата	<i>Moina тасгосора</i>					<i>Mw. eberi</i>	
	$P/V$ су- точный	$B$ , % от $P$		$B$ средне- месячная	$P$ за месяц	$B$ средне- месячная	$P$ за месяц
		$P_1$	$P_2$				
16.V	0,84	41,4	58,6				
31.V	0,85	42,0	58,0	3,38	89,1	2,50	65,9
8.VI	0,66	72,8	27,2				
				2,74	54,3	4,67	92,5
16.VI	0,65	60,6	39,4				
16.VII	0,89	41,5	58,5				
				1,0	28,2	2,0	58,3
24.VII	0,98	50,0	50,0				
16.VIII	0,98	34,5	65,5				
				0,21	6,38 за сезон	0,95	27,9 за сезон
V—VIII	0,85	46,7	53,5	1,83	177,98	2,53	244,6

Как видно из табл. 5, больше половины продукции моин создается за счет размножения, при снижении доли  $P_2$  в июне — до 27—39%, заметно снижается и суточный  $P/V$ -коэффициент в этот период. Заслуживает внимания то обстоятельство, что при сравнительно стабильных его показателях величина продукции *M. тасгосора* в течение лета снижается от мая к августу; это объясняется, по-видимому, выеданием. Высокие и сравнительно стабильные значения суточных  $P/V$ -коэффициентов *M. тасгосора* связаны не только с малонизменяющимся в течение лета темпом роста и размножения, но и с особенностями возрастного состава популяции. Анализ возрастного состава позволяет сделать вывод о том, что популяция *Moina тасгосора* представлена главным образом «высокопродуктивными» возрастными — молодью с высоким суточным приростом и размножающимися самками в период нарастания их плодовитости. Так, ювенильные особи *M. тасгосора* составляли в течение лета от 10 до 53% всей популяции. Заметное снижение доли однодневных моин наблюдалось в августе. Как видно на рис. 9, популяция *Moina тасгосора*

представлена главным образом особями до 5—6-дневного возраста. Следует отметить почти полное отсутствие самок в возрасте 8 дней и старше, т. е. в период, когда, по данным эксперимента, падает их плодовитость. Это обстоятельство позволяет рассчитывать плодовитость самок моин пропорционально увеличению их длины или возраста, так как до периода снижения плодовитости (после 6—7-го помета) большая часть моин не доживает.

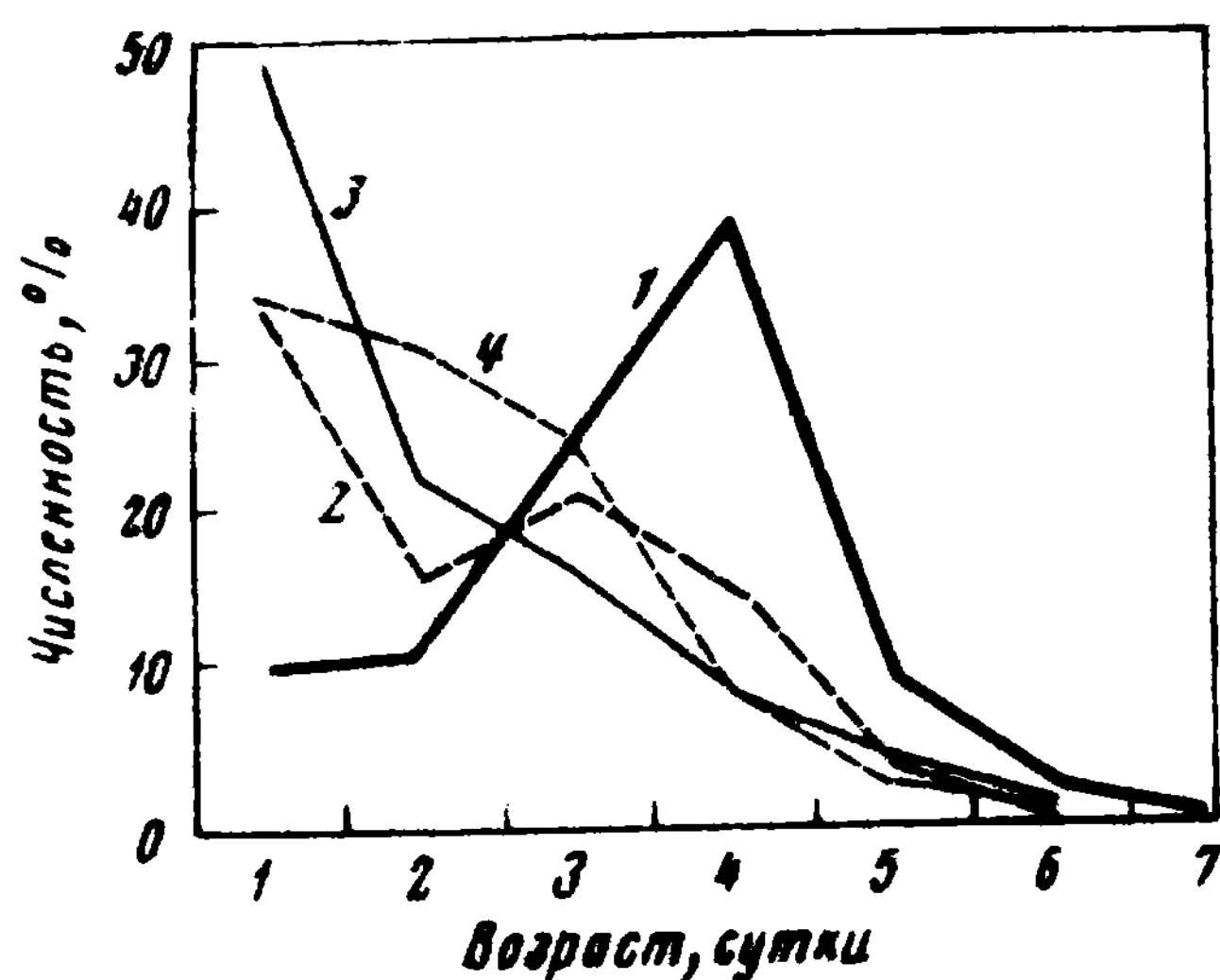


Рис. 9. Соотношение возрастов в популяции *Moina turgosora*

1 — май;  
2 — июнь;  
3 — июль;  
4 — август

На основании изложенного можно сделать вывод о том, что темп воспроизводства популяции *Moina turgosora* приближается к максимально возможному.

При расчете продукции *Moina weberi* использовали  $P/V$ -коэффициент соответствующих месяцев по расчетам для *Moina turgosora*. Данные по среднемесячным величинам биомасс и продукции приведены в табл. 5, откуда видно, что порядок величин  $V$  и  $P$  для *Moina weberi* несколько выше, чем у *Moina turgosora*, а продукция за лето была достаточно велика и составляла за лето  $244,6 \text{ г/м}^3$ . Состав популяции *Moina weberi* по соотношению ювенильных и размножающихся особей изменялся в течение лета незначительно. По среднемесячным данным, доля ювенильных возрастов в популяции *Moina weberi* составляла от 33 до 51%, увеличиваясь к концу лета. Возраст встречающихся особей, так же как у *Moina turgosora*, не превышал обычно 5—6 дней, причем большую часть размножающихся особей составляли молодые самки 2—4-дневного возраста. Доля более старших моин затем резко снижается. Уместно заметить, что доля продукции за счет размножения у моин особенно велика еще и потому, что вес новорожденной молоди больше веса яиц в выводковой камере, так как именно у моин эмбрионы питаются в период эмбриогенеза. Поэтому при расчете  $P$ , для моин мы использовали вес новорожденной молоди, а в расчетах для других видов — вес яйца.

Постоянство величины  $P/V$ -коэффициента у *Scapholeberis kingi* (табл. 6) связано не только с малыми изменениями темпа роста и размножения, но и с очень небольшими изменениями воз-

Таблица 6

Величины продукции ( $P$ , г/м<sup>3</sup>), биомассы ( $B$ , г/м<sup>3</sup>) и  $P/B$ -коэффициентов популяции *Scapholeberis kingi*

Дата	Суточный $P/B$ -коэффициент	В. % от $P$		В средне- месячная	$P$ за месяц
		$P_1$	$P_2$		
16.V	0,53	86,0	14,0	1,59	25,8
14.VI	0,54	87,6	12,4	5,70	89,8
22.VI	0,51	85,3	14,7		
14.VII	0,59	74,8	25,2		
22.VII	0,65	85,3	14,2	6,68	124,3
14.VIII	0,40	79,1	20,9		
22.VIII	0,45	85,8	14,2	4,34	55,3
11.IX	0,41	87,8	12,2		
19.IX	0,45	87,8	12,2	10,0	129,0
Средние за V—IX	0,50	84,25	15,75		
				5,68	424,2

растного состава популяции. Так, доля ювенильных рачков по среднемесячным данным в июне — сентябре составляла 64,3; 66,2; 64,7 и 72,0% от общей численности. Особи старше 9 дней составляли около 1% от всей популяции (рис. 10). У *Scapholeberis kingi* все характеристики, в том числе и биомасса, значительно стабильнее, чем у других видов. Постоянство основных продукционных характеристик (см. табл. 6) дает возможность ограничивать наблюдения одной короткой серией (длительностью

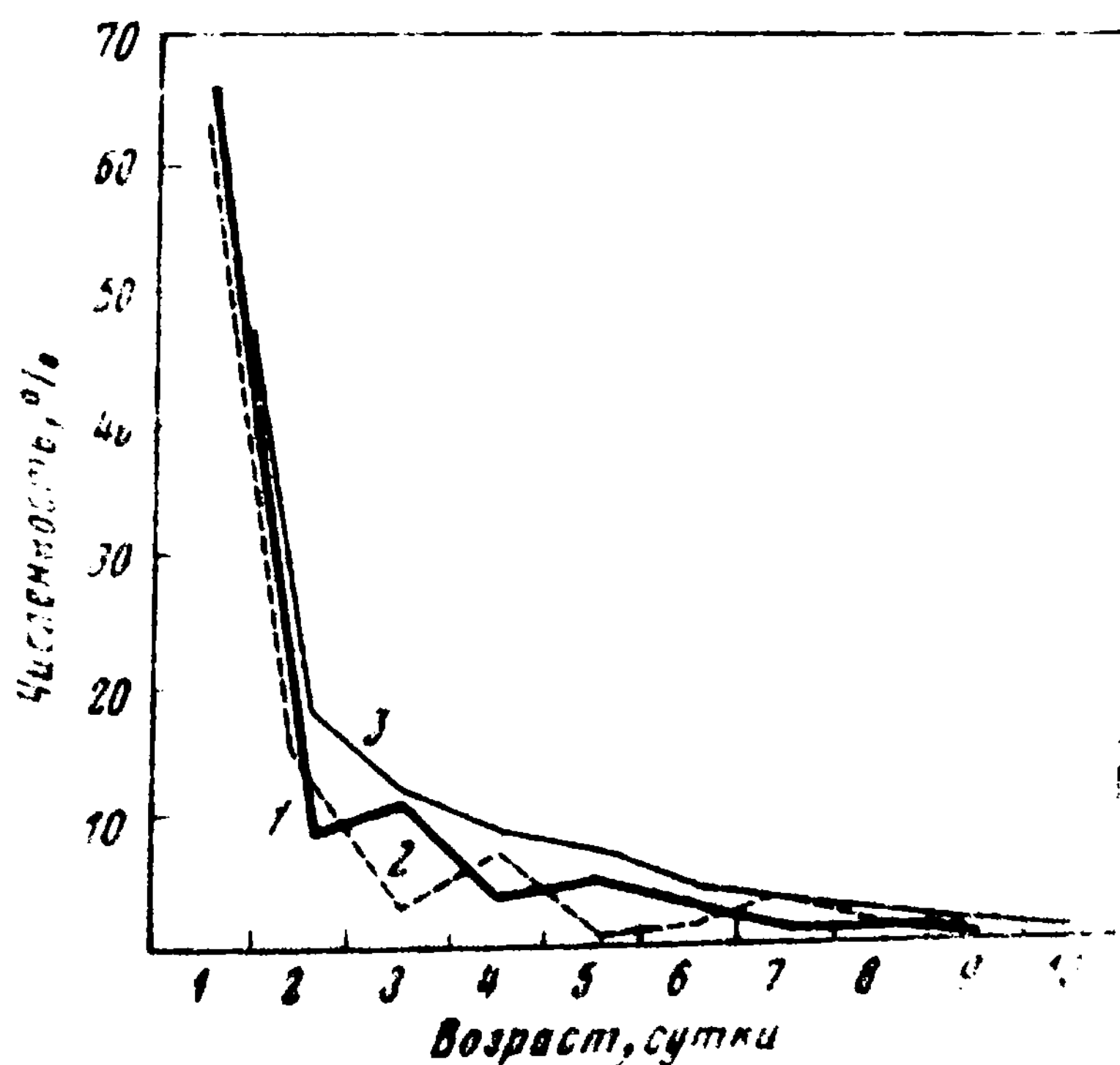


Рис. 10. Соотношение возрастов в популяции *Scapholeberis kingi*

— май; 2 — июнь; 3 — июль

10 дней), либо в сходных рисовых чеках пользоваться приведенными значениями  $P/B$ -коэффициента.

Особенность воспроизводства популяции *Scapholeberis kingi* по сравнению с *Moina macgосора* состоит в том, что суточные  $P/B$ -коэффициенты *Scapholeberis kingi* в 1,5—2 раза меньше, чем у *M. macгосора*, а продукция за сезон выше и составляет 424,2 г/м<sup>3</sup>. Существенно отличается от показателей у *Moina macгосора* и соотношение доли  $P_1$  и  $P_2$ ; для популяции *Scapholeberis kingi* характерно, что основная часть продукции создается за счет роста, в то время как у *моин* — за счет размножения.

Приведенные величины суточных  $P/B$ -коэффициентов для *Simocerphalus elizabethae* близки к полученным нами для *Simocerphalus vetulus* в Рыбинском водохранилище. Так, соотношение  $P_1$  и  $P_2$  для *Simocerphalus vetulus* составляло 74,5 и 25,5% (июнь) и 79 и 21% (июль). Однако при сходстве темпов продуцирования суммарная величина продукции *Simocerphalus elizabethae* в рисовых полях представлена на рис. 11, где видно разное соотношение возрастов в июне и июле. Взрослые самки, старше 10 дней, почти не встречаются, их доля не превышает 2%. Таким образом, для получения  $P/B$ -коэффициента в условиях рисовых чеков длительность экспериментальных наблюдений может быть ограничена декадным сроком.

Расчет  $P/B$ -коэффициентов для *Ceriodaphnia reticulata* проводился на основании одной кривой роста, так как рост в июне и июле был сходным. Среднесуточный  $P/B$ -коэффициент в июне составлял 0,42, а в августе 0,47. Продукция *Ceriodaphnia reticulata* за сезон составила 54,7 г/м<sup>3</sup>. Расчет продукции *Ceriodaphnia reticulata* за сезон проводился умножением среднесезонной биомассы на среднее значение  $P/B$ , полученное в июне и августе.

Таблица 7

Величины продукции ( $P$ , г/м<sup>3</sup>), биомассы ( $B$ , г/м<sup>3</sup>) и  $P/B$ -коэффициентов популяции *Simocerphalus elizabethae*

Дата	$P/B$ коэффициент суточный	$B$ . % от $P$		$B$ средне- месячная	$P$ за месяц
		$P_1$	$P_2$		
16.VI	0,29	74,6	25,4	13,8	126,6
24.VI	0,31	78,1	21,9		
16.VII	0,47	75,7	24,3	13,8	198,3
24.VIII	0,49	75,9	24,1		
VIII	0,30	—	—	11,6	104,6
IX	0,30	—	—	22,8	205,2
Средние за VI—IX	—	76,1	23,9	15,5	632,7



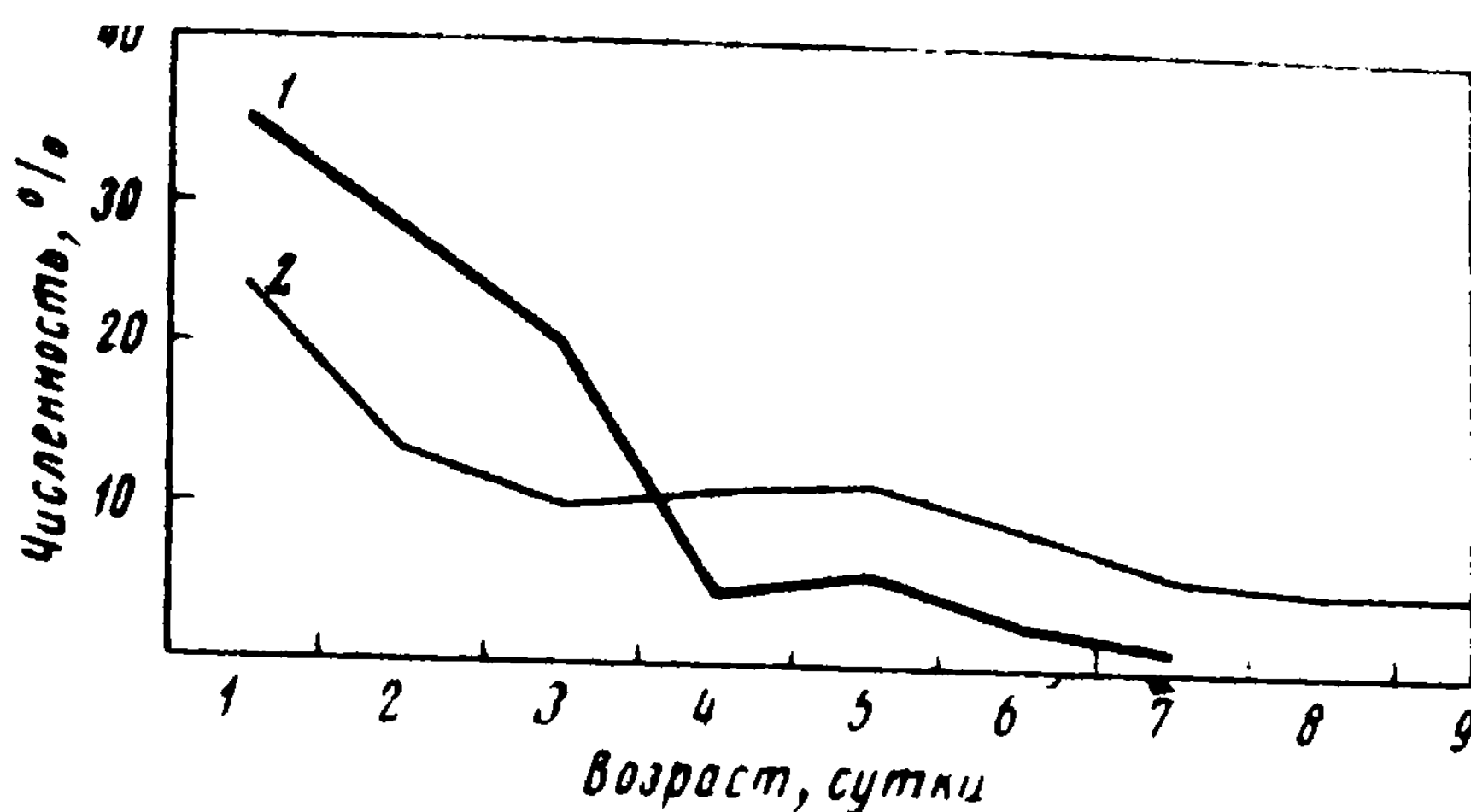


Рис. 11. Соотношение возрастов в популяции *Simocephalus elizabethae*  
1 — июнь; 2 — июль

Продукция *Ceriodaphnia reticulata* значительно меньше, чем продукция выше рассмотренных видов. Сравнивая имеющиеся данные по  $P/V$ -коэффициенту для *Ceriodaphnia reticulata* оз. Сартлан (Померанцева, 1974), следует заметить, что  $P/V$  в рисовых полях значительно выше. Так, по нашим данным,  $P/V$  в июне — августе был 12,6; 13,9 и 14,6, а в оз. Сартлан в эти сроки  $P/V$  составлял 3; 6,7 и 3,7 соответственно, что связано с более низким темпом роста и размножения цериодафний в оз. Сартлан. Возрастной состав популяции *Ceriodaphnia reticulata* в июне и августе отличался незначительно; ювенильные особи составляли 63,5% в июне и 75,8% в августе. В популяции почти не встречаются цериодафнии старше 11-дневного возраста, доля этих цериодафний меньше 1%.

Доля *Macrothrix odiosa* в продукции зоопланктона еще меньше, чем у *Ceriodaphnia reticulata*. Поскольку максимум развития *Macrothrix odiosa* наблюдался в июне, для этого в соответствии с имеющимися данными по скорости роста и размножения проведен расчет  $P/V$  и общей величины продукции за лето. По материалам обработки гистограмм от 12 до 30 июня рассчитаны суточные  $P/V$ , они равны 0,82 и 0,81 соответственно; большая часть продукции — около 80% — образуется за счет соматического роста. Возрастной состав в июне был представлен макротрицидами от 1 до 6 дней, причем однодневные особи составляют 77%. Продукция *Macrothrix odiosa* за лето была 33,5 г/м<sup>3</sup>, составляя в мае — июле 10,6; 22,4 и 0,5 г/м<sup>3</sup> соответственно.

Рассмотрев продукционные показатели массовых видов, можно представить величину продукции, образуемую ими в течение всего вегетационного сезона, выявив наиболее продуктивный период.

Вывод о высоких продукционных возможностях клadoцер рисовых полей подтверждается приведенными данными. Итоговая цифра 1,6 кг/м<sup>3</sup> показывает, как велика создаваемая в рисовых чеках продукция.

Таблица 8

Среднемесячные величины продукции ( $P$ , г/м<sup>2</sup>) клadoцер рисовых полей

Месяц	<i>Moina macroscopa</i>	<i>Moina weberi</i>	<i>Scapholeberis kingi</i>	<i>Simoccephalus elizabethae</i>	<i>Macrothrix odiosa</i>	<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	$P$ всех видов за месяц и сезон
V	89,1	65,9	25,8	11,3	10,6	1,0	202,8
VI	54,3	93,5	89,8	126,6	22,4	5,04	390,6
VII	28,2	58,3	124,3	198,3	0,5	4,7	414,3
VIII	6,4	27,9	55,3	104,6	—	13,8	208,0
IX	—	13,5	129,0	205,2	—	30,2	377,9
V—IX	178,0	258,1	424,2	646,0	33,5	54,8	1594,6
%	9,0	16,2	26,6	40,5	2,0	3,4	100

Из табл. 8 видно значение каждого вида в образовании продукции зоопланктона рисовых полей; 40% приходится на долю *Simoccephalus elizabethae*, значительная часть продукции создается за счет *Scapholeberis kingi*, *Moina weberi*, *Moina macroscopa*. Роль *Macrothrix odiosa* и *Ceriodaphnia reticulata* в продукции зоопланктона сравнительно невелика.

### ВЫВОДЫ

1. Впервые изучался рост и размножение тропических форм зоопланктона в условиях рисовых полей Узбекистана в течение периода вегетации.

2. В течение индивидуальной жизни рачков можно выделить в большинстве случаев три периода роста: первый — рост ювенильных особей, второй — после наступления половой зрелости до 5—6-го помета и третий — с момента снижения плодовитости. Сезонные изменения прежде всего отражаются на первом периоде роста, суточные приросты во втором и третьем периоде почти не изменяются.

3. При повышении температуры воды до 39° повышается скорость роста у *Moina macroscopa* и *Scapholeberis kingi*.

4. Для обитателей рисовых полей характерно раннее созревание, быстрое эмбриональное развитие и определенный ритм изменения плодовитости самок, который четко проявляется во все сезоны у всех видов и заключается в постепенном повышении плодовитости с каждым пометом и зеркальным снижением после некоторого максимума на 5—6-м помете.

5. Высокий темп размножения характерен для изученных видов, что значительно отличает их по этим показателям от форм средней полосы и является причиной заметного увеличения доли продукции за счет размножения.

6. Самый высокий темп воспроизводства зарегистрирован у *Moipa mactrosora*, суточный  $P/B$ -коэффициент, который в среднем за лето составляет 0,85.

7. В составе популяций исследуемых видов соотношение ювенильных и размножающихся особей заметно различалось.

8. Значительное отличие  $P_1$  и  $P_2$  зарегистрировано у разных видов, так, у *Moipa mactrosora*  $P_1$  в среднем составлял 40%, а  $P_2$  — 60%, в то время как у *Simocerphalus elizabethae* это соотношение было обратным и составляло в среднем за лето 76% для  $P_1$  и 24 — для  $P_2$ .

9. Для изученных видов характерно относительное постоянство показателей темпа воспроизводства: роста, размножения и состава популяции.

10. Возрастной состав популяций клadoцер рисовых полей характеризовался преобладанием ювенильных особей и молодых самок. У большинства видов особи старше 8—10 дней практически не встречались.

11. Общая продукция массовых видов зоопланктона за лето в рисовых полях составила около 1,6 кг сырого веса в 1 м<sup>3</sup>.

12. Темп воспроизводства обитателей рисовых чеков следует оценивать как очень высокий, а величину создаваемой продукции можно считать близкой к максимально возможной в этих условиях.

## ЛИТЕРАТУРА

- Арипов Д. А. 1970. Гидробиология рисовых полей низовья Амударьи и связанных с ним малых водоемов. Автореф. канд. дис.
- Воскресенский К. А., Лебедева Л. И. 1964. Изучение популяции клadoцер методом полуизоляции в водоеме. — Зоол. журн., т. XIII, вып. 4, с. 518—524.
- Мануйлова Е. Ф. 1964. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.—Л., «Наука», с. 326.
- Мухамедиев А. М. 1951. О составе и происхождении фауны ракообразных рисовых полей Ферганской долины — Зоол. журн., т. 30, вып. 4.
- Мухамедиев А. М. 1955. К вопросу о влиянии зарыбления рисовых полей на повышение урожайности риса. — Докл. АН УзССР, № 3.
- Мухамедиев А. М. 1967. Гидробиология водоемов Ферганской долины. Ташкент, «Фан», с. 274.
- Лебедева Л. И. 1961. Некоторые данные по воспроизводству *Cladocera* в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. — Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол., т. 66, № 5, с. 158—159.
- Лебедева Л. И. 1963а. Определение продукции ветвистоусых рачков в водохранилищах. Тезисы 10 науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики, с. 109—110.
- Лебедева Л. И. 1936б. Рост, размножение и продукция *Daphnia longispina* в Учинском водохранилище. — Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол., т. 68, № 5, с. 130—131.
- Лебедева Л. И. 1968. Рост, размножение и продукция клadoцер водохранилищ. Автореферат канд. дис.
- Лебедева Л. И. 1969. Рост некоторых видов *Cladocera* в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. — В кн.: Некоторые проблемы современной гидробиологии. М., «Наука», с. 117—125.

- Лебедева Л. И., Рахманова А. Х. 1976. Воспроизводство ракообразных в рисовых полях Узбекистана. III съезд ВГБО, т. 3, с. 277—279.
- Печень Г. А., Кузнецова Л. П. 1966. Потребление и использование пищи *Daphnia pulex* (De Geer). — Докл. АН БССР, т. 10, 5, с. 344—347.
- Померанцева Д. П. 1974. Рост, развитие и продукция основных видов ветвистоусых ракообразных оз. Сартлан. — Гидробиол., журн., № 6, с. 66—70.
- Green J. 1956. Growth, size and reproduction in *Daphnia* (Crustacea, Cladocera). Proc. Soc., Zool. London, v. 126, p. 2.

## СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И ПРОДУКЦИЯ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ В ДВУХ МЕЗОТРОФНЫХ ОЗЕРАХ КАМЧАТКИ

И. И. Куренков

Камчатское отделение ТИНРО

Многие озера Камчатки имеют большое значение для первичного нагула молоди красной — *Oncorhynchus nerka* (Walb.). Состояние запасов этого ценного лосося в значительной степени зависит от урожайности его молоди, которая до ската в море проводит один-два года в пресных водах, преимущественно в озерах. Выживаемость и качественные показатели роста молоди красной в этот период прежде всего определяются кормовыми условиями, в частности, особенностями динамики численности пелагических ракообразных, их качественным составом и продукцией.

Отечественные и международные рыбохозяйственные организации прилагают в настоящее время усилия к созданию рыбоводных хозяйств с подращиванием молоди красной. В связи с этим вопросы изучения особенностей популяционных структур в пелагиали красничьих озер приобретают особую актуальность.

Фаунистические комплексы экосистем пелагиали камчатских озер и экологические особенности входящих в них видов весьма разнообразны. Однако большинство равнинных озер в этом отношении можно, с известным приближением, разделить на две основные группы. Критерием такого разделения является глубина озера.

Для экосистем пелагиали первой группы — мелких, имеющих глубину до 13—18 м, характерны виды ракообразных, которые при осеннем похолодании выпадают из планктона и проводят зиму в диапаузе на дне водоема. Это обстоятельство резко изменяет кормовые условия для молоди красной, которая является активным планктонофагом как летом, так и зимой.

В экосистемах пелагиали второй группы — глубоких озер Камчатки, ракообразные представлены в основном эупелагиче-



скими формами, которые зимой из планктона не выпадают, а только снижают свою численность и несколько задерживаются в развитии. В еще более глубоких озерах некоторые из них могут образовывать экологические группы (когорты), различающиеся по характеру их жизненных циклов (Куренков, 1975а).

Примерами водоемов двух таких групп могут служить озера Халактырское и Дальнее, находящиеся на юго-восточном побережье Камчатки близ г. Петропавловска. Оба озера расположены на расстоянии около 30 км друг от друга, примерно на одной отметке над уровнем океана. Их можно отнести к типу мезотрофных (хотя Халактырское в большей степени эвтрофируется бытовыми стоками). Близки они и по акватории: озеро Дальнее 1,4, Халактырское — 2,1 км<sup>2</sup>, но сильно разнятся по глубине как по средней (31,5 и 4,0), так и по максимальной (60 и 12 м).

Оба озера имеют свои стада проходной красной, весьма неравноценные по численности. В оз. Дальнее в годы процветания стада заходило несколько десятков тысяч рыб, в оз. Халактырское — менее одной тысячи. Причиной такого различия, как увидим далее, является разница в кормовых условиях для молоди красной.

В оз. Дальнем рачковый планктон представлен двумя видами пелагических копепод: фильтратором (*Neutrodiaptomus angustilobus* (Sars)) и факультативным хищником *Cyclops scutifer* Sars. В оз. Халактырском обитают копеподы факультативно-пелагического комплекса: *Mesocyclops leucarti* (Claus) и *Cyclops kolensis* Lill., причем первый является преимущественно хищником, второй — факультативным хищником.

Из ветвистоусых в оз. Халактырском обитает *Daphnia cristata* Sars, в Дальнем — *D. longiremis* Sars. Эти виды служат основным кормом молоди красной. Кроме того, в оз. Халактырском красная в небольших количествах поедает личинок хирономид, чего в оз. Дальнем практически не наблюдается.

Копеподам как в том, так и в другом озере свойственны различные по характеру экологические циклы.

В оз. Халактырском каждый из двух населяющих его видов представлен монопопуляциями (рис. 1).

*M. leucarti*, как и в других географических районах средних широт, дицикличен. Первое его размножение совпадает со вскрытием озера. К сентябрю особи этой генерации созревают, следует второе размножение. Рачки второй генерации достигают ко времени замерзания озера третьей — четвертой копеподитной стадии. Зимой эти рачки обитают у самого дна, но полностью в диапаузу не впадают и, продолжая медленно развиваться, к весне достигают зрелости.

Развитие другого вида — *C. kolensis*, по сравнению с первым, более замедленно. Он также достигает к ледоставу третьей копеподитной стадии, но зимой его метаморфоз приостанавливается до начала весеннего прогрева — в июне. Рачки достигают зре-

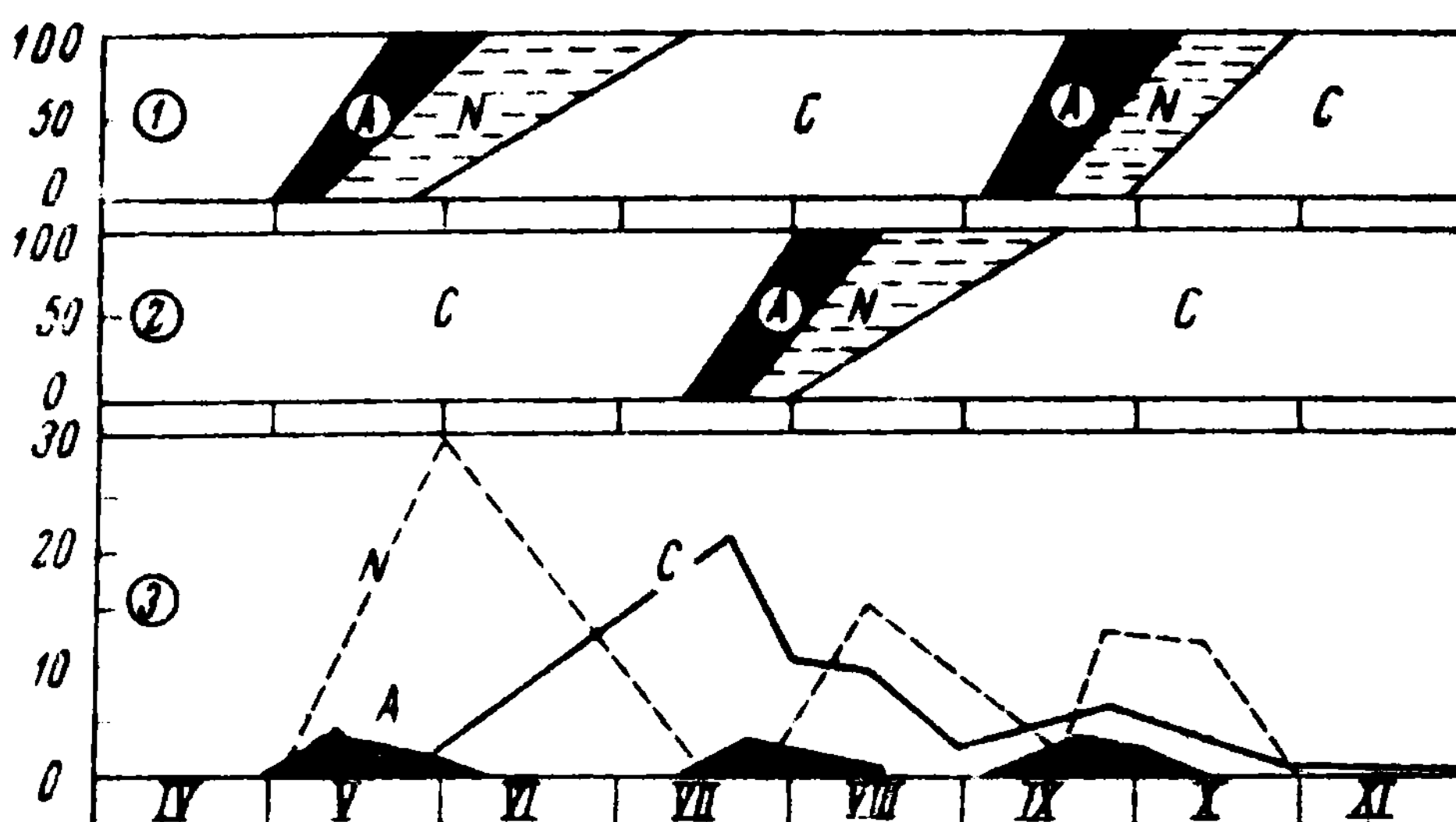


Рис. 1. Схема экологических циклов копепод и динамика их численности в оз. Халактырском

1 — цикл *Mesocyclops leuckarti* (по ординате — % от численности всех особей в популяции);  
2 — цикл *Cyclops kolensis* (то же); 3 — динамика численности особей обоих видов (экз/л);  
N — науплии, C — копеподиты, A — взрослые

лости в июле, когда особи весенней генерации *M. leuckarti* уже достигли третьей — четвертой стадии.

Период размножения *C. kolensis* занимает промежуточное положение между двумя соответствующими периодами первого вида. В этом, по всей вероятности, проявляется гетеротропность жизненных циклов, свойственная многим близким в экологическом отношении видам. Подобные случаи справедливо рассматриваются как проявление функциональных закономерностей в популяциях двукомпонентных систем (Николаев, 1973). Существующая в данном случае противофаза, безусловно, должна способствовать более полноценному использованию трофических ресурсов озера. Более адаптированный к условиям астатических водоемов *M. leuckarti*, питающийся к тому же более калорийным животным кормом, значительно опережает в развитии сочлена своей популяции. В желудках *C. kolensis* мы находили до 30% пищи явно растительного происхождения, что подтверждает данные Г. Ф. Мазеповой (1963), исследовавшей питание байкальских рачков этого вида.

Среди пелагических ракообразных в оз. Дальнем доминантом является *C. scutiger*. В течение года здесь хорошо прослеживаются три периода размножения циклопов, что создает впечатление трициклии. Однако более глубокие наблюдения, дополненные экспериментами, показали, что в действительности рачки имеют годовой жизненный цикл, но вся популяция разделена на три самостоятельные когорты (рис. 2). Каждая из них имеет свои фенологически фиксированные периоды метаморфоза и размножения (Кугенков, 1973). Здесь мы вновь сталкиваемся с проявлением противофазных экологических циклов, на сей раз

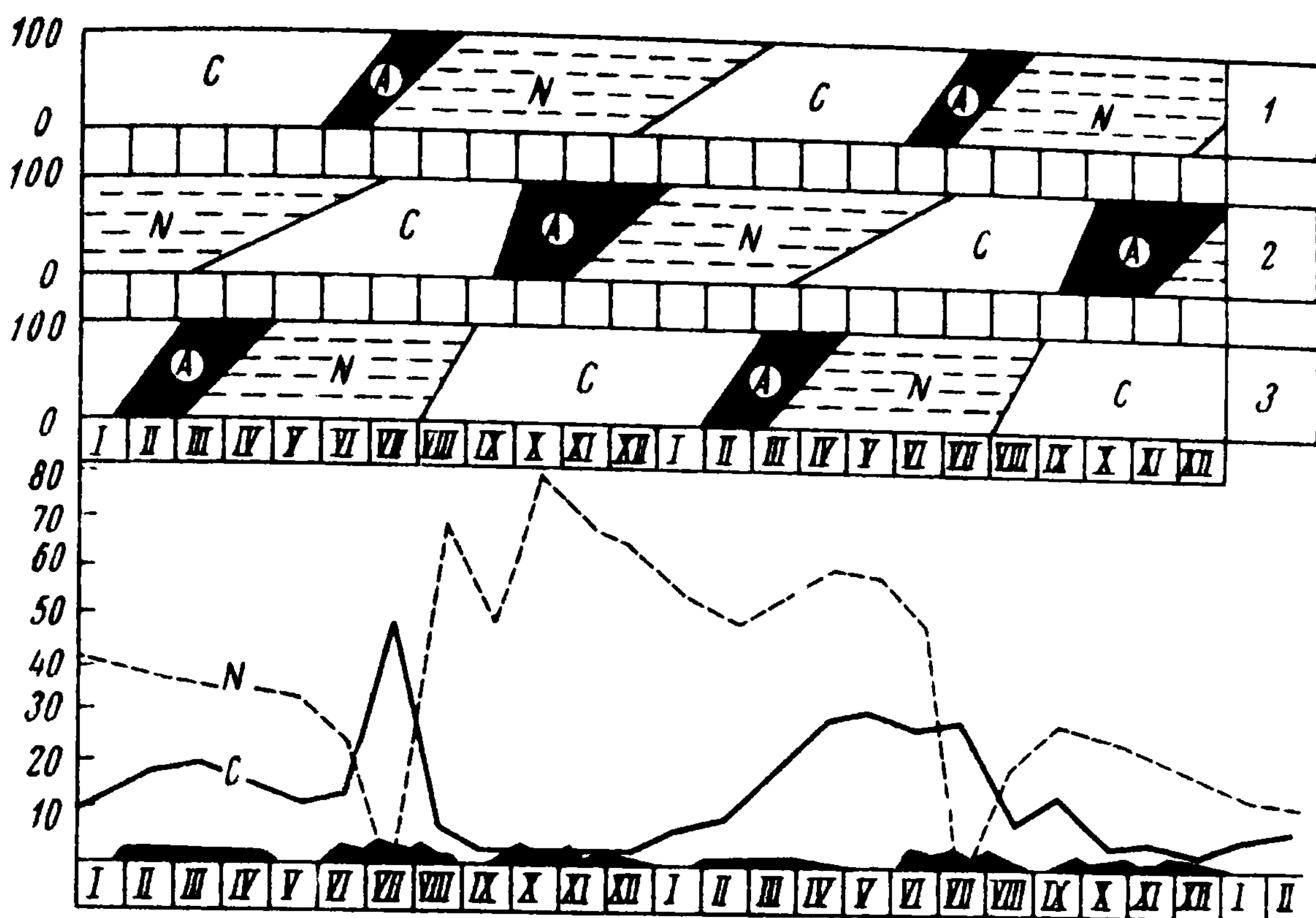


Рис. 2. Структура популяции и динамика численности *Cyclops scutiger* в оз. Дальнем

1, 2, 3 — номера когорт. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1

уже в монопопуляции, что свидетельствует о высокой экологической пластичности вида.

Основным кормом циклопов первой когорты служат диатомеи *Stephanodiscus astraea*, в массе развивающиеся в июньском планктоне. Именно к этому периоду относится основной откорм копепоидов и зрелых рачков во время размножения и в предшествующий период.

О кормовой полноценности стефанодискуса для *C. scutiger* единого мнения нет. Е. Б. Павельева и Ю. И. Сорокин (1971) имели серьезные основания сомневаться в том, чтобы этот корм мог покрыть энергетические затраты взрослых циклопов. Нам, однако, трудно разделить это мнение, учитывая массовость содержания водорослей в кишечниках рачков. Имеются и другие свидетельства полноценности этого корма — тесная связь между содержанием водорослей в планктоне и плодовитостью самок циклопов.

Из рис. 3 видна эта зависимость для рачков первой когорты, взрослые особи которой в основном формируют свои половые продукты в период снижения концентрации водорослей [нами использованы данные Е. М. Крохина (1968) о содержании хлорофилла в воде озера за 1965 г.]. У самок циклопов, созревших при высоких концентрациях хлорофилла, количество яиц в мешках было наибольшим. Самки же, запоздавшие в развитии и откармливавшиеся уже после выпадения стефанодискуса из планктона, плодовитость заметно снижали.

Подобная (хотя и не такая четкая) зависимость наблюдается и для второй когорты, особи которой размножаются во время осенней, значительно более слабой вспышки численности водорослей (обычно в октябре). Наряду с водорослями в это время потребляется и животная пища.

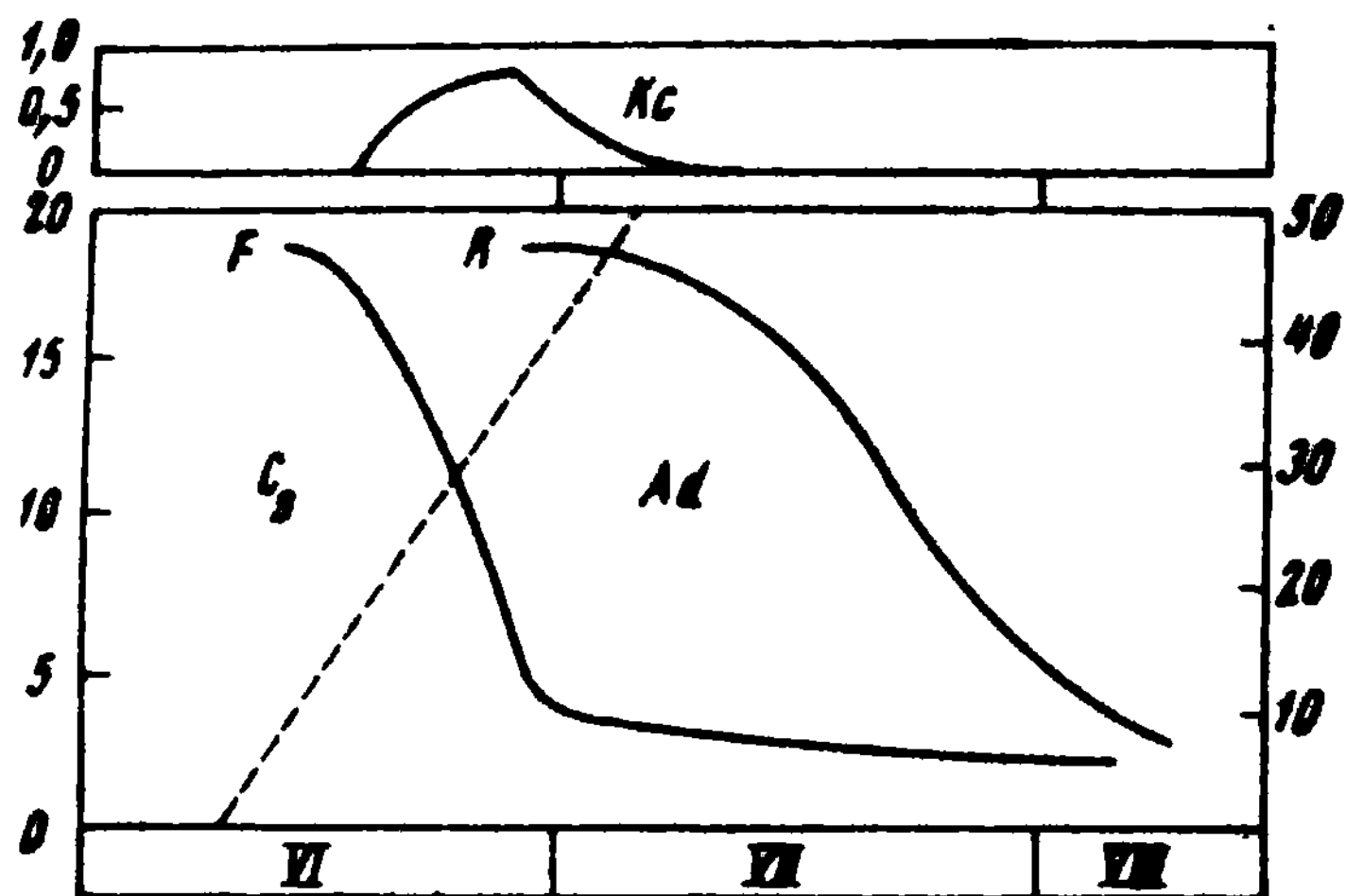


Рис. 3. Изменение содержания хлорофилла ( $F$ ), плодовитости самок ( $R$ ) и «показателя созреваемости» ( $Kc$  — отношение количества самок с яйцами в полости тела к общему количеству яловых самок) в первой когорте популяции *Cyclops scutifer* в оз. Дальнем

По оси ординат: слева — хлорофилл (мг/м³), справа — плодовитость (количество яиц на одну яйценосную самку). Пунктир — временная граница между нахождением в планктоне особей пятой ( $C_5$ ) и взрослой ( $Ad$ ) стадий циклопов

Обычно численность циклопов первой когорты значительно выше, чем второй, но изредка наблюдается и обратное соотношение.

Численность третьей когорты значительно ниже двух первых. Особенности ее цикла пока не очень ясны; возможно, эта когорта состоит из нескольких последовательно размножающихся групп. Размножение происходит в феврале — апреле, при самой низкой температуре ( $1,8-3,0^\circ$ ). В желудках циклопов в этот период преобладает детрит (вероятно, используется его бактериальная флора).

Фильтратор *N. angustilobus* представлен в оз. Дальнем монопопуляцией с годовым циклом. Размножение начинается в январе (в отличие от большинства других пресноводных *Calanoida*) и заканчивается в начале сентября, когда особи старшего поколения элиминируют, а особи молодого достигают III—IV копеподитной стадии. За период размножения самка образует 5—6 яйцевых мешков. Количество яиц в мешке также хорошо коррелирует с содержанием хлорофилла. Основной объект питания — стефаноидискус (Куренков, 1970).

Продолжительность периода нахождения *D. cristata*<sup>1</sup> в оз. Халактырском составляет всего два месяца — август и сентябрь, что, как правило, совпадает с осенним повышением численности водорослей. При осеннем похолодании рачки образуют эфиппумы уже в начале сентября и вскоре элиминируют. В этом случае весь активный период жизни дафний ограничивается 30—40 днями.

<sup>1</sup> В тезисах докладов III съезда ВГБО этот вид ошибочно был назван *D. longiremis*.



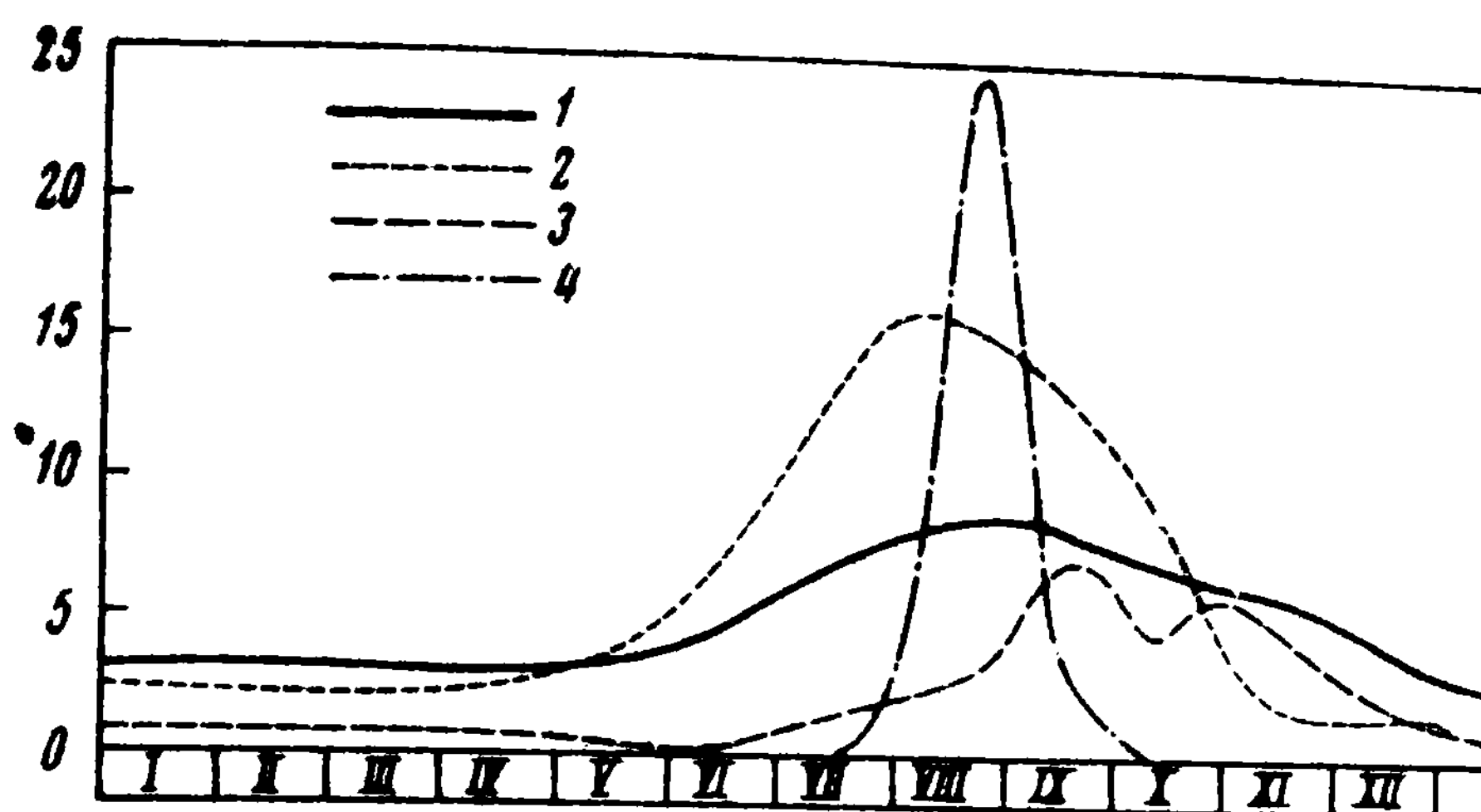


Рис. 4. Сезонная динамика численности дафний и средней температуры воды в озерах

1 — средняя температура слоя 40 м в оз. Дальнем; 2 — температура воды на глубине 4 м в оз. Халактырском; 3 — дафнии в оз. Дальнем; 4 — дафнии в оз. Халактырском

Кривая численности показывает острый и весьма высокий пик (рис. 4).

*D. longiremis* в оз. Дальнем встречается круглый год. В ноябре большая часть самок также образует эфиппиумы и отмирает, но некоторая часть остается зимовать и продолжает рост и даже (редко) образует партеногенетические яйца. Наиболее интенсивно размножение дафний в оз. Дальнем идет в июне и резко падает к началу августа, полностью повторяя ход кривой содержания хлорофилла. Второе небольшое повышение плодовитости связано с осенним цветением, выражено неясно и приходится на сентябрь — октябрь. Эти два периода определяют и двувёршинность кривой численности рачков.

На основании данных по продолжительности развития и биомассе рачков всех перечисленных видов были получены показатели их продукции (таблица). Расчет велся по формуле Г. Г. Винберга, Г. А. Печень и Э. А. Шушкиной (Методы определения продукции водных животных, 1968). Удельная продукция рассчитывалась по среднемесячным показателям. Поскольку *M. leuckarti* в отличие от *S. kolensis* все же продолжает развитие зимой (хотя и замедленно) — его зимняя продукция определена условно.

Различие суммарных годовых продукций рачков в озерах (3,95 и 2,0 г/м<sup>3</sup>) весьма значительно. Еще нагляднее эта разница представляется при выражении продукции на единицу площади: в Дальнем 216, Халактырском — 12 г/м<sup>2</sup>.

Значительная толща воды и слабое развитие литорали в оз. Дальнем определяют высокую степень утилизации органических веществ экосистемой пелагиали. В оз. Халактырском ведущая роль в этом отношении принадлежит бентосу, что обуславливает его повышенное развитие. Об этом красноречиво свидетельствует

Продукция (P), биомасса (B) г/м³, P/B-коэффициент и удельная продукция (C) пелагических ракообразных в озерах Дальнее и Халактырское

Вид	Лето *				Зима			
	P	B	P/B	C	P	B	P/B	C
Оз. Дальнее								
<i>C. scutifer</i>	1,08	0,37	2,9	0,019	1,25	0,41	3,0	0,015
<i>N. angustilobus</i>	0,49	0,16	3,1	0,021	0,12	0,10	1,2	0,008
<i>D. longiremis</i>	3,30	0,20	16,5	0,127	0,65	0,04	16,2	0,07
Оз. Халактырское								
<i>M. leuckarti</i>	0,60	0,175	3,4	0,023	0,1?	0,10?	1,0?	0,005
<i>C. kolensis</i>	0,32	0,08	2,5	0,017	—	—	—	—
<i>D. cristata</i>	1,90	0,075	25,4	0,187	—	—	—	—

\* Пять месяцев (июль—ноябрь).

средняя биомасса бентоса в озерах: в оз. Халактырском, по нашим данным, она, даже без учета крупной *Anodonta beringiana*, составляет 260 кг/га, в то время как в оз. Дальнем всего 70—140 кг/га (Павельева и др., 1976).

Огромное большинство малых озер Камчатки обладает фаунистическими комплексами, подобными комплексу оз. Халактырского. Если такое озеро расположено в тундре и содержит повышенное количество гуминовых веществ, то к перечисленным выше ракообразным присоединяется обычно один-два вида копепод, чаще всего *Acanthodiaptomus yamanacensis*, *Heteroscore appendiculata* (или *H. borealis*).

В малых горных озерах могут быть другие, специфические комплексы.

Если глубина озера превышает 13—18 м, то, как правило, в нем преобладают *C. scutifer* и *D. longiremis*. Такие озера наиболее подходят для нагула молоди красной, и именно они могут быть использованы для организации рыбоводных хозяйств.

### ЛИТЕРАТУРА

Винберг Г. Г. (ред.). 1968. Методы определения продукции водных животных. «Высшая школа». Минск, 243 с.

Крохин Е. М. 1968. Хлорофилл в воде Паратунских озер. — Изв. ТИНРО, т. 64, с. 127—137.

Куренков И. И. 1970. Жизненный цикл *Neutrodiaptomus angustilobus* (Sars) в оз. Дальнем (Камчатка) — Изв. ТИНРО, т. 78, с. 157—169.

Куренков И. И. 1975а. Структура популяции *Cyclops scutifer* Sars в озерах Камчатки — Изв. ТИНРО, т. 97, с. 147—156.

Куренков И. И. 1975б. Жизненный цикл *Daphnia longiremis* Sars в оз. Дальнем (Камчатка). — Изв. ТИНРО, т. 97, с. 115—128.

Мазепова Г. Ф. 1963. Биология пелагического рачка *Cyclops kolensis* Lill в оз. Байкал — Труды Лимнол. ин-та СО АН СССР. М. — Л., Изд-во АН СССР, с. 49—134.

- Николаев И. И. 1973. О некоторых категориях фазовой структуры популяционно-экологических циклов в водоемах умеренной зоны — В кн: Вопросы современной лимнологии. Л., «Наука», с. 151—158.
- Павельева Е. Б., Сорокин Ю. И. 1971. Изучение питания пелагического зоопланктона озера Дальнего на Камчатке — В кн: Биология и физиология пресноводных организмов.— Труды Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 22 (35), с. 56—63.
- Павельева Е. Б., Васильева М. И., Сорокин Ю. И. 1976. Микрофлора грунтов и бентос оз. Дальнего (Камчатка).— Гидробиол. журн., т. 12, № 5, 59—63.
- Kurenkov I. I. 1973. The biological cycles of pelagic Copepods in the lakes of Kamchatka.— Hydrobiologia, v. 1—2, p. 39—44.

## ОБ ОПРЕДЕЛЕНИИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВСТРЕЧАЕМОСТИ, ОБИЛИЯ, БИОМАССЫ И ИХ СООТНОШЕНИЯ У НЕКОТОРЫХ ГИДРОБИОНТОВ

Б. Г. Иоганзен, Л. В. Файзова

В отечественной гидробиологии традиционно уделяется большое внимание количественным методикам изучения различных групп водных организмов. Существует обширная специальная методическая литература, например, по количественному исследованию донной фауны (Черновский, 1931; Жадин, 1956, 1960; Митропольский, Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1975; и др.). Большой вклад в разработку количественных приемов исследования зообентоса внесли В. Н. Беклемишев, В. Г. Богоров, Е. В. Боруцкий, В. А. Броцкая, Б. А. Вайнштейн, Б. Я. Виленкин, Г. Г. Винберг, Н. К. Дексбах, Л. А. Зенкевич, А. Н. и Н. Н. Липины, П. Л. Пирожников, Я. Я. Цееб и др.

В то же время остаются недостаточно рассмотренными некоторые вопросы расчета отдельных количественных показателей, что приводит к появлению разных методических приемов и расхождению получаемых результатов.

В этой связи мы хотим проанализировать разные способы расчета прежде всего таких широко применяемых в гидробиологических исследованиях для экологической характеристики популяций показателей, как встречаемость особей отдельных видов ( $V$ , %), амплитуда колебаний и средняя величина обилия ( $N$ , экз./м<sup>2</sup>, экз./м<sup>3</sup>) и биомассы ( $B$ , г/м<sup>2</sup>, г/м<sup>3</sup>). Кроме того, представляет интерес рассмотреть и реже определяемые показатели: индекс плотности ( $I_p$ ), связывающий обилие и биомассу ( $VNB$ ), а также индекс доминантности ( $I_d$ ), вычисляемый по формуле

$$\frac{N \cdot a \cdot 100}{\sum N \cdot a},$$

где  $A$  — общее количество проб,  $a$  — количество проб с данным видом,  $N$  — обилие особей исследуемого вида,  $\Sigma N$  — общая численность особей всех видов.

С целью выполнения поставленной методической задачи исследовались в разнотипных водоемах бассейна среднего течения р. Оби 12 форм гидробионтов из числа олигохет, личинок хирономид и моллюсков (табл. 1).

Таблица 1

Объем исследованного материала из водоемов бассейна средней Оби

Виды и формы	Типы водоемов				Всего
	речные воды	придаточ- ные	пойменные	непоймен- ные озера	
<b>Олигохеты</b>					
Limnodrilus hoffmesteri Clap.	21	27	30	14	92
L. udekemianus Clap.	6	15	14	3	38
Tubifex tubifex (Müll.)	7	18	10	4	39
<b>Личинки хирономид</b>					
Chironomus f. l. plumosus L.	13	19	24	18	74
Ch. f. l. semireductus Lenz.	11	23	10	0	44
Ch. f. l. tummi Kieff.	11	3	0	0	14
Procladius Skuze	32	33	29	16	?
<b>Моллюски</b>					
Sphaerium corneum (L.)	7	4	17	0	28
Musculium crepleni (Dunker)	4	10	8	0	22
Pisidium amnicum (Müll.)	17	13	12	1	43
Euglesa henslovana (Shep.)	11	32	10	0	53
E. lilljeborgi (Cless.)	8	20	16	16	60
Общее количество проб (A)	50	50	50	45	195

Материал собран в период открытой воды 1972—1974 гг. из 70 водоемов, в том числе из 18 рек (р. Оби, ее притоков Томи и Чулыма и притоков второго порядка), 23 придаточных водоемов (проток, затонов, курий), 24 пойменных водоемов и 5 непойменных озер. Пробы брались дночерпателем Петерсена с площадью захвата  $1/20 \text{ м}^2$  (за одну биологическую пробу считались две дночерпательные пробы). Бентос, промытый через мельничный газ № 23 и 38, разбирался по группам и фиксировался спиртом (70°).

### ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ( $V$ )

Встречаемость, выражаемая в процентах, определяется при сборе биологического материала любыми орудиями (не только количественными, но и качественными) по отношению числа проб, содержащих особи данного вида ( $a$ ), к общему числу проб



(А) в пределах биотопа, водоема, региона. Следовательно,

$$V = \frac{a \cdot 100}{A}, \%$$

Встречаемость может варьировать в пределах от 0 (данного вида нет ни в одной пробе) до 100% (особи вида встречаются во всех пробах). Встречаемость хорошо характеризует приуроченность видов к определенным условиям существования.

У исследованных 12 видов в бассейне средней Оби (табл. 2), встречаемость колебалась от 0 (*Chironomus* f. l. *thummi* в пойменных и непойменных озерах, *Ch.* f. l. *semireductus*, *Euglesa* *henslovana*, *Musculium* *crepleni* и *Sph.* *corneum* в непойменных озерах) до 76,0% (*Procladius* *Skuze* в придаточных водоемах).

Таблица 2

Встречаемость (V, %) некоторых гидробионтов в водоемах бассейна Средней Оби

Виды и формы	Типы водоемов				Всего
	речные воды	придаточные	пойменные	непойменные озера	
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	42,0	54,0	60,0	28,0	47,1
<i>L. udekemianus</i>	12,0	30,0	28,0	6,6	19,4
<i>Tubifex tubifex</i>	14,0	36,0	20,0	8,8	20,0
<i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i>	26,0	38,0	48,0	40,0	37,9
<i>Ch.</i> f. l. <i>semireductus</i>	22,0	46,0	20,0	0	22,6
<i>Ch.</i> f. l. <i>thummi</i>	22,0	6,0	0	0	7,2
<i>Procladius Skuze</i>	64,0	76,0	58,0	32,0	58,9
<i>Sphaerium corneum</i>	14,0	8,0	34,0	0	14,4
<i>Musculium crepleni</i>	8,0	20,0	16,0	0	11,3
<i>Pisidium amnicum</i>	34,0	26,0	24,0	2,2	22,1
<i>Euglesa henslovana</i>	22,0	64,0	20,0	0	27,2
<i>E. lilljeborgi</i>	16,0	40,0	32,0	32,0	30,8

В целом в водоемах исследованного региона наименьшей встречаемостью характеризуются *Ch.* f. l. *thummi* (7,2%), наибольшей — *Procladius Skuze* (58,9%)

По величине встречаемости в экологии принято делить виды на три группы: Константные ( $V > 50\%$ ), второстепенные ( $V = 25-50\%$ ) и случайные ( $V < 25\%$ ). По этой классификации в бассейне средней Оби среди исследованных организмов зообентоса константным является только *Procladius Skuze*; второстепенными могут считаться *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Chironomus* l. *plumosus*, *Euglesa henslovana* и *E. lilljeborgi*; остальные виды относятся к числу случайных, хотя в отдельных типах водое-

мов они переходят в группы более высокого ранга встречаемости

Показатель встречаемости наглядно характеризует биотопическую приуроченность видов. Например, сравнительно низкой встречаемостью (до 30%) в водоемах всех типов характеризуется олигохета *L. udekemianus*, а личинка *Procladius* Skuze, напротив, повсеместно имеет встречаемость выше 30%. Низкую встречаемость, притом только в речных и придаточных водах, имеет *Ch. f. l. thummi* (соответственно 22,0 и 6,0%). Моллюск *Euglesa henslovana* характеризуется в три раза более высокой встречаемостью в придаточных водоемах (64,0%), чем в речных водах (22,0%) и пойменных озерах (20%), отсутствуя в непойменных.

При детальном экологическом изучении отдельных видов встречаемость может быть детализирована в отношении отдельных факторов среды (грунт, скорость течения, химизм воды и т. д.), а также по сезонам года. Последнее особенно важно установить для подвижных форм.

### ОБИЛИЕ ( $N$ ) И БИОМАССА ( $B$ )

Определение важнейших экологических показателей — обилия и биомассы — вопрос важный, но еще не достаточно разработанный. При использовании различных количественных орудий сбора биологического материала получают исходный материал о величине обилия и биомассы отдельных проб. По ним можно судить о размахе колебаний этих величин внутри биотопа, по водоему в целом, отдельным сезонам, за год или многолетний период наблюдений.

Что касается определения средних величин обилия и биомассы, то применяются два различных способа:

- 1) по отношению ко всему количеству проб, т. е. включая «пустые» в отношении данного вида ( $N_0$ ,  $B_0$ );
- 2) по отношению к пробам, содержащим особи данного вида (для которого часто заполняется специальная карточка местонахождений).

В первом случае встречаемость и средние величины обилия и биомассы определяются на общей основе (ко всему числу проб), во втором — по-разному, причем средняя величина обилия и биомассы рассчитывается, исходя из понятия встречаемости, равной 100%, что делает показатель встречаемости в таком случае ненужным.

В первом случае, когда расчет ведется по отношению ко всем пробам, амплитуда обилия и биомассы при встречаемости ниже 100% всегда будет начинаться с 0. Поэтому указание минимальных величин обилия и биомассы теряет смысл и достаточно указания их средней и максимальной величины.

Вопрос о том, как рассчитывать средние величины обилия и биомассы, имеет принципиальное значение, так как применяе-

мые гидробиологами два разных подхода к определению этих величин дают, естественно, и совершенно разные результаты, что отражается на оценке и прогнозах продуктивности водоемов.

При сравнении общих показателей обилия ( $N_0$ ) и биомассы ( $B_0$ ), рассчитанных на все количество проб, с зафиксированными обилием ( $N$ ) и биомассой ( $B$ ), где приняты во внимание лишь пробы, содержащие данный вид, во всех случаях первые значительно ниже вторых. С увеличением встречаемости организмов этот разрыв уменьшается.

Например, для *Tubifex tubifex*:

	Непоименные озера	Речные воды	Пойменные водоемы	Придаточные водоемы
$V, \%$	8,8	14,0	20,0	36,0
$N_0$	$\frac{0-400}{12,2}$	$\frac{0-1440}{55,9}$	$\frac{0-1460}{42,4}$	$\frac{0-675}{53,8}$
$N$	$\frac{20-400}{137,5}$	$\frac{13-1440}{399,6}$	$\frac{10-1460}{212,1}$	$\frac{13-675}{149,6}$
$B_0$	$\frac{0-0,2}{0,008}$	$\frac{0-1,26}{0,04}$	$\frac{0-1,8}{0,06}$	$\frac{0-1,25}{0,1}$
$B$	$\frac{0,025-0,2}{0,09}$	$\frac{0,025-1,26}{0,29}$	$\frac{0,03-1,8}{0,32}$	$\frac{0,025-1,25}{0,3}$

Как видим, при встречаемости до 10% второй способ расчета обилия и биомассы (по отношению к пробам с данным видом) дает завышение в 10 раз, при встречаемости более 30% — в три раза.

Следовательно, расчет зафиксированных обилия и биомассы, когда принимаются во внимание только пробы с данным видом, всегда ведет к значительному завышению соответствующих показателей. Не в этом ли одна из причин нереальности некоторых гидробиологических прогнозов возможной рыбопродукции, например, водохранилищ?

Среднее общее обилие исследуемых гидробионтов (табл. 3) колеблется в пределах от 2,8 (*Musculium strepeni*) до 196,2 экз./м<sup>2</sup> (*Limnodrilus hoffmeisteri*). Самая высокая численность у ряда видов наблюдается в придаточных водоемах (*L. hoffmeisteri* — 414,3; *Ch. f. l. plumosus* — 105,1; *Ch. f. l. semireductus* — 187,1; *Euglesa henslovana* — 115,6; *E. lilljeborgi* — 44,8; *Pisidium amnicum* — 46,1; *Musculium strepeni* — 6,1 экз./м<sup>2</sup>).

Повышенной численностью в речных водах отличается *Tubifex tubifex* (55,9 экз./м<sup>2</sup>), *Ch. f. l. thummi* (145,7 экз./м<sup>2</sup>) и *Procladius Skuze* (193,3 экз./м<sup>2</sup>).

Средняя общая биомасса (табл. 4) малощетинковых червей колеблется от 0,056 до 0,58 г/м<sup>2</sup>, личинок хирономид — от 0,09 до 0,58 г/м<sup>2</sup>. Наиболее высокие показатели биомассы, как и численности, отмечаются в придаточных водоемах у *L. hoffmeisteri* (1,24 г/м<sup>2</sup>) и *Ch. f. l. semireductus* (1,48 г/м<sup>2</sup>).

Г. И. Шпет и В. С. Ротовская (1962), исследовавшие достоверность гидробиологических пробо в оценке кормовой базы рыб,

Таблица 3

Среднее общее обилие ( $N_0$ , экз/м<sup>2</sup>) некоторых гидробионтов в водоемах бассейна средней Оби

Виды и формы	Типы водоемов				Всего
	речные воды	придаточные	пойменные	непойменные озера	
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	108,3	414,3	230,6	13,2	196,2
<i>L. udekemianus</i>	5,3	20,8	21,9	2,3	12,8
<i>Tubifex tubifex</i>	55,9	53,8	42,4	12,2	41,8
<i>Chironomus f. l. plumosus</i>	102,6	105,1	89,9	39,9	85,5
<i>Ch. f. l. semireductus</i>	46,0	187,1	20,3	0	65,0
<i>Ch. f. l. thummi</i>	145,7	2,0	0	0	37,9
<i>Procladius Skuze</i>	193,3	126,1	48,1	17,4	98,3
<i>Sphaerium corneum</i>	8,5	1,3	31,8	0	10,7
<i>Musculium creplei</i>	2,0	6,1	2,9	0	2,8
<i>Pisidium amnicum</i>	25,6	46,1	4,2	0,6	19,6
<i>Euglesa henslovana</i>	22,1	115,6	26,6	0	42,1
<i>E. lilljeborgi</i>	6,6	44,8	14,9	29,3	24,5

Таблица 4

Средняя общая биомасса ( $B_0$ , г/м<sup>2</sup>) некоторых гидробионтов в водоемах бассейна средней Оби

Виды и формы	Типы водоемов				Всего
	речные воды	придаточные	пойменные	непойменные озера	
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	0,26	1,24	0,68	0,09	0,58
<i>L. udekemianus</i>	0,02	0,10	0,18	0,013	0,08
<i>Tubifex tubifex</i>	0,04	0,10	0,06	0,008	0,056
<i>Chironomus f. l. plumosus</i>	0,43	0,66	0,90	0,30	0,58
<i>Ch. f. l. semireductus</i>	0,59	1,48	0,31	0	0,61
<i>Ch. f. l. thummi</i>	0,36	0,02	0	0	0,09
<i>Procladius Skuze</i>	0,35	0,23	0,09	0,05	0,18

отмечают преобладание в бентосе карповых прудов Украины личинок хирономид. При взятии 100 проб из пруда, в котором авторы настоящей статьи принимают практически однородный биотоп, средние величины получаются вполне удовлетворительными по их статистической достоверности. Пределы возможных колебаний средней числа и веса лишь примерно на 10% уклоняются в ту или иную сторону от фактически полученных.

Исследователи определяют минимальное количество проб, необходимое для оценки кормовой базы, но проходят мимо во-



проса о методике расчета самих средних величин. Они отмечают, что естественная кормовая база рыб почти всегда изучается в одних и тех же пунктах в динамике, каждую декаду в течение всего сезона или экспедиционно с охватом, например, многих водоемов одной зоны либо многих станций одного крупного водоема. При этом за вегетационный период в одном и том же водоеме разновременно берется 10—12 раз по 3—4 пробы, т. е. накапливается до 30—50 проб. Достоверность средних величин, определенных по соответствующему количеству проб, практически вполне достаточная.

### ИНДЕКС ПЛОТНОСТИ ( $I_p$ )

Отвлеченная величина индекса плотности позволяет в одной цифре связать обилие и биомассу.

Индекс плотности по зафиксированным величинам также всегда значительно выше такового, рассчитанного по общему количеству проб. Так, для некоторых видов этот показатель характеризуется следующей величиной:

	$\sqrt{N_0 \cdot B_0}$	$\sqrt{N \cdot B}$		$\sqrt{N_0 \cdot B_0}$	$\sqrt{N \cdot B}$
L. hoffmeisteri	10,7	22,6	T. tubifex	1,5	7,7
L. udekemianus	1,0	5,3	Ch. f. l. plumosus	7,0	18,6

Индекс плотности характеризует популяцию. У изученных нами видов он колеблется от 1,00 до 10,67 (табл. 5).

Наибольшим индексом плотности отличается *Limnodrilus hoffmeisteri* в придаточных водоемах (22,66), где у этого вида зафиксирована самая высокая численность (414 экз./м<sup>3</sup>) и вторая по значению величина биомассы (1,24 г/м<sup>2</sup>). Самый низкий индекс плотности показывают *L. udekemianus* в непойменных

Таблица 5

Общий индекс плотности ( $J_p = \sqrt{N_0 \cdot B_0}$ ) некоторых гидробионтов в водоемах бассейна средней Оби

Виды и формы	Типы водоемов				Всего
	речные воды	придаточные	пойменные	непойменные озера	
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	5,30	22,66	12,50	1,07	10,67
<i>L. udekemianus</i>	0,33	1,47	1,98	0,17	1,00
<i>Tubifex tubifex</i>	1,49	2,32	1,59	0,30	1,53
<i>Chironomus f. l. plumosus</i>	6,60	8,30	8,90	3,50	7,00
<i>Ch. f. l. semireductus</i>	5,20	16,60	2,50	0	6,30
<i>Ch. f. l. thummi</i>	7,24	0,18	0	0	1,92
<i>Procladius Skuze</i>	8,23	5,38	2,05	0,93	4,21

озерах (0,17) и *Ch. f. l. thummi* в придаточных водоемах (0,18), где у этих видов весьма низкие показатели численности и биомассы.

### ИНДЕКС ДОМИНАНТНОСТИ ( $I_d$ )

Для количественной характеристики фаунистических материалов В. Ф. Палий (1961) предложил пользоваться «коэффициентом обилия», который в гидробиологии под названием индекса доминантности (таксоцена) впервые был применен А. Ковнацким (1971), а вслед за ним В. А. Любиным (1974). П. В. Тузовский (1974) для оценки сходства биотопов предложил комбинированный коэффициент сходства, который сопоставляет видовой состав населения, удельное обилие и относительную встречаемость.

Индекс доминантности  $\frac{N \cdot a \cdot 100}{\sum N A}$  сопоставляет обилие с количеством проб  $a \cdot 100/A$  — общим и содержащим данный вид, т. е. с встречаемостью. Этот показатель, связывая обилие и встречаемость, действительно характеризует роль, доминантность вида в биоценозе по численности.

У исследованных нами видов (табл. 6) этот показатель колеблется от 0,01 (*Musculium creplei*) до 5,67 (*Limnodrilus hoffmeisteri*).

Наибольшие значения индекса доминантности обнаруживаются в придаточных водоемах у *Limnodrilus hoffmeisteri* — 14,5

Таблица 6

Индекс доминантности ( $I_d = \frac{N \cdot a \cdot 100}{\sum N \cdot A}$ ) некоторых гидробионтов в водоемах бассейна средней Оби

Виды и формы	Типы водоемов				Всего
	речные воды	придаточные	пойменные	непойменные озера	
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	4,58	14,50	10,68	1,08	5,67
<i>L. udekemianus</i>	0,06	0,40	0,47	0,04	0,15
<i>Tubifex tubifex</i>	0,79	1,28	0,02	0,30	0,51
<i>Chironomus f. l. plumosus</i>	2,69	2,59	3,33	4,68	1,97
<i>Ch. f. l. semireductus</i>	1,02	5,58	0,31	0	0,89
<i>Ch. f. l. thummi</i>	3,23	0,01	0	0	0,17
<i>Procladius Skuze</i>	12,46	6,20	3,70	4,56	3,55
<i>Sphaerium corneum</i>	0,12	0,006	0,83	0	0,09
<i>Musculium creplei</i>	0,16	0,08	0,035	0	0,019
<i>Pisidium amnicum</i>	0,87	0,77	0,077	0,004	0,26
<i>Euglesa henslovana</i>	0,49	4,79	0,42	0	0,70
<i>E. lilljeborgi</i>	0,10	1,16	0,36	2,73	0,46

(у этого же вида максимум и в пойменных водоемах — 10,68), в речных водах — у *Procladius* Skuze (12,46). В непойменных озерах гидробионты имеют, как правило, низкие значения индекса доминантности, кроме *Ch. f. l. plumosus* и *Euglesa lilljeborgi*, у которых здесь, сравнительно с другими типами водоемов, отмечены наибольшие величины индекса доминантности (соответственно 4,66 и 2,73).

В. А. Любин отмечает, что индекс доминантности может колебаться от 0 до 100, что определяет деление видов на три группы: доминантные (1—100), субдоминантные (0,01—0,09) и подчиненные (ниже 0,01). По этой классификации в бассейне средней Оби к числу доминантных видов, как в водоемах отдельного типа, так и в целом по региону, относятся *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Chironomus f. l. plumosus* и *Procladius* Skuze. Все остальные виды относятся в общем к числу субдоминантных, но в водоемах отдельных типов их роль может как повышаться до уровня доминантности (например, у *Chironomus f. l. semireductus*, *Euglesa henslovana* и *Tubifex tubifex* в придаточных водоемах), так и падать до положения подчиненных (*Sphaerium corneum* — в придаточных водоемах, *Pisidium amnicum* — в непойменных озерах).

В индексе доминирования, как отмечалось, сопоставляются обилие и встречаемость. С продукционной точки зрения интересно было бы сопоставить встречаемость с биомассой.

Одним из возможных путей решения этого вопроса является предлагаемое авторами настоящей статьи сопоставление обилия, биомассы и встречаемости.

### ПОПУЛЯЦИОННЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ ( $P_k$ )

Популяционный коэффициент связывает все три специфических показателя, характеризующие популяцию: встречаемость, обилие и биомассу. Популяционный показатель как отношение индекса плотности к встречаемости  $\frac{\sqrt{N_0 \cdot B_0}}{V}$  хорошо суммирует все цифры и показывает наибольшее развитие популяции рассматриваемого вида в водоемах разного типа.

Например, *Tubifex tubifex* характеризуется в бассейне средней Оби в водоемах разного типа следующими величинами популяционного коэффициента:

$P_k$	Речные водоемы	Придаточные водоемы	Пойменные водоемы	Непойменные озера
$\sqrt{N_0 \cdot B_0} / V$	0,11	0,16	0,08	0,14
$\sqrt{N \cdot B} / V$	0,77	0,19	0,41	0,41

Как видно, расчет популяционного коэффициента по числу проб, содержащих данный вид, дает цифры в 3—10 раз большие, нежели при расчете к общему количеству проб.

Популяционный коэффициент у изученных видов в бассейне средней Оби в целом колеблется от 0,05 до 0,29 (табл. 7).

Таблица 7

Общий популяционный коэффициент ( $K = \frac{V \cdot N_0 \cdot B_0}{V}$ ) некоторых гидробионтов в водоемах бассейна средней Оби

Виды и формы	Типы водоемов				Всего
	речные воды	придаточные	пойменные	непойменные озера	
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	0,13	0,42	0,21	0,038	0,23
<i>L. udekemianus</i>	0,03	0,05	0,07	0,03	0,05
<i>Tubifex tubifex</i>	0,11	0,06	0,08	0,04	0,08
<i>Chironomus f. l. plumosus</i>	0,25	0,22	0,19	0,03	0,18
<i>Ch. f. l. semireductus</i>	0,24	0,36	0,12	0	0,29
<i>Ch. f. l. tummi</i>	0,33	0,03	0	0	0,27
<i>Procladius Skuze</i>	0,13	0,07	0,04	0,03	0,07

Данный показатель у 7 исследованных видов в водоемах разных типов не превышал 0,42 (*Limnodrilus hoffmeisteri* в придаточных водоемах, где этот вид и по другим показателям занимает лидирующее положение).

Необходимо дальнейшее накопление материала для всесторонней характеристики возможностей применения популяционного коэффициента при экологической характеристике отдельных видов и выявлении их роли в биоценозах. Очевидно, что для этих целей нельзя ограничиваться каким-либо одним показателем, индексом или коэффициентом, а следует применять их в комплексе, что позволит полнее и разностороннее представить особенности отдельных видов в конкретных экосистемах.

В итоге исследования авторы настоящей статьи

1) рекомендуют вести расчет средних величин обилия, биомассы и связанных с ними индексов и коэффициентов по отношению ко всему числу исследованных проб в пределах биотипа, водоема и т. п.;

2) считают целесообразным поиск новых количественных показателей для характеристики различных биологических особенностей популяций и биоценозов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Жадин В. И. 1956. Методика изучения донной фауны водоемов и экологии донных беспозвоночных. — В кн.: Жизнь пресных вод СССР, т. 4, ч. 1 М. - Л., Изд-во АН СССР.
- Жадин В. И. 1960. Методы гидробиологического исследования. М., «Высшая школа».
- Либин В. А. 1974. Изменения в составе фауны малощетинковых червей Куи бышевского водохранилища. — Гидробиол. журн., т. 10, № 6.



- Митропольский В. И., Мордухай-Болтовской Ф. Д., Чиркова З. Н. 1975. Зообентос и другие биоценозы, связанные с субстратом.— В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов М., «Наука».
- Палий В. Ф. 1961. О количественных показателях при обработке фаунистических материалов.— Зоол. журн., т. 40, вып. 1.
- Тузовский П. В. 1974. Распределение водяных клещей в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища и прилегающих водоемах.— В кн.: Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., «Наука».
- Черновский А. А. 1931. Инструкция по количественному исследованию донной фауны пресноводных стоячих водоемов.— В кн.: Инструкции по биологическим исследованиям вод, ч. 2. Л., ГТИ.
- Шпет Г. И., Ротовская В. С. 1962. О достоверности гидробиологических проб в оценке кормовой базы рыб — Вопросы ихтиол., т. 2, вып. 4 (25).
- Kosznicki A. Taxocens Chironomides in streams of the Polish High Tatra Mts.— Acta hydrobiol., Bd 13, N 4

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИХТИОМАССЫ ОЗЕР И ЕЕ ГОДОВОГО ПРИРОСТА

В. Н. Абросов

Ихтиологическая служба Севзапробвода

Для того чтобы промысел находился в постоянном равновесии, необходимо следующее условие: улов должен быть равен приросту ихтиомассы. Это впервые высказал Фридрих Гейнке (Heipcke, 1913). Этим он поставил проблему перехода от изучения общих запасов рыб к изучению их годовой продукции. Необходимость перехода исследований от биомассы к исследованиям величины продукции в ихтиологии была ясна раньше, чем в гидробиологии, но до конца не решена до сих пор. Более того, решение ее в ихтиологии отстает от успехов в гидробиологии. Как известно, Ф. Гейнке был выдающимся исследователем сельдей. Состояние запасов последних, возникшее вследствие превышения их вылова над годовой продукцией, является нашей расплатой за невнимание к принципу лимитирования возможных уловов, предложенному Гейнке.

В ихтиологии до сих пор разрабатывались главным образом методы оценки запасов рыб, без разграничения их на биологические и промысловые. Описание предложенных методов у нас дали Г. Н. Монастырский (1952), С. В. Аверинцев (1948) и А. В. Засосов (1969).

Трудности решения этой проблемы определяются слабостью развития методов количественного учета nekтона на единицу площади. Метод площадей в ихтиологии пришел из планктонологии в конце прошлого века. Он впервые был применен Гензенгом и Апштейном (Hensen, Apstein, 1893), которые при помощи

планктонных сетей определяли количество пелагической икры и общую численность нерестового стада. Переход от биомассового направления к биопродукционному Г. Ю. Верещагин считал важнейшей проблемой гидробиологии и лимнологии. По устному сообщению М. И. Тихого, для решения ее понадобится более 50 лет.

В связи с общим балансовым направлением работ Косинской лимнологической станции в 1932 г. Г. Г. Винберг первым приступил к исследованиям продукционного направления. После ряда промежуточных публикаций он со своими учениками завершил эти исследования в БССР через 36 лет (Винберг, 1968). Созданное им руководство было переведено и издано за границей и получило название «Метода Винберга» (Winberg, 1971).

Позже появилось руководство по методам определения продукции пресноводных рыб, изданное в серии IBP — Handbook под редакцией Риккера (Ricker, 1971). В последние годы опубликованы методические руководства по определению первичной и вторичной продукции водных бактерий и рыб (см. Винберг, 1975; Гулин, Руденко, 1973). Появились сводки терминов и понятий в аспекте нового направления. Рекомендации по определению определенных обозначений и единиц измерения при изучении продуктивности пресных вод составлены Г. Г. Винбергом (1968, 1972), а в отношении наземных животных — К. Петрусевичем (1967). В связи с этим происходит унификация терминологии по вопросам биологической продуктивности применительно к ихтиологическим объектам (Негоновская, 1976).

Первые определения  $P/V$ -коэффициента для рыб были сделаны у нас для морских рыб Л. А. Зенкевичем (1947) и П. А. Моисеевым (1969). Сейчас появились работы по определению  $P/V$ -коэффициента для пресных вод на Байкале: Е. А. Корякова (1975) по голомянке и бычкам, В. В. Смирнова и Н. С. Смирновой-Залуми (1975) по омулю и Б. К. Москаленко (1975) по байкальской нерпе.

Институт биологии внутренних вод АН СССР и Научный совет по проблеме биогеоценологии и охране природы под редакцией Ф. Д. Мордухай-Болтовского выпустил руководство по определению продукции разных групп водного населения (Мордухай-Болтовской и др., 1975). Раздел по определению продукции рыб в нем описан А. Г. Поддубным, Н. А. Гордеевым и Л. К. Ильиной. Этими авторами описана методика учета ихтиомассы и продукции при помощи высокостенной сети, выметаемой в водоеме по замкнутому кругу, и некоторые другие методы. Авторы при этом приходят к правильному выводу, что основные трудности при использовании методов прямого учета заключаются в технической сложности облова за короткие сроки значительной акватории и в непостоянстве коэффициентов уловистости существующих орудий, связанные с пятнистостью скопления рыб.

## СБОР МАТЕРИАЛА И МЕТОДИКА

Наши исследования ихтиомассы и годовой продукции рыб в озерах проводились тотальным капроновым неводом, имеющим подзор и охватывающим всю глубину водоема. Длина невода 1 км, ячей повсеместно 10 мм. Сконструирован Лабораторией техники добычи ГосНИОРХа. Описание его конструкции и техники лова им с амфибий вездеходов (БАВ) даны Н. Н. Виноградовым (1975). Каждое озеро пытались обловить за один замет. Но обычно это не получалось. Отдельные плесы приходилось облавливать в дополнительные заметы. Наличие подзора позволяло облавливать всю открытую часть озера. Необловленными оставались заросли прибрежной растительности.

Все исследованные озера относятся к лещево-уклейному типу. Площадь их от 60 до 286 га. Питание рыб и объем пищевой конкуренции между ними (по методике А. А. Шорыгина) были ранее исследованы Г. Д. Максимовой (1967). Ихтиомасса ( $V$ ) определялась по видам, путем расчетов по средним пробам. Затем составлялись таблицы по возрастному составу уловов и годовых приростов по каждому виду. Годовой прирост рассчитывался, исходя из количества пойманных рыб данного возраста в экземплярах и среднего весового прироста одной особи за год. Сумма годовых приростов принималась за годовую продукцию ( $P$ ). Промысловый оборот (в годах) подсчитывался, исходя из возрастного состава уловов каждого вида в процентах (Абросов, 1969).

Были исследованы  $V$  и  $P$  по всем видам рыб для 7 озер Псковской области Березовое, Ряссо-Топорское, Гусино-Рубанково, Белое, Олбетцо, Островно № 1 и Морское-Матяжи<sup>1</sup>.

## ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Л. А. Зенкевич (1947) и П. А. Моисеев (1969) указывают, что  $P/V$ -коэффициент для морских рыб колеблется в пределах 0,2—0,5. Как видно из табл. 1, в исследованных озерах  $P/V$  колеблется в пределах 0,4—0,6, составляя в среднем 0,42. Средняя ихтиомасса для исследованных озер 81,1 кг/га, а продукция 39,3 кг/га. Колебания значений  $P/V$  для отдельных рыб значительные (табл. 2). Среднее значение  $P/V$  следующее: лещ — 0,52, плотва — 0,36, укляя — 0,31, окунь — 0,55, ерш — 0,44, густера — 0,45 и щука — 0,51. Коэффициенты  $P/V$  непостоянны и зависят от возраста облавливаемых популяций рыб. Чем старше состав популяции, тем  $P/V$  ниже. Поэтому при определении  $P/V$  желательно определять промысловый оборот у облавливаемой популяции при данной интенсивности промысла. Для годовиков всех рыб  $P/V=1$ . Вся их ихтиомасса составляет годовую продукцию. С возрастом, по мере увеличения веса рыб,  $P/V$  снижается.

<sup>1</sup> Первое слово в названии озера соответствует его наименованию на карте, а второе — местное. Далее местное название мы опускаем. — В. А.

Таблица 1

Характеристика общей ихтиомассы ( $B$ ) и рыбной продукции ( $P$ ) в озерах

Озеро	Площадь, га	$B$ , кг/га	$P$ , кг/га	$P/B$	Промысловый оборот	Год исследования
Березовое	80	64,6	24,6	0,38	3,77	1974
Рясо	60	100,3	36,1	0,36	3,78	1974
Гусино	82	171,6	102,9	0,59	3,21	1974
Олбетцо	73	50,2	27,5	0,55	3,12	1975
Островно № 1	129	79,5	74,4	0,43	3,45	1976
Морское	286	20,5	10,5	0,51	2,85	1976

Для щуки из оз. Березового значение  $P/B$  к пяти годам снижается до 0,35, в 6 лет составляет 0,34, в 7 лет — 0,31 и т. д. Высокое значение  $P/B$  бывает только в первые годы жизни.

Согласно принципу Ф. Гейнке, улов ( $F$ ) должен соответствовать годовой продукции рыб ( $P$ ). Если мы знаем величину  $B$ , как общий запас рыб и коэффициента  $P/B$ , то легко найти по  $P$  оптимальный улов, так как  $F=P$ . Среднее значение  $P/B$  для лещево-уклейного типа озер у нас получилось 0,42, а  $B=81,1$  кг/га. Если  $P/B$  равен 0,42, то  $P=81,1 \times 0,42=39$  кг/га. Но оказывается, не всегда можно в улов брать то, что дает водоем. Значение  $P$  для леща в оз. Гусино 93 кг/га, а средняя навеска всего 8,6 г. Ясно, что с такой навеской продукция леща не может считаться пищевой. Плотность молоди леща в оз. Гусино 10 869 шт/га (табл. 3). Если лещ достигает промысловых размеров около 500 г., то, чтобы вырастить его до минимальной промысловой меры, необходимо, чтобы кормовая база озера обеспечила по лещу получение продукции более 5000 кг/га! Биопродукционные возможности же наших озер при существующем состоянии их ихтиоценоза очень скромные (табл. 4). Лещ до 5 лет

Таблица 2

Характеристика ихтиомассы ( $B$ ) и продукции ( $P$ ) рыб в исследованных озерах

Рыба	Березовское				Рясо				Гусино			
	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>P/V</i>	Промысловый оборот	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>P/V</i>	Промысловый оборот	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>P/V</i>	Промысловый оборот
	кг/га				кг/га				кг/га			
Лещ	26,8	13,4	0,5	4,00	19,4	10,3	0,5	2,75	141,3	93,0	0,6	3,03
Плотва	20,9	5,7	0,3	3,98	63,9	20,6	0,3	4,49	17,8	5,1	0,3	2,14
Уклея	5,1	1,1	0,2	4,62	9,1	1,6	0,2	4,41	6,5	1,2	0,2	4,40
Окунь	6,0	3,3	0,5	2,87	2,9	1,5	0,6	2,55	4,0	2,4	0,6	2,60
Ерш	0,8	0,3	0,4	1,74	4,5	1,9	0,4	2,76	1,6	1,0	0,4	3,70
Густера	3,0	1,1	0,3	4,47	—	—	—	—	—	—	—	—
Щука	2,0	1,5	0,7	5,30	0,5	0,2	0,4	5,10	0,4	0,2	0,5	5,28



в них питается зоопланктоном (Максимова, 1967). В оз. Гусино его продукция сейчас за счет зоопланктона, как видно из табл. 4, составляет 84,2 кг/га. Темп роста леща на зоопланктонной стадии питания угнетенный, а на бентосной — нормальный. Не исключено, что в ряде озер кормовая база бентоса используется недостаточно из-за короткого срока промыслового оборота.

Из-за истребления любительским ловом щуки многие озера превратились в дикие озерные лещевые «рыбопитомники». Леща в них так много, что кормовая база не может прокормить его до нормальных товарных размеров. В результате сообщества рыб не могут прийти в гармоническое равновесие, определяемое природой. Гомеостаз в ихтиоценозах не достигается. В этих условиях темп роста рыб оказывается зависящим от интенсивности промысла. К этой категории относятся и исследованные озера. В них зоопланктон в среднем дает 72,8%, бентос — 23,5% и хищные рыбы — всего 3,7 общей продукции рыб.

Предложено три выхода.

1. Разрешить добывающим организациям выполнять лимиты на улов ценных рыб без соблюдения минимального промыслового размера. Предложение В. В. Гулина (1971).

2. В случаях превышения лещем критического порога численности разрешить повышение прилова маломерного леща, до удельного веса его в общем улове по водоему. Предложение П. В. Тюрина (1967).

3. Усилить стадо полезных хищников с тем, чтобы они могли снизить высокую численность других рыб до оптимума при данной кормовой базе водоема (Fischerei Lexicon, 1936).

Первый путь поддержать трудно. Получив разрешение на выполнение лимитов без соблюдения промысловой меры, ценные виды рыб могут вылавливаться в большом количестве младших возрастов, давая непригодную продукцию.

Второй путь может быть рекомендован лишь как временная мера. Он не решает проблемы. Если пресс полезных хищников в ихтиоценозе не увеличить, то временное разрешение на прилов маломерного леща неизбежно станет постоянным.

Олбетцо				Островно № 1				Морское			
<i>В</i>	<i>Р</i>	<i>Р/В</i>	Промысловый оборот	<i>В</i>	<i>Р</i>	<i>Р/В</i>	Промысловый оборот	<i>В</i>	<i>Р</i>	<i>Р/В</i>	Промысловый оборот
кг/га				кг/га				кг/га			
25,9	14,6	0,60	3,05	39,0	18,4	0,47	3,22	8,3	4,4	0,53	3.53
16,8	9,0	0,50	3,10	13,0	4,0	0,31	4,24	7,8	3,66	0,47	2,08
2,4	1,4	0,60	2,24	10,7	4,5	0,42	2,68	0,96	0,24	0,26	3.46
1,0	0,3	0,30	3,70	5,3	3,3	0,62	2,19	2,80	1,87	0,67	2.51
2,1	0,7	0,31	3,20	0,2	0,05	0,24	3,66	0,24	0,12	0,50	2,92
1,7	1,4	0,70	5,30	10,8	3,9	0,36	4,55	0,24	0,106	0,44	5.25
0,3	0,15	0,50	3,60	0,5	0,25	0,50	3,50	0,14	0,07	0,50	3,58

Таблица 3

Плотность рыб в озерах по данным тотального облова (в шт/га)

Рыба	Березовое	Рясо	Гусино	Белое	Олбет- цо	Островно № 1	Море- ков
Лещ	1187	2037	10 869	2032	328	571	188
Плотва	1382	5328	1 189	2793	638	549	533
Уклея	640	652	816	1822	250	1158	46
Окунь	505	227	402	1372	86	403	200
Ерш	48	504	163	127	346	22	34
Густера	304	—	—	196	111	511	6
Щука	4	1	0,9	0,08	0,5	1	0,4
Итого	4070	8749	13 440	8343	1760	3215	1007

Решение данного вопроса требует изучения взаимоотношений между рыбами в широком биогеоэкологическом плане. Математическое направление не дает ответа для его решения. Ярким примером этого столь популярного у нас направления был А. В. Засосов (1969, 1975). Для его представителей биогидроэкологии не существуют. Без них нет необходимого принципа системности и невозможно конкретно решить проблему численности при помощи балансового метода.

Баланс же здесь сложный. Ранее общепринято было считать, что продукция каждого лежащего выше трофического уровня лимитируется продукцией лежащего ниже трофического уровня. По-видимому, первым ученым, провозгласившим этот принцип был К. Е. Бэр (1854, с. 542): «рыбы может водиться столько, сколько может найти пропитание». Хищники не являются исключением, но принцип К. М. Бэра должен быть дополнен постулатом Одума (Odum et al., 1960): численность видов, лежащих ниже трофических уровней, зависит от продукции лежащих выше трофических уровней.

Если мы хотим увеличить пресс щуки до истребления всего избытка нарождающейся молоди, то мы вынуждены расчет возможной рыбопродукции делать по принципу К. М. Бэра, за минусом скормливаемой ее части, в соответствии с принципом постулата Одума.  $X = (P - P_1) / 3$ , где  $X$  — желательная продукция хищников в кг/га;  $P$  — рассчитанная продукция мирных рыб в кг/га;  $P_1$  — желательная продукция мирных рыб в кг/га, 3 — коэффициент оплаты корма для молодых хищников.

Если для оз. Гусино  $P = 102,9$  кг/га, а  $P_1$  принять на уровне средней для исследованных лещево-уклейных озер в 40 кг/га, то для создания нужного пресса хищников продукцию их можно подсчитать как:

$$X = (102,9 - 40) / 3 = 20,9 \text{ кг/га.}$$

Таблица 4

Сравнение полученной ихтиопродукции (в кг/га) озер за счет потребления зоопланктона, бентоса и рыб

Рыба	Березовое			Рясо			Гусино			Олбетцо			Островно № 1			Морское		
	зоопланк-тон	бентос	рыба	зоопланк-тон	бентос	рыба	зоопланк-тон	бентос	рыба	зоопланк-тон	бентос	рыба	зоопланк-тон	бентос	рыба	зоопланк-тон	бентос	рыба
Лещ	10,9	2,5	—	8,2	2,1	—	84,2	8,2	—	11,6	3,0	—	15,2	3,2	—	3,8	0,6	—
Плотва	5,0	0,7	—	16,9	3,7	—	4,1	1,0	—	4,6	4,4	—	1,5	2,5	—	2,6	1,06	—
Уклея	1,1	—	—	1,6	—	—	1,2	—	—	1,4	—	—	4,5	—	—	0,24	—	—
Окунь	1,0	0,3	2,0	0,5	0,5	0,5	1,0	0,5	0,9	0,1	0,1	0,1	1,3	1,0	1,0	1,0	0,8	0,07
Ерш	—	0,3	—	—	1,9	—	—	1,0	—	—	0,7	—	—	0,05	—	—	0,12	—
Густера	1,0	0,1	—	—	—	—	—	—	—	0,4	1,0	—	0,9	3,0	—	0,06	0,1	—
Щука	—	—	1,5	—	—	0,2	—	—	0,2	—	—	0,15	—	—	0,25	—	—	0,07
Итого	19,0	3,9	3,5	27,2	8,2	0,7	90,5	10,7	1,1	18,1	9,2	0,25	23,4	9,75	1,25	7,7	2,7	0,14

Таблица 5

Оценка межвидовых отношений между рыбами по коэффициенту К в разных озерах

Рыба	Березовое			Рясо			Гусино			Олбетцо			Островно № 1			Морское		
	%	κ Σ В	%	%	κ Σ В	%	%	κ Σ В	%	%	κ Σ В	%	%	κ Σ В	%	%	κ Σ В	%
Лещ	40,8	50,8	1,24	19,3	28,5	1,47	82,3	90,3	1,10	51,6	53,0	1,05	48,9	53,5	1,09	40,5	42,0	1,03
Плотва	34,1	21,6	0,63	63,7	57,0	0,90	10,4	4,9	0,47	33,4	32,7	0,98	16,3	11,6	0,71	34,1	34,8	0,91
Уклея	8,0	4,1	0,51	9,1	4,4	0,48	3,8	1,4	0,37	4,8	5,1	1,06	13,4	13,1	0,98	4,7	2,3	0,49
Окунь	9,4	12,5	1,36	2,9	4,1	1,41	2,3	2,3	1,00	2,0	0,3	1,1	16,6	9,6	1,45	13,6	18,0	1,32
Ерш	1,3	1,1	0,84	4,5	7,2	1,60	1,0	0,9	0,90	4,2	2,5	0,60	0,3	0,2	0,66	1,2	1,2	1,00
Густера	4,8	4,1	0,85	—	—	—	—	—	—	3,4	5,0	1,47	13,9	11,3	0,81	1,2	1,2	1,00
Щука	3,1	5,8	1,87	0,5	0,7	1,40	0,2	0,2	1,00	0,6	0,6	1,00	0,6	0,7	1,16	0,7	0,7	1,00

Следовательно, оптимальный улов для этого озера не 102,9 кг/га, как его общая продукция с непищевой, а будет равен сумме  $P_1 + X$  или соответственно  $40 + 20,9 = 60,9$  кг/га.

Как видим, в оптимальном улове для этого озера продукция полезных хищников должна составлять около  $\frac{1}{3}$  общей продукции рыб. Для других озер оптимальная продукция хищников должна быть меньше  $\frac{1}{3}$ , и точно таким же способом рассчитываться. Это величина непостоянная. Отсюда следуют два важных вывода. Принцип Гейнке неприложим, если коренные ихтиоценозы сильно разрушены и превращены, как в исследованных озерах, во временные производные от них, не способные, благодаря неправильному и постоянному воздействию на них человека, возвращаться в состояние гомеостаза. Должен быть изменен подход к изучению коэффициентов естественной смертности рыб. П. В. Тюрин (1962, с. 408) пишет: «Отдавая должное математическим способам определения коэффициента смертности рыб, следует сказать, что они сложны и часто лишены биологического смысла. Для большинства рядовых ихтиологов, особенно работающих на водоемах малого рыболовства, они неприемлемы. Мы считаем, что здесь должен быть избран новый путь». Но П. В. Тюрин (1962) пошел по близкому математическому пути. Постулат Одума оказался вне его исследований. Поскольку средние пробы уловов рыб берутся из промысловых уловов, то весь вылов рыбы неорганизованным населением попадает в разряд промысловой смертности. Насколько улов рыбы населением на внутренних водоемах значителен, мы покажем ниже.

Применение тотального метода лова создает возможность подойти эмпирически к определению коэффициентов естественной смертности у рыб. Кроме того, может быть получен материал для решения других теоретических вопросов. На некоторых из них мы остановимся кратко ниже.

Чем выше относительная численность вида, тем, при прочих равных условиях, он сильнее подавляет в биогидроценозах другие виды. Степень подавления данного вида рыб или процветания можно на материалах тотального облова подсчитать по формуле  $K = \% \text{ от } P : \% \text{ от } B$ , где  $K$  — коэффициент, отражающий характер воздействия других рыб на данный вид;  $\% \text{ от } P$  — процентное отношение продукции данного вида к общей рыбопродукции;  $\% \text{ от } B$  — удельный вес ихтиомассы данного вида в ихтиомассе всех видов.

В свое время П. В. Тюрин (1950, 1957, 1959) положил начало развитию идеи о критическом пороге численности для рыб. Критерий у него был свой, условный. Подсчет значений  $K$  в разрезе ихтиоценозов позволяет поставить эту идею на новую и объективную основу. Критерий очень прост: если  $K > 1$ , то данный вид рыб процветает; если  $K < 1$ , то угнетается другими рыбами. Критический порог численности для мирных рыб по этому критерию соответствует  $K = 1$ . Полученные нами величины для раз-



ного состояния лещево-уклейного ихтиоценоза приведены в табл. 5. Как видно из полученных данных, лещ во всех обловленных озерах превышал критический порог численности, а поэтому подавлял численность других мирных рыб и без содействия хищников. С другой стороны, для щуки и окуня, являющегося переходной рыбой между мирными и хищными, значение коэффициента  $K$  также выше единицы. Это также свидетельствует об их процветании, которое можно объяснить высокой численностью молоди мирных рыб. По данным Г. Д. Максимовой (1967), у годовиков окуня в мае личинки и мальки рыб в питании составляли 79,5%, а у двух- и трехгодовиков — даже 99,9% по весу. При этом окунь больше всего поедает собственное потомство. Объем пищевой конкуренции у леща на планктонной стадии питания в лещево-уклейном озере с молодью других рыб и уклейей следующий (в %): плотвой — 70,3, густерой — 66,8, уклейей — 62,8, молодью окуня — 41,9 (Максимова, 1968). Лишь в оз. Морском, при общей низкой плотности рыб, и леща в частности, не угнетаются ерш и густера. Незамедленным относительный прирост продукции оказался также в оз. Олбетцо, имеющем общую плотность рыб также ниже, чем в других озерах.

Хищники поедают других рыб и не могут испытывать угнетения ими. Поэтому критерий критического порога численности для них должен быть другой. Очевидно, критический порог их численности наступает тогда, когда превысив его они превращаются в «потребляющий капитал» (Fischerei Lexicon, 1936).

Вопрос о критическом пороге численности для теории рыбного хозяйства очень важен. П. В. Тюрин (1962) считал, что наименьший промысловый размер любого промыслового вида должен строго соответствовать возрасту и размерам, при которых с учетом коэффициента естественной смертности «достигается максимальная ихтиомасса популяции» (с. 404). Но на примере тотального облова озер Гусино, Ряссо, Березовое и других мы видим, что максимальная ихтиомасса может быть получена, когда основная часть продукции леща является непищевой. В таком случае наименьший промысловый размер лучше определять по размерам рыб при их оптимальной в товарном отношении продукции. Она, как было показано выше, не обязательно совпадает с максимальной продукцией вида. При этом следует учитывать очень важное эмпирическое обобщение Л. С. Бердичевского (1964), доказавшего, что наиболее эффективный годовой весовой прирост у рыб наблюдается после достижения половой зрелости. Если это так, а это бесспорно так, то мы возвращаемся к основополагающим положениям К. М. Бэра (1854, с. 544): *«надобно бы поставить за правило — намеренно избегать улова молодой рыбы и ловить только уже способную к размножению»* (Курсив Бэра).

До настоящего времени подсчет промыслового возврата рыб производился главным образом путем подсчета возврата выпу-

щенных рыб при рыбоводных мероприятиях. Достойным представителем этого направления был Н. И. Кожин (1951). Тотальный облов дает возможность промысловый возврат в небольших озерах рассчитывать по количеству пойманных производителей, количеству выметанной ими икры и по учтенному количеству народившейся молоди (в возрастной группе годовиков). Рассчитанные таким путем промысловые возвраты леща для ряда озер приведены в табл. 6.

Таблица 6  
Промысловый возврат леща от количества выметанной икры (и выходу годовиков)

Озеро	Количество икринок, из которых вырастает 1 годовик	Промысловый возврат к икре
Ряссо	620	0,001609
Олбетцо	505	0,001980
Островно № 1 *	350	0,002850
Березовое	256	0,003906
Белое	188	0,005319
Гусино	178	0,005618
В среднем	349	0,002865

\* Возврат леща в оз. Островно подсчитан к двухлеткам. — В. А.

М. И. Тихий (1939), вопреки старым воззрениям, ведущим начало с времен К. М. Бэра (1854), при помощи прямых наблюдений доказал, что оплодотворение у леща и у других рыб в природных условиях не ниже 75%. Позже Н. И. Кожин (1951) для леща указывал промысловый возврат равный, 2%. Как видно из табл. 6, нами получен промысловый возврат леща к икре в среднем всего лишь 0,28%. Повторный тотальный облов оз. Гусино в 1975 г. показал, что после его первого облова в 1974 г. годовиков леща в озере осталось 7%. Таким образом, действительный возврат у леща может быть на 7% больше указанного в табл. 6. В таком случае он составит 0,3%. Нельзя на промысловый возврат смотреть как на величину постоянную (стандартную). При увеличении пресса хищников он неизбежно должен снижаться, а пресс хищников — величина непостоянная.

Обловленные тотальным неводом в 1974 г. озера Ряссо, Гусино и Березовое организованным промыслом не облавливались многие годы. Между тем накопления рыб старших возрастных групп в них не произошло. Поскольку рыбы не достигали возраста смертности по старости и стадо хищников было очень мало, единственным объяснением этого парадокса может быть изъятие старших возрастов всех рыб населением. Интенсивность лова рыбы в густонаселенных районах очень высокая. По

материалам возрастного состава уловов по видам ее представляется возможным подсчитать по формуле:

$$n = \frac{P \cdot O - B}{O},$$

где  $n$  — любительский и прочий вылов рыбы населением в кг/га;  $P$  — годовая рыбопродукция в кг/га;  $B$  — учтенная при организованном лове ихтиомасса в кг/га;  $O$  — промысловый оборот по весу, по данным тотального облова в годах.

Приведем пример расчета. В оз. Гусино промысловый оборот получен 3,21 года,  $P=102,9$  кг/га и  $B=171,6$  кг/га. За период промыслового оборота до тотального облова озера организованного промысла рыбы не было. В таком случае к полученной ихтиомассе ( $B$ ) прибавлять предшествующий вылов промыслом не приходится. В таком случае

$$n = \frac{102,9 \times 3,21 - 171,6}{3,21} = 49,4 \text{ кг/га.}$$

С учетом данных по другим озерам мы пришли к выводу, что населением вылавливается от 6,8 до 49,4 кг/га рыбы в год.

Такие расчеты основаны на целом ряде допущений. В частности, предполагается, что численность хищников за прошедшее время, соответствующее сроку промыслового оборота, была неизменной на данном уровне. Не учитывается связь между интенсивностью обмена, весом и возрастом рыбы (Винберг, 1956, 1966). Несмотря на эти и другие недочеты, предлагаемый метод расчета вылова населением позволяет в первом приближении составить представление, в какой мере общий улов превышает товарный.

В заключение отметим, что в последнее время тотальные километровые неводы, с ячеей повсеместно 10 мм, усиленно рекламируются как новый метод промысловой эксплуатации озер (Виноградов, 1975; Руденко, 1976). Мы это направление поддержать не можем. Тотальный облов озер дает основной улов из мелочи, состоящей из непищевой рыбопродукции. Кроме того, применение хорошо механизированного лова километровыми «чащевыми неводами» противоречит биологическим основам ведения рыбного хозяйства, впервые сформулированным К. М. Бэрром (1854) и Н. Я. Данилевским (1860, 1975). В частности, облов озер в промысловых целях частоячейными неводами не дает возможности молодому подросту (выражение Н. Я. Данилевского) времени достигать половой зрелости и этим содействовать размножению своей породы. В этом отношении новая конструкция чащевых озерных неводов принципиально ничем не отличается по воздействию на рыбные запасы лещевых озер от осташковских неводов, отрицательная роль которых была убедительно показана П. В. Тюриным (1957).

Тотальные неводы для облова озер могут быть допущены лишь в научно-исследовательских целях для дальнейшей разработки затронутых выше вопросов в разных типах озер.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абросов В. Н. 1969. Определение промыслового оборота в естественных водоемах. — Вопросы ихтиол., вып. 4.
- Аверинцев С. В. 1948. Определение промысловых запасов и методы долгосрочных прогнозов в морском рыболовстве. М., Пищепромиздат.
- Бердический Л. С. 1964. Биологические основы рационального использования рыбных запасов. М., Изд-во ВИНТИ.
- Бэр К. М. 1854. Материалы для истории рыболовства в России и в принадлежащих ей морях. — Ученые записки Академии наук по первому и третьему отделениям, т. 2, вып. 4. СПб.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, Изд. Бел. гос. ун-та.
- Винберг Г. Г. 1966. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. — Успехи совр. биологии, № 61 (2).
- Винберг Г. Г., 1968. Методы определения продукции водных животных. Минск, «Высшая школа».
- Винберг Г. Г. 1972. Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л.
- Винберг Г. Г. 1975. Особенности экосистем пресноводных водоемов (из итогов советских исследований по МБП). — Изв. АН СССР. Сер. биол., № 1.
- Виноградов Н. Н. 1975. Способ тотального облова малых озер. — Рыбное хозяйство, № 9.
- Гулин В. В. 1971. Вопросы рационального регулирования промысла на внутренних водоемах. — Изв. ГосНИОРХ, т. 73.
- Гулин В. В., Руденко Г. П. 1973. К методике определения продукции рыб в озерах. — Вопросы ихтиол., т. 13, вып. 6 (83).
- Данилевский Н. Я. Исследования состояния рыболовства в России, т. 4, 1860 и т. 9 (1975)
- Засосов А. В. 1969. Уравнения теории рыболовства и способы их решения. М., «Пищевая промышленность»
- Засосов А. В. 1975. Динамика численности промысловых рыб. М., «Пищевая промышленность»
- Зенкевич Л. А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря. М., «Высшая школа».
- Кожин Н. И. 1951. Коэффициенты промыслового возврата рыб. — Труды ВНИРО, т. 19.
- Коряков Е. А. 1975. Продукция пелагических бычков и голомянок. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, «Наука»
- Максимова Г. Д. 1967. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в лещевуюклейном озере. — Изв. ГосНИОРХ, т. 52.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1975. Методика изучения биогеоценоза внутренних водоемов. М., «Наука».
- Моисеев П. А. 1969. Биологические ресурсы Мирового океана. М., «Пищевая промышленность»
- Монастырский Г. Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб. — Труды ВНИРО, т. 21.
- Москаленко Б. К. 1975. Биологическая продуктивность пелагиали Байкала. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, «Наука».
- Негоновская И. Т. 1976. Об унификации терминологии по вопросам биологической продуктивности (применительно к ихтиологическим объектам). — Изв. ГосНИОРХ, т. 94.
- Петрусевиц К. 1967. Основные понятия в исследованиях вторичной продукции. — Журн. общей биол., т. 28, № 1.
- Руденко Г. П. 1976. Пути развития рыбного хозяйства на малых озерах страны. — Рыбное хозяйство, № 3



- Смирнов В. В., Смирнова-Залуми Н. С. 1975. Запасы и продуктивность байкальского омуля.— В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, «Наука».
- Тихий М. И. 1939. Наблюдение над икрометанием весенне-нерестующих рыб — Изв. ВНИОРХ, т. 22.
- Тюрин П. В. 1950. Биологические обоснования реконструкции ихтиофауны и рыбного хозяйства на примере типичных озер Валдайской возвышенности. Изд-во ЛГУ.
- Тюрин П. В. 1957. Биологические обоснования реконструкции рыбных запасов в северо-западных озерах СССР.— Изв. ВНИОРХ, т. 40.
- Тюрин П. В. 1959. Определение возможной рыбопродуктивности озер северо-западной части СССР.— Вопросы ихтиол., вып. 13.
- Тюрин П. В. 1962. Фактор естественной смертности рыб и его значение при регулировании рыболовства.— Вопросы ихтиол., т. 2, вып. 3 (24).
- Тюрин П. В. 1967. Биологические обоснования оптимального коэффициента вылова и допустимого предела прилова молоди ценных рыб — Труды ВНИРО, т. 62.
- Fischerei Lexicon. 1936.
- Heincke F. 1913. Untersuchungen über die Scholle. Generalbericht. I. Schollenfischerei und Schonmassregeln.— Rapp. et proces-verbaux reunions Conseil. perman. internat. explorat. mer., v. 17A.
- Hensen V., Apstein C. 1897. Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Seefischerei-Vereins Über die Eimenge der in Winter liegenden Fische.— Wiss. Meeres-Untersuch., Bd. 2, N 2.
- Odum H. L., Cantlon I. E., Kornicker L. An organisational hierarchy postulat. for the interpretation of species. Individual distribution entropy ecosystem evolution and the meaning of a species-variety index.— Ecology, v. 41, N 2.
- Ricker W. E. 1971. Methods for assessment of fish production in fresh waters.— IBP — Handbook, N 3.
- Winberg G. G. (Ed.). 1971. Methods of the estimation of production of aquatic animals. Acad. Press. London and New York.

## РОЛЬ ПАРАЗИТОВ В ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

О. Н. Бауер

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Мир паразитов в любой (в том числе и пресноводной) экосистеме очень разнообразен и оказывает самое различное влияние на ее функционирование. Достаточно сказать, что число видов паразитов только рыб в озерных и речных экосистемах равно многим десяткам и даже сотням. Так, число паразитов рыб, известное для Дуная, в настоящее время перевалило за 500 (Кулаковская, Коваль, 1973; Ergens et al., 1975). Количество видов, паразитирующих в пресноводных беспозвоночных, также велико, но пока не поддается оценке вследствие недостаточной изученности. Значение паразитов в пресноводных экосистемах очень разнообразно и не сводится только к элиминации свободноживущих гидробионтов, как это обычно предполагается. А. П. Мар-

кевич (1973), обосновывая задачи и основные проблемы гидропаразитологии, как раздела паразитологии, занимающегося паразитами водных организмов, отмечает существенную их роль в экосистемах, но не подвергает ее более обстоятельному анализу. Поскольку гидробиологи недостаточно учитывают значение паразитического фактора в функционировании экосистем, я постараюсь осветить его на имеющемся материале.

## РОЛЬ ПАРАЗИТОВ В ЭЛИМИНАЦИИ ГИДРОБИОНТОВ

Роль паразитов в элиминации гидробионтов изучена явно недостаточно. Даже в отношении рыб, паразитологические исследования которых ведутся в СССР и за рубежом в течение нескольких десятилетий очень интенсивно, до недавнего времени было сравнительно мало данных о влиянии паразитов на смертность хозяев в условиях естественной экосистемы. Дело в том, что бросающиеся в глаза случаи массовой гибели рыб промысловых размеров, вызываемой паразитами, встречаются относительно редко. В большинстве случаев в давно сложившихся системах «паразит-хозяин», когда паразит оказывается биологически пригнанным к хозяину, его патогенное воздействие на хозяина незначительно и обычно не приводит к летальному исходу. Лишь нарушение условий, в которых существует данная система «паразит-хозяин», может вызвать гибель рыб. Так, увеличение плотности популяции рыб, обусловленное снижением уровня водоема, недостаточно обоснованными охранными мероприятиями и т. д., может сопровождаться нарастанием численности паразита и эпизоотией рыб. За последние годы к подобным случаям следует отнести гибель леща от рафидаскаридоза в озерах Псковской области (Бауер, Змерзлая, 1972), гибель сиговых, вызванную тетраонхозом, — в нижнем течении Оби и некоторые другие.

В то же время в молодых системах «паразит-хозяин» воздействие паразита на численность хозяина может быть очень значительно. Такие системы возникают у молоди рыб, а также у акклиматизируемых объектов. Первой, кто обратил внимание на роль паразитов в смертности молоди рыб в естественных водоемах, была Я. Козицкая (Kozicka, 1959), исследовавшая паразитов рыб евтрофных и мезотрофных озер северо-западной Польши. По ее материалам, Е. Грабда и Я. Козицкая (Grabda, Kozicka, 1961) пришли к выводу, что смертность молоди рыб в течение первых трех месяцев жизни, вызванная паразитами, составляет не менее 50%. Тщательные исследования, осуществленные на оз. Врево Ленинградской области группой сотрудников ГосНИОРХ, показали, что этот процент может быть значительно выше. Были разработаны 2 метода учета смертности молоди рыб, вызываемой паразитами (Лопухина и др., 1973, Бауер, Лопухина, 1974). Одна методика применима для паразитов, дли-

тельное время обитающих в теле рыбы и не имеющих возможности покинуть хозяина. Сравнительно высокая зараженность такими паразитами и закономерное постепенное снижение ее может быть косвенным показателем происшедшей гибели зараженных экземпляров рыб. Вторая методика применима для паразитов, каждая генерация которых находится на хозяине относительно недолго. Исследования Н. М. Пронина (1975) на байкальских озерах подтвердили применимость разработанных методик и в то же время показали, что при наступлении экстремальных условий, играющих роль стресса (например, при дефиците кислорода), в первую очередь гибнут зараженные особи, а незараженная молодь может сохраниться. Следовательно, в стрессовых условиях роль паразитов в элиминации гидробионтов заметно возрастает.

Как отмечалось ранее, к молодым неустоявшимся системам «паразит — хозяин» следует также отнести системы, возникающие при акклиматизации рыб. Имеются случаи массовой зараженности местных рыб занесенными с посадочным материалом паразитами. Классическим примером может служить гибель шипа в Аральском море, вызванная моногенеей *Nitzschia sturionis*, происшедшая в тридцатых годах (Догель, Лутта, 1937). В ряде водоемов описан ихтиофтириоз местных рыб, вызванный заносом с акклиматизируемыми рыбами возбудителя этого тяжелого заболевания. Известны также случаи массовой зараженности акклиматизантов местными паразитами. Здесь следует в первую очередь назвать эргазилоз пеляди в некоторых озерах Северо-Запада СССР, сопровождавшийся гибелью этого перспективного объекта (Абросов, Бауер, 1959; и др.).

Значительно меньше данных о влиянии паразитов на смертность водных беспозвоночных. Среди паразитических групп, играющих в этом процессе существенную роль, следует в первую очередь назвать не излюбленные паразитологами партеногенетические поколения трематод, а микроспоридий, гаплоспоридий и мермитид, изученных пока относительно слабо. Патогенность этих организмов заключается в том, что почти каждое зараженное ими беспозвоночное обречено на гибель. При массовом заражении погибает вся или почти вся популяция хозяина. Так, микроспоридии, паразитируя в жировом теле личинок насекомых, лишают их запасных питательных веществ, задерживают прохождение метаморфоза и вызывают гибель на стадии куколки или половозрелой особи. Описаны случаи массовой гибели беспозвоночных. Так, Д. Хантер (Hunter, 1968) установил сильное заражение различных стадий личинок *Chironomus californicus* микроспоридией *Girleya* sp. Полевые наблюдения показали, что в трех слабопроточных водоемах паразит уничтожил всю популяцию хозяина в течение трех недель после того, как были найдены первые зараженные личинки. О повышенной смертности комаров *Anopheles stephensi*, вызванной микроспоридией



*Nosema algerae*, сообщают Ундин и Алжер (Undeen, Alger, 1975). С. Д. Новицкая (1976) описала значительное, до 66%, заражение мермитидами личинок мошек в реках северной части Тюменской области и указала на годовые колебания численности этих насекомых. Низкая их численность наблюдается на следующий год после массового поражения их мермитидами.

По-видимому, подобные случаи не так часто встречаются в естественных экосистемах, так как обычно зараженность водных беспозвоночных бывает относительно низкой. Так, В. Н. Воронин (1976), изучая зараженность микроспоридиями низших ракообразных оз. Врево (Ленинградская область), установил, что экстенсивность заражения была в большинстве случаев незначительна — менее 1%. Максимальная инвазия, составившая 12%, была отмечена у *Macrocyclops albidus*, зараженного видом *Nosema macrocyclopsis*. Л. В. Андрюк (1976), исследовавшая зараженность водяного ослика личинками скребней рода *Acanthoserhalus*, сообщает, что рачки были заражены в естественных популяциях относительно слабо, максимум (до 8%) наблюдался осенью; летом не более 1% популяции оказался зараженным. Среди инвазированных осликов отмечена постоянная гибель.

Таким образом, даже и эти немногочисленные примеры свидетельствуют об определенном влиянии паразитов на численность водных беспозвоночных.

### ВЛИЯНИЕ ПАРАЗИТОВ НА ТЕМП РОСТА И УПИТАННОСТЬ ГИДРОБИОНТОВ

Давно уже установлено, что паразиты, если и не вызывают гибели хозяина, могут замедлять темп его роста и снижать упитанность. В отношении гидробионтов такие факты известны применительно к рыбам. Еще в начале 50-х годов Г. К. Петрушевская и Е. П. Когтева (1954) проанализировали все известные на то время случаи и показали, что снижение упитанности рыб, вызываемое паразитами, может быть очень существенным и зависит от того, какие органы и ткани рыбы инвазированы. Так, заметное снижение упитанности отмечено при поражении сердца, печени, жабер и некоторых других важных в функциональном отношении органов. В то же время массовое поражение брыжжейки такими паразитами, как метацеркарии трематод рода *Cotylurus*, не сопровождается снижением коэффициента упитанности. Снижение упитанности объясняется падением содержания жира в органах и тканях, что подтверждено рядом исследователей. Так, по данным Г. Манна (Mann, 1960) при массовом заражении популяции линя рачком *Ergasilus sieboldi* жирность рыбы снижается с 1,2—1,8% в норме до 0,08%. Известны и другие данные по этому вопросу.

А. В. Решентникова (1967 и др.) показала, что лещ в Цимлянском водохранилище при заражении ремнецом *Digramma inter-*



gutta отстает в линейном росте от незараженных особей на 2—6 см. Еще заметнее отставание в нарастании веса. Если заражение леща произошло по первому лету жизни рыбы, потери в весе достигают 25—30%. При более позднем заражении потери в весе оказываются не столь значительными.

### ВЛИЯНИЕ ПАРАЗИТОВ НА ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНУЮ СИСТЕМУ ГИДРОБИОНТОВ

Среди паразитов гидробионтов имеются виды, обитающие в гонадах хозяина и вызывающие дегенерацию половых продуктов: известный паразит икры осетровых *Polypodium hydriforme* из кишечнополостных, описанный у нас в конце XIX в. и недавно найденный в осетрах Северной Америки; многие виды микроспоридий, поражающие икринки рыб; паразиты из группы жгутиконосцев сем. *Euglenoidina*, заражающие яйца копепод (Михайлов, 1972), и многие др. Все они в той или иной степени снижают плодовитость хозяев, вызывая дегенерацию отдельных яиц.

Однако имеются паразиты внутренних органов и полости тела рыб и водных беспозвоночных, которые, оказывая механическое, а чаще токсическое воздействие на организм хозяина, вызывают задержку развития половых продуктов, а иногда и полную кастрацию. Пожалуй, наиболее известны в этом отношении плероцеркоиды цестод сем. *Ligulidae*, уже упомянутые ремнецы, достигающие в полости тела главным образом карповых очень крупных размеров. А. В. Решетникова (1973) установила, что паразитирование у леща ремнецов приводит к задержке развития гонад на II стадии зрелости. При этом зараженные самки не участвуют в нересте. Личинки нематоды *Raphidascaris acus*, поражающие различные внутренние органы леща, при массовом заражении вызывают интоксикацию хозяина и задержку созревания половых продуктов.

Известно довольно много примеров о влиянии паразитов на воспроизводительную систему водных беспозвоночных. Так, исследованиями О. П. Кулаковской (1973) и других авторов показано, что процеркоиды цестод сем. *Sagurophyllaeidae*, паразитируя в пресноводных олигохетах, разрушают их гонады. Тем самым зараженная особь перестает участвовать в воспроизводстве популяции олигохет. Б. И. Куперман и В. К. Киреев (1976) установили, что самки циклопов, интенсивно зараженные процеркоидами цестоды *Triaenophorus podulosus*, откладывают значительно меньшее число яиц, чем незараженные особи. Имеются данные о влиянии мермитид на воспроизводительную систему комаров. Установлено, что самки комаров рода *Aedes*, зараженные тремя или более личинками мермитид, не оплодотворяются, а зараженные меньшим числом паразитов хотя и оплодотворяются, но яиц не продуцируют. По наблюдениям И. И. Гладунко (1975), партениты трематод рода *Sanguinicola*

вызывают глубокие патологические изменения в печени и гонадах моллюсков прудовиков, приводя к частичному или полному разрушению этих органов.

Судя по этим примерам, паразиты могут влиять разными путями на воспроизводительную систему гидробионтов, тем самым снижая их плодовитость, а следовательно, и их численность в экосистемах.

### **ВЛИЯНИЕ ПАРАЗИТОВ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ**

Все сообщенные ранее сведения приводят к выводу, что паразиты различными путями, а именно через повышенную смертность хозяев, через замедление темпа роста и снижение их упитанности, нарушение воспроизводительной системы оказывают влияние на продуктивность экосистемы в целом. К сожалению, паразитология располагает пока еще очень небольшим числом примеров оценки такого влияния в количественных показателях, причем имеющиеся примеры касаются только рыбопродуктивности. Так, М. Л. Крыхтин (1951), изучая влияние паразитического рака *Livoneca amurensis* на стадо амурского чебака *Leuciscus waleckii*, приходит к выводу, что общие потери рыбопродукции, вызываемые этим паразитом, составляют не менее 10% общей ихтиомассы. Обстоятельные исследования А. В. Решетниковой (1973) позволили оценить общий ущерб, наносимый ремнецами запасам леща Цимлянского водохранилища. По ее данным, этот ущерб не стабилен, а колеблется из года в год, что зависит от его водности. В маловодные годы ущерб возрастает и достигает 20 тыс. ц (1969 г.); в многоводные годы снижается до 5 тыс. ц (1967 г.). Эти колебания равны 4—18% общих уловов рыбы в этом высокопродуктивном водоеме.

### **РОЛЬ ПАРАЗИТОВ В ПИЩЕВЫХ ЦЕПЯХ ЭКОСИСТЕМЫ**

Пока мы коснулись только отрицательной роли паразитов в пресноводных экосистемах. Однако нельзя забывать, что паразиты гидробионтов, как водные организмы, сами создают определенную продукцию, которая участвует в общем продукционном процессе экосистемы. К изучению этого вопроса паразитологи только приступают, хотя некоторые факты в литературе известны. Так, уже ранее обращалось внимание на то обстоятельство, что паразиты продуцируют огромное количество яиц, свободноплавающих личинок и других инвазионных стадий, которые поступают в водоем. Лишь малые доли процента этой массы тем или иным путем попадают в хозяина и поддерживают существование вида. Остальная часть либо обогащает водоем биогенами, либо используется в пищу беспочвоночными, тем самым способствуя созданию биомассы свободноживущих организмов. Так, уже давно известно, что хищные циклопы охот-

но поедают зрелых ихтиофтириусов, покинувших рыбу для размножения (Маркевич, 1973). Отмечено, что бродяжки ихтиофтириуса выедаются хищными инфузориями. Опускающиеся на дно яйца гельминтов и споры кокцидий, микроспоридий, микроспоридий и других групп заглатываются вместе с дедритом различными дедритофагами и тем самым участвуют в продукционных процессах.

За последние годы сотрудники Лаборатории гельминтологии АН СССР подвергли исследованию роль церкарий некоторых трематод (как компонентов пресноводных экосистем) и получили очень любопытные данные (Судариков и др., 1976). Ими установлено, что вследствие высокой плодовитости партеногенетических поколений трематод, паразитирующих в моллюсках, общая биомасса церкарий, поступающих в водоем, в отдельных случаях может достигать ощутимых величин, несмотря на малые размеры самих церкарий. Расчеты показали, что их общая биомасса, продуцируемая партенитами в зараженных моллюсках за один вегетационный сезон, может достигать и даже превышать биомассу моллюска. Иными словами, биомасса поступающих в водоем церкарий может быть близкой к биомассе зараженной части популяции моллюсков этого водоема и исчисляться десятками килограмм на 1 га водоема.

В то же время церкарии в гидробиологических пробах обнаруживаются крайне редко, что следует объяснить главным образом выеданием их различными компонентами водных экосистем. Установлено, что в элиминации церкарий принимают активное участие ракообразные, личинки насекомых, моллюски, а также рыбы и амфибии. Элиминаторами могут быть как хищники, так и фильтраторы. Исследования Лаборатории гельминтологии в этом направлении продолжаются.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абросов В. Н., Бауер О. Н. 1959. Эргазилос пеляди в озерах Псковской области.— Изв. ГосНИОРХ, т. 49, с. 213—216.
- Андрюк Л. В. 1976. Зараженность водяного ослика (*Asellus aquaticus*) личинками скребней рода *Acanthocerphalus* в бассейне верхнего Днепра — В кн.: 2-й Всесоюз. симп. по болезням и паразитам водных беспозвоночных. Тезисы докл. Л., с. 5.
- Бауер О. Н., Змерзлая Е. И. 1972. Рафидаскаридоз леща в озерах Псковской области и меры борьбы с ним.— Изв. ГосНИОРХ, т. 80, с. 114—122.
- Бауер О. Н., Лопухина А. М. 1974. Методика изучения влияния паразитов на продуктивность рыб в пределах ареала.— В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов Вильнюс, с. 132—140.
- Воронин В. Н. 1976. О микроспоридиях низших ракообразных оз. Врево — В кн.: 2-й Всесоюз. симп. по болезням и паразитам водных беспозвоночных. Тезисы докл. Л., с. 12—13.
- Гладунко И. И. 1976. Некоторые вопросы взаимоотношений в системе сенгни-ники — моллюски — В кн.: Проблемы паразитологии, ч. 1. Киев, с. 108—110.



- Догель В. А., Лутта А. С. 1937. О гибели шипа в Аральском море в 1936 г.— Рыбное хоз-во, № 12, с. 26—27.
- Крыхтин М. Л. 1951. Некоторые данные о влиянии паразитического ракообразного *Livoneca amurensis* на стадо амурского чебака.— Труды Амурской ихтиол. экспедиции, т. 2.
- Кулаковская О. П. 1973. Гвоздичниковые (Caryophyllaeidae: Cestoda) водоемов Советского Союза и их влияние на окончательных и промежуточных хозяев.— Verh. int. Ver. Limnol., 18 (3), с. 1649—1656.
- Кулаковская О. П., Коваль В. П. 1973. Паразитофауна рыб бассейна Дуная. Киев, «Наукова думка».
- Куперман Б. И., Киреев В. К. 1976. Воздействие процеркондов *Tricephorus podulosus* на биологию их первых промежуточных хозяев *Cyclops streptus*.— Паразитология, 10 (5), с. 434—438.
- Лопухина А. М., Стрелков Ю. А., Чернышева Н. Б., Юнчис О. Н. 1973. Метод определения влияния паразитов на численность молоди рыб в озерах.— Паразитология, 7 (3), с. 270—274.
- Маркевич А. П. 1973. Гидропаразитология, ее задачи и основные проблемы.— Гидробиол. журн., 9 (1), с. 11—15.
- Михайлов В. К. 1972. Становление и эволюция паразитизма среди Euglenoidina (Flagellata).— Паразитология, 6 (1), с. 3—7.
- Новицкая С. А. 1976. Мермитиды (Nematoda, Mermithidae)—паразиты мошек Западной Сибири.— В кн.: 2-й Всесоюз. симп. по болезням и паразитам водных беспозвоночных. Тезисы докл. Л., с. 53.
- Петрушевский Г. К., Когтева Е. П. 1954. Влияние паразитарных заболеваний на упитанность рыб.— Зоол. журн., т. 33 (2), с. 395—405.
- Пронин Н. М. 1975. Паразитофауна окуня, плотвы, ельца и карася Ивано-Арахлейских озер.— В кн. Зоологические исследования в Забайкалье. Улан-Удэ, с. 38—57.
- Решетникова А. В. 1967. Влияние лигулоза на численность леща Цимлянско-го водохранилища.— Зоол. журн., т. 46 (3), с. 404—412.
- Решетникова А. В. 1973. Влияние *Digamma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) на численность леща (*Abramis brama*) Цимлянского водохранилища.— Verhandl. intern. Ver. Limnol., 18 (3), с. 1686—1696.
- Судариков В. Е., Шигин А. А., Кудинова Т. В. 1976. Церкарии как компоненты пресноводных биоценозов.— В кн.: 2-й Всесоюз. симп. по болезням и паразитам водных беспозвоночных. Тезисы докл. Л., с. 64—65.
- Ergens R., Gussev A. V., Izyumova N. A., Molnar K. 1975. Parasite fauna of fishes of the Tisa river basin.— Rospr. ceskoslov. Ak. Ved. Rada Matem. a Prirodnich Ved. Rocn. 85, Sesit 2, 1—117.
- Grabda E., Kozicka J. 1961. Parasitological problems of polish fishery.— Wiadomosci parazytol., 7 (4—6), 795—801.
- Hunter D. K. 1968. Response of populations of *Chironomus californicus* to a microsporidian (*Gurleya* sp.) — J. Invertebr. Pathol., 10 (2), 387—389.
- Kozicka J. 1959. Diseases of fishes of Druzno lake.— Acta Parasitol. polon., 7, 1—72.
- Mann H. 1960. Schadwirkung des Befalls mit *Ergasilus* bei Schleien.— Inform. Fischwirtschaft, 7 (2), 3—4.
- Undeen A. H., Alger N. E. 1975. The effect of the Microsporidian, *Nosema algerae*, on *Anopheles stephensi*.— J. Invertebr. Pathol., 25 (1), 19—24.



## СОДЕРЖАНИЕ

### ОКЕАН

*Виноградов М. Е.*

Оценка некоторых функциональных характеристик сообществ океанской пелагиали и их изменчивости . . . . . 3

*Ведерников В. И.*

Сезонные изменения ассимиляционного числа морского фитопланктона 18

*Беклемишев К. В., Р. Я. Маргулис и Н. М. Перцова*

Сравнение биологической структуры пелагической зоны океанических субарктических вод в Северной Атлантике и Северной Пацифике . . . 32

*Кашкина А. А.*

О вертикальном распределении сальп . . . . . 56

*Расс Т. С.*

Интродукция и акклиматизация морских организмов, их параметры и значение . . . . . 70

*Романыхева О. Д.*

Морское садковое рыбоводство: первые итоги, проблемы, перспективы 94

### КАСПИЙСКОЕ МОРЕ

*Мордухай-Болтовской Ф. Д.*

Состав и распространение каспийской фауны по современным данным 100

### ПРЕСНЫЕ ВОДЫ

*Сущенко Л. М.*

Рост водных животных в условиях колеблющихся температур . . . 140

*Строганов Н. С.*

Актуальные задачи водной токсикологии в связи с охраной водоемов от загрязнения токсическими веществами . . . . . 150

*Николаев Н. И., Распопов И. М.*

Ожидаемые изменения в природе больших озер Северо-Запада СССР и восточной части Финского залива при переброске части стока северных вод в р. Волгу . . . . . 174

*Лебедева Л. И., Рахманова А. Х.*

Особенности воспроизводства ветвистоусых ракообразных в рисовых полях Узбекистана . . . . . 183

<i>Куренков И. И.</i>	
Структура популяций и продукция планктонных ракообразных в двух мезотрофных озерах Камчатки . . . . .	208
<i>Ноганзен Б. Г. Файзова Л. В.</i>	
Об определении показателей встречаемости, обилия, биомассы и их соотношения у некоторых гидробионтов . . . . .	215
<i>Абросов В. Н.</i>	
Определение ихтиомассы озер и ее годового прироста . . . . .	225
<i>Бауер О. Н.</i>	
Роль паразитов в пресноводных экосистемах . . . . .	237

УДК 577.475

Оценка некоторых функциональных характеристик сообществ океанской пелагиали и их изменчивости. Виноградов М. Е. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 3—18

При современном системном подходе к изучению сообществ необходима количественная оценка не только их компонентов и конечных результатов протекающих в сообществе процессов (структурные характеристики), но и связей между компонентами и интенсивности самих процессов (функциональные характеристики). Из-за ряда методических сложностей последние изучены плохо.

Всестороннее изучение пелагических сообществ тропической пацифики позволило количественно оценить такие функциональные характеристики сообществ, как скорость продуцирования, экологическая эффективность, сбалансированность продукции и потребления на различных трофических уровнях, степень удовлетворения пищевых потребностей и т. д. В работе рассмотрено изменение этих характеристик в зоне экваториального апвеллинга по мере уменьшения с востока на запад трофности вод и увеличения зрелости сообщества. Рассмотрены также некоторые подходы и результаты разработки математических моделей пелагических сообществ, использующих их структурные и функциональные характеристики

Табл. 1, ил. 5, библи. 22 назв.

УДК 581.132 : 577.475

Сезонные изменения ассимиляционного числа морского фитопланктона. Ведерников В. И. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 18—31

На основании литературных данных для различных областей Мирового океана анализируются сезонные изменения скорости фотосинтеза фитопланктона, рассчитанной на единицу количества хлорофилла «а» (ассимиляционное число — АЧ). В высоких и умеренных широтах минимальные величины АЧ, измеренного при оптимальных световых условиях, отмечаются зимой, а в остальные сезоны обычно наблюдаются один или два максимума. В прибрежных тропических водах для сезонных изменений АЧ характерны большие региональные отклонения. Сезонные колебания АЧ, измеренного при оптимальной освещенности, определяются в основном изменениями в течение года температуры и условий минерального питания фитопланктона

Ил. 3, библи. 40 назв.

УДК 577.4+574.9 : 577.475 (261—17+265—17)

Сравнение биологической структуры пелагической зоны океанических субарктических вод в Северной Атлантике и Северной Пацифике. Беклемишев К. В., Маргулис Р. Я., Перцова Н. М. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 32—56.

Основными биогеографическими областями в пелагиали Северной Атлантики и Северной Пацифики являются бореальная и тропическая. Бореальная фауна обитает в субарктической структуре вод, а пограничная с ней центральная тропическая фауна — в субтропической структуре. Между этими структурами находится зона смешения, где структура называется структурой полярного фронта. Там смешиваются обе упомянутые фауны и есть местные специфические виды. Полярная структура вод близка к субарктической и ее фауна («арктическая») является ледово-меритической фауной той же области, где бореальная фауна является океанической. Следовательно, нельзя сказать, что бореальная область является переходной областью между арктической и тропической областями, как делает В. А. Яшинов. Западные части обоих океанов очень близки по горизонтальной структуре вод и по биологической структуре пелагиали, а восточные более различны. Различия эти обязаны конфигурации северных частей океанов и более сильному водообмену Северной Атлантики с Полярным бассейном по сравнению с водообменом между последними и Северной Пацификой. Ледово-меритические виды распространены в Атлантике шире, чем в Пацифике

Ил. 5, библи. 49 назв.

О вертикальном распределении сальп (Salpidae, Tunicata). Кашкина А. А. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 56—70

Сальп принято считать преимущественно эпипелагическими животными, которые не способны жить на больших глубинах. Вопреки этой широко распространенной точке зрения, сводя многочисленные, но очень разрозненные сведения о поимке сальп на больших глубинах во многих районах Мирового океана, а также результаты наблюдений из мезо- и батискафов свидетельствует о том, что сальпы постоянно присутствуют на глубине нескольких сот метров, а иногда и глубже. Популяции сальп в мезопелагиали по сравнению с популяциями в поверхностных слоях сильно разрежены. Существование вертикальных миграций, которые известны у некоторых видов сальп, подтверждает, что на глубине живут нормально функционирующие особи. Активные популяции сальп на сравнительно больших глубинах в толще океана — один из источников родительских особей, чье обильное потомство создается при благоприятной обстановке плотные и обширные по площади скопления сальп в поверхностных слоях.

Табл. 3, библи. 73 назв.

## УДК

**Интродукция и акклиматизация морских организмов, их параметры и значение.** Рясс Г. С. — В кн.: Элементы родных экосистем, 1978, с. 70—84.

Дается обзор основных направлений трансокеанических интродукций и акклиматизаций, показывается их глобальное значение. Устанавливаются показатели перспективных трансплантаций, необходимость тщательного анализа возможного эффекта, актуальность и целесообразность рациональной биоакклиматизации морских организмов.

Табл. 4, библ. 32 назв.

## УДК 639.3

**Морское товарное рыбоводство: первые итоги, проблемы, перспективы.** Романова О. Л. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 94—99.

Для увеличения морских ресурсов в прибрежных зонах океанов и морей во многих странах создаются и функционируют морские рыболовные хозяйства. В нашей стране морское товарное рыбоводство насчитывает всего 5—7 лет.

В Азовском море развивается садковое выращивание бестера и молоди белуги. В прибрежных водах Эстонии — садковое форелеводство.

В нашей стране имеются условия для широкого развития морского товарного рыбоводства. Так, благоприятный термический и солевой режим во внутренних морях — Азовском, Черном, Аральском — позволяет создать здесь товарные морские хозяйства по выращиванию осетровых. В Балтийском, Баренцевом, Белом морях имеются благоприятные условия для развития товарного лососеводства. Но не везде еще морскому рыбоводству уделяется должное внимание. Необходимо усилить экспериментальные работы, улучшить обеспечение морских хозяйств посадочным материалом, полноценными гранулированными кормами, создавать хорошо оснащенные экспериментальные базы и производственные хозяйства.

## УДК 591.94(26)

**Состав и распространение каспийской фауны по современным данным.** Мордохай-Болговской Ф. Д. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 100—139.

В статье приводятся все сведения о составе и распространении видов, относящихся к каспийскому фаунистическому комплексу, опубликованные после появления в 1950 г. сводки автора «Каспийская фауна в Азовско-Черноморском бассейне». За это время было обнаружено много каспийских видов в разных группах, особенно среди моллюсков, полифемоидей, ostracod. В Каспийском море было найдено 84 новых автохтонных вида, в Азовско-Черноморском бассейне — 34, в Аральском море — 9. В настоящее время в Каспии известно всего 390, в Понто-Азове 161, в Арале 34 свободноживущих видов животных, принадлежащих к этому комплексу. Распространение каспийской фауны за последние 15 лет изменилось. Вследствие изменения условий обитания, особенно образования водохранилищ на реках и загрязнения водоемов, ареал многих видов сильно сократился. Многие каспийские формы могут служить показателями незагрязненной воды.

Но одновременно продолжалось начавшееся еще ранее расселение некоторых видов вверх по рекам Понто-Каспия и отчасти за его пределы, преимущественно посредством судостроительства. Значительное расширение ареала произошло у видов, служивших объектами намеренной акклиматизации в новых водоемах, в частности у мизид, прижившихся во многих водоемах Средней Азии и бассейна Балтики. Под влиянием антропогенных воздействий распространение каспийской фауны будет изменяться и в дальнейшем.

Табл. 1, библ. 148 назв.

## УДК 591.134

**Рост водных животных в условиях колеблющихся температур.** Сущеня Л. М. — В кн.: Экология водных экосистем, 1978, с. 140—150.

Показано, что в естественных условиях нормой существования многих видов водных животных является переменная температура. При колеблющейся температуре, амплитуда которой не выходит за пределы оптимума данного вида, ряд важных эколого-физиологических и популяционных показателей существенно и достоверно отличается от таковых при средней константной температуре. Отмечено увеличение удельной скорости линейного и поперечного роста, абсолютного прироста, скорости развития животных и истинной скорости воспроизводства популяций. Подтверждается вывод о том, что модели динамики популяций, основанные на константных температурах, значительно менее реалистичны, чем модели, основанные на действительных переменных температурах.

Табл. 1 кн. 4, библ. 16 назв.

## УДК 591.615

**Актуальные задачи водной токсикологии в связи с охраной водоемов от загрязнения токсическими веществами.** Стреланов Н. С. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 150—173.



Проблема чистой воды теперь является важнейшей проблемой. Водную токсикологию автор рассматривает в свете этой проблемы и намечает следующие задачи, которые необходимо разрешить.

1. Изучение сравнительной чувствительности гидробионтов к токсикантам. Зная степень чувствительности, или устойчивости, того или иного вида водного организма на разных стадиях онтогенеза к определенному классу токсикантов, можно будет предвидеть характер возможных изменений в биоценозах при химическом загрязнении водоемов.

2. Значение изучения влияния токсикантов в малых концентрациях. Даже при хорошо налаженной очистке вод в водоемы будут попадать токсиканты в малых концентрациях, что может привести к существенным изменениям в составе фауны и флоры водоема.

3. Необходимость в биологической оценке происходящих изменений в организмах и сообществах.

4. Отдаленные последствия действия токсикантов даже в малой концентрации. Эти две задачи тесно связаны, так как при длительном воздействии токсиканта даже в малой концентрации будут происходить нарушения, отклонения от прежнего состояния, которые необходимо оценивать не только методами биометрии, но и прежде всего с позиции биологической (сохранность видов) и хозяйственной (не ухудшения качества промышленного объекта и его продуктивности).

5. Токсикологический контроль. Наряду с другими контролями за качеством вод предлагается вводить токсикологический, который в интегральной форме может характеризовать токсичность вод.

Табл. 1 ил. 11, библ. 24 назв.

УДК 577.472

Ожидаемые изменения в природе больших озер Северо-Запада СССР и восточной части Финского залива при переброске части стока северных вод в р. Волгу. Николаев Н. И., Распопов И. М. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 174—182.

Возрастающие потребности в пресной воде в южных районах европейской части СССР требуют проработки проектов переброски части стока северных вод на юг. Одним из вариантов проекта предусмотрена поэтапная переброска вод больших озер Архангельской и Вологодской областей — Лача, Воже, Кубенского, а также р. Сухоны в бассейн р. Волги. Туда же предполагается передать часть стока Онежского озера, сократив сток р. Свири в Ладожское озеро в 4 раза. Осуществление переброски приведет к нарушению водного баланса водоемов. Коэффициент условного водообмена (КВ) озер Кубенского и Белого возрастет в 3—4 раза, а озер Лача и Ладожского — уменьшится соответственно в 2 раза и на 20%. На 20% сократится сток р. Невы в Финский залив. Такие изменения водного баланса приведут к перестройке элементов гидрологического и гидрохимического режимов и экосистем озер, ряд которых носит нежелательный характер.

Библ. 6 назв.

УДК 577.472

Особенности воспроизводства ветвистоусых ракообразных в рисовых полях Узбекистана. Лебедева Л. И., Рахманов А. Х. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 183—208.

Исследования проводились на молодых рисовых полях Хорезмского оазиса Узбекской ССР летом 1974 г. Основу зоопланктона рисовых полей составляет комплекс ветвистоусых ракообразных, среди которых особенно велика роль *Simocerca*, *Elanus elizabethae* (King), *Moina macrocarpa* (Straus), *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine), *Scapholiberis kingi* Sars и *Macrothrix odiosa* Gurney.

Для оценки скорости воспроизводства доминирующих видов зоопланктона рисовых полей были проведены эксперименты по изучению их скорости роста и размножения в естественных условиях с применением метода полувоспитания в стеклянных садках. Наиболее интенсивный рост был зарегистрирован у всех изучаемых видов в первые дни после рождения: резкое замедление темпа роста наблюдалось после наступления половой зрелости. Количество молоди в первом помете, достигая максимума, оно увеличивалось в каждом следующем помете, достигая максимальной величины к 5—6 помету, а затем постепенно вновь снижалось.

Общая продукция массовых видов зоопланктона за лето составила в рисовых полях около 1,6 кг/м<sup>2</sup>. Полученные данные свидетельствуют о высоком темпе воспроизводства массовых видов ветвистоусых ракообразных рисовых полей.

Табл. 8, ил. 11, библ. 15 назв.

УДК 577.472

Структура планктонной и продукция планктонных ракообразных в двух мезотрофных озерах Камчатки. Куренков Н. И. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 208—216.

По особенностям экосистем пелагиали равнинные озера Камчатки можно разделить на две группы. При глубине менее 13—18 м пелагические ракообразные представлены видами, выходящими зимой в диапаузу. В более глубоких озерах

системы устойчивее. В обоих случаях копеподам свойственны гетеротрофные экологические циклы. В двухкомпонентной системе противофазны виды, в монопопуляциях — различные экологические группы (когорты). Структура популяций усложняется с глубиной озера. Годовая продукция раков в мелких озерах в целом ниже, несмотря на более высокие коэффициенты  $P/B$ . Указанные особенности должны учитываться при использовании озер в рыбоводных целях.

Табл. 4, библ. 11 назв.

УДК 577.473 578.087

**Об определении показателей встречаемости, обилия, биомассы и их соотношения у некоторых гидробионтов.** Иоганзен Б. Г., Файзова Л. В. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 215—225.

На примере изучения 12 видов олигохет, личинок хирономид и моллюсков из водоемов среднего течения р. Оби дан анализ различных методов расчета встречаемости, обилия и биомассы. Показана необходимость определения обилия и биомассы, исходя из всего количества проб, как это делается в отношении встречаемости. Рассмотрены также индексы плотности и доминантности, применяемые в экологии. Авторами предложен популяционный коэффициент, связывающий показатели

встречаемости ( $V$ ), обилия ( $N_0$ ) и биомассы ( $B_0$ ) в виде формулы 
$$\frac{\sqrt{N_0 \cdot B_0}}{V}$$

позволяющей выразить все в отвлеченной цифре.

Табл. 1, библ. 9 назв.

УДК 577.472

**Определение ихтиомассы озер и ее годового прироста.** Абросов В. Н. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 225—237.

Представлены результаты исследований по ихтиомассе ( $B$ ), продукции ( $P$ ) рыб и величине  $P/B$  для 6 озер Псковской области, обловленных тотальным неводом. Обсуждаются полученные результаты. Рекомендована методика определения критического порога численности, господства или подавления данного вида другими видами. Приведены расчетные данные по промысловому возврату леща. Даются рекомендации по методике расчета оптимального для культурного рыбного хозяйства пресса полезных хищников. Сделана попытка расчета неучитываемого вылова рыбы населением на основе подсчета промыслового оборота, величинами  $P$  и  $B$  и учетного товарного вылова.

Табл. 7, библ. 39 назв.

УДК 577.472

**Роль паразитов в пресноводных экосистемах.** Бауер О. Н. — В кн.: Элементы водных экосистем, 1978, с. 237—244.

Приводятся данные о воздействии паразитов на численность гидробионтов, на их темп роста, упитанность и плодовитость. Высказывается мнение, что паразиты являются одним из факторов, регулирующих численность как рыб, так и водных беспозвоночных. Обращается внимание на тот факт, что некоторые паразиты на свободных фазах развития образуют довольно значительную биомассу, которая участвует в общем продукционном процессе экосистемы.

Табл. 6, библ. 26 назв.

**ЭЛЕМЕНТЫ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ**  
**Труды Всесоюзного гидробиологического общества,**  
**т. XXII**

**Утверждено к печати**  
**Всесоюзным гидробиологическим обществом**  
**Академии наук СССР**

**Редактор издательства А. М. Гидаевич**  
**Художественный редактор Н. Н. Власик**  
**Технический редактор В. И. Зудина**  
**Корректоры Д. Ф. Арапова, Л. А. Сулханова**

**ИБ № 7506**

**Сдано в набор 27.09.77 Подписано к печати 15.03.78**  
**Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага № 1 Усл. печ. л. 16 Уч.-изд. л. 17,5**  
**Тираж 1000 экз. Т-00185 Тип. зак. 4733 Цена 1 р. 80 к.**

**Издательство «Наука»**  
**117485, Москва Профсоюзная ул., 94а.**  
**2-я типография издательства «Наука»**  
**121080, Москва, Г-80, Шубинский пер., 10**