

37221

# **ЭКОЛОГИЯ**

## **ВОДНЫХ**

## **ОРГАНИЗМОВ**

---

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ВСЕСОЮЗНОЕ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

# ЭКОЛОГИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

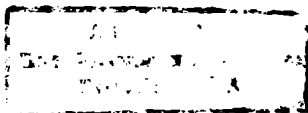


ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
Москва 1966

С 1 по 6 февраля 1965 г. в Москве проходил I съезд Все-союзного гидробиологического общества. Заслушанные на этом Съезде доклады касались всех сторон изучения жизни водоемов. В настоящий сборник включены пленарные доклады, посвященные экологии водных организмов: различным аспектам биологической структуры океана, динамике численности водных организмов, общим вопросам водной биоценологии, формированию флоры и фауны водохранилищ, биологии отдельных видов водных организмов, классификации пресноводных бассейнов. В сборник включены также обзоры некоторых симпозиумов, работавших во время I съезда ВГБО: по динамике численности промысловых и кормовых организмов и вопросов биоценологии, по первичной продукции и продукции водных животных, по радиоэкологии водных организмов и по биологическому режиму рек и водохранилищ.

## РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

*Г. М. Беляев, Г. Г. Винберг, Н. С. Гаевская,  
В. И. Жадин, Л. А. Зенкевич, О. Г. Резниченко,  
А. П. Щербаков*



37221

В. Г. БОГОРОВ, Л. А. ЗЕНКЕВИЧ

(Институт океанологии АН СССР)

Характерная особенность советских морских исследований за последние 45 лет на всех морях Советского Союза — это последовательное стремление к получению количественных показателей биомассы и продукции для микроорганизмов, фито- и зоопланктона, прибрежной растительности, донной фауны и рыб.

В конце 40-х годов на основе исследований и материалов зарубежных экспедиций, изучавших распределение планктона в Атлантическом океане (Lohmann, 1902), и планктонных сборов экспедиции на «Метеоре» (Hentschel, 1936), а также советских исследований в 20-е и 30-е годы, сложились представления о биологической структуре океана (Зенкевич, 1948; Zenkevitch, 1949).

15 лет назад, когда советские биологические исследования «Витязя» вышли на простор Мирового океана и стали накапливаться различные данные о количественном распределении биологических явлений в Тихом океане, учение о биологической структуре океана получило дальнейшее развитие.

В конце прошлого столетия великий русский ученый В. В. Докучаев создал учение о географической (широтной и вертикальной) зональности почвенного покрова Земли («естественноисторической», как это назвал Докучаев, или, как более обычно говорят сейчас, ландшафтно-географической). Докучаев в своем учении о почвах исходил из положения, что исторический процесс формирования почвенного покрова Земли есть только одна из сторон истории географической среды в целом, и в первую очередь растительного покрова и животного населения. Как известно, одним из краеугольных камней учения Докучаева о почвах является положение, что выветривающиеся горные породы поверхности земли (косные вещества, по Вернадскому) это еще не почва. Они превращаются в почву (биокосные вещества, по Вернадскому) только под воздействием живых организмов, их

тел, продуктов их жизнедеятельности, всех сторон их воздействия на минеральную основу почвы.

Все это может быть в тех же положениях перенесено и на гидросферу. Замечательная особенность, свойственная и почвам и водам водоемов (биокосным телам), — это свойство обуславливать процессы биологического продуцирования, иначе говоря урожайность. Учение о биологической структуре океана (в более широкой постановке — биологической структуре гидросферы) отражает его географическую и вертикальную зональность.

Так же как и в почве, минеральная основа воды водоемов —  $H_2O$  — мертва. Она только косная основа, сама по себе не способная обуславливать воспроизведение жизненных процессов.  $H_2O$  становится водой водоемов (биокосным телом) только под воздействием жизнедеятельности живых существ, населяющих ее — растений и животных.

При всех существующих различиях в физических и химических процессах в почвах и водах водоемов, в составе растительного и животного населения, в процессах циркуляции, в вертикальной мощности отмечаются поразительные черты сходства всех основных процессов плодородия на суше и в водоемах, о чем так часто и в такой увлекательной форме говорили и писали Вернадский и Вильямс. Почва и вода водоемов — единственные природные среды, обладающие свойствами, обуславливающими процессы плодородия.

Однако воздушные почвы и гидросфера при всех чертах сходства резко различаются:

Почва	Вода
Резко выраженное влияние фактора влажности	Отсутствует
Абсолютное насыщение, наличие капиллярной воды	Отсутствуют
Мощность биогенного слоя в среднем 1 м	Мощность до предельных глубин
Вертикальная циркуляция ограничена и затруднена	Велика
Аэрация ограничена и затруднена	Велика
Большое значение фактора структурности	Отсутствует
Отношение общего количества питательных солей к их годовому расходу очень мало	Очень велико
Продуценты захватывают всю толщу почвенного слоя	Продуценты (не считая микробов) распределены только в верхнем, 200-метровом слое
Растительная масса значительно превышает массу животных (в сотни тысяч раз и более)	Отношение массы растений к массе животных близко к 1 или еще меньше
Отношение первичной продукции к биомассе у растений очень мало	Отношение первичной продукции к биомассе растений у макрофитов 1 — 3, у одноклеточных — 50 — 500

Резкое преобладание многолетних высших растений; низкие показатели отношения хлорофиллозных частей к древесинным

Резкое преобладание низших водорослей с коротким жизненным сроком. Среди них преобладают планктонные водоросли с большим числом поколений в году. Макрофиты с возрастом 1 — 3 года. Очень высокие показатели отношения хлорофиллозных частей к древесинным

В состав животного населения входит небольшое количество классов (около 8) с преобладанием инфузорий, корненожек, олигохет, насекомых и паукообразных

В состав животного населения входит большое число классов (не менее 35) с преобладанием корненожек, жгутиковых, губок, кишечнорастворимых, полихет, ракообразных, моллюсков, иглокожих, оболочниковых, рыб и млекопитающих

При огромном различии состава и распределения продуцентов и консументов в обеих средах наблюдается поразительное сходство в трофических цепях и трансформации органических веществ. Вполне применимо в данном случае образное выражение: артисты разные, а пьеса одна и та же.

Объяснение сходства в процессах продуктивности, пищевых цепях и трансформации пищевых веществ в море и воздушной среде можно искать в том, что сухопутные биогеоценозы, возникая из морских и складываясь первоначально на морских побережьях, заимствовали систему взаимосвязей от морских биогеоценозов.

В связи с тем, что океан представляет собой царство относительного однообразия и обширных однородных пространств, а воздушная среда — царство контрастов и пестроты ландшафтов, в океане проще и яснее выражена географическая зональность.

Существование организмов в воздушной среде в целом обеспечивается комбинацией свойств этой среды и почвы, в водной среде — только самой водной средой или полностью (планктон и большинство рыб) или почти полностью (донные флора и фауна).

Это также упрощает картину географической зональности для океана. Это в первую очередь поширотная зональность со сходным характером изменений от экваториального пояса в обе стороны к умеренным и холодным зонам. В симметрическом расположении этих изменений в обоих полушариях находит свое полное выражение и явление биологической биполярности, которое может быть иллюстрировано следующими изменениями с продвижением от тропических зон в умеренные и холодные зоны океана:

Видовое обилие	Уменьшается в 20 — 40 раз
Количественное развитие	Возрастает в 10 — 20 — 50 раз (за исключением коралловых рифов для донной фауны и пояса экваториальных течений для планктона)
Продуктивность и <i>P/B</i> -коэффициент	Уменьшаются в несколько десятков раз
Возраст	Увеличивается
Размеры	Для многих форм увеличиваются
Темп роста	Уменьшается
Живорождение	Чаше
Жирность	Возрастает
Личиночные стадии	Сильнее выражены
Плодовитость	Увеличивается
Пищевые цепи	Упрощаются

Как показано В. Г. Богоровым (1959), широтная зональность и биполярность хорошо проявляются и на ряде геофизических и геохимических факторов: температуре, освещении, горизонтальной и вертикальной циркуляции океанических вод, распределении биогенных веществ и многих других факторах.

При всей выразительности симметричного расположения биологических характеристик по обе стороны от экватора имеют место нарушения правильности широтной зональности. Особенно крупные нарушения создаются существующими системами циркуляции, порождаемыми пассатными течениями. Это Гольф-стрим и Куро-Сиво в северном полушарии и симметричные аналоги в южном. Другое нарушение создается другим производным пассатных течений — поверхностными и подповерхностными противотечениями создающими в зонах взаимодействия с пассатными течениями сильные перемешивания, обуславливающие обогащение поверхностных слоев моря биогенными элементами и повышение показателей биологической продуктивности. Это нарушение гораздо сильнее выражено в восточной половине океанов и в целом несколько сдвинуто к югу от экватора. Кроме того, в восточной части океанов имеют место две зоны повышения биомассы планктона, разделенные понижением, а дальше на запад — одна, там, где противотечения имеют уже «размытый» характер. Ряд нарушений в широтной зональности и в симметрии являются результатом конфигурации побережий и рельефа дна не следующим ни тому, ни другому.

Кроме экваториальной плоскости симметрии (рис. 1), могут быть проведены еще две плоскости симметрии, обе в меридиональном направлении: одна, разрезающая оба океана на западную и восточную половины, и другая, через материковые массивы разделяющая два океана и отражающая черты сходства между ними. Второй и третьей плоскостям симметрии соответствуют явления амфибореальности, амфиоцифичности и амфи-

атлантичности и сходство биогеоценотических систем на шельфах обоих океанов и западном и восточном шельфах каждого океана.

Общий характер количественного развития и качественного разнообразия жизни показан на меридиональном разрезе через океан (рис. 2). Следует прежде всего отметить, что кривая количественного развития жизни полностью соответствует характеру вертикального перемешивания, т. е., иначе говоря, глубине захвата и выносу к поверхности богатых биогенными веществами

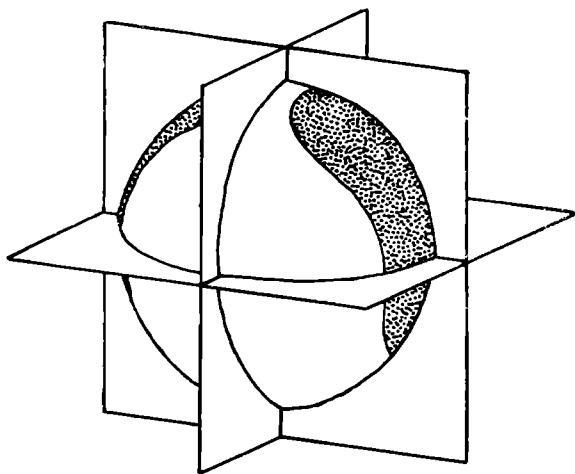


Рис. 1. Схематическое изображение симметричного расположения некоторых общеокеанических характеристик Мирового океана (по Зенкевичу)

глубинных слоев. Конечно, в какой-то определенной степени воздействуют также световой и температурный режимы. В центральной части Полярного бассейна развитие жизненных явлений, кроме жесткой стратификации вод и особенностей светового режима, тормозящим развитие жизни, ее депрессируют близкая к нулю температура и ледяной покров. Вероятно, биологические процессы в приполярных районах находятся на минимальном уровне для открытого океана. В антарктических водах такого минимума нет (или он весьма ограничен), как и нет и столь резко выраженной в верхних слоях моря солевой стратификации, как в Арктическом бассейне, в силу отсутствия столь мощного в последнем берегового стока.

Области океанических биологических минимумов (их пять) соответствуют пяти халистатическим районам циклонических и антициклонических вращений вод и характеризуются слабыми показателями перемешивания. На повышение показателей продуктивности в экваториальной зоне мы уже указывали.



В обратном направлении идет на нашем разрезе изменение видового обилия и отношения продукции к биомассе ( $P/B$ ). Как указывалось выше, они закономерно увеличиваются в направлении экватора и наименьшие в приполярных областях. Возможно, что здесь ведущая роль принадлежит температуре и значительно большим протяженности и биотопическому разнообразию в экваториальном поясе.

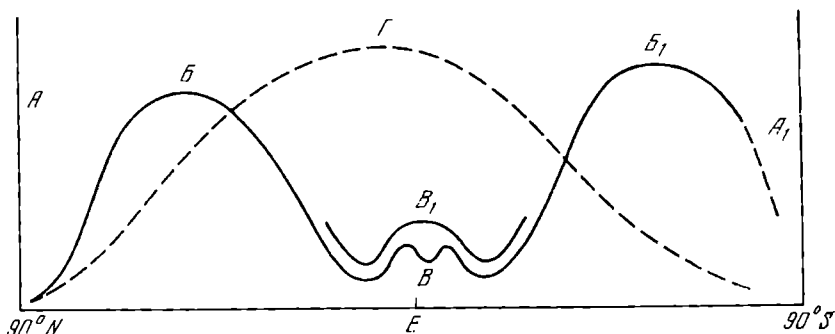


Рис. 2. Схема биологической структуры океана для фауны и флоры поверхностных слоев океана на меридиональном разрезе (по Зенкевичу)

A и A<sub>1</sub> — зоны полярных минимумов; B и B<sub>1</sub> — зоны биологических максимумов умеренных широт; B и B<sub>1</sub> — зоны приэкваториальных повышений в экваториальном поясе биологических минимумов; B — восточная часть океана; B<sub>1</sub> — западная часть океана; Г — качественное разнообразие фауны и флоры и  $P/B$ -коэффициент

Количественное распределение первичной продукции, зоопланктона и зообентоса (рис. 3, 4 и 6) обнаруживают поразительное сходство. Что касается первичной продукции и фитопланктона, то совершенно ясно, что первая должна вполне соответствовать второй. Между поверхностным зоопланктоном и фитопланктоном также должна быть ясная зависимость. Связь между планктоном и донной фауной на первый взгляд не так непосредственна, однако к такому мнению можно прийти, если сравнить рис. 4 и 6. Наиболее показательно на этих картах повышение биомассы бентоса в западной части экваториального пояса, соответствующее повышению биомассы планктона в области противотечений. Как можно видеть на карте (рис. 6), изобента  $1 \text{ г/м}^2$  подходит очень близко к берегу, а на огромных пространствах ложа океана биомасса бентоса не свыше  $100 \text{ мг/м}^2$ ; на довольно обширных участках дна в центральной части океана она не превышает  $10 \text{ мг/м}^2$  (океанический минимум).

Коралловые рифы, по имеющимся данным, нарушают правильность этой схемы. Как сообщает в своей последней работе лучший знаток коралловых рифов и многолетний их исследователь Йонг (Yonge, 1963), коралловые рифы по продукции органического вещества являются среди тропических морей «оазисами в пустыне» Йонг полагает, что продукция живого кораллового

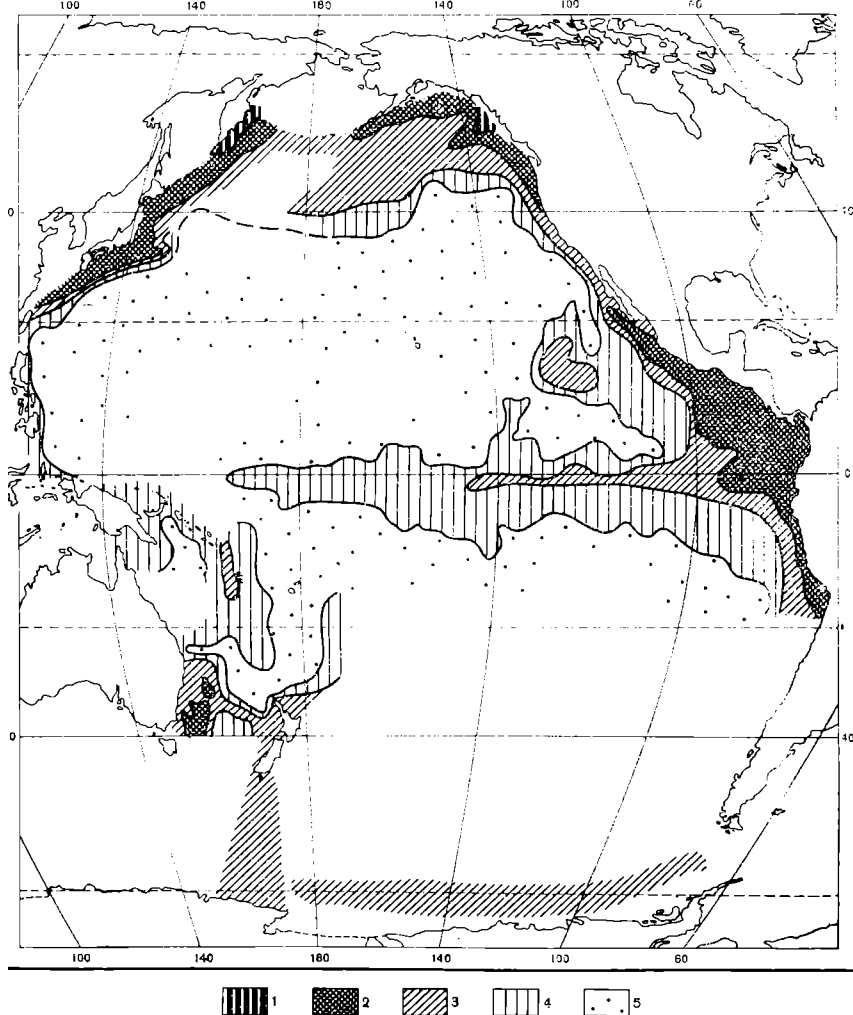


Рис. 3. Распределение первичной продукции (в мг углерода на м<sup>2</sup>) воды Тихого океана (по О. Кобленц-Милшке)

Условные обозначения	На поверхности	Во всем столбе воды	Условные обозначения	На поверхности	Во всем столбе воды
1	100	650	3	18—10	290—250
2	100—18	650—290	4	10—3	250—135
			5	3—1	135—76

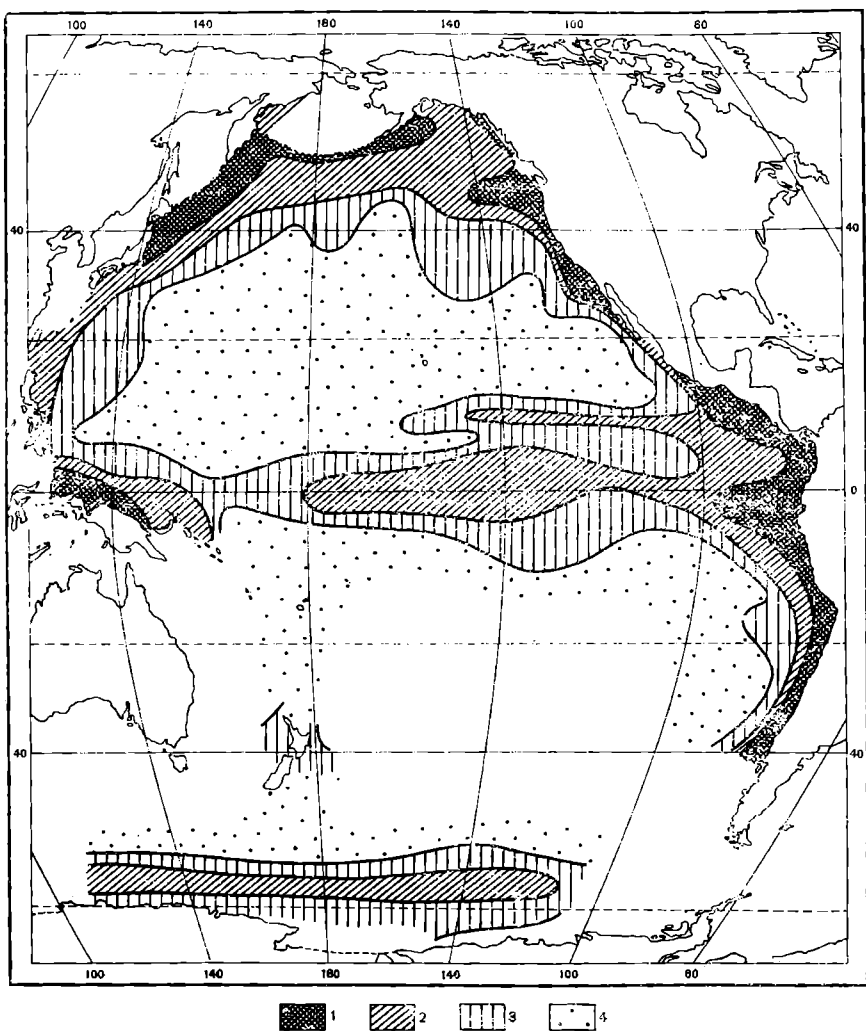


Рис. 4. Распределение биомассы зоопланктона (в  $мг/м^3$ ) в поверхностной зоне Тихого океана (составлено Богоровым и Виноградовым)

1 —  $>200$ ; 2 —  $100-200$ ; 3 —  $50-100$ ; 4 —  $<50$

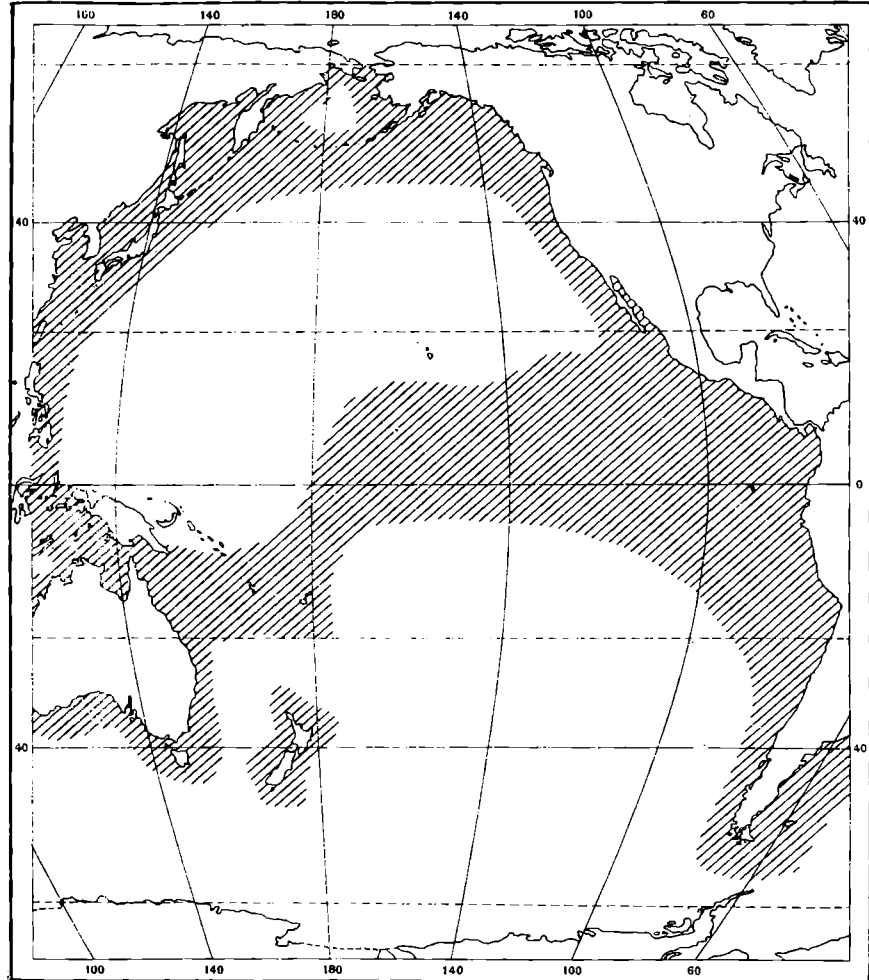


Рис. 5. Районы промысловых скоплений рыб в Тихом океане  
(составлено Т. Рассом)

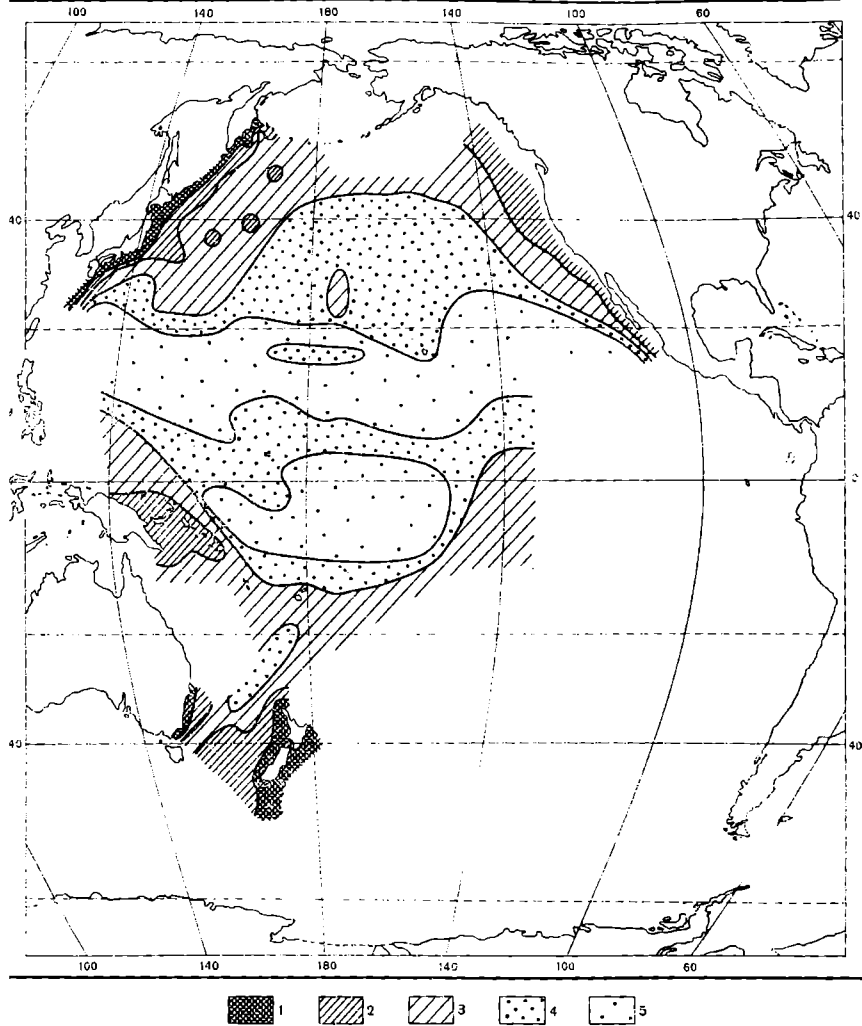


Рис. 6. Распределение биомассы бентоса (в  $г/м^2$ ) Тихого океана (по Беляеву)

1 —  $>10$ ; 2 —  $1-10$ ; 3 —  $0,1-1,0$ ; 4 —  $0,05-0,1$ ; 5 —  $<0,05$

полипника не уступает продукции наиболее продуктивных районов умеренной зоны.

Влияние береговых сгущений жизни на центральные части океанов не ощутительно, оно затухает в перитической зоне. За счет органических веществ, создаваемых фитопланктоном, в конечном счете существует все животное население океана. Очень показательно в этом отношении приведенное выше повышение биомассы бентоса в восточной части экваториальной зоны Тихого океана. Антарктические воды характеризуются высокой биомассой планктона, а на шельфе и высокой биомассой бентоса, при отсутствии в прибрежной зоне массовых концентраций жизни. Очевидно, источники пищи поступают из толщи воды в результате жизнедеятельности планктона.

Как видно из рис. 4, 5 и 6, изменения в распределении биомассы планктона и бентоса имеют различный характер. Биомасса планктона в поверхностном слое океана при продвижении от перитической и шельфовой зон в центральные части океана уменьшается примерно в 20—30 раз, а донной фауны — в миллионы раз. Это различие вполне закономерно, так как для планктона это только горизонтальное распределение, а для бентоса и вертикальное. Если присоединить данные и по глубинному планктону, то амплитуда количественных различий вырастает до нескольких тысяч раз, а возможно нескольких десятков тысяч раз, но не до миллионов раз, как для донной фауны. Вероятно, это происходит оттого, что глубинный планктон лучше обеспечивает в кормовом отношении планктоном верхних горизонтов, нежели бентос, особенно если учитывать систему вертикальных миграций планктона и распад в глубоких слоях моря органических остатков, поступающих сверху.

При всем том остается все же значительная неувязка. Если бентос кормится за счет самого планктона, то, учитывая растворимость последнего, да и без того, его количество явно недостаточно для прокормления бентоса. Откуда же донная фауна получает пищевые ресурсы? Прежде всего существенные ресурсы должны давать падающие на дно фекалии планктонных ракообразных, головоногих моллюсков, рыб и морских млекопитающих. Не являются ли эти ресурсы основными? Харт (Hart, 1934) указывал, что дно южной части Атлантического океана покрыто фекалиями ракообразных. Окутанные слизью, выделяемой кишечником, они противостоят быстрому разрушению и растворению и успевают опуститься на дно. Имеется и еще один источник пищевых ресурсов для донной фауны — трупы млекопитающих, головоногих и рыб, падающие сверху. Маккинтош и Браун (Mackintosh and Brown, 1956) рассчитали количество китов в Антарктике, и у них получилось, что 1 м<sup>2</sup> дна получает 0,28 г/м<sup>2</sup> таких остатков в год, а одного этого количества достаточно для существования палочного бентоса на ложе океана.

Таким образом, если сам планктон как таковой не является основным пищевым ресурсом для донной фауны океанического ложа, то опосредствованно через фекалии планктона, через головоногих, рыб и млекопитающих и их фекалии он дает пищу донной фауне. Как показал Г. М. Беляев (1964), зубы акул, клювы кальмаров, фигурально говоря, устилают дно океана.

Построение системы биологической структуры океана имеет важное значение, с одной стороны, как обобщенная схема продуктивных свойств галосферы, а с другой — представляет собой как бы генеральную таксацию для перспектив ее хозяйственного освоения.

## ЛИТЕРАТУРА

- Богоров В. Г. 1959. Биологическая структура океана.— Докл. АН СССР, 128, № 4.
- Зенкевич Л. А. 1948. Биологическая структура океана.— Зоол. ж., 27, вып. 2.
- Кобленц-Мишке О. И. 1965. Величина первичной продукции Тихого океана.— Океанология, № 2.
- Hart T. J. 1934. Phytoplankton of the South-West Atlantic. Discovery Repts, 8.
- Hentschel E. 1936. Allgemeine Biologie des Südatlantischen Ozeans.— Wiss. Ergebn. Atlant. Exped. «Meteor» II.
- Lohmann H. 1902. Die Coccolithophoridae. Eine Monographie der Coccolithen bildenden Flagellaten.— Arch. Protistenkunde, 1.
- Mackintosh N. A., Brown S. 1956. Preliminary estimates of the southern populations of the larger baleen whales.— Norsk. hvalfangst-tid., 9.
- Yonge C. M. 1963. The biology of Coral Reefs.— Advances Marine Biol., 1.

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОГЕОГРАФИИ ПЕЛАГИАЛИ

К. В. БЕКЛЕМИШЕВ

(Институт океанологии АН СССР)

### I

Рассмотрим причины, от которых зависит географическое распределение видов в пелагиали океанов<sup>1</sup>. Иными словами, рассмотрим 1) какие есть крупномасштабные участки среды обитания в пелагиали и 2) какие факторы способствуют фаунистическим и флористическим различиям этих участков. Надо сказать, что историческое объяснение географического распространения

<sup>1</sup> В рассмотрение входит лишь население, не нуждающееся в связи со дном или иным субстратом — океанические виды, большая часть популяций которых живет вдали от берегов в открытом океане. Кроме того, не рассматривается население «глубинных однородных вод».

пелагических видов почти не имеет опоры в фактическом материале и в основном умозрительно, как это видно на примере даже наиболее содержательных работ такого рода, вроде работы Бринтона (Brinton, 1962). С экологическим объяснением дело обстоит, как мы увидим, несколько лучше.

География подвижных субстратов сложнее, чем неподвижных. На твердых субстратах биотопы устойчивы во времени и пространстве. В океане же среда подвижна, и планктонное население все время несется вместе с течением и не обладает по отношению к воде способностью к горизонтальным перемещениям. Изучение пелагического населения требует знания его биотопов и их движений.

В океане непрерывно происходит турбулентное перемешивание воды. По данным Стоммела (Stommel, 1949) и Р. В. Озмидова (1959), в открытом океане всегда есть турбулентные вихри любого наперед заданного диаметра (верхним пределом служат размеры океанского бассейна). Они способствуют однородности микро- и мезораспределения планктона, т. е. делают существующие неоднородности неустойчивыми во времени. Могут ли в открытом океане все же существовать более или менее устойчивые биотопы и если да, что они должны собой представлять?

В недавнее время Озмидов (1965) рассчитал, что не все круговороты в океане одинаковы по энергосодержанию. Наиболее энергосодержащие круговороты являются также наиболее вероятными и устойчивыми; они более заметны на фоне остальных круговоротов. Оказалось, что эти наиболее устойчивые круговороты должны иметь диаметры следующих порядков: 10 м, 10 и 1000 км. В круговоротах первых двух размеров не могут возникнуть существенные биотопические (в первую очередь термогалинные) различия. Следовательно, в пелагиали открытых океанов устойчивые биотопы могут быть лишь размером порядка не менее 1000 км, т. е. масштаба океанической циркуляции. Трудно переоценить важность для экологии этого океанографического открытия. В частности, оно объясняет, почему в пелагиали не может быть такой биоценотической пестроты, как на дне или на суше. Планктонные биоценозы в открытом океане не могут быть мельче, чем порядка 1000 км.

Турбулентное перемешивание совершается тем легче, чем меньше градиенты плотности воды; через резкие плотностные границы между водными массами турбулентный водообмен невелик. Поверхность раздела между двумя водными массами, различающимися по плотности, все время меандрирует, колеблется вокруг своего среднего положения. Следовательно, также нестабильны в географических координатах и границы сообществ, населяющих эти воды. Кроме того, меандры могут отрываться, и крупные вихри воды (10—100 км) проникают в чужую водную массу. Постепенно они растворяются в ней полностью;



тем более это справедливо при мелкомасштабном турбулентном водообмене. В пелагиали, таким образом, возможно не только взаимное проникновение двух смежных биотопов, но и их вполне гомогенное смешение, чего на твердых субстратах быть не может. На дне и на суше смешение биотопов (да и то не гомогенное) может быть лишь казусом, вроде оползня. В пелагиали же это норма, и при таком смешении происходит не простое увеличение мозаичности, а образуется новый биотоп с промежуточными свойствами и со смешанным населением.

Как было сказано выше, существует различная вероятность повторного обнаружения того или иного круговорота в данном месте. Наиболее крупные круговороты, простирающиеся от берега до берега, существуют устойчиво (колеблются лишь их границы). В местах соприкосновения наиболее крупных круговоротов имеются 1) у обоих берегов океана — нейтральные области «ничейной» воды и 2) собственно зона их соприкосновения вдали от берегов, где поперек океана идет широтное течение. Совокупность круговоротов и нейтральных областей образует деформационное поле. В нейтральной области, расположенной вверх по течению, линии тока сходятся, гидрологические градиенты велики и турбулентный водообмен между круговоротами мал. В зоне соприкосновения линии тока более или менее параллельны, гидрологические градиенты меньше и водообмен между круговоротами больше. В нейтральной области ниже по течению линии тока расходятся, градиенты малы, и смешение вод очень велико.

Распространение видов, вообще говоря, может быть ограничено непреодолимыми преградами и неблагоприятными абсолютными значениями характеристик внешней среды. В пелагиали преградами являются места с резкими плотностными границами через которые водообмен ничтожен. В тех же местах, где гарантирован турбулентный перенос, распределение организмов может определяться «обычными экологическими факторами». В реальности существующих океанах относительная роль изоляции и внешних факторов такова: в областях схождения линий тока према принадлежит изоляции, в областях расхождения — абсолютным значениям характеристик, в зонах соприкосновения условия промежуточные, с увеличением роли изоляции вверх по течению.

Конкретные значения абиотических факторов в океане определяются зональными климатическими причинами. Наличие крупномасштабных круговоротов усиливает различия между зонами, приходящимися на разные круговороты, и, наоборот, уменьшает зональные различия отдельных акваторий внутри каждого круговорота. Именно внутри крупномасштабных круговоротов местная турбулентность поддерживает упомянутую выше однородность внешних условий. Более или менее обособленные друг от друга крупномасштабные круговороты со своими условиями в каждом из них — основные биотопы пелагиали.

Субполярные круговороты отличаются от субтропических («центральных») и тропических в основном температурными условиями. Высокая температура как причина видового богатства тропиков по сравнению с умеренными зонами часто декларируется, но механизм ее действия до сих пор не объяснен. В пределах же тепловодных круговоротов непосредственное влияние температурных различий на зоопланктон предположить труднее; возможно, что имеет значение характер изменения температуры с глубиной; но главную роль, насколько можно судить, играет продуктивность акватории. В теплых океанических водах наиболее продуктивны тропические круговороты (закрывающие в себе экваториальную водную массу), все нейтральные области (в Тихом океане числом десять) и периферические части субтропических круговоротов на границах с субполярными водами. Эти, более продуктивные акватории располагаются приблизительно в форме восьмерки, а пустые места в ней заняты серединами менее продуктивных субтропических круговоротов. Есть виды — очень четкие индикаторы трофности океанских вод<sup>1</sup>.

## II

При дальнейшем изложении нам потребуются следующие понятия, касающиеся видовых популяций (все определения этих понятий в отношении планктона являются видоизмененными соответствующих определений В. И. Беклемишева (1960), разработанных для суши): а) популяция — это совокупность особей одного вида, находящихся во взаимодействии между собой и совместно населяющих общий участок среды обитания, более или менее обособленный от участков, занятых другими популяциями вида, б) суперпопуляция есть популяция, непрерывно населяющая настолько большой участок среды, что самые размеры этого участка препятствуют взаимодействию удаленных друг от друга ее частей, в) субпопуляции — пространственно слабо обособленные внутривидовые единицы, отличающиеся большей или меньшей плотностью поселения особей. Отдельные популяции или субпопуляции, обладающие различными наборами генов или живущие в несколько различных внешних условиях, могут иметь генотипические или фенотипические особенности и рассматриваться как низшие таксономические категории (нашии, морфы), г) независимая популяция обладает полной способностью самовоспроизведения, так как собст-

<sup>1</sup> В восточных частях субарктического и тропических круговоротов Тихого океана в толще воды имеется обескислородный слой, граница которого тоже служит фаунистической границей. Аналогичные явления описаны и в других океанах. Есть основания думать (Haffner, 1952), что «кислородные» фаунистические границы более обязаны конкурентоспособности видов, чем их приуроченности к определенным концентрациям кислорода.

вешнего приплота вполне достаточно для ее поддержания, д) зависящая популяция способна к размножению, но без притока особей извне существовать не может, е) псевдопопуляция — есть группа особей, совершенно неспособная поддерживать свое существование за счет собственного приплота (будь то в силу отсутствия размножения или в силу выноса течением всех особей) и всецело обязанная своим существованием притоку особей извне, из других популяций своего вида, ж) функциональный комплекс популяций образуется независимыми популяциями (одной или несколькими) вместе с различными зависимыми популяциями, которые они сообща поддерживают. Совершенно аналогичные популяционные взаимоотношения имеют место и в функциональном комплексе субпопуляций в пределах суперпопуляции, если некоторые из субпопуляций существенно зависят от притока особей извне.

В пелагиали океанов у океанических видов отсутствует «кружево ареала», и поэтому они живут суперпопуляциями. Отдельные составляющие их субпопуляции в дальнейшем для краткости иногда называю популяциями, не забывая, однако, их настоящей природы.

Для того чтобы популяция океанического вида в пелагиали была независимой, необходимо, чтобы по меньшей мере минимально необходимая часть приплота не выносилась бы течениями и не рассеивалась по океану. Это условие соблюдается только при обитании в достаточно замкнутых круговоротах, и притом в крупных круговоротах, которые сами устойчиво сохраняют свое существование от года к году. Наличие таких круговоротов — необходимое условие существования независимых популяций, а значит и самих океанических пелагических видов (ср. Damas, 1905). Как уже указывалось, в каждой из основных климатических зон океана имеется хотя бы один такой круговорот.

Имеются океанические виды, у каждого из которых большая часть суперпопуляции обитает в узкой широтной зоне на периферии субтропического круговорота или в зоне соприкосновения субполярного и субтропического круговоротов. В этих зонах неустойчивых круговоротов, наоборот, через них проходят широкие течения, идущие через весь океан от одной нейтральной области к другой. Таким образом, большая часть особей этих видов непрерывно переносится в одном направлении, по пути разминаясь. Без притока особей извне специфическое население этих течений поддерживаться, однако, не может, а значит, тут расположены зависимые популяции этих видов. Независимые популяции специфических видов широтных течений располагаются вне этих течений, у края океана, в сравнительно очень небольших, но устойчивых круговоротах в нейтральных областях, часто близ островов или вокруг них (но, конечно, без контакта с дном).

Специфические виды, свойственные протным течениям, могут размножаться в этих течениях и, по-видимому, даже в некоторых частях нейтральных областей, расположенных вниз по течению, где течение расходится всером и теряет свою индивидуальность. Но еще дальше, где уже появляются воды следующего круговорота, рассматриваемые виды больше не встречаются. В какой-то части нейтральной области живут размножающиеся особи этих видов, чьи потомки уже обречены на гибель. Таким образом, здесь зависимая популяция переходит в псевдопопуляцию. Еще более яркий пример псевдопопуляции представляют стерильные потомки, живущие в предельных условиях вниз по течению от размножающейся части суперпопуляции (см., например, Mac Gowan, 1960).

Очень характерна следующая черта видов, населяющих зоны соприкосновения субполярных и субтропических круговоротов: их независимые субпопуляции (в нейтральных областях) живут в теплых водах, зависимые (в собственно зоне соприкосновения) — в умеренных, а псевдопопуляции живут в сильно смешанной воде вместе с субполярными видами. Палло, таким образом, резкое изменение термотолерантности у разных субпопуляций одного функционального комплекса. Более того, все особи более холодноводных субпопуляций — потомки сравнительно тепловодных особей. Вниз по течению происходит закономерное изменение физиологических особенностей этих видов.

В некоторых других случаях в крупномасштабных круговоротах вниз по течению закономерно меняются не (или не только) физиологические, а морфологические признаки видов. У евразийцы *Stylocheiron affine*, заселяющей в Тихом океане почти всю тропику, имеется, например, целых пять субпопуляций, различающихся морфологически (Brinton, 1962). Мне представляется наиболее вероятным, что это — фенотипические изменения, аналогичные цикломорфозу. По меньшей мере в одном случае есть основания полагать, что популяция вида (*Limacina elisina*), населяющего замкнутый субарктический круговорот в его более холодной части представленная одной формой, а в более теплой — другой, все время переходит из одной формы в другую по мере того, как течение носит эту популяцию по кругу.

В Северо-Тихоокеанском течении, по-видимому, тоже живут тщательно модифицированные субпопуляции еще одной категории видов. Замкнутых циркуляций в пределах этого течения нет, а значит, там не может быть независимой популяции ни у одного планктонного вида. Однако описаны формы (иногда даже видового ранга), населяющие только Северо-Тихоокеанское течение и не встречающиеся ни в нейтральной области у берегов Японии, и ни в одном из круговоротов, порождающих это течение (ни в субарктическом, ни в субтропическом). Как будто создается парадоксальная ситуация: самостоятельное суще-

ствование зависимых популяций пелагического вида. Выход, по-  
моему, может состоять в следующем. Каждая форма, найденная  
только в Северно-Тихоокеанском течении, обязательно имеет  
очень близко родственную форму либо в субарктическом, либо  
в субтропическом круговороте. Можно думать, что в Северно-Ти-  
хоокеанском течении живут местные зависимые субпопуляции  
видов, имеющих независимые субпопуляции в одном из кругово-  
ротов. В таком случае формы видового ранга, описываемые  
только из Северно-Тихоокеанского течения, должны быть сведе-  
ны в синонимику со своими видами-близнецами, описываемы-  
ми из круговоротов. Во всех случаях морфологическая близость  
таких парных видов очень велика, а некоторые из парных форм  
имеют внутривидовой ранг.

Биотопы пелагических видов не хаотичны, а имеют законо-  
мерное строение в форме деформационного поля, т. е. совокуп-  
ности круговоротов и нейтральных областей. Поэтому и про-  
странственное строение пелагических популяций тоже отли-  
чается правильностью. Налицо ситуация, описанная В. Н. Бек-  
лемишевым (1960, стр. 47) следующим образом. Наличие  
структуры внутри сложной популяции ведет к тому, что обме-  
особыми между субпопуляциями принимает более или менее за-  
кономерный характер, идет по более или менее определен-  
ным путям. Определенность этих путей особенно очевидна в случа-  
переноса особей постоянными течениями. В силу этого, супер-  
популяция обычно также обладает функциональной структурой  
напоминающей таковую функциональных комплексов популяций.

Из всего вышесказанного, в частности, видно, что без ра-  
смотрения морфологической и функциональной структуры по-  
пуляций невозможна никакая разумная биогеография пелага-  
ли. Необходимо учитывать все независимые популяции в зам-  
нутых циркуляциях, степень их связи с другими популяциями  
пути обмена воды и ее населения между частями функциона-  
льного комплекса популяций, отличать зависимые популяции  
псевдопопуляции и т. п. Нельзя относить всякое нахождение  
к ареалу вида: не все нахождение вида равнозначны. При  
оценке биогеографической природы вида основную роль игра-  
установление основы его ареала.

### III

Некоторые авторы (например, Glover, 1961) пишут, что не  
по различить экологию и биогеографию. Многие другие не  
таются это делать, приводя, например, в качестве эколо-  
ской характеристики вида определение «арктический» (выс-  
скажем, «холодноводный») и т. д. Это приводит к стран-  
путанице и неясности. Выход состоит в том, чтобы при био-  
графических рассуждениях опираться на форму ареала.

на экологические признаки, которые ее обуславливают. Без соблюдения этого правила нельзя выяснить, какие условия определяют географическое распределение видов. Аналогично, не следует при экологических суждениях подменять совокупность внешних условий и свойств видов обусловленными ими биогеографическими признаками.

Неоднократно упоминавшиеся выше основные крупномасштабные круговороты содержат в своих пределах первичные водные массы, которые здесь же и образуются под воздействием местных климатических факторов, и первичные пелагические сообщества, состоящие из независимых популяций различных видов. С биогеографической точки зрения, тут расположены основы их ареалов; основа ареала входит в состав области размножения вида в смысле Экмана (Ekman, 1953). Именно основы ареалов слагаются в главные биогеографические единицы.

В зонах соприкосновения круговоротов и в нейтральных областях образуются вторичные водные массы, возникающие в основном за счет смещения первичных, при меньшем влиянии зональных климатических факторов. Население является тут тоже смешанным и представляет собой вторичное сообщество, состоящее из зависимых популяций. С биогеографической точки зрения, тут расположены нестерильные области выселения, тоже входящие в состав области размножения.

Смещение во вторичных водных массах большого числа видов, имеющих основы ареалов в соприкасающихся круговоротах, придает вторичным сообществам биогеографический характер переходной зоны. Экологически переходные зоны являются экотонами между двумя соприкасающимися сообществами. Это, в частности, подтверждается наличием в переходных зонах небольшого числа специфических видов, которые, однако, имеют там (за небольшим исключением) лишь свои зависимые популяции, а независимые популяции они имеют в основах ареалов, расположенных на периферии какого-нибудь из смешивающихся круговоротов у островов или в нейтральных областях.

Существенно, что своеобразие экотона обязано не той же категории факторов, как своеобразие исходных смешивающихся биотопов, а в основном именно смещению последних. Таким образом, и условия существования специфических видов экотона вызваны взаимодействием двух сред обитания, а не закономерностями, аналогичными закономерностям, формирующим эти среды. По этой причине население пелагических экотонів мало своеобразно, и тем менее своеобразно, чем меньшее влияние зональных факторов на данную вторичную водную массу.

Таким образом, имеются следующие соображения, по которым экотонам не следует присваивать биогеографического ранга: а) они населены смесью видов двух соприкасающихся первичных сообществ, б) имеющееся специфическое население

существует в них именно благодаря переходному характеру экотопов, в) экотопы населены зависимыми популяциями<sup>1</sup>, и потому их население не образует самостоятельных участков живого покрова, которые могли бы быть выделены в биогеографические районы.

В конкрегных условиях переходные зоны очень различаются между собой по степени обособленности от круговоротов, соприкосновением которых они вызваны. Это видно и по гидрологическим, и по биологическим признакам. Переходные зоны тем лучше выражены, чем больше различаются материнские круговороты и чем больше развита сама переходная зона. Так, переходные зоны между тропическими и субтропическими круговоротами гораздо хуже выражены, чем между субтропическими и субполярными. Среди последних переходная зона в Тихом океане больше и лучше выражена, чем в Атлантическом. В субантарктической переходной зоне значительная часть воды участвует в замкнутом круговороте (циркумполярном), и в связи с этим субантарктика наиболее своеобразна и гидрологически, и фаунистически, хотя все же отличается смешанным населением при отсутствии специфических видов в очень многих таксономических группах. С другой стороны, ряд видов имеет в субантарктике независимые популяции, что сближает ее по этому признаку с настоящими биогеографическими районами; правда, таких видов немного.

В различных гидрологических условиях (по-видимому, наиболее часто в нейтральных областях) возникают псевдопопуляции пелагических видов. Возможно, что в одних и тех же местах могут находиться псевдопопуляции ряда видов сходной биогеографической природы. С биогеографической точки зрения, тут расположены стерильные области выселения (Ekmann, 1953). Стерильные области в океане аналогичны таким районам на суше, куда ветер регулярно заносит семена растений, но где они не могут прорасти. Таким образом, стерильные области не входят в ареал вида и не заслуживают упоминания при биогеографических построениях. Они не должны даже включаться в состав переходных зон. Стерильные области выселения видов являются объектом изучения лишь экологии, где рассматриваются как станции псевдопопуляций.

Существует не упоминавшаяся до сих пор особая категория видов: дальне-перитические виды, приуроченные к нейтральным областям и не заселяющие ни широтные течения, ни центры круговоротов (например, *Calanus helgolandicus* в Атлантическом океане, где широтное течение между нейтральными областями не выражено). С другой стороны, некоторые океанические виды не заходят из центров круговоротов в нейтральные области. Вместе с основами ареалов некоторых видов переходных зон

<sup>1</sup> Это, однако, относится не ко всем субантарктическим популяциям.

это создает значительное фаунистическое своеобразие нейтральных областей: кроме того, часть океанических видов имеет тут области выселения.

Таким образом, помимо перитических (и ледово-перитических) зон, которые здесь не рассматриваются, имеются следующие районы, подлежащие биогеографической классификации: а) основные круговороты с первичными сообществами, б) нейтральные области с дальне-перитическими сообществами; в восточных частях океанов они пространственно очень сильно развиты, в) переходные зоны со вторичными сообществами.

Вторичные сообщества, как уже говорилось, лишены биогеографического ранга и в числе биогеографических единиц самостоятельного значения не имеют. Дальне-перитические сообщества являются либо тропическими, либо смешанными. Специфические дальне-перитические виды все оказались тропическими. Вдоль каждого берега океана дальне-перитические сообщества сравнительно однородны и сильнее разделяются на восточные и западные. Первичные сообщества легко распадаются на арктобореальные, антарктические (в субполярных круговоротах) и тропические (в субтропических и тропических круговоротах).

Как видно из вышесказанного, устойчивыми биотопами, где могут удерживаться сообщества основных биогеографических районов пелагиали, являются крупномасштабные круговороты с соответствующими водными массами в их пределах. Вертикальная структура вод в них различна, а это ведет к их различной первичной продуктивности, к различному количеству фитопланктона (Семина, 1965; Беклемишев и др. 1966). Сравнение карты биогеографического деления пелагиали Тихого океана с картой количества фитопланктона показывает, что главное различие между круговоротами есть различие трофности. По-видимому, именно различная продуктивность в значительной мере определяет фаунистические и флористические различия круговоротов (особенно это касается различий между круговоротами в пределах тропиков, но и тут, возможно, играют роль сама структура вод и другие факторы).

Взаимодействие океанов и континентов приводит, в частности, к тому, что на фундаментальную широтную климатическую зональность накладывается зональность циркумконтинентальная (М. Безруков, 1964). Последняя проявляется и на дне океана, и на суше, и в пелагиали. В пелагиали циркумконтинентальная зональность (помимо наличия перитических зон над шельфами) идя по наличию нейтральных областей с их дальне-перитическими видами и по тому, что вблизи берегов границы даже чисто океанических видов уклоняются от широтного направления. Участки с циркумконтинентальным, а не широтным ходом границ океанических видов примерно совпадают с биотопами дальне-перитических сообществ — нейтральными областями.



В нейтральных областях и в крупномасштабных круговоротах находятся две главные категории основ пелагических ареалов: дальние-перитические и океанические. Поэтому пространственное расположение основных биогеографических единиц в пелагиали имеет черты не только широтной, но и циркумконтинентальной зональности, отражая строение деформационного поля.

## ЛИТЕРАТУРА

- Безруков П. П. 1964. Зональность и неравномерность осадкообразования в океане. В сб.: «Современные проблемы географии». М., Изд-во «Наука».
- Беклемишев В. П. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., **65**, вып. 2.
- Беклемишев К. В., Пейман А. А., Возженинская В. Б. 1966. В сб.: «Биологические ресурсы водоемов, пути их реконструкции и использования». М., Изд-во «Наука».
- Озмидов Р. В. 1959. Исследование среднemasштабного горизонтального турбулентного обмена в океане при помощи радиолокационных наблюдений за плавающими буями.— Докл. АН СССР, **126**, № 1.
- Озмидов Р. В. 1965. О некоторых особенностях энергетического спектра океанической турбулентности.— Докл. АН СССР, **161**, № 4.
- Семин Г. П. 1965. Закономерности, определяющие распределение количества фитопланктона (на примере Тихого океана).— «Вопросы гидробиологии», М., Изд-во «Наука».
- Brinlon E. 1962. The distribution of Pacific euphausiids.— Bull. Scripps Inst. Oceanogr., **8**, No. 2.
- Damas D. 1905. Notes biologiques sur les copépodes de la mer Norvegienne.— Publ. de Circonstance, **22**, p. 1—23.
- Eklman S. 1953. Zoogeography of the sea. London, Sidgwick and Jackson.
- Glover R. S. 1961. Biogeographical boundaries: the shapes of distribution.— Oceanography, Amer. Assoc. Adv. Sci., Publ. No. 67, M. Sears (Ed.), Washington, D. C.
- Haffner R. E. 1952. Zoogeography of the bathypelagic fish, Chauliodus.— Syst. Zool., **1**, No. 3.
- McGowan J. A. 1960. The relationship of the distribution of the planktonic worm, *Poecobius meseres* Heath, to the water masses of the North Pacific.— Deep-Sea Res., **6**, No. 2.
- Stommel H. 1949. Horizontal diffusion due to oceanic turbulence.— J. Marine Res., **8**, No. 3.

## ПЛАНКТОН И ВОДНЫЕ МАССЫ

В. А. ЯШНОВ

(Московский государственный университет)

Одной из самых характерных особенностей организмов планктона является, как известно, их способность находиться в воде во взвешенном состоянии. Многие зоопланктеры во время суточных миграций могут проходить довольно значительные рас-

стояния по вертикали, однако самостоятельные передвижения в горизонтальном направлении у них или полностью отсутствуют или развиты в слабой степени.

Скорость движения в воде организмов зоопланктона, даже среди наиболее подвижных видов, относительно мала. Измерения скорости движения копепоид и других представителей зоопланктона в природных условиях и при поставленных для этой цели экспериментах показали следующие результаты.

По опытным наблюдениям Харди и Байнбриджа (Hardy a. Bainbridge, 1954), самый распространенный представитель морских копепоид *Calanus finmarchicus* во время суточных вертикальных миграций поднимается со средней скоростью 15 м/час, а более крупная по размерам эвфаузида *Meganycitiphanes norvegica* — 93 м/час; максимальные скорости в течение короткого промежутка времени, равного двум минутам, достигали соответственно 66 и 173 м/час. Скорость опускания, естественно, была большей и равнялась в среднем для первого вида 47 м/час, а для второго вида — 128 м/час; максимальные скорости в течение короткого промежутка времени достигали, соответственно, 101 и 215 м/час.

По определению Мура (Moore, 1949), скорость движения другого вида копепоид — *Pleuromamma abdominalis* равнялась 110 м/час, а по данным Ватермана и др. (Waterman et al., 1939), скорость движения батипелагических декапод и эвфаузид колебалась от 29 (*Nematoscelis*) до 125 м/час (*Thysanopoda*), в среднем для 11 исследованных видов равнялась 67 м/час.

Если даже принять, что скорость движения в горизонтальном направлении у этих организмов равна скорости движения при вертикальных миграциях, а этого в природных условиях, разумеется, никогда не наблюдается, то и при этом допущении нельзя предположить больших передвижений организмов в горизонтальном направлении. Приняв скорость движения равной для копепоид 50 м/час, или 1,2 км/сутки, а для эвфаузид 100 м/час, или 2,4 км/сутки, нетрудно определить, что в неподвижной воде на преодоление расстояния в 100 км копепоиды должны были бы потратить около трех, а эвфаузиды около полутора месяцев, при условии безостановочности движения и полного прекращения питания. Разумеется, такого рода передвижения копепоид и эвфаузид совершенно невозможны, поэтому нет сомнения, что в течение всей своей жизни эти организмы зоопланктона могут самостоятельно продвигаться в горизонтальном направлении самое большее на несколько километров, а вероятнее всего на значительно меньшее расстояние.

Что же касается мелких видов зоопланктона, отличающихся слабым развитием органов движения, то для них и такие передвижения в горизонтальном направлении совершенно недоступны. При отсутствии движения самой воды эти организмы по

существованию всевремя находясь в одном и том же месте, так же как и лишённые органов движения различные представители фито- и зоопланктона.

Нахождения пелагических организмов на значительном расстоянии от коренных мест обитания являются следствием пассивного переноса морскими течениями, уносящими их на сотни и тысячи километров от ареалов размножения, от тех мест, где внешние условия являются наиболее благоприятными для их существования.

Скорость морских течений колеблется в значительных пределах. В большинстве случаев она измеряется десятками километров в сутки. Даже такое слабое течение, как Нордкапское, имеет скорость около 3,5—4,0 км/сутки, что значительно превосходит скорость движения копен и эвфаузид. Поэтому морские течения следует считать главнейшим фактором, определяющим распространение пелагических организмов.

Поверхностные и глубинные течения проникают в различные области Мирового океана, поэтому вполне понятно, что первые исследователи, изучавшие распространение пелагических организмов, считали их потенциальными космополитами. Этот взгляд, между прочим, отразился в тенденции считать виды, обнаруженные в различных океанах, идентичными видами, первоначально описанным по материалам, собранным в Атлантическом океане. Наиболее ярким представителем подобного рода представлений можно назвать Бэдо (Bedot, 1909), считавшего, что пелагические организмы свободно распространяются по всему Мировому океану с поверхностными течениями и что наблюдавшиеся различия между пелагическими фаунами отдельных районов должны рассматриваться только как временные. Несостоятельность подобных представлений в настоящее время не вызывает никаких сомнений (см., например, Бродский, 1957).

За последние 10—15 лет большое число видов зоопланктона, в том числе и самых обычных, в результате подробных морфологических и систематических исследований, было разделено на ряд близких, но по своим признакам хорошо определяемых видов. Так, например, *Calanus finmarchicus*, считавшийся ранее широко распространённым холодолюбивым космополитом (Ekman, 1935), в настоящее время разделен по крайней мере на шесть видов (Яшнов, 1955, 1957; Бродский, 1959). На четыре вида разделен самый обычный представитель салпа — *Salpa fusiformis* (Foxton, 1961). Таких примеров можно было бы указать еще много, так как трудно найти группу планктических организмов, в которой ревизия систематического положения отдельных видов не дала бы сходных результатов. В настоящее время нет оснований приписывать всеветное распространение каким-либо видам зоопланктона. Число видов так называемых «космополитов» постепенно уменьшается, и, надо думать, при

более детальных систематических исследований эта группа организмов планктона полностью исчезнет, как отдельная зоогеографическая группа. Отметим, что в этом, разумеется, нет ничего удивительного. Воды Мирового океана в различных районах по существу различны, и не только по температуре, солености и газовому составу, но также по содержанию ряда дополнительных веществ, встречающихся в таких незначительных количествах, что они стали известны только в самое последнее время. Однако эти дополнительные вещества, витамины, аминокислоты, метаболиты и т. п. играют большую роль в жизни не только организмов фитопланктона, но также и зоопланктона (см., например, Вату, 1964).

Значительным шагом вперед при выяснении причин и характера географического распространения пелагических организмов следует считать предложенное Экманом (Ekman, 1935) разделение области распространения какого-либо вида на область размножения, в которой он находит естественные условия своего существования, и область экспатриации (или стерильного выселения), где организмы могут некоторое время существовать, но не способны размножаться, поэтому их популяции обречены на гибель. В недавнее время К. В. Беклемишевым (1961) вполне обоснованно была выделена область нестерильного выселения, в которой организмы существуют только вследствие непрерывного приноса течениями, но где они еще не теряют способности размножаться. Хорошим примером, показывающим правильность выделения этой области, может служить нахождение *Calanus finmarchicus* в южной части Баренцева моря, где этот вид, размножающийся, как известно, в весенние месяцы, может существовать только вследствие непрерывного приноса новых популяций из Норвежского моря вместе с Нордкапским течением.

Эти три области в дальнейшем мы будем именовать областями размножения, иммиграции (нестерильного выселения) и экспатриации (стерильного выселения).

Для выяснения причин сезонных и годовых изменений границ распространения пелагических организмов весьма плодотворным явилось сформулированное в начале столетия понятие о водной массе, под которой понимается сравнительно большой объем воды, «обладающий в течение длительного времени почти постоянным и непрерывным распределением физических, химических и биологических характеристик, составляющих единый комплекс и распространяющихся как одно единое целое» (А. Добровольский, 1961). Каждая водная масса характеризуется составом и количественными соотношениями организмов пелагиали — планктона и пелагических рыб. Таким образом, на  $T-S$ -кривые, характеризующие определенные водные массы, можно наносить также распределение этих организмов, другими словами, получать  $T-S-P$ -диаграммы, показывающие тесную

зависимость распределения определенных организмов пелагиали от распределения водных масс.

Как известно, водные массы не сохраняются постоянными: под влиянием различных условий они по периферии могут переходить в различного рода течения или трансформироваться при проникновении в другие климатические зоны или при смешивании с водными массами иного происхождения. Организмы планктона могут служить точными индикаторами определенных водных масс и течений, в особенности в тех случаях, когда при смешивании различных водных масс примесь воды иного происхождения не может быть определена обычными физико-химическими методами.

Анализ  $T-S-P$ -диаграмм, впервые примененный Пикфордом (G. Pickford, 1946), с особым успехом в последние годы проводился Бэри сначала в австралийских водах в связи с изучением распространения туникат и других зоопланктеров, а затем в Северной Атлантике при изучении распространения ряда пелагических видов, преимущественно копепоид, в связи с распределением различных водных масс и переходных между ними областей (Bary, 1959, 1963, 1964). Наиболее существенные заключения, полученные Б. Бэри, можно сформулировать следующим образом.

При анализе  $T-S-P$ -диаграмм обнаруживается тесная зависимость между определенными водными массами и населяющими их организмами зоопланктона, несмотря на свойственные каждой водной массе пространственные и сезонные изменения температуры и солености. Для ряда видов границы водных масс являются также границами их распространения. Виды, способные переносить значительные изменения абиотических факторов среды, распространены шире и проникают в той или иной степени в области смешивания вод разного происхождения. На основе наблюдений в природе было определено, что изменения температурных условий по мере продвижения водной массы в меридиональном направлении не оказывают влияния на распространение ряда наименее чувствительных видов и, таким образом, их распространение связывается не с географической локализацией, а с распределением водных масс и системой течений. Для объяснения этих явлений высказывается предположение, что каждая водная масса должна обладать особым свойством (или совокупностью свойств), а виды зоопланктона должны отличаться выносливостью или невыносливостью к этому свойству. Различия в характере проникновения видов зоопланктона в зоны смешивания вод зависят от степени их устойчивости к свойствам той воды, в которую они переносятся из своего основного ареала.

Исследования Б. Бэри проводились по материалам, собранным на обширной области в поверхностных слоях воды (австра-

лифские сборы) или на глубине 10 м (сборы непрерывно действующим прибором Харди в Северной Атлантике). Однако такие же исследования можно также проводить и для выяснения зависимости вертикального распределения организмов планктона от распределения водных масс, расположенных на различных глубинах. Такого рода исследования проводились нами по определению характера распространения некоторых видов *Calanus* (Яшнов, 1961).

Далее рассматриваются примеры распространения некоторых обычных представителей планктона и выясняются причины этого распространения на основе изучения  $T-S-P$ -диаграмм.

Планктическая водоросль *Halosphaera viridis* широко распространена в Средиземном море, Атлантическом океане и связанных с ним северных морях. При рассмотрении соответствующих  $T-S-P$ -диаграмм можно установить, что она является элементом лузитанской флоры, ее нахождения в Северной Атлантике и прилежащих северных морях обусловлены пассивным переносом течением из основной области размножения, расположенной в Средиземном море. Атлантический океан представляет область иммиграции этого вида, северные районы Норвежского и Баренцева морей, а также Карское море и прилежащие районы Арктического бассейна являются областями экспатриации. Таким образом, *Halosphaera viridis* может служить индикатором не только средиземноморской водной массы, но также и тех, сначала крупных, а потом постепенно уменьшающихся ветвлений тепловодных течений, которые образуются при ее смешивании с другими водными массами.

К числу самых распространенных бореальных видов копепоид относится *Calanus finmarchicus*, область размножения которого лежит в северных районах Северной Атлантики. Вместе с тепловодными течениями этот вид проникает в Баренцево море и Баффинов залив; эти моря являются областями иммиграции *Calanus finmarchicus*, в которых он существует только благодаря непрерывному притоку новых популяций из основной области размножения. В Арктический бассейн этот вид вносится вместе с теплым течением из Гренландского моря. По мере продвижения на восток количество *Calanus finmarchicus* сначала медленно, а затем быстро уменьшается, и до центральных районов Арктического бассейна доносятся только ничтожные остатки популяций. Арктический бассейн является областью экпатриации этого вида, в которой он не размножается из-за суровых климатических условий. В Карское море *Calanus finmarchicus* проникает главным образом с течением, огибающим с севера Новую Землю. Отмечаются также крайне редкие находки этого вида в Белом море, в которое он проникает из Баренцева моря. *Calanus finmarchicus* может служить хорошим индикатором

проникновения атлантических вод в Арктический бассейн и баренцевоморских вод в Карское море и в виде исключения в Белое море.

Сифофора *Dinophyes arctica* в Атлантическом океане встречается преимущественно в глубоких слоях воды, в поверхностных, до глубины 100 м, как правило, отсутствует. Вместе с атлантическими водами сифофора проникает в северные моря и Арктический бассейн. В Норвежском море ее распространение связано с распространением атлантических вод. В Арктическом бассейне она встречается в значительных количествах в тепловодном промежуточном течении, проходящем севернее Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и Северной Земли, в небольшом количестве доносится до центральных районов Арктического бассейна, где все нахождение связано с распространением атлантических вод, как это отмечается на соответствующих  $T-S-P$ -диаграммах. Арктический бассейн является областью экспатриации этого вида.

Рассмотренные выше примеры, а также другие, ранее опубликованные, показывают тесную зависимость, обнаруживаемую по  $T-S-P$ -диаграммам, между распространением организмов пелагиали и распространением определенных водных масс и течений. Виды, наиболее выносливые к изменяющимся условиям среды, могут служить надежными индикаторами проникновения в какую-либо область вод того происхождения.

В заключение отметим, что анализ  $T-S-P$ -диаграмм можно плодотворно применять при определении границ биогеографических областей. Только при условии точного определения областей размножения, иммиграции и экспатриации массовых и характерных видов планктона можно получить ясное представление о положении этих границ и их пространственных и сезонных изменениях в течение года или многолетних периодов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Беклеминцев К. В. 1961. О пространственной структуре планктонных сообществ в зависимости от типа океанической циркуляции. — Океанология, 1, № 6.
- Бродский К. А. 1957. Фауна веслоногих рачков (Calanoida). М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Бродский К. А. 1959. О филогенетических отношениях некоторых видов *Calanus* (Copepoda) северного и южного полушарий. — Зоол. ж., 38, вып. 10.
- Добровольский А. Д. 1961. Об определении водных масс. — Океанология, 1, № 1.
- Яшинов В. А. 1955. Морфология, распространение и систематика *Calanus finmarchicus* s. l. — Зоол. ж., 34, вып. 6.
- Яшинов В. А. 1957. Сравнительная морфология видов *Calanus finmarchicus* s. l. — Зоол. ж., 36, вып. 2.
- Яшинов В. А. 1961. Водные массы и планктон. I. Виды *Calanus finmarchicus* s. l. как индикаторы определенных водных масс. — Зоол. ж., 40, вып. 9.

- Bary B. McK. 1959. Species of zooplankton as a means of identifying different surface waters and demonstrating their movements and mixing.— *Pacif. Sci.*, **13**, N 1.
- Bary B. McK. 1963. Temperature, salinity and plankton in the Eastern North Atlantic and coastal waters of Britain, 1957. III. The distribution of zooplankton relation to water bodies.— *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **20**, N 6.
- Bary B. McK. 1964. Temperature, salinity and plankton in the Eastern North Atlantic and coastal waters of Britain, 1957. IV. The species' relationship to the water body; its role in distribution and in selecting and using indicator species.— *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **21**, N 1.
- Bedot M. 1909. La faune eupélagique (Holoplancton) de la baie d'Anboino et ses relations avec celle des autres océans.— *Rev. Suisse Zool.*, **17**, N 1.
- Ekmann S. 1935. Tiergeographie des Meeres. Leipzig.
- Foxton P. 1961. Salpa fusiformis Cuvier and related species.— *Discov. rept.*, **32**.
- Hardy A. C. and Bainbridge R. 1954. Experimental observations on the vertical migrations of plankton animals.— *J. Mar. Biol. Ass.*, **33**.
- Moore H. B. 1949. The zooplankton of the upper waters of the Bermuda area of the North Atlantic.— *Bull. Bingham ocean. coll.*, N 12.
- Pickford G. E. 1916. *Vampyroteuthis infernalis* Chun. An archaic dibranchiate cephalopod.— *Dana rept.*, **29**.
- Waterman T. H., Nunnemacher R. F., Chace F. A. and Clarke G. L. 1939. Diurnal vertical migrations of deep-water plankton.— *Biol. Bull.*, **76** N 2.

## ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОКЕАНИЧЕСКОГО ЗООПЛАНКТОНА

М. Е. ВИННОГРАДОВ

(Институт океанологии АН СССР)

Все население водной толщи связано между собой целым комплексом взаимоотношений, главным образом трофических, образуя сложную саморегулирующуюся экологическую систему, различные звенья которой обеспечивают трансформацию значительной доли энергии в океане. Передача энергии с одних трофических уровней на другие и весь процесс круговорота веществ в океане в большой степени определяются характером вертикального распределения планктона — его количеством и составом на различных глубинах. Вполне очевидно также значение изучения вертикального распределения планктона и для более прикладных аспектов океанологии: рыбного промысла, подводной навигации и т. п.

Изучение распределения планктона в водах всей океанической толщи, включая и большие глубины, началось уже около 100 лет назад, но до последнего времени собранные материалы имели главным образом качественный характер и ограничивались глубинами 4—5 тыс. м. Количественные исследования



планктона всей океанической толще впервые получили широкое развитие в Советском Союзе. Они явились дальнейшим шагом в работах советской школы количественного изучения всего круга явлений и процессов, протекающих в океане, основа которой была заложена Л. А. Зенкевичем еще в 20-х годах. Сейчас, главным образом в результате экспедиционных работ «Витязя» «Оби», «М. Ломоносова», имеются обширные количественные данные о распределении планктона от поверхности вплоть до максимальных глубин океанических впадин, собранные в разных районах Тихого, Индийского и Атлантического океанов и в Антарктике.

Рассмотрение вертикального распределения планктона в разных районах океана на разных глубинах позволяет утверждать, что оно в первую очередь определяется количеством доступной пищи. Выработанное в поверхностной зоне органическое вещество проникает в глубины, лишенные света слои и служит пищей для населяющих их животных. По мере увеличения глубины количество усвояемого органического вещества неизбежно уменьшается. Соответственно должна уменьшаться и концентрация планктона. Однако изменение количества мезо- и макропланктона подчиняется различным закономерностям.

Сначала мы рассмотрим некоторые особенности изменения количества сетного мезопланктона, включая в него животных размером от 0,5 мм до 3 см. Это главным образом фитофаги или детритофаги и в меньшей степени мелкие плотоядные виды.

Сравнение вертикального распределения сетного планктона во всех трех океанах показывает, что уменьшение его количества с глубиной почти повсеместно имеет сходный характер и подчинено единым закономерностям (рис. 1).

Общее количество глубоководного планктона зависит главным образом от количества планктона в поверхностных слоях. Между количеством планктона в поверхностных (0—500 м) и глубинных (500—4000 м) слоях имеется постоянное соотношение, сохраняющееся на большей части акватории океана, как в высоких, так и в низких широтах. Количество сетного планктона верхнего 500-метрового слоя составляет около 65%, а слоя 500—4000 м — 35% от всего его количества в слое 0—4000 м.

Повсеместно максимальная концентрация планктона наблюдается в верхнем 100, реже 200-метровом слое, т. е. в водах поверхностной продуцирующей зоны, содержащей максимальное количество доступного органического вещества. Под эуфотической зоной в слое 100(200) — 800(1000) м количество мезопланктона убывает наиболее интенсивно. Это уменьшение происходит главным образом за счет того, что в этих слоях исчезает основная масса животных, непосредственно связанных с

поверхностной зоной и питающихся в ней. Глубже интенсивность убывания количества планктона уменьшается, оно в общем подчиняется экспоненциальной зависимости  $y = ae^{-kx}$ , где  $y$  — биомасса,  $x$  — глубина,  $a$  — коэффициент, связанный с количеством планктона в вышележащих слоях,  $k$  — коэффициент интенсивности убывания количества планктона с глубиной. Коэффициент  $a$  зависит от продуктивности поверхностных слоев, но и  $k$  несколько различен в высоких и низких широтах.

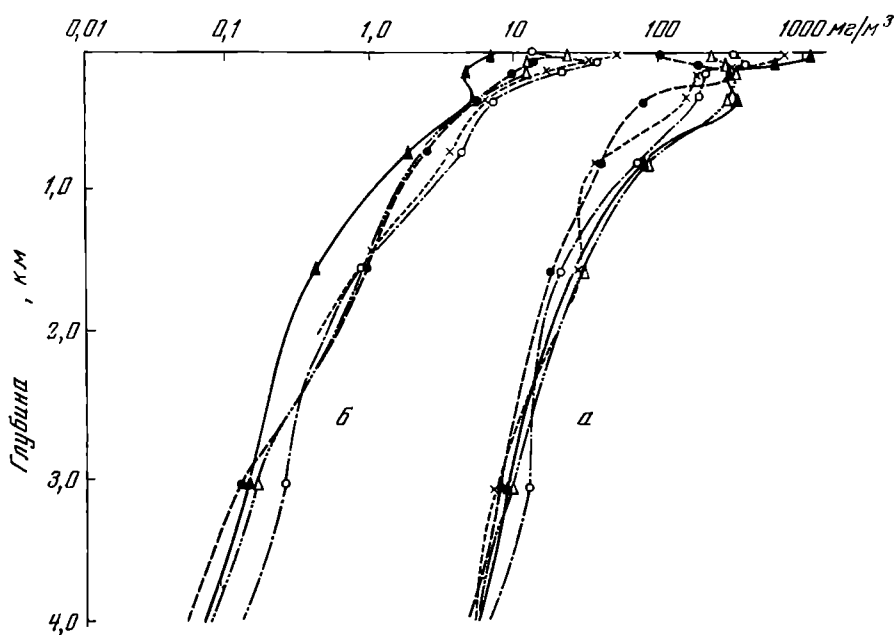


Рис. 1. Распределение биомассы мезопланктона (в  $\text{mg}/\text{m}^3$ ) на ряде станций в различных районах Тихого океана  
а — бореальные районы; б — тропические районы

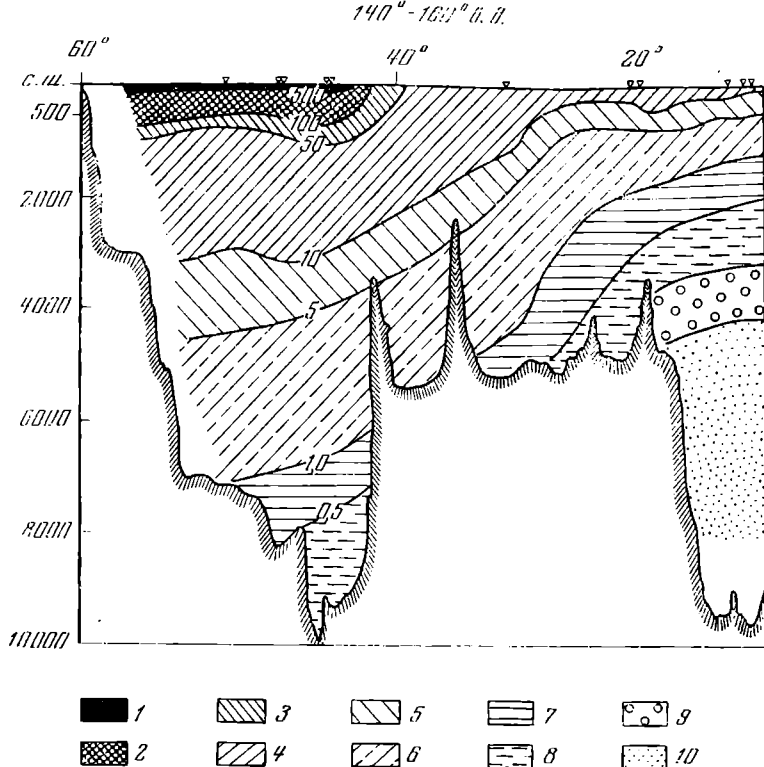
Для обследованных районов это уравнение имеет следующий вид:

эвтрофная северо-западная часть Тихого океана (Курило-Камчатская впадина)  $y = 56,2 e^{-0,65 \cdot 10^{-3}x}$ ;

олиготрофные тропические районы (Марианская впадина) —  $y = 1,82 e^{-0,85 \cdot 10^{-3}x}$ ;

прибрежные тропические районы (Бугенвильская впадина) —  $y = 5,74 e^{-0,85 \cdot 10^{-3}x}$ ;

южные умеренные районы (впадина Кермадек) —  $y = 7,8 e^{-0,65 \cdot 10^{-3}x}$ .



В среднем глубже 500—1000 м на каждый метр биомасса планктона уменьшается на 0,2—0,3% от ее величины в вышележащем слое и на глубине 6000—8000 м оказывается примерно в 1000 раз меньше, чем у поверхности.

Таким образом, необычайно низкая концентрация планктона в глубинных водах олиготрофных районов, когда его биомасса едва превышает  $0,01 \text{ мг/м}^3$ , оказывается вполне закономерной.

В результате в олиготрофных тропических районах слои с чрезвычайно низкой концентрацией планктона лежат на гораздо меньшей глубине, чем в продуктивных субполярных. Это может быть иллюстрировано картиной распределения биомассы планктона на меридиональном разрезе через Тихий океан (рис. 2). На разрезе бросается в глаза симметричное распределение биомассы планктона в северном и южном полушариях по отношению к экватору и обеднение тропической области по сравнению с субполярными, которое охватывает всю толщу вод океана. Распределение всей массы планктона на разных глубинах согласуется с представлением о широтной симметрии в биологии.

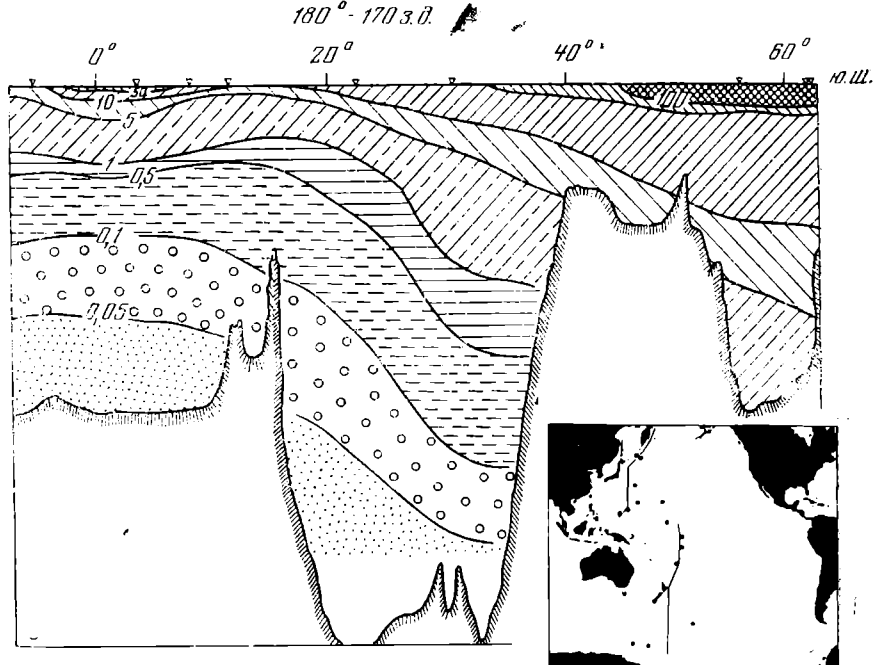


Рис. 2. Распределение биомассы мезопланктона на меридиональном разрезе через Тихий океан (в  $\text{мг/м}^3$ )

1 --  $>500$ ; 2 -- 500–100; 3 -- 100–50; 4 -- 50–10; 5 -- 10–5; 6 -- 5–1; 7 -- 1–0,5; 8 -- 0,5–0,1; 9 -- 0,1–0,05; 10 --  $<0,05$

ческой структуре океана, разработанным Л. А. Зенкевичем и В. Г. Богоровым.

Имеются районы, где обычное соотношение между количеством поверхностного и глубоководного планктона изменяется, а закономерная картина уменьшения его количества с глубиной нарушается. Обычно это происходит в том случае, когда в определенных слоях имеется адвективный или крупномасштабный турбулентный перенос вод из одного района в другой, сильно отличающийся от первого по продуктивности. Особенно четко это прослеживается в некоторых достаточно обширных олиготрофных тропических районах, подверженных сильному влиянию адвекции вод высокоширотного происхождения. Воздействие этих вод в Тихом океане может быть прослежено более чем на 1000 миль от границы субполярных областей.

Проликая в тропическую область, глубинные воды высоких широт вносят с собой относительно богатый планктон. По мере продвижения к экватору и трансформации этих вод высокая концентрация планктона в них снижается за счет его отмирания

и выедания. Однако продукты жизнедеятельности планктона, его остатки да и он сам служат пищей глубоководным организмам, обитающим на глубинах тропической области. Благодаря этому поддерживается повышенная концентрация планктона в слоях адвекции.

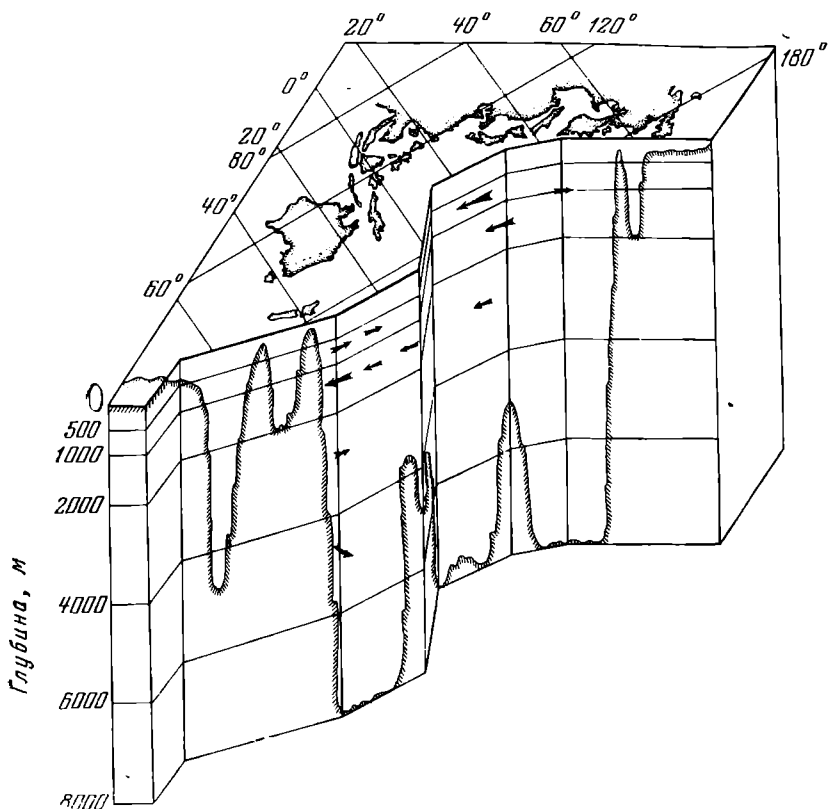


Рис. 3. Схема меридионального переноса глубинных вод, полученная на основании анализа вертикального распределения планктона

Естественно, что в таких районах количество планктона на глубинах адвекции будет зависеть не только от количества органического вещества, продуцируемого в поверхностных слоях, но и от приносимого из более продуктивных областей. При этом количество планктона в слое 500—4000 м может вдвое превышать его количество в слое 0—500 м.

Обратное влияние оказывают воды,двигающиеся из низкопродуктивных районов в высокопродуктивные.

Влияние глубинных вод, проникающих из умеренных широт в тропическую область, неодинаково в разных районах океана,

так как неоднородна интенсивность потоков этих вод. Изучение вертикального распределения планктона в районах, подвергающихся воздействию адвективного переноса, позволяет подойти к решению обратной задачи — определению некоторых элементов глубоководной циркуляции на основании распределения планктона. Такая попытка представлена на рис. 3, где на разрезе показано наличие северных и южных меридиональных составляющих течений, о существовании которых можно судить, основываясь на особенностях распределения планктона.

Такова картина количественного распределения животных мезопланктона.

Посмотрим теперь как распределены более крупные животные, играющие существенную роль в пищевом балансе океана и представленные главным образом плотоядными формами — трупоедами и хищниками различных порядков. К сожалению, имеющиеся материалы позволяют нам дать только самые грубые, обобщенные количественные характеристики для этой группы животных. Мы можем сравнивать только осредненные данные по большому числу станций, что тем не менее позволяет оценить роль макропланктона на разных глубинах в высокопродуктивных и низкопродуктивных районах.

Вертикальное распределение макропланктона подчинено иным закономерностям, чем распределение мезопланктона. Его количество достигает максимума не в поверхностных слоях, а на промежуточных глубинах. Как видно из табл. 1, в олиготрофных тропических районах количество макропланктона мало, а слой его наибольших концентраций охватывает глубины 200—1000 м. Здесь его биомасса составляет до 25% от общей массы планктона. Ниже 1000 м количество макропланктона резко уменьшается, а глубже 2000 м он почти отсутствует.

Таблица 1

Средняя биомасса (в  $мг/м^3$ ) мезо- и макропланктона в экваториальных (12 с. ш.—12° ю. ш.) и тропических (40 с. ш.—12° с. ш. и 12 ю. ш.—40° ю. ш.) районах Тихого и Индийского океанов (среднее по 32 станциям)

Глубина, м	Весь зоопланктон		Макропланктон			
	тропические районы, $мг/м^3$	экваториальные районы, $мг/м^3$	тропические районы		экваториальные районы	
			$мг/м^3$	% от веса всего планктона	$мг/м^3$	% от веса всего планктона
0—50	27,6	63,5	0	0	0	0
50—100	25,9	67,5	0	0	15,2	22,5
100—200	14,7	19,1	0	0	0,3	1,6
200—500	7,6	10,0	0,8	10,5	2,2	22,0
500—1000	6,4	7,9	1,6	25,0	2,7	34,2
1000—2000	2,1	7,1	0,3	14,2	5,9	71,0
2000—4000	0,40	0,25	0	0	0,02	8,0

В эвтрофных экваториальных районах концентрация макропланктона значительно выше и охватывает больший диапазон глубин. Уже в слое 200—500 м биомасса макропланктона составляет почти 25% от биомассы мезопланктона, в слое 500—1000 м эта величина увеличивается до 34%, а в слое 1000—2000 м количество макропланктона в пять раз больше, чем количество сетного планктона. Общее количество макропланктона в экваториальных районах мало изменяется во всем интервале глубин от 200 до 2000 м, но на больших глубинах его делается чрезвычайно мало.

В высокопродуктивных субполярных районах макропланктон играет существенную роль среди населения пелагиали по крайней мере до глубины 4000 м.

Скопления крупных плотоядных животных (креветок, рыб, головоногих) существуют как за счет планктона и органических остатков, опускающихся из продуцирующей поверхностной зоны, так и за счет собственных активных миграций в поверхностную зону. Именно в наиболее продуктивных экваториальных районах регулярно наблюдаются особенно мощные и многослойные звукорассеивающие слои, совершающие миграции большой амплитуды (Воропина, 1964; Dietz, 1948). Плотоядные животные создают своеобразный фильтр, как бы живую сеть, растянутую под продуцирующей зоной всего океана и потребляющую основную массу органики, продуцируемой в поверхностных слоях. Поэтому в более глубокие слои воды проникает лишь очень малое количество пищи, и они оказываются особенно бедны планктоном. В низкопродуктивных тропических районах этот фильтр маломощен и тонок, но в продуктивных экваториальных и субполярных районах достигает большой мощности.

В тропических районах, где основным видом регулярных перемещений животных поверхностной зоны являются суточные миграции, т. е. миграции сравнительно небольшой амплитуды (не более 500—800 м), фильтр плотоядного макропланктона концентрирован и непосредственно прижат снизу к продуцирующим слоям. В нем самая велика роль мигрирующих форм. В субполярных районах основная масса верхнеинтерзональных видов, откармливающихся в поверхностной зоне, совершает сезонные и возрастные миграции огромной амплитуды — в 2000 и более м. Не только зимой, но и летом значительная часть их популяций рассеяна в глубинных водах и может служить пищевой базой для глубоководного планктона. Поэтому относительная концентрация макропланктона в подповерхностных слоях меньше и он более равномерно распределен по глубине. Такое различие в распределении плотоядных животных, видимо, и служит главной причиной различного темпа убывания с глубиной количества сетного планктона в тропических и субполярных районах, о котором мы уже упоминали выше.

Очевидно, что среднеглубинные скопления возникают не только у макропланктонных плотоядных животных, но и у крупных нектонных форм, питающихся ими. Это может приводить, в частности, к появлению в промежуточных слоях под поверхностной зоной промысловых скоплений среднеглубинных рыб. В конечном итоге нектонные формы существуют за счет органического вещества, образующегося в продуцирующей зоне, но так как их жизненный цикл длиннее, чем жизненные циклы предыдущих звеньев трофической цепи, то их общая биомасса может быть сравнительно большой, сравнимой или даже превышающей разовую биомассу планктона в поверхностной зоне.

То, что количество доступных пищевых ресурсов определяет количественное распределение планктона и изменение этого количества с увеличением глубины, не вызывает сомнений.

Но с глубиной меняется не только количество планктона, но и его видовой состав и биологические (морфологические, физиологические и т. д.) особенности.

Изучение вертикального распределения целого ряда групп пелагических животных показало, что количество видов уменьшается с глубиной в меньшей степени, чем численность. Благодаря этому с глубиной возрастает стабильность сообществ. Высокая стабильность глубоководных сообществ дает им возможность существовать при меньшем количестве энергии, поступающей в систему, т. е. при большей бедности пищевых ресурсов.

Имеет место чередование слоев доминирования различных плотоядных групп, причем каждый максимум часто создается каким-нибудь одним видом, что особенно четко прослеживается в более бедных фаунистически субполярных районах. Имея в виду принцип «конкурентного исключения», чередование слоев доминирования видов со сходным спектром питания говорит о том, что обеспеченность пищей оказывается основным фактором, ограничивающим развитие планктона.

Рассмотрение воздействия различных факторов, однозначно изменяющихся с увеличением глубины (освещенность, давление, пищевые ресурсы), заставляет признать, что фактором, накладывающим наибольший отпечаток на морфологию глубоководных животных, является приспособление к существованию в условиях крайней ограниченности пищевых ресурсов, стремление к сокращению всеми возможными путями энергетических затрат.

Можно приблизительно оценить количество исходной органики (первичная продукция), приходящейся на единицу веса консументов в поверхностных и глубинных слоях воды.

Используя данные О. И. Кобленц-Мишке (1965) о величине первичной продукции в разных районах океана и наши материа-



лы о биомассе планктона на разных глубинах в разных районах океана, а также данные В. А. Яшнова (1939) и Е. Стимана-Нильсена (Steeman-Nielsen, 1957) при пересчете биомассы на продукцию и считая вслед за Райли (Riley, 1951), что глубже 200 м (точнее, глубже  $\sigma_t = 26,5$ ) попадает лишь 1/10 часть органического вещества, продуцируемого в поверхностной зоне, можно подсчитать, что как в тропической, так и в субполярных зонах животные, обитающие на глубине 200—1000 м, в среднем на единицу биомассы получают в 10—15 раз меньше органического вещества, чем животные поверхностных слоев. Если же сравнить пищевой баланс поверхностных животных и животных, обитающих глубже 1000 м, то это различие будет еще большим.

Адаптацией к существованию в условиях крайне скудных пищевых ресурсов и определяются, в основном, те морфологические изменения, которые происходят у глубоководных пелагических животных.

В богатых пищей поверхностных слоях энергетические потери обычно легко могут быть восстановлены за счет увеличения интенсивности питания. В бедных пищей глубинных водах это часто оказывается невозможным.

У фильтраторов энергетические затраты на процесс фильтрации возмещаются только в том случае, если количество усвояемого органического вещества в воде превышает 20  $\text{мкг/л}$  — 10  $\text{мкг/л}$  (Jørgensen, 1955, 1962; Сушеня, 1964). Фактически эта величина в глубинных слоях колеблется от 0 до 70  $\text{мкг/л}$ . Основной адаптацией фильтраторов к существованию в бедных пищей слоях оказывается уменьшение размеров тела.

Более существенные морфологические изменения происходят у плотоядных животных. Стремление к уменьшению энергетических затрат ведет к переходу от активного преследования добычи к ее пассивному ожиданию. Это, с одной стороны, приводит к редукции органов и тканей, связанных с активным движением (мускулатуры, скелета, дыхательной и выделительной систем, некоторых органов чувств), которая одновременно должна обеспечивать создание нейтральной плавучести тела, а с другой — способствует развитию приспособлений для пассивного облова максимально большого пространства или заглатыванию максимально большой добычи. В результате появляются удивительные, высокоспециализированные, иногда кажущиеся «дегенеративными», формы. Естественно, что у групп, существенно меняющих способ питания при уходе на глубины, что характерно прежде всего для активных хищников (рыбы, головоногие), морфологические изменения выражены наиболее резко и таксономическая обособленность глубоководной фауны особенно велика. Наоборот, у менее активных хищников поверхностных слоев (Chaetognatha, Ctenophora) при переходе

к глубоководному образу жизни существующих морфологических изменений не происходит и, следовательно, таксономическая обособленность глубоководной фауны выражена в меньшей степени.

Насколько приспособленность к обитанию в условиях пищевого дефицита определяет количественное развитие глубоководной фауны? Ответ на этот вопрос даст рассмотрение данных табл. 2, где сравнивается относительное изменение количества Copepoda (количество в каждом слое облова в % от количества в предыдущем слое) в различных районах океана и в глубоководных бассейнах, частично отчлененных от океана, в которых в силу необычного термического режима и происхождения глубинных вод настоящая абиссальная фауна отсутствует, а ее место занимают «псевдоабиссальные» виды. Легко видеть, что в открытом океане убывание фауны идет постепенно до наибольших глубин, в то время как в трех изолированных бассейнах количество планктона резко падает на глубинах, расположенных ниже зоны обитания основной массы интерзональных видов. Интерзональная (псевдоабиссальная) фауна количественно не может сравниться с настоящей абиссальной фауной, обитающей на тех же глубинах в океане, так как она не адаптирована к столь полному использованию имеющихся скудных пищевых ресурсов.

Таким образом, величина пищевых ресурсов, уменьшающаяся от поверхностных слоев в глубину, не только определяет количественное развитие планктона на разных глубинах, но в значительной степени и особенности его качественного распределения, а также морфологические особенности и таксономическую обособленность глубоководной фауны.

Таблица 2

**Изменение с глубиной относительного количества копепоид в открытом океане и бассейнах с изолированными глубинами (численность в слое в % от численности в вышележащем слое)**

Глубина, м	Открытый океан			Изолированные бассейны				
	северо- западная часть Тихого океана *	тропичес- кий Тихий океан *	тропичес- кий Индий- ский океан *	Норвеж- ское море →	Централь- ный По- лярный бассейн **	Средиземное (Ионическое) море ***		Японское море ****
						Зима	Лето	
0—50								
50—100	63,5	93,1		29,2	92,5	91,5	53,0	58,4
100—200	30,6	67,0	64,5	33,6	105	71,5	49,3	35,0
200—500	80,5	52,3	31,0		27,1	37,1	26,1	137
500—1000	16,2	40,0	61,0	160		8,8	27,0	56,4
1000—2000	59,0	28,5	18,7	5,1	5,8	3,5	4,7	3,1

\* По оригинальным данным.

\*\* Бродский, 1957; Никитин, 1957.

\*\*\* Грегс, 1963.

\*\*\*\* Бродский, 1957 с изменениями.

- Бродский К. А. 1957. Фауна веслоногих рачков (Calanoida) и зоогеографическое районирование северной части Тихого океана и сопредельных вод. Изд-во АН СССР.
- Бродский К. А. и Никитин М. М. 1955. Гидробиологические работы. Материалы наблюдений научно-исследовательской дрейфующей станции 1950—1951 гг., т. 1. Л., Изд-во «Морской транспорт».
- Воронова П. М. 1964. Распределение макропланктона в водах экваториальных течений Тихого океана.— Океанология, 4, № 5.
- Гресе В. Н. 1963. Зоопланктон Иошического моря.— Океанол. исследования, № 9, Изд-во АН СССР.
- Кобленц-Мишке О. И. 1965. Величина первичной продукции Тихого океана.— Океанология, 5, № 3.
- Сушения Л. М. 1963. Эколого-физиологические особенности фильтрационного типа питания планктонных ракообразных.— Тр. Севастоп. биол. ст., 16.
- Яшинов В. А. 1939. Планктическая продуктивность юго-западной части Баренцева моря.— Тр. ВНИРО, IV.
- Dietz R. S. 1948. Deep scattering layer in the Pacific and Antarctic oceans.— J. Marine Res., 7, N 3.
- Jørgensen C. B. 1955. Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates.— Biol. Rev., 30.
- Jørgensen C. B. 1962. The food of filter feeding organisms. Rapp. et proc. -verbaux aux reunions.— Conseil internat. explorat. mer., 152.
- Østvedt O. J. 1955. Zooplankton investigation from weather ship «M» in the Norwegian Sea, 1948—1949. Hvalradets, Skr., N 40.
- Riley G. A. 1951. Oxygen, phosphate and nitrate in the Atlantic Ocean.— Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 13, art. 1.
- Steemann-Nielsen E. and Jensen E. A. 1957. Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans Gal. Rept., 1.

## ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ДОННОЙ ФАУНЫ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ В ОКЕАНЕ

М. Н. СОКОЛОВА, А. А. НЕЙМАН

(Институт океанологии АН СССР и Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии — ВНИРО)

Одной из задач экологии является установление причин, по которым в каждом месте живут именно данные виды, а не какие-нибудь иные, и именно в существующем соотношении. Задача эта сложна. В отношении населения дна она может быть решена следующим образом: с одной стороны, нужно провести зоогеографический анализ фауны, а с другой стороны, следует выяснить, почему из всех видов данного происхождения в каждом месте преобладают виды определенного экологического облика.

В настоящей работе предпринята попытка выполнить в основном вторую задачу, а именно: проследить закономерности

распределения трофических группировок и образования трофических зон на дне океана. Для выполнения работы были привлечены данные по исследованию способа питания и состава пищи примерно у 2 тыс. экз. глубоководных донных беспозвоночных, относящихся к 83 видам, и количественные и качественные сборы бентоса с глубин свыше 3000 м на 240 станциях в Тихом океане и 75 станциях в восточной половине Индийского океана и материал 300 станций с шельфа.

На большей части дна океана нет продуцентов, и донные животные не только оторваны от них, но зачастую обитают на большом расстоянии от продуцентов. В океане основным источником пищи для донных беспозвоночных является органическое вещество, созданное благодаря фотосинтезу в верхней продуцирующей зоне океана.

Остатки органического вещества, синтезированного фитопланктоном, которые достигают дна и непосредственно служат пищей донным животным, мы будем условно называть детритом. Детрит может быть или взвешен в придонном слое воды, или осажден на поверхности дна, или находиться в толще грунта. Этим трем состояниям детрита соответствуют три основные группировки нехищных донных животных: 1) сестоноеды — потребители взвешенного детрита, 2) отсортировывающие детритоеды — потребители детрита с поверхности грунта, 3) безвыборочные детритоеды — потребители детрита из толщи грунта.

Перечисленные группировки мы называем пищевыми, или трофическими. Эта классификация учитывает прежде всего источник пищи (точнее состояние потребляемого детрита), а затем уже способ захвата пищи.

Трофические типы донных биоценозов выделяются по признаку преобладания в них по весу животных, относящихся к какой-либо одной трофической группировке.

Участок среды обитания, а в нашем конкретном случае — участок дна, занятый биоценозами одного трофического типа, мы называем трофической зоной. Трофическая зона во всех своих частях характеризуется сходными условиями питания, т. е. сходным количеством, качеством и степенью доступности пищи.

Органическое вещество, синтезированное фитопланктоном, при прохождении толщи воды по дороге ко дну неоднократно используется различными организмами и при этом подвергается интенсивной переработке, ведущей к изменению его химического состава. Однако органическое вещество, выпадающее в осадок, в целом далеко от состояния биохимической стабилизации. Оно еще способно к биохимическим преобразованиям, и поэтому на его основе развиваются донные беспозвоночные и бактерии.

В донных отложениях на абиссальных глубинах аккумулируется 0,04—0,01%  $C_{орг}$  от первичной продукции, а на мелководье — около 2% от органического вещества фитопланктона.

Основные закономерности распределения и состава органического вещества в донных отложениях определяются величиной первичной продукции, скоростью осадконакопления, размерами и морфологическими особенностями бассейна.

В океане наиболее общей закономерностью распределения органического вещества в осадках является тяготение его повышенных концентраций к мелкоалевритовым и иллитовым осадкам периферической части океана, где высока продукция и более интенсивно осадконакопление. В тонкодисперсных осадках центральных частей океана при низкой продукции и минимальной скорости осадконакопления концентрация органического вещества понижена.

Аналогичным путем по океаническому типу распределяется органическое вещество в донных осадках котловин обширных краевых морей.

В пределах шельфа распределение органического вещества, тесно связанное с особенностями механической дифференциации осадочного материала, определяется шириной материковой отмели и выраженностью кромки шельфа. При этом наиболее общей закономерностью является уменьшение содержания органического вещества в более грубых осадках шельфа. При достаточно широком шельфе в середине его нередко образуется зона накопления тонкодисперсных осадков, обогащенных органическим веществом.

По мере уменьшения ширины шельфа эта зона осадконакопления сужается и даже исчезает совсем. От крутизны перехода шельфа в склон зависит степень развития на кромке шельфа зоны грубых осадков.

Различия в распределении и преобразовании органического вещества донных осадков в разных частях океана приводят к тому, что в обширных областях океана для донного населения создаются резко различные условия питания, которые мы определяем как эвтрофные и олиготрофные.

Олиготрофные условия для донных животных создаются при очень малых скоростях осадконакопления (0,1—0,3 мм за 1000 лет) и низкой концентрации органического вещества ( $C_{орг}$  обычно менее 0,25%), разлагающегося главным образом на поверхности осадка и захороняющегося в глубоко преобразованном недееспособном состоянии. При этом, вследствие малого поступления органического вещества, осадки характеризуются резко окислительной обстановкой (+400 +600 мв) и соответственно резко увеличенной мощностью верхнего окисленного слоя (от 1 до 10 м и более)

В олиготрофных условиях наиболее выгодным для донных беспозвоночных оказывается питание взвешенными пищевыми частицами, а затем уже осевшими частицами, находящимися на самой поверхности осадка. Питание из толщи грунта в этих условиях оказывается наименее выгодным, так как в толще осадка органическое вещество находится в глубоко преобразованном состоянии и не представляет пищевой ценности. Поэтому в олиготрофных условиях среди донных беспозвоночных доминируют сестоноядные животные, а из детритоядных — встречаются в основном животные, тонко отсортировывающие детрит с поверхности осадка. Детритоеды, безвыборочно заглатывающие грунт из его толщи, встречаются редко или не встречаются совсем.

Олиготрофные условия имеют место преимущественно в областях распространения красных глубоководных глин, а также пелагических известковых фораминиферовых илов. Они создаются в океане, в областях, наиболее удаленных от материков, где практически отсутствует поступление пищевого материала со сносом, и одновременно находящихся в географической зоне с низкой первичной продукцией, что обуславливает очень малое поступление пищевого материала из поверхностных слоев воды. В Тихом океане намечаются две обширные олиготрофные области — северная и южная, располагающиеся в центральных частях океана к северу и к югу от области экваториальных вод, в пределах наиболее бедной по продуктивности Тропической области. Северная из них меньше — она простирается примерно до  $30^\circ$  с. ш., а южная — примерно до  $60^\circ$  ю. ш.

Характерно, что биомасса бентоса в олиготрофных условиях составляет меньше  $0,05 \text{ г/м}^2$ , а нередко и меньше  $0,01 \text{ г/м}^2$ .

Эвтрофные условия для донных беспозвоночных создаются при значительных скоростях осадконакопления (до 30 мм за 1000 лет и более), при более или менее высокой концентрации органического вещества ( $C_{\text{орг}}$  более 0,25% и до 1,0—1,5%). Разложение органического вещества протекает в толще осадка, поскольку оно быстро захоранивается, будучи еще в дееспособном состоянии. При этом, вследствие энергичного распада органического вещества в толще осадка, осадки характеризуются нейтральными или восстановительными условиями ( $\pm 70$  и  $-180$ ;  $-338 \text{ мв}$ ), окислительная обстановка может складываться лишь в верхних слоях осадка (до  $+300 \text{ мв}$ ). Соответственно верхний окисленный слой либо отсутствует, либо имеет малую мощность (от нескольких до 50 см).

В эвтрофных условиях для донных беспозвоночных может быть в равной мере рациональное использование как взвешенных пищевых частиц, так и осевших и находящихся на поверх-

лести или в толще осадка. Предпочтение беспозвоночными взвешенных или осевших частиц, и соответственно преобладание на каждом участке дна представителей той или иной трофической группировки, зависит от того, какие частицы окажутся доступнее на данном участке дна — взвешенные, осевшие или захороненные. Последнее определяется в каждом конкретном случае чаще всего особенностями рельефа и динамики придонных вод. Как правило, в углублениях и на ровной поверхности дна происходит аккумуляция осадка и связанного с ним органического вещества и доминируют детритоядные беспозвоночные, либо отсортировывающие детрит с поверхности грунта, либо безвыборочно заглатывающие грунт из его толщи. На поднятиях дна или уступах при усилении динамики придонных вод происходит остоение или прекращение седиментации и доминируют сестоядные беспозвоночные.

Эвтрофные условия наблюдаются в абиссали в области распространения пелитовых и алевритовых терригенных илов, а также кремнисто-диатомовых, радиоляриевых и фораминиферовых илов.

Эвтрофные условия в абиссали создаются, во-первых, в большинстве периферических областей океана под влиянием повышенной продуктивности прибрежных вод, а на севере — и при повышенной продуктивности вод всей Бореальной области в целом, и, во-вторых, в экваториальных частях океана под влиянием повышенной продуктивности в районах подъема глубоких вод.

В Тихом океане намечаются две эвтрофные области — одна периферическая и одна экваториальная.

По уровню продуктивности (что в конечном итоге определяет количество поступающего на дно органического вещества) эвтрофные области весьма неоднородны, но в пределах этих областей увеличение или уменьшение количества поступающего на дно органического вещества вызывает лишь колебание общей биомассы бентоса, без кардинальных изменений роли отдельных трофических группировок. В пределах периферической эвтрофной области биомасса на больших площадях составляет от 0,1 до 1 г/м<sup>2</sup>, а в прилегающих к суше районах океана — до 5 г/м<sup>2</sup>. В экваториальной области (в пределах ее обследованной западной части) биомасса составляет от 0,1 до 0,5 г/м<sup>2</sup> и более 0,5 г/м<sup>2</sup>, но не достигает 1 г/м<sup>2</sup>. Переход от эвтрофных условий к олиготрофным совершается постепенно, по мере падения скорости осадконакопления и уменьшения количества органического вещества, поступающего в осадки. При этом возникают некоторые переходные условия.

В переходных условиях еще сохраняются свойственные эвтрофности особенности захоронения и преобразования органического вещества в донных осадках, несмотря на то, что

темпы осадкообразования по сравнению с истинно эвтрофными условиями уже сильно уменьшены. Распределение трофических группировок в переходных условиях происходит по тому же принципу, что в эвтрофных.

Переходные условия отличаются от эвтрофных и олиготрофных усилением неравномерности в распределении пищевых группировок донного населения. Эта неравномерность, обуславливаемая на дне океана специфической для океанской седиментации неравномерностью осадконакопления, в переходных условиях может проявляться даже в связи с малыми формами рельефа, типа абиссальных холмов.

В эвтрофных условиях неравномерность в распределении пищевых группировок проявляется преимущественно в связи с морфологическими особенностями основных крупных форм рельефа, а в олиготрофных условиях она оказывается вообще слабо выраженной или не выраженной совсем.

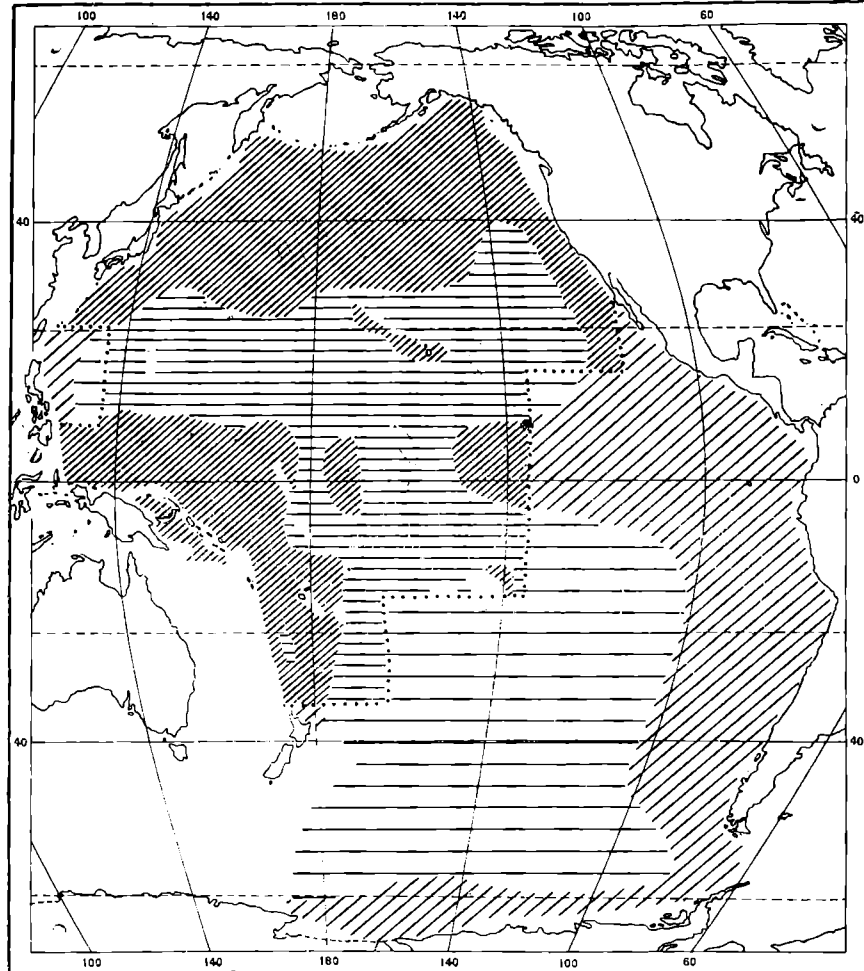
В докладываемой работе при проведении границ эвтрофных и олиготрофных областей в Тихом океане мы не выделяли пограничные участки с переходными условиями, включая их, как правило, в пределы эвтрофных областей. Размеры участков дна с переходными условиями и их конфигурации неодинаковы в разных частях океана, и рассмотрение их должно проводиться отдельно.

В океане и прилегающих краевых морях выделяются основные наиболее крупные формы рельефа: шельф, котловины краевых морей, глубоководные желоба, океанические валы и океанические котловины. Эти формы рельефа могут располагаться в различных климатических зонах и на различном расстоянии от материков (последнее не относится к шельфу). В зависимости от географического положения одинаковые формы макрорельефа характеризуются различным типом осадков и соответственно различным содержанием и различными условиями преобразования в них органического вещества.

Распределение трофических группировок донных беспозвоночных в пределах каждой из основных форм макрорельефа специфично и закономерно. Оно происходит в зависимости от особенностей процесса осадконакопления, которые определяются как морфологией данной формы рельефа, так и ее положением в эвтрофной или олиготрофной областях океана.

Схема распределения трофических группировок в пределах основных крупных форм рельефа в эвтрофных и олиготрофных условиях изображена на рисунке. Для всех основных форм рельефа в эвтрофных условиях характерна четкая зависимость распределения трофических группировок от особенностей осадконакопления, определяемых морфологией каждой из форм рельефа. Поэтому в распределении трофических группировок наблюдается либо вертикальная трофическая зональность





1 2 3 4 5

### Донные трофические области в Тихом океане

1,3 — эвтрофные области; 2,4 — олиготрофные области; 1,2 — выделенные по соотношению трофических группировок в бентосе; 3,4 — условно выделенные по соответствующим концентрациям органического углерода в поверхностном слое донных осадков (данные Е. А. Романкевича, Ин-т океанологии АН СССР); 5 — граница изученности

с однократным или многократным чередованием зон, либо мозаичность, либо доминирование детритоядных беспозвоночных.

При этом преобладание детритоядных беспозвоночных возникает, как правило, в углублении дна и на ровной поверхности в условиях аккумуляции осадка, а преобладание сестоноядных беспозвоночных возникает при ослаблении или отсутствии седиментации на поднятиях и уступах дна. В олиготрофных условиях, в которых оказываются не все рассматриваемые крупные формы рельефа, в распределении трофических группировок уже не прослеживается четкой связи с морфологией форм рельефа. Поэтому вертикальная трофическая зональность и мозаичность оказываются выраженными слабо, фрагментарно или совсем не выраженными. Вместо них наблюдается преобладание различных сестоноядных беспозвоночных. Очевидно при малом поступлении органического вещества, характерном для олиготрофных условий, аккумуляция осадка в углублениях рельефа не вызывает обогащения его пищевым материалом, как это происходит в эвтрофных условиях. Особенности захоронения и преобразования органического вещества остаются при этом характерно олиготрофными, и органическое вещество в толще осадка не приобретает пищевой ценности.

При сопоставлении положения южной границы эвтрофной области северной половины Тихого океана с зоогеографическими границами видно, что она примерно совпадает с южной границей Бореальной области (верхние зоны океана) и с южной границей Северо-Тихоокеанской провинции Тихоокеанско-Северо-Индийской абиссальной области. В южном полушарии северная граница эвтрофной области приблизительно совпадает с северной границей Нотальной области (верхние зоны океана) и проходит несколько севернее северной границы Антарктической абиссальной области. Перечисленные зоогеографические границы совпадают с границами основных океанических структур вод. Очевидно, эти структуры вод определяют не только границы зоогеографических областей, но создающиеся в них условия продуктивности влияют и на трофические условия для донной фауны и тем самым на состав донной фауны.

Эвтрофные и олиготрофные условия на шельфе распределены несколько иначе, чем в абиссали, так как для шельфа отсутствует фактор удаленности от материка. На шельфах низкоарктической подобласти Арктической области и во всей Бореальной области ясно выражены эвтрофные условия для донных беспозвоночных, следствием чего является пыльное развитие представителей всех трех трофических группировок (биомасса 100 г/м<sup>2</sup> и более). Их распределение по шельфу четко подчинено рельефу дна и течениям. При этом на шельфе и верхней части склона наблюдается вертикальная трофическая

зональность с двукратным или однократным чередованием трофических зон в зависимости от ширины шельфа.

На распределение трофических группировок, наряду с морфологией шельфа, влияет и направление течений. Если течения идут параллельно берегу и кромке шельфа, то они способствуют четкости выражения вертикальной трофической зональности. При течениях, направленных поперек шельфа, вертикальная трофическая зональность может искажаться вплоть до появления мозаичного распределения трофических группировок.

На шельфах Тропической области (Восточно-Китайское море) появляются черты олиготрофности, сказывающиеся в большем развитии зоны сестоноедов, чем на сходных по морфологии шельфах в низкоарктической подобласти Арктической области и Бореальной области, и в превращении зоны безвыборочных детритоедов в разрозненные отдельные пятна. Средняя биомасса бентоса — не более 15 г/м<sup>2</sup>.

Олиготрофность имеет место на шельфе Большого Австралийского залива (Нотальная область). По-видимому, черты олиготрофности наблюдаются и в бентосе высокоарктической подобласти Арктической области.

Видовой состав одноименных трофических группировок меняется в зависимости от географического положения и глубины расположения участка дна. Параллельные зоогеографический и трофический анализы донной фауны, проведенные для нескольких районов шельфа, показали, что каждая трофическая группировка включает в себя представителей нескольких зоогеографических комплексов. Каждый из этих комплексов приурочен в своем распространении к определенной водной массе, и его представители обитают там, где соответствующая водная масса касается дна. Поэтому на шельфе видовой состав трофической группировки зависит от того, какая водная масса омывает данный участок дна.

## ПРОБЛЕМЫ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ВОДОЕМОВ

Г. Г. ВИНБЕРГ, О. И. КОБЛЕНЦ-МИШКЕ

*(Белорусский государственный университет  
и Институт океанологии АН СССР)*

Первичная продукция водоемов — результат жизнедеятельности огромного числа растительных видов, обитающих при различных условиях, соответствующих их видовым свойствам. В биологии накоплено много ценных сведений, демонстрирую-

ших многообразие и специфичность видовых приспособлений высших и низших растений. При всем разнообразии морфологических, физиологических и экологических свойств отдельных видов все без исключения растительные организмы занимают вполне определенное место в биотическом круговороте, образуя первый трофический уровень использования солнечной радиации. В этом отношении между растительными организмами нет различий. Поэтому, измерив общую для растений функцию — интенсивность фотосинтеза, получаем возможность выразить величину первичной продукции в строго объективных и сравнимых единицах вещества и энергии независимо от того, какие из растительных организмов обитают при данных условиях. Именно эта особенность методов изучения первичной продукции позволила им занять столь видное место в современной гидробиологии.

Как известно, особенно широкое развитие работы по первичной продукции получили после того, как к недостаточно чувствительному кислородному методу измерения интенсивности фотосинтеза планктона был добавлен радиоуглеродный метод, предложенный в 1951 г. датским физиологом растений и гидробиологом Стиманн-Нильсеном.

Исследования по первичной продукции должны выяснить, во-первых, какова величина первичной продукции, характерная для данного водоема или района, и, во-вторых, какие факторы и условия определяют эту величину.

Полевыми и лабораторными методами оживленно изучается зависимость первичной продукции от световых условий, связь между интенсивностью фотосинтеза планктона и содержанием в планктоне хлорофилла и других растительных пигментов при разных трофических и других условиях и т. и.

Благодаря единому и объективному способу выражения первичной продукции, которая может быть выражена в весовых единицах ассимилированного углерода или в калориях на единицу площади за определенное время независимо от видового состава продуцентов, возникает ценная возможность рассматривать эту величину в качестве функции ограниченного числа переменных. Прежде всего это световые и температурные условия, содержание пигментов, трофические условия развития фитопланктона, условия перемешивания или стабильности вод. Только такая функциональная трактовка первичной продукции адекватна явлению. На этом пути оказывается не только возможным, но и необходимым применение математического аппарата исследований, который с успехом используется в этой области рядом авторов, как, например, Райли в США, Кушингом, Таллингом и Стилом в Англии. Пока еще даются математические решения для частных случаев, но на наших глазах создается теория, которая, по-видимому, в не столь отдаленном

будущем позволит рассчитывать биологическую величину первичной продукции как функцию ряда условий.

Какое большое значение придается изучению условий, определяющих первичную продукцию моря, показывает, например, то, что при Океанографическом отделе ЮНЕСКО эти вопросы рассматриваются специально созданными рабочими группами видных ученых различных стран. В октябре в Москве состоялось второе заседание группы по световым условиям в море, в котором приняли участие виднейшие гидрооптики из США, Швеции, Франции и гидробиологи, работающие в области изучения первичной продукции: Стимани-Нильсон (Дания), Стил (Великобритания), Джитс (Австралия) и Сайджо (Япония), а также советские специалисты по гидрооптике и первичной продукции планктона. Был разработан согласованный план дальнейших исследований (Report of SCOR-UNESCO working group 17, 1964).

Другая международная рабочая группа рассмотрела вопросы методики определения содержания хлорофилла в планктоне и на заседании 4—6 июня 1964 г. в Париже приняла рекомендации по этому вопросу (Report of SCOR-UNESCO, 1964).

Систематические исследования первичной продукции первоначально получили развитие в лимнологии, так как на большей части пресноводных водоемов в силу относительно более высокого развития фитопланктона вполне возможны измерения фотосинтеза планктона кислородным методом.

Работы, выполненные до 1959 г., были подытожены Г. Г. Винбергом в книге, опубликованной в 1960 г. в Минске, а также в сводке Стрикленда (Strickland, 1960), опубликованной в том же году в Канаде.

В последние годы первичная продукция измерялась многими авторами и на многих водоемах. В качестве примера приведем интересные результаты, полученные Ю. И. Сорокиным, М. А. Салмановым и И. В. Потонкой (Потоцкая и Цыба, 1964) на водохранилищах Волжско-Донского каскада. Как выяснилось, первичная продукция возрастает при продвижении по течению с севера на юг. Наиболее высокой первичной продукции Цимлянского водохранилища ( $3570 \text{ ккал/м}^2$  за год) соответствует высокая рыбопродуктивность его ( $35,8 \text{ кг/га}$  в 1961 г.).

Также и за рубежом опубликовано большое число исследований по первичной продукции самых различных водоемов, среди которых находим такие исследования, как измерения подледного фотосинтеза в арктических озерах Аляски (Hobbie, 1964) или первичной продукции во временных водоемах Антарктиды (Armstrong, House, 1962), с одной стороны, и работы по первичной продукции тропических озер Африки (Talling, 1964) с другой.

Все эти новые данные в общем хорошо уложившиеся в предложенные ранее границы первичной продукции, характерные для водоемов разных типов (Винберг, 1960). По-видимому, только согласно данным датских авторов (Jonasson, Mathiesen, 1959) следует повысить верхний предел до  $660 \text{ г C/m}^2$ , или  $7000 \text{ ккал/m}^2$  за год. Впрочем, столь большие величины, по-видимому, могут встретиться только в немногих искусственно эвтрофированных человеком озерах. В связи с этим уместно заметить, что именно величина первичной продукции планктона служит наилучшим показателем первичного действия удобрений водоемов. Поэтому соответствующие методы приобретают особенно большое значение при разработке рациональных и эффективных форм удобрения рыбохозяйственных прудов (Винберг и Ляхович, 1965).

Особый не только теоретический, но и практический интерес имеют многие данные, показавшие высокую первичную продукцию и высокое содержание кислорода в загрязненных водоемах. Как неоднократно было показано, в очень многих случаях фотосинтетическая аэрация в загрязненных водах превышает атмосферную. К сожалению, это все еще недостаточно принимается во внимание при расчетах так называемой «кривой кислородного прогиба» для загрязненных рек и самоочищающей способности водоемов. Не имея возможности остановиться на этих вопросах, заметим только, что изучение первичной продукции для санитарной гидробиологии не менее важно, чем для рыбохозяйственных исследований (Винберг, 1964).

В океанологии работы по первичной продукции получили широкое распространение только в последнее десятилетие, после разработки радиоуглеродного метода. В последние годы они нередко сопровождаются спектрофотометрическими определениями содержания хлорофилла в планктоне.

Систематические наблюдения за первичной продукцией ведутся на протяжении ряда лет на родине радиоуглеродного метода — в Дании (Steemann-Nielsen, 1964). В США есть по меньшей мере пять главных центров этих исследований: два на тихоокеанском, два на атлантическом побережьях и один на Гавайских островах. Важные работы ведутся в Канаде на технически хорошо оснащенной станции в Напаймо (Antia, и др., 1963), а также в Ванкуверском университете (Gilmartin, 1964). Активно работающие центры исследований по первичной продукции имеются в Австралии и в Японии. Ведутся работы и в других странах (Франции, Норвегии и др.).

В СССР отдельные наблюдения за первичной продукцией планктона северных морей были сделаны П. П. Шишовым с помощью кислородного метода еще в начале 30-х годов. Радиоуглеродный метод применен впервые в 1957 г. Ю. И. Сорокиным и О. И. Кобленц-Милшке на э/с «Витязь» в Тихом океане. С тех пор эти работы регулярно ведутся во время рейсов «Витязя».

Проводились они и на «Оби» во время ее рейсов в Антарктику и на «Седове» в экваториальной Атлантике. С 1960 г. в изучение первичной продукции включился Институт биологии южных морей в Севастополе (З. З. Финченко, Т. М. Кондратьева), проводивший исследования на Черном, Азовском, Красном и Средиземном морях и в Атлантическом океане.

В последние годы радиоуглеродный метод изучения продукции начал применяться АтлантНИРО в экваториальной части Атлантического океана (В. Д. Чмырь), БалтНИРО (А. К. Юрковский) на Балтийском море и в Атлантике, где начинают работать также и сотрудники ВНИРО (В. В. Волковинский и В. Н. Бессонов) и Тихоокеанского отделения ИОАН (Г. Г. Стародубнев).

Ведется изучение первичной продукции моря и другими методами, например, по суточным колебаниям содержания кислорода (М. В. Федосов, В. И. Иваненков).

Наряду с большим размахом работ по первичной продукции они характеризуются большой организованностью. Помимо рабочих групп ЮНЕСКО, о которых уже говорилось, упомянем конференцию по первичной продукции в Бергене в 1957 г., созванную Международным советом по изучению моря (*Rapports et process-verbaux*, 1958), секции по первичной продукции I Океанографического конгресса в Нью-Йорке 1959 г. и X Тихоокеанского конгресса в Гонолулу в 1960 (*Report of SCOR-UNESCO*, 1961). Лабораторией проф. Доти в Гавайском университете проводятся специальные международные рейсы для отработки и согласования методики — «интеркалибрации», — которые в 1960 и 1961 гг. проходили с участием советских ученых (Кобленц-Мишке, 1962б). В Советском Союзе с аналогичными целями Институтом океанологии в 1959 г. и в 1963 г. проводились симпозиумы на Черноморской базе Института. В результате симпозиума 1959 г. было издано «Методическое пособие...» (1960).

Большое внимание первичной продукции уделялось и на XIII, XIV и XV конгрессах Международного объединения лимнологов, проходивших в Хельсинки, Вене и Мадриде.

В 1960 г. в г. Минске состоялась конференция по первичной продукции водоемов, принявшая характер всесоюзной (см. сб. «Первичная продукция морей и внутренних вод», 1961).

Широкий размах работ на морях привел к тому, что еще до 1962 г. сделано более 120 рейсов судов разных стран, во время которых выполнялись измерения первичной продукции радиоуглеродным методом. Только в Тихом океане до 1962 г. эти измерения были сделаны свыше чем в 3000 точках. Это дало возможность О. И. Кобленц-Мишке (1965) выделить три основные и две промежуточные зоны, различающиеся по величине первичной продукции, т. е. по эффективности утилизации энергии радиации, достигающей поверхности моря. Было определено,

что в наиболее продуктивных (эвтрофных) водах в среднем за год ассимилируется 237, в менее продуктивных водах 91 и в занимающих наибольшую площадь центральных частях океана всего 28 г С/м<sup>2</sup>. Общая картина распределения величин первичной продукции оказалась сходной с картиной распределения величин биомасс фитопланктона. Однако различия в биомассах фитопланктона между зонами разной продуктивности намного сильнее выражены, чем различия в средней первичной продукции этих же зон. Следовательно, биомасса и видовой состав фитопланктона могут быть полезны как один из биологических индикаторов вод разной продуктивности, но не могут быть использованы для количественного выражения первичной продукции и эффективности использования энергии радиации. Этот факт лишний раз показал, что только результаты непосредственных измерений интенсивности фотосинтеза планктона могут количественно характеризовать первичную продукцию и не могут быть при настоящем состоянии знаний заменены данными о биомассе фитопланктона или какими-либо другими показателями.

Общий объем первичной продукции Тихого океана, по определениям О. И. Кобленц-Мишке, равен  $10 \cdot 10^9$  т С/год. Распространив эту цифру на всю площадь Мирового океана, получим  $22 \cdot 10^9$  т С, или 61 г С/м<sup>2</sup> за год. Если, согласно Стимани-Нильсену, принять, что, вследствие дыхания фитопланктона, расположенного ниже эвтрофного слоя, чистая (эффективная) продукция фитопланктона на 40% меньше, то она составит  $13 \cdot 10^9$  т С/год.

Замечательно, что эта величина практически совпала с той оценкой первичной продукции моря, которая была дана Стимани-Нильсеном на основе первых данных, полученных во время экспедиции «Галатей» еще в 1952 г.

Распространено мнение, что в среднем солнечная энергия, приходящаяся на единицу водной площади, утилизируется с большей эффективностью, чем растительным покровом суши. На этом основании иногда в научно-популярной литературе даже утверждают, что в перспективе человек сможет получить больше продукции с 1 га моря, чем с 1 га суши. Как уже указывалось (Винберг, 1960), эти мнения основаны на получивших широкое распространение, но необоснованных и безусловно ошибочных сильно преувеличенных оценках первичной продукции моря. Приведенные выше цифры, характеризующие среднюю продуктивность различных зон моря, соответствуют следующим величинам утилизации общей энергии солнечной радиации: 0,33, 0,11 и 0,02%. Интересно, что очень сходные средние цифры получают для главных категорий наземных экосистем, а именно: лес — 0,33, пахотные земли — 0,25, луга и пастбища — 0,10, пустыни и льды — 0,01% (Duvigneaud, 1962). Однако леса



занимают свыше 40% площади суши, а эвтрофные, главным образом прибрежные, воды оксана лишь очень малую часть его общей площади. В результате в среднем на всю площадь моря утилизации общей энергии радиации с учетом распределения энергии радиации и площадей, занятых водами разной продуктивности, определена близкой к 0,04%, в то время как для суши аналогичная величина близка к 0,1%, т. е. в 2,5 раза выше.

Нет сомнений, что эти данные представляют собой лишь приближенные оценки и еще подлежат уточнению, но нет сомнений и в том, что сделанный вывод о меньшей средней эффективности утилизации энергии, приходящейся на покрытую водой часть Земли, останется незатронутым возможными последующими уточнениями приведенных величин.

Первичная продукция — лишь первый этап продукционного процесса в водоеме, который непосредственно используется человеком только на его последующих этапах или уровнях использования энергии. Если взять общий объем вылова морских рыб и других объектов промысла за  $50 \cdot 10^6$  т, или 1,39 кг/га в год, что будет достигнуто уже в ближайшие годы, и считать, что брутто калорийность 1 г сырого веса равна 1 ккал, то общий вылов составит  $50 \cdot 10^{12}$  ккал/год. Считая, что 1 г С эквивалентен 9,36 ккал, получим  $22 \cdot 10^9$  т С  $\cdot 9,36 \cdot 10^6$  ккал/т С =  $206 \cdot 10^{15}$  ккал. Напомним, что первичная продукция  $22 \cdot 10^9$  т С определена радиоуглеродным методом, а следовательно, она несколько (например, на 10—20%) ниже истинной величины валовой первичной продукции. Поэтому можно принять, что в круглых цифрах при достигнутом к настоящему времени уровне вылова он эквивалентен 0,02% от валовой первичной продукции моря.

Почувствительно сопоставить эту стремительно возрастающую в последнее время величину с соответствующими, но намного более стабильными данными по соотношению вылова и первичной продукции на озерах. Можно считать, что валовая первичная продукция промысловых озер колеблется в пределах 500—3000 ккал/м<sup>2</sup> за год, и их рыбопродуктивность равна 5—60 кг/га, или 0,5—6 ккал/м<sup>2</sup> за год, что составляет 0,05%—2% от первичной продукции. Если взять за типичные величины 2000 и 2 ккал/м<sup>2</sup> за год (20 кг/га), то получим 0,1%. Эта величина неожиданным образом не столь уже далека от 0,02%, характеризующих уже достигнутый уровень эксплуатации биологических ресурсов океана, которые в настоящее время дают 1% потребляемой человечеством пищи по калорийности (6—8% — по белку и около 25% — по животному белку).

Чтобы наметить пути более эффективного использования первичной продукции водоемов, необходимо знать закономерности продукционного процесса, определяющие, в частности, какую долю от первичной продукции можно получить в виде

конечной продукции водоема, используемой человеком. Эта грандиозная задача только начинает решаться. Можно привести только отдельные фрагментарные иллюстрации и наметить основное направление решения проблемы. Например, к интересным результатам приводит сопоставление отдельных зон Тихого океана по их первичной продукции и биомассе зоопланктона (по данным В. Г. Богорова и М. Е. Виноградова) (табл. 1).

Таблица 1

**Продуктивность вод разных типов в отдельных зонах Тихого океана**

Показатель продуктивности	Тип вод		
	олиготрофные	мезотрофные	эвтрофные
Первичная продукция, г С/м <sup>2</sup> ·год	28	91	237
Биомасса мезопланктона, г С/м <sup>2</sup> . . .	0,3	1,8	8,4
% от первичной продукции . . . . .	1	2	4

Как видим, возрастающая первичная продукция не только сопровождается увеличением биомассы зоопланктона — растет отношение ее к первичной продукции. Судя по этим данным, в эвтрофных районах более высока и эффективность использования первичной продукции.

Однако сопоставление продукции с биомассой, вообще говоря, неправомерно. Оно может дать только отправные моменты для исследования, но не может помочь установлению количественных закономерностей продукционного процесса.

Чтобы обеспечить решение этой проблемы, следует распространить на последующие уровни тот функциональный подход, который оказался столь плодотворным при изучении первичной продукции. Может показаться, что это нереально в связи с, казалось бы, необозримым многообразием форм, функций и специфических приспособлений, с которыми встречаемся, когда рассматриваем животное население водоемов. Биологи, привыкшие в первую очередь фиксировать внимание на специфических видовых различиях, склонны недооценивать тот факт, что все безграничное многообразие приспособлений направлено на обеспечение немногих основных функций живого, подчиняющихся общим законам жизни.

Это хорошо понято в современной продукционно-биологической экологии, важнейшей основой которой признается энергетический принцип изучения трофических связей и трофической структуры экологических систем.

В основе энергетического принципа лежит то очевидное и бесспорное утверждение, что жизнедеятельность всего гетеротрофного населения водоема идет за счет траты энергии пер-

вичной продукции, что продукция на каждом из трофических уровней неизбежно сопровождается рассеянием части энергии продукции предыдущего трофического уровня.

Скорость этого использования и рассеяния энергии определяется интенсивностью обмена, а общий объем деструкции — суммой произведений интенсивностей обмена на соответствующие биомассы.

Следовательно, первой интересующей нас функцией можно считать интенсивность обмена, которая может быть выражена в виде трат на обмен, т. е. в виде доли от биомассы, затрачиваемой на энергетический обмен в единицу времени. Для многих водных животных, например для планктонных ракообразных, интенсивность обмена довольно хорошо изучена. Во многих случаях интенсивность обмена и траты на обмен могут быть получены с некоторым приближением по уже известным соотношениям между интенсивностью обмена и индивидуальными размерами (Винберг, 1962). К сожалению, эти уже имеющиеся знания еще не в достаточной степени обобщены и доведены до сведения гидробиологов. Вторая функция, также весьма общего характера, — это скорость роста или величина прироста.

Напомним, что сумма приростов особей и представляет собой продукцию популяции.

Взяв сумму прироста и трат на обмен, очевидно, получим количество усвоенной пищи, т. е. узнаем, сколько надо усвоить пищи для обеспечения определенной продукции.

Все это вполне ясные, элементарные и тривиальные положения. Именно в этом и заключается их непреодолимая сила и значение. Многие авторы, рассматривая отдельные моменты биотического круговорота в водоеме, пользуются ими. Так, на-

Таблица 2

**Суточный прирост зоопланктона при разном количестве усвоенной пищи и разных тратах на обмен, по Стиманн-Нильсену (1962) (все величины в процентах от биомассы за сутки)**

Усвоенная пища	Траты на обмен								
	3	4	5	6	7	8	10	12	15
	суточный прирост								
5	2	1	0	—	—	—	—	—	—
7	4	3	2	1	0	—	—	—	—
10	7	6	5	4	3	2	0	—	—
15	12 *	11	10	9	8	7	5	3	0
20	17 *	16 *	15	14	13	12	10	8	5
25	22 *	21 *	20 *	19	18	17	15	13	10
30	27 *	26 *	25 *	24 *	23	22	20	18	15
40	37 *	36 *	35 *	34 *	33 *	32	30	28	25

Примечание. Цифры, помеченные звездочкой, объяснены в тексте.

пример, Стимман-Нильсен (Steemann-Nielsen, 1962), обсуждая возможные соотношения между продукциями фито- и зоопланктона, дает следующую таблицу (табл. 2).

В таблице показано, что суточный прирост, выраженный в процентах от биомассы, представляет собой разность между усвоенной пищей и тратами на обмен. Это верно, но Стимман-Нильсен не учел одного, очень важного обстоятельства принципиального значения. Траты на обмен и прирост не независимые величины. Прирост (П) необходимым образом сопровождается тратами на обмен (Т), и они не могут быть меньше некоторой минимальной величины.

П и Т связаны коэффициентом использования усвоенной пищи на рост:

$$K'' = \frac{П}{Т}, \text{ или } П = Т \frac{K''}{1 - K''}$$

Даже при эмбриональном росте  $K''$  не выше 0,7—0,8. Раз это так, то легко видеть, что все отмеченные нами звездочкой величины в левом нижнем углу табл. 2 невозможны и нереальны.

Этот пример показывает, насколько необходимо принимать во внимание закономерную взаимозависимость прироста (продукции) и обмена (деструкции), которая может быть передана коэффициентом  $K''$ . Зная  $K''$  и Т, можно судить о величине продукции (П). Сейчас идет быстрое накопление сведений о конкретных величинах  $K''$ . Это особый большой и еще нерешенный вопрос. На основе имеющихся данных создается впечатление, что для природных популяций  $K''$  во многих случаях имеет значительную величину, например, 0,4. Еще предстоит обширные исследования, но можно надеяться, что этот вопрос сможет быть выяснен за относительно короткий срок.

Продукция видовых популяций может быть получена и другим независимым путем, по которому идут в настоящее время многие гидробиологи, а именно: путем расчетов по скорости роста и численностям возрастных или размерных групп отдельных видовых популяций.

Подобный метод в приложении к зоопланктону был опубликован в 1961 г. П. Г. Петровицем, Э. А. Шушкиной, Г. А. Печень. В более развитой форме он описан в статье Печень и Шушкиной (1964). Рассчитанные этим методом величины продукций были сопоставлены с величинами, полученными по интенсивности обмена; они достаточно хорошо совпали с ними.

В табл. 3 приведены некоторые данные, взятые из работы Винберга, Шушкиной и Печень (1965).

И в данном случае в эвтрофных водах первичная продукция не только выше, но и используется зоопланктоном с большей эффективностью. Заметим, что было бы преждевременным считать это общим законом.

Первичная продукция планктона и макрофитов и продукция растительного зоопланктона в нарочанских озерах (в  $\text{ккал/м}^2$  за год)

Показатель	Нароч	Място	Батин
	мезотрофное	эвтрофное	эвтрофное
Первичная продукция . . . . .	967	1537	1800
Зоопланктон (без хищников)			
биомасса (Б) . . . . .	2,95	6,0	6,0
продукция (П) . . . . .	26,5	67,8	160,9
П/Б . . . . .	9,0	11,3	26,8
% от первичной продукции	2,75	4,4	9,0

Хотя приведенные примеры — результат обширных кропотливых и трудоемких работ, они должны были только пояснить особенности того нового этапа в развитии теории биологической продуктивности, начало которому положили работы по первичной продукции. Распространение тех же принципов на весь продукционный процесс в целом диктуется необходимостью — неумолимой логикой развития науки и задачами, которые ставит перед теорией практика санитарно-технического и рыбохозяйственного использования водоемов.

Только умея выражать в строго определенных величинах отдельные этапы продукционного процесса — промежуточную продукцию на всех ее уровнях — можно понять закономерности, определяющие конечную нужную человеку продукцию. Только, умея выразить определенными величинами функциональное значение населения, можно понять его роль в процессе самоочищения водоемов.

Международная биологическая программа продукционно-биологических исследований по секции лимнологии, разработанная в 1963 и 1964 гг. очень представительным международным комитетом, в состав которого вошли столь авторитетные лимнологи, как Хэслер (США), Уоррингтон (Англия), Сноде (ФРГ), Роде (Швеция), Тополли (Италия) и другие, построена на основе последовательного применения энергетического принципа и полностью совпадает с изложенными представлениями.

Именно в этом и состоит главное направление развития гидробиологии, и по этому пути уже идут многие лимнологи и океанологи, чему можно бы было привести много примеров. Особенно важно и показательно, что приоритет в разработке основных положений этого направления принадлежит советским ученым.

Исследования первичной продукции заняли столь видное место в современной гидробиологии не только потому, что они сами по себе во многих отношениях имеют выдающийся ка

теоретический, так и практический интерес, но в особенности потому, что они открыли возможность перейти от умозрительных построений к конкретному изучению всех этапов продукционного процесса, от рассуждений о том или ином значении водных организмов к конкретному выражению в определенных величинах их функционального значения в водоеме.

На этом пути гидробиологов уже в близком будущем ждут большие успехи в понимании закономерностей биологической продуктивности и в использовании этих закономерностей для наиболее рациональной эксплуатации биологических ресурсов водоемов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск, Изд-во АН БССР.
- Винберг Г. Г. 1962. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. ж., **41**, 1618—1630.
- Винберг Г. Г. 1964. Пути количественного исследования роли водных организмов как агентов самоочищения загрязненных вод. В сб. «Радиоактивные изотопы в гидробиологии и методы санитарной гидробиологии». Изд-во АН СССР, стр. 117—134.
- Винберг Г. Г., Ляхнович В. П. 1965. Удобрение прудов. М., Пищепромиздат.
- Винберг Г. Г., Шушкина Э. А., Печень Г. А. 1965. Продукция ракообразных озерного зоопланктона.— Зоол. ж., **44**, стр. 676—687.
- Кобленц-Мишке О. Н., Сорокин Ю. А. 1962а. Первичная продукция океана.— Океанология, **2**, стр. 566—510.
- Кобленц-Мишке О. Н. 1962б. Методические вопросы, связанные с изучением первичной продукции океана.— Океанология, **2**, 535—539.
- Кобленц-Мишке О. Н. 1965. Величина первичной продукции Тихого океана.— Океанология, **5**, вып. 2.
- Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом. 1960. Минск, Изд-во Белорус. гос. ун-та.
- Первичная продукция морей и внутренних вод. 1961. Минск, Изд-во Мин. высш. образ. БССР.
- Петровиц П. Г., Шушкина Э. А. и Печень Г. А. 1961. Расчет продукции зоопланктона.— Докл. АН СССР, **139**, 1235—1238.
- Печень Г. А. и Шушкина Э. А. 1961. Продукция планктонных ракообразных в озерах разного типа. В сб. «Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики». Тр. X Научной конференции по внутренним водоемам Прибалтики. Минск, 6—10 мая 1963 г., Минск, изд-во «Наука и техника».
- Потockая П. В., Цыба Н. П. 1961. Первичная продукция планктона в Цимлянском водохранилище.— Докл. АН СССР, **155**, 680—682.
- Antia K. J. a. o. 1963. Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere.— Limnol. and Oceanogr., **8**, 166—183.
- Amittage K. B., House H. B. 1962. A limnological reconnaissance in the area of Mc Murdo Sound Antarctica.— Limnol. and Oceanogr., **7**, 36—41.
- Duvigneau P. 1962. L'écologie. Science moderne de synthèse, v. 2. Ecosystemes et biosphere. Bruxelles.
- Gilmartin M. 1964. The primary production of a British Columbia fiord.— J. Fish. Res. Board Canada, **21**, 505—538.
- Johansson P. M., Mathiesen H. 1959. Measurement of primary production in two Danish eutrophic lakes.— Oikos, **10**, 137—167.

- Steemann-Nielsen E. 1962. The relationship between phytoplankton and zooplankton in the sea. Rapp. et proces-verbaux reunions. — Conseil internat. explorat. mer., **153**, 178—182.
- 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. — Skr. Danm. fisk. havunders., **4**, 31—77.
- Strickland J. D. H. 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. — Bull. Fish. Res. Board Canada, **122**, 1—172.
- Talling J. F. 1964. The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes. — Internat. Rev. Hydrobiol., **50**, 1—32.
- Proc. Conf. on Primary Productivity Measurement, Marine and Freshwater, 1961 Honolulu, 1—237.
- Rept. Scor-Unesco working group 17 on «Determination of photosynthetic pigments». SCOR-UNESCO, 1964.

## О ПОСТРОЕНИИ ЕДИНОЙ ТИПОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ОЗЕР НА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ОСНОВЕ

Н. В. КОРДЭ

(Лаборатория лесоведения МЛ СССР, Москва)

В настоящее время вопрос о построении типологической системы озер получил весьма дискуссионный характер, поскольку любой водоем как очень сложный природный объект изучается учеными разных специальностей и каждый из них при обобщениях обычно использует те показатели, с которыми он сам оперировал. Так географы и геологи классифицировали озера на основании особенностей происхождения и структуры озерных впадин. Всем известна термическая классификация основоположника лимнологии Фореля и ставшая классической система Тинемана-Науманна. Используя основные положения последней, зоологи главное свое внимание обращали на донную фауну, а ботаники группировали водоемы на основании данных о фитопланктоне, фитобентосе и высшей водной растительности. Ихтиологи составили немало типологических схем, исходя из факта доминирования в прудах и озерах тех или иных пород рыб. Имеется много классификаций, выполненных химиками, гидрологами, геофизиками.

Классификация может быть названа типологической только в том случае, если она отражает наиболее общие особенности водоема как целого, подчеркивая внутренние связи процессов, в нем протекающих, а также зависимость этих процессов от условий, царящих в окружающем ландшафте. Другими словами, типологическая система, будучи комплексной, не должна изо-

бивать деталями, отображая только наиболее общие и наиболее существенные особенности того или иного водоема.

Еще в начале 30-х годов, на проходившей в Ленинграде IV гидрологической конференции балтийских стран Фридрих Ленц (Lenz, 1933) предостерегал от слишком большой дробности отдельных озерных классификаций и особенно подчеркивал необходимость выбора показателей не случайных, а связанных между собой каузальной зависимостью.

Но указанный Ленцем дефект не изжит и по настоящее время. Так, например, Л. Л. Россолимо (1964) правильно отмечал чрезмерную громоздкость многих классификаций, в частности, появившейся в 1961 г. классификации И. В. Баранова, представлявшей, с нашей точки зрения, не столько классификацию, сколько подробную характеристику отдельных озер.

Именно это непомерное разрастание типологических схем побуждает некоторых исследователей искать единый основной показатель, вокруг которого должны группироваться подчиненные ему признаки вторичного значения. Так, Эльстер (Elster, 1958) ядром типологической проблемы считает систему трофичности, понимая под трофией численно выраженную величину первичной продукции, а Л. Л. Россолимо (1964) предлагает «рассматривать озерное накопление во всем его многообразии как единый и общий типологический показатель, приложимый ко всем озерам, независимо от их характера и географического положения» (стр. 19). Дело идет об осаждении на дне озера влекомого терригенного материала, о выпадении из раствора химических веществ в результате химических и биохимических процессов, а также о накоплении аллохтонного и автохтонного органического вещества. Автор считает, что после установления взаимозависимостей между свойственным различным озерам накоплением и их лимнологическими характеристиками можно будет установить в дальнейшем, после детального изучения этого вопроса, типологическую систему озер.

Остановимся на точке зрения Л. Л. Россолимо. Никто, конечно, не отрицает, что замедленность водообмена и связанный с этим процесс повышенного влонакопления является специфическим свойством стоячих водоемов, отличающим последние от рек. Всем также ясно, что ряд особенностей, характерных для всей водной толщи, находит свое отражение в илах; но из этого отнюдь не следует, что при установлении принципов классификации озер мы не должны выбрать те или иные ведущие показатели, непосредственно характеризующие процессы водной толщи, те процессы, которые находят лишь вторичное и далеко не полное отображение в озерных осадках. Переходя к аналогии, мы можем сказать, что было бы странно изучать жизненные особенности тех или иных организмов только по трупам последних, если организмы эти имеются и в живом виде.



Из сказанного можно отнюдь не следует, что показатели, характеризующие донные отложения, следует исключить при типологической характеристике озер — наоборот, я считаю их важными, здесь же подчеркивается лишь то, что тип илонакопления нельзя считать основным, а тем более единственным показателем при разработке типологической системы озер.

По нашему мнению, систему типологии озер следует строить на генетической основе, приняв во внимание не только особенности верхнего слоя озерных отложений, как это делает Л. Л. Россолимо, но и всей толщи осадков. Если ранее такой подход был невозможен из-за недостаточной изученности озерных илов, то в настоящее время в мировой литературе накопился уже значительный материал по истории озер.

Естественно, что при постановке данного вопроса прежде всего следует выбрать показатели, характеризующие как современный водоем, так и стадии его бывшего существования. Показатели эти могут быть не вполне однородными, но они должны быть связаны друг с другом причинной зависимостью. Так, например, исключительно важно указать на степень связи озера как с окружающим, так и с окружавшим его ранее ландшафтом. Для характеристики современной связи можно использовать такие числовые показатели, как «удельный водосбор» или «условный водообмен» С. В. Григорьева (1958, 1959) или же показатели водного баланса Б. Б. Богословского (1959, 1960). При изучении же донных отложений на усиление водообмена будет указывать повышенная зольность осадков и особенности их гранулометрического состава. Если для характеристики современных водоемов можно брать показатели, характеризующие энергетический баланс водоема, то при изучении донных отложений приходится использовать другие показатели — такие, как общее содержание в илах органического вещества или некоторых определенных химических компонентов. Следовательно, если показатели, характеризующие современный водоем, отражают динамику протекающих в нем основных процессов, то при выявлении особенностей донных отложений приходится пользоваться статистическими данными, вскрывающими имевшие место ранее динамические процессы.

Сравнивается, должны ли мы, строя основную классификационную систему, использовать данные по индикаторным организмам. Мне кажется, что лишь в отдельных случаях следует ссылаться на отдельные характерные виды, как, например, на типичных представителей ихтиофауны, или, например, на *Artemia salina* в засоленных водоемах. Но я не согласна с Г. Г. Винбергом (1959), полагавшим, что лимнологическая и экологическая классификация не совместимы и что нужно делать выбор между той и другой. Действительно, оперировать с большим количеством отдельных видов нецелесообразно, но нецелесообраз-

но также отказаться от использования экологических индикаторов, так как именно они часто позволяют разобраться в специфических особенностях ряда водоемов, особенностях, часто трудно вскрываемых другими методами. В данном случае нужно брать за основу наиболее общие биологические показатели индикаторного характера. Наши работы в данной области показали, что лучше всего использовать количественные данные о развитии в водоемах представителей крупных систематических групп

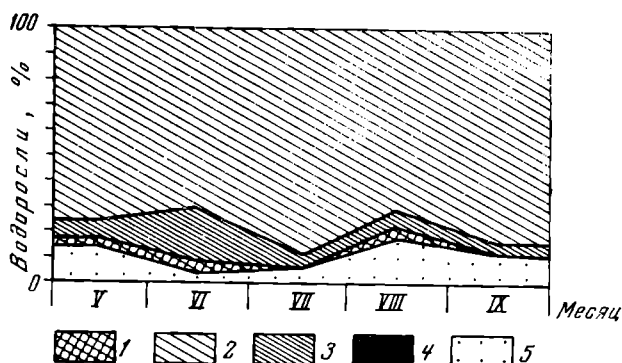


Рис. 1. Состав фитопланктона пруда в селе Червона Долина Николаевской области в 1953 г. (составлено на основании цифровых данных, опубликованных Д. А. Радзимовским, 1961)

1 — синезеленые водоросли; 2 — протококковые водоросли; 3 — сумма представителей волюксовых, улотриксковых, эгленовых и неопределенных жгутиковых; 4 — цисты хризомонад (для рис. 2 и 3); 5 — диатомовые

организмов, главным образом водорослей как первичных продуцентов.

Поскольку в отложениях озер концентрируются способные сохраняться в илах организмы, развивавшиеся в озере в течение года, мы при сравнении захороненной фауны и флоры с современными обитателями водоема обязательно должны брать годичный спектр этого населения, представленный в количественных показателях. На рис. 1 приводится диаграмма, построенная нами на основании цифр, опубликованных Д. А. Радзимовским (1961) и характеризующих численность представителей основных систематических групп фитопланктона пруда у села Червона Долина Николаевской области за период с мая по сентябрь. Хотя данные о зимнем периоде здесь и отсутствуют, но все же достаточно ясно, что в илах этого пруда должны преобладать протококковые водоросли, что вообще является типичным для прудов.

По количественным данным Г. И. Поповской (1960, 1961а, б) и Н. А. Антиповой (1963), в открытом Байкале преобладают

диатомей, в протоке р. Селенги Хараузе они также господствуют; в заливе же Провал они играют уже меньшую роль, а в значительно изолированном от Байкала Посольском соре летом господствуют уже синезеленые, так что этот показатель весьма

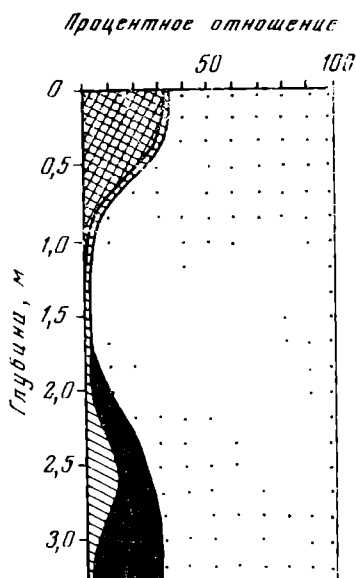


Рис. 2. Альгологическая диаграмма толщи отложений озера Светлого Кокчетавской области

Условные обозначения те же, что на рис. 1

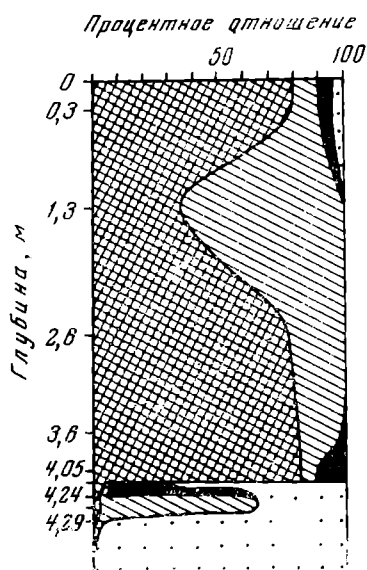


Рис. 3. Альгологическая диаграмма толщи отложений озера Большой Тарас-Куль Тюменской области

Условные обозначения те же, что на рис. 1

удобен для наиболее общей характеристики биологической специфики отдельных водоемов и их участков. Показатель этот удобен еще и потому, что он позволяет легко увязывать современное состояние водоема с теми былыми состояниями, которые находят свое отображение в озерных осадках. Действительно, на рис. 2 и 3 легко убедиться в резкой разнице альгологических диаграмм, построенных на основании данных об отложениях озер разных типов. Озеро Светлое, Кокчетавской области, лежащее в пределах Киргизской складчатой страны с выходами первичных кристаллических пород, имеет постоянный подток силикатов, обуславливающих преобладание диатомей во всей толщине отложений. Мелкое, заболоченное теперь озеро Большой Тарас-куль Тюменской области характеризуется господством остатков цианофитов и протококковых. Но в прошлом и в это

озере диатомей развивались в большом количестве. Это, вероятно, было тогда, когда озеро еще не потеряло связи с р. Пышмой, на невысокой террасе которой оно сейчас расположено.

Именно такие показатели, помогающие нам сопоставлять прошлое и современное состояние водоемов, должны мы выбирать, строя типологическую систему озер на генетической основе.

Меня могут упрекнуть в том, что я не даю готовую типологическую систему озер, а только говорю о путях ее построения. Делаю это по двум причинам. Во-первых, потому что в настоящее время нет ни одного водоема, на котором бы одновременно и систематически велись наблюдения как за современным его режимом, а также изучалась бы его история. Во-вторых, я считаю, что подобные наблюдения должны вестись на ряде водоемов по согласованной программе. Еще в 1934 г. Л. Л. Россолимо, говоря о задачах лимнологии как науки, отмечал необходимость увязки деятельности различных учреждений, работающих, исходя из одинаковых основных принципов. На V Научной конференции по изучению водоемов Прибалтики Г. Г. Винберг (1959) говорил, что на водоемах разных типов, расположенных в разных районах нашей страны, следует начать длительные и планомерные работы по единой программе, поскольку только такой материал может быть положен в основу типологической классификации озер.

Я полностью присоединяюсь к этим точкам зрения и считаю, что нужно использовать настоящий съезд для создания постоянной типологической комиссии из лиц, представляющих разные районы нашей страны и занимающихся типологией водоемов. Комиссия эта должна будет выработать единую программу изучения водоемов, составить если нужно соответствующую инструкцию и наметить пункты, где подобные работы будут проводиться. Что касается Подмосковья, то мне казалось бы, что было бы неплохо продолжить работы или провести дополнительные исследования на тех водоемах, где раньше проводились стационарные работы, для того чтобы при обобщающих выводах использовать также и материалы прошлых лет. Я имею в виду водоемы бывшей Косинской станции, станции на Глубоком озере, в настоящее время совсем разваливающейся и используемой для работы лишь отдельными лицами. Можно также сожалеть о закрытии Зоологическим институтом АН СССР станции в Залучье Калининской области, расположенной в исключительно подходящем месте для изучения озер разных типов.

Материалы по изучению различных озер нашей страны должны периодически обсуждаться на специально организуемых симпозиумах, а также докладываться на тех или иных международных конгрессах или совещаниях, для того чтобы в конечном итоге выработать единую программу работ.

- Антипова Н. А. 1963. Сезонные и годовые изменения фитопланктона в озере Байкал.— Тр. Лимнолог. ин-та Сибирск. отд. АН СССР II(XVII), часть 2.
- Баранов Н. В. 1961. Лимнологические типы озер СССР. Л., Гидрометеоиздат.
- Богословский Б. Б. 1959. О районировании озер СССР по водному балансу.— Тр. III Всес. гидрол. съезда, т. IV, Гидрометеоиздат.
- Богословский Б. Б. 1960. Схема гидрологической классификации озер и районирование озер СССР.— Вестн. МГУ, серия V, вып. 2.
- Винберг Г. Г. 1959. Значение новых методов лимнологического исследования для разработки типологии озер.— Тр. V Научной конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики.
- Григорьев С. В. 1958. Опыт гидрологической типологии озер Латвийской ССР.— Тр. Ин-та биологии АН Латв. ССР, VII.
- Григорьев С. В. 1959. О некоторых определениях и показателях в озерах.— Тр. Карельск. филиала АН СССР, вып. XVIII (за 1958 г.).
- Поповская Г. И. 1960. Фитопланктон залива Провал озера Байкал.— Изв. Сибирск. отд. АН СССР, № 9.
- Поповская Г. И. 1961а. Фитопланктон Посольского и Истокского соров озера Байкал.— Изв. Сибирск. отд. АН СССР, № 9.
- Поповская Г. И. 1961б. Фитопланктон Селегинского мелководья и прилегающих участков открытого Байкала.— Изв. Сибирск. отд. АН СССР, № 10.
- Радзимовский Д. А. 1961. О фитопланктоне прудов южных районов Николаевской и Херсонской областей УССР.— Тр. Всес. гидробиол. об-ва. XI.
- Россолимо Л. Л. 1934. Задачи и установки лимнологии как науки.— Тр. Лимнол. станции в Косине, вып. 17.
- Россолимо Л. Л. 1964. Основы типизации озер и лимнологического районирования. В сб. «Накопление вещества в озерах». Изд-во «Наука».
- Elster H. Y. 1958. Das limnologische Scetypensystem, Rückblick und Ausblick.— Verh. internat. Verein. Limnol, Bd. XIII.
- Lenz Fr. 1933. Das Scetypenproblem und seine Bedeutung für die Limnologie. IV Hydrobiolog. Konferenz der Baltischen Staaten, Leningrad.

## КИБЕРНЕТИЧЕСКИЙ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ПРОБЛЕМАМ БИОЦЕНОЛОГИИ

Б. Я. ВИЛЕНКИН

(Институт биологии южных морей АН УССР, г. Севастополь).

Понятие «биоценоз», предложенное Мёбиусом, объединяло и географический и структурный аспект явления. Хотя две эти стороны и оказываются тесно связанными, изучение их проходило неравномерно. Экологические исследования морского биотоса, например, долгое время носили преимущественно ландшафтно-географический характер. Фауны Дерюгина и Зернова по существу не отличаются от геоботанических представлений. При этом основное внимание исследователи уделяли рассмотре-

нию воздействия абиотических факторов на облик населения. Широкий размах количественных дночерпательных работ дал возможность искать иные подходы, приближающие к пониманию сущности явления.

С одной стороны, более прочную основу получило направление исследований, сходное с геоботаническим. Значительный материал, собранный в северных и южных — в Азовском и в Каспийском — морях СССР, позволил достаточно точно определить пространственную локализацию того или иного типа населения. На основе знания степени представленности и частоты встречаемости отдельных видов, выраженных значениями индексов плотности, определялась их принадлежность к тем или иным сообществам, которые и назывались, как в геоботанике, по руководящим формам. В крайней форме такая тенденция проявилась при описании бентоса Азовского моря и Северного Каспия — работы В. П. Воробьева и Л. Г. Виноградова. В настоящее время наиболее ярко ландшафтно-описательный подход, хотя и основанный на иных способах получения материала, выражен в работах французских исследователей бентоса.

С другой стороны, те же количественные данные дали возможность для высказывания ряда важных суждений о структурной стороне явления. Рассмотрение кривых индексов плотности показало, что биоценозы могут различаться не только по списку видов и величинам биомассы, но и по степени доминирования видов, по миксности, сложности. Полевые и экспериментальные работы Я. А. Бирштейна, В. П. Воробьева и В. С. Ивлева и теоретические (в значительной степени) исследования А. А. Шорыгина показали, что в основе построения биоценозов бентоса лежат определенные структурные закономерности.

На структурность, в самом широком смысле, жизни в океане указывал Л. А. Зенкевич. Несколько детализированы эти представления были Торсоном применительно к морскому бентосу в его идее о параллельных сообществах. Этот небольшой и беглый экскурс о развитии биоценологических представлений в области бентосных исследований показывает неизбежность развития именно структурных представлений. Такое же положение имеет место и в исследованиях планктона, где структурным аспектом явления долго и плодотворно занимается, например, группа Тонилли. Примером такого подхода служат данные М. Ё. Виноградова. В настоящее время подобных работ известно значительное количество.

Некоторого разъяснения требует терминология. Широко применяемые понятия: биоценоз, экосистема, экологическая система, сообщество, иногда даже популяция (в планктоне) в интересующем нас смысле являются синонимами. В самом деле, эти термины применяются в том случае, когда некоторая совокупность особей разных видов обладает свойствами, изучение кото-

рых относится к компетенции синэкологии. Вообще говоря, такая синэкологическая ситуация возможна в двух вариантах. Во-первых, естественные совокупности живых организмов неизбежно должны обнаруживать определенные специальные свойства, коль скоро биоценотические явления присущи соответствующему уровню организации живой материи. Здесь нельзя ожидать сводимости такого рода явлений к экологии каждого из составляющих видов.

Во-вторых, можно допустить, что часть наблюдаемых явлений можно разложить на простые составляющие, но сейчас мы не в состоянии это сделать из-за недостаточного знания экологии многих видов организмов. Это последнее допущение не должно нас удручать, так как рассмотрение немногих синтетических свойств может оказаться более конструктивным, чем рассмотрение многих простых. Блестящие примеры этого дает нам статистическая механика, пользующаяся системой рассуждений, позволяющей точно судить о свойствах многокомпонентных материальных систем без досканального знания координат и скоростей каждой молекулы. Так как на первых порах нас не интересует пространственная локализация данной совокупности или ее место в иерархическом ряду других таких же объектов, то перечисленные выше термины — синонимы в обозначении одного и того же явления. В дальнейшем мы будем пользоваться преимущественно термином система и экологическая система.

Интересующий нас структурный аспект экологических систем рассматривается до какого-то момента независимо от пространственно-географического в том смысле, что пространственная структурность может быть лишь одним из проявлений структурности экологической, судить о которой можно по наличию специфических синэкологических закономерностей. Таким образом, получаем предварительное рабочее определение объекта исследования: экологическая система есть структурированная совокупность некоторого числа особей разных видов, т. е. совокупность, у которой обнаруживаются свойства, отсутствующие у отдельных видовых популяций.

Ряд свойств экологических систем тесно связан с их структурностью и устойчивостью и в меньшей степени зависит от конкретного набора видов и географической локализации объекта. Для описания и изучения таких свойств оказалось очень удобным пользоваться понятиями и системой рассуждений, принятыми в теории информации и кибернетике. Исходные данные в некоторых случаях удобнее вводить в энергетических единицах.

В значительной степени спецификой материала вызвано различие в биоэкологических представлениях у разных исследователей. Морские альгологи, наземные геоботаники, исследователи морского бентоса и отчасти морского и пресноводного зоопланктона имеют дело в большей степени с такими экологическими

системами, все члены которых принадлежат к одному трофическому уровню. Связи типа хищник — жертва здесь отсутствуют.

Лимнологи, исследующие продукционный процесс в естественных и искусственных водоемах, чаще встречаются с проблемой прохождения каскада энергии по системе, проблемой ее передачи от одних популяций другим. Системы первой и второй категорий удобнее рассматривать отдельно, так как ведущие факторы, определяющие их функционирование, различаются а стройное здание экологических воззрений еще не построено.

Испанский планктонолог Маргалесф (Margalef, 1957) осуществил интересную попытку интерпретировать данные сборов сетного фитопланктона. Если допустить, что все особи в пределах видовой популяции экологически совершенно равноценны, взаимозаменяемы, то каждую такую особь можно обозначить некоторой буквой алфавита, другой буквой будут обозначаться особи популяции другого вида, третье — третьего и т. д. Таким образом, проба рассматривается как сообщение, записанное буквами видовых принадлежностей.

Предварительное рассмотрение такой смеси букв может дать нам довольно существенные сведения. Действительно, если мы имеем две репрезентативные выборки, каждая по 100 печатных знаков, но в первой используются 30 букв, а во второй — 10, то можно качественно сказать, что в первом сообщении содержится больше информации. Это суждение можно выразить количественно, при помощи чрезвычайно простых расчетов.

Маргалесф считал, что сам текст прочесть невозможно, так как он связан с пространственной локализацией отдельных особей. Такое утверждение не является обескураживающим. Во-первых, показано, что этот текст обладает значительной избыточностью, связанной со структурой системы. Например, из трех английских букв — *c*, *l*, *h* — можно составить одно слово — определенный артикль, в каком бы исходном порядке они не были заданы. Эта избыточность лингвистической информации связана со структурой языка. Во-вторых, избыточность экологической информации зависит не только от пространственной, но, пожалуй, в большей степени от функциональной структуры системы.

Для разъяснения этого положения придется обратиться к некоторым представлениям из области аутоэкологии. Предполагается, что «обезличенная», как было оговорено выше, особь каждого вида занимает определенную экологическую нишу. Экологической нишей, по Хатчинсону (Hutchinson, 1957), считается множество таких комбинаций параметров среды обитания, которые допускают существование данного вида. Описывается экологическая ниша при помощи абстрактного многомерного фазового пространства, на осях координат которого отложены значения соответствующих параметров среды обита-



ния. Сама ниша занимает некоторый замкнутый объем в таком пространстве. Разные части ниши в разной степени благоприятны для существования вида. В одних вид может существовать неопределенно долго — это зона оптимума, по мере удаления от оптимума вероятность выживания уменьшается — это толерантная зона — до тех пор, пока не станет нулевой вблизи летальной зоны (по терминологии канадских физиологов рыб). В общем, такая абстрагированная концепция экологической ниши не является принципиально новой, сходные воззрения известны давно, например, экологический ареал Л. А. Зенкевича и В. А. Бродской, раньше просто дело не шло дальше рассмотрения влияния двух важнейших факторов.

Естественно, что у двух и большего числа видов могут иметься общие пространства экологических ниш. Широко известен принцип Гаузе-Вольтерра, утверждающий, что длительное время два вида с перекрывающимися нишами не могут сосуществовать — принцип конкурентного вытеснения. Это утверждение нередко подвергалось критике в экологической литературе. Фактической основой для критики служило отсутствие систематических сведений относительно механизма явления и трудность его проверки в полевых условиях. Сейчас имеются уже кое-какие сведения о механизме конкурентного вытеснения у нескольких пар близких видов. Помимо этого, американским орнитологом Мак Артуром (Mac Arthur, 1955) построена математическая модель, позволяющая описать конкурентное вытеснение, т. е. позволяющая различить три возможных случая реализации ниш в природном биотопе: I — ниши перекрываются, II — ниши не перекрываются и разделены свободным промежутком и III — ниши не перекрываются, но тесно соприкасаются, т. е. конкуренция минимальна, но биотоп предельно насыщен. Сравнение полевых данных о распределении числа особей среди разных видов у птиц, змей, литоральных моллюсков (*Copus*), почвенных членистоногих с тремя вариантами теоретических распределений показало, что всюду выполняется третий случай, т. е. конкуренция снижается, а ресурсы биотопа используются достаточно полно. Представление о минимальной пищевой конкуренции было подтверждено раньше рядом советских исследователей бентоса.

Самостоятельной проблемой является вопрос о причинах количества и разнообразия экологических ниш, которые могут быть реализованы в естественном биотопе. Не имея времени останавливаться на интереснейшей теоретико-информационной спекуляции Хатчинсона и Мак Артура (Hutchinson a. Mac Arthur, 1959), отметим лишь правдоподобные и поддающиеся проверке ее следствия, связывающие индивидуальные размеры, активность, темп видообразования и видовое разнообразие животных. Для нас достаточно иметь в виду, что в насыщенной равновесной системе разнообразие соответствующих ей условий обитания ли-

нейно определено разнообразие экологических ниш и видовое разнообразие организмов, т. е. информацию сообщения, закодированную в репрезентативной пробе, с чего и было начато изложение представлений об экологических системах первой категории. Эти системы, например система фитопланктона, обладают определенной стабильностью, позволяющей опытному исследователю дифференцировать один фитопланктонный сообщество от других. Маргалеф показал, что, например, в бухте Виго сохраняется более или менее заметная мозаичность фитопланктона, несмотря на значительное перемешивание и разное клеток течениями.

Представить себе существование во времени таких систем можно следующим образом (рис. 1) (Margalef, 1961, с изменениями). Сообщение передается от момента времени  $t_1$  к моменту  $t_2$ . Облик системы в моменты  $t_1$  и  $t_2$  сходен. Обратной связи нет, т. е. наша простая экологическая система не может быть управляема из будущего времени. Таким образом, она не должна быть устойчива, так как среда изменяется (турбулентность), на передаваемую информацию действует шум. И тем не менее информация, благодаря своей избыточности, передается без существенных искажений. Избыточность достигается благодаря сбалансированности границ экологических ниш, как об этом было сказано выше, между нишами имеется обратная связь, численности конкурирующих видов регулируют друг друга, в этом и проявляется функциональная структурность системы.

Может возникнуть естественное недоумение, зачем простейшую биологическую ситуацию понадобилось излагать в терминах и понятиях, далеких от нашего предмета дисциплин. Плодотворность такого подхода, как кажется, заключается в том, что он позволяет измерить и количественно сопоставить такие паcушнне биологические представления, как сложность, структурность, устойчивость. Тривиальность результата и исходных данных является, быть может, свидетельством того, что рассуждения строятся на добротной биологической основе и не противоречат представлениям, которые суть результат долгого осмысливания биологами огромного накопленного материала.

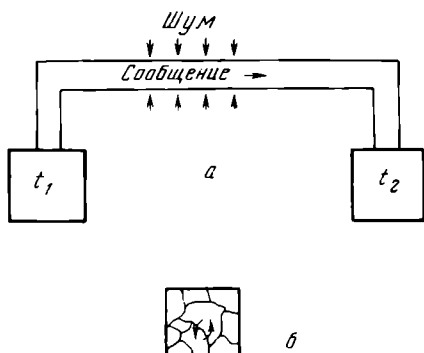


Рис. 1. Пример функциональной структурности системы (по R. Margalef, 1961)

$a$  — протекание процесса во времени;  
 $b$  — взаимодействие ниш

Мерой сложности является количество содержащейся информации на экологическом уровне; мерой структурности в нашем случае — избыточность. Частью эти величины меняются сходным образом, поэтому для предварительной оценки структурности можно пользоваться количеством информации.

На рис. 2 приведены более подробные сведения о поведении во времени простой системы. Исходные данные о динамике численности взяты из статьи Г. Ф. Гаузе (1936). Эксперимент

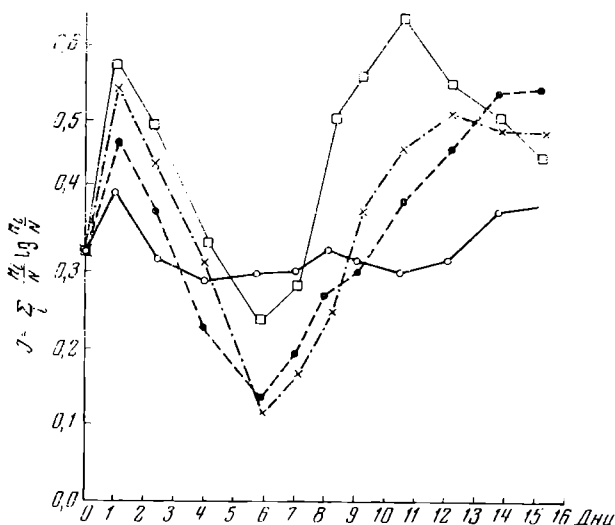


Рис. 2. Поведение во времени простой системы. Вспомогательные вычисления при помощи простой скользящей средней  $n_i$  — численность популяции каждого из видов.  $N$  — число организмов в системе. Объяснения в тексте

заключался в следующем: в шесть пробирок со средой, различавшейся только значениями рН, было внесено шесть совершенно одинаковых экологических систем — в каждой одинаковый набор видов инфузорий, численности соответствующих видов равны. Пробирки содержались в термостате, каждый день обновлялась среда и вносилось одинаковое количество пищи. Регулярно проводился подсчет численности популяции каждого из видов в каждой пробирке. Эти данные и опубликованы. На абсциссе — время, на ординате — рассчитанная информация, т. е. сложность и почти структурность системы. Разные системы ведут себя чрезвычайно одинаково в одном важном аспекте: по мере сукцессии происходят не только смена руководящих форм и колебания численности определенных видов, но флуктуирует структурность системы. Опыт, к сожалению, был прерван на

16-й день. Остается неясным, являются ли эти колебания затухающими; вообще остаются неизвестными многие характеристики процесса. Тем не менее само существование флуктуаций структуры системы при неизменной среде кажется интересным и требует объяснения.

Подходы к исследованию устойчивости систем второго рода, сложных систем с многоступенчатыми преобразованиями энергии, разрабатываются пока только в энергетическом аспекте. В этом отношении представляет интерес небольшая заметка Мак-Артура (Mac Arthur, 1955). Рассуждения автора чрезвычайно просты. Из двух сходных экологических систем более стабильной считается та, в которой резкие колебания численности отдельных видов меньше влияют на численность остальных. Такие системы более имунны по отношению к вселенцам. Мерой устойчивости служит сложность пищевых отношений слагающих видов. Чем больше неопределенность, свобода выбора в прохождении энергии через систему, тем она устойчивей. Эта неопределенность просто измеряется информацией трофической сети системы, которая тем более, чем больше имеется возможностей для выбора рода пищи.

Это представление о стабильности удивительно близко воззрениям, изложенным Элтоном в «Экологии нашествий животных и растений», но обладает тем неоспоримым преимуществом, что у Мак Артура стабильность может быть измерена.

Важность работы Мак Артура также и в следующем: в настоящее время одним из основных рабочих представлений в теории гидробиологии является схема Линдемана, основанная на концепции трофического уровня. На некоторую искусственность этой концепции ранее указывал В. С. Ивлев. Из схемы же Мак Артура очевидно следует, что чем дальше пищевая структура системы от линдемановской, тем реальнее такая система, тем она устойчивей в природе. И этот момент нельзя не принимать во внимание при теоретических исследованиях и практических расчетах. Симптоматично, что в литературе все реже употребляются слова пищевая цепь, трофический уровень и все чаще — трофическая сеть, т. е. неопределенное переплетение пищевых связей.

Энергетический подход дает возможность исследовать в одних и тех же терминах сложные и простые системы, например, бентос, где он применяется еще мало. Как было упомянуто, в подразделении биотопа на пины важную роль играет активность животных. Об активности лучше всего судить по совершаемой организмом работе. Адекватной мерой здесь является интенсивность обмена. Хотя уравнение энергетического баланса организма содержит несколько членов, зная один из них, как говорит на первом заседании Г. Г. Винберг, можно получить предварительные оценки для остальных, в том числе и для пищевых потребностей.

К настоящему времени мы обладаем обширными сведениями об обилии жизни на дне морей СССР; накопленный школой Л. А. Зенкевича материал еще далеко не исчерпан. Есть пути к поискам достаточно простых оценок для энергетической интерпретации этого материала.

Широко известна связь между весом животных и интенсивностью их энергетического обмена. Имеется ряд обобщающих работ (см. Б. Я. Виленкин, 1965), в которых для взятых по тому или иному принципу выборок из совокупности населяющих землю пойкилотермных животных приводятся средние данные о зависимости обмена от веса.

Во время рейса э/с «А. Ковалевский» в Красное море были отобраны наиболее обычные попадавшиеся в тралы животные и промерена их интенсивность обмена. Эти данные можно использовать для расчетов в соответствующих районах с тем, чтобы подразделение видов на руководящие и второстепенные производить на базе знания их энергетических характеристик. Более подробные измерения для донной фауны Азовского моря показали, что такие работы вполне реальны, по крайней мере, на мелководьях.

Одно из следствий комплексного — энергетического и теоретико-информационного — подхода представляет некоторый практический интерес.

Допускается, что одну систему можно пространственно дифференцировать от другой с некоторой точностью, т. е. что систему можно ограничить таким образом, что взаимодействия между элементами внутри системы будут много интенсивней взаимодействий с окружением, так что эти последние можно рассматривать как статистические помехи. Это точка зрения Н. В. Тимофеева-Рессовского. В пользу этого допущения свидетельствует опыт экологов, отличающих один биоценоз от другого.

Предполагается также, что ограниченная указанным образом система второй категории обладает свойством продуктивности, т. е. способностью к воспроизведению органического вещества.

Вообще говоря, мерой продуктивности может служить скорость прохождения каскада энергии; обычно же продуктивность оценивается по скорости выхода конечного продукта, далеко отстоящего от автотрофного уровня.

Из схемы Мак Артура следует, что чем устойчивей система, тем больше происходит потерь энергии, тем меньшая ее часть доходит до удаленных трофически популяций. Таким образом, мы не можем беспрестанно увеличивать выход полезной продукции в естественной системе, так как система теряет устойчивость и прекратит свое существование. Выход полезной продукции в реальной системе должен неизбежно быть ниже рас-

считанного по коэффициентам преобразования энергии для трофических уровней.

Для достижения высокой скорости выхода полезного продукта необходимо затрачивать определенную работу для поддержания стабильности системы, что и имеет место в сельском хозяйстве.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Виленькии Б. Я. 1965. Об интерпретации данных количественных сборов бентоса.— *Океанология*, 5, вып. 1.
- Гаузе Г. Ф. 1936 г. О некоторых основных проблемах биоценологии.— *Зоол. ж.*, 15, вып. 3.
- Hutchinson G. E. 1957. Concluding remarks.— *Cold Spring Harbour Sympos. Quant. Biol.*, N 22, 415—427.
- Hutchinson G. E. and Mac Arthur R. H. 1959. A theoretical ecological model on size distribution among species of animals.— *Amer. Naturalist*, 93, 117—225.
- Mac Arthur R. H. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability.— *Ecology*, 36, 533—536.
- Mac Arthur R. H. 1957. On the relative abundance of bird species.— *Proc. Nat. Acad. Sci., Washington*, 34, 293—295.
- Margalef R. 1957. Information theory in ecology.— *Gen. Syst.*, 1, 373—449.
- Margalef R. 1961. Communications of structure in planktonic populations.— *Limnol. and Oceanogr.*, 6, 124—129.

### НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ГИДРОБИОЦЕНОЛОГИИ

**Б. Г. ИОГАНЗЕН**

(Томский университет и Томский педагогический институт)

Гидробиология наглядно показывает всю важность для различных отраслей практики рыбохозяйственной, санитарной, технической, сельскохозяйственной, медицинской и ветеринарной гидробиологии) исследований на уровне популяций и биоценозов. Изучение закономерностей взаимоотношений организмов со средой и сообществом К. Вилли (1964) считает одним из основных обобщений современной биологии (стр. 21), а разрабатывающую эти вопросы экологию — «одной из наиболее важных обобщающих концепций биологии» (стр. 94).

Ф. Энгельс писал, что «организмы в природе... имеют свои законы населения, еще почти совершенно не исследованные; установление их несомненно будет иметь решающее значение для теории развития видов» (Анти-Дюринг, 1945, стр. 66). Нет сомнения, что открытие законов населения — изучение динамики численности популяций животных и растений, исследование

природы биоценозов, их структуры, биомассы, продукции и других явлений — будет действительно иметь огромное значение как для биологии в целом, так и для рациональной постановки различных отраслей народного хозяйства.

Гидробиологии принадлежит особая, руководящая роль в разработке вопросов биоценологии. Общеизвестно, что в результате изучения устричных банок К. Мёбиус пришел к понятию биоценоза и в 1877 г. предложил этот термин. С. А. Зернов в 1913 г. в результате изучения донной жизни Черного моря ввел понятие и термин биоценоз в русскую биологическую литературу. И в последующем значительный вклад в биоценологию на примере водных организмов внесли В. П. Беклемышев, В. И. Жадин, Л. А. Зенкевич, Е. Н. Павловский и др.

У гидробиологов не вызывает сомнений, что биоценоз — единый комплекс, животное-растительное население определенного биотопа. В то же время при изучении обитающих на суше растений и животных нередко проявляется стремление их обособленного рассмотрения: ботаники изучают так называемые фитоценозы, игнорируя роль животных (хотя последние нередко имеют решающее значение в жизни растений, например, в их опылении, расселении и т. д.), а зоологи часто рассматривают растительность лишь в качестве станции животных.

На протяжении последнего полувека достигнуты определенные успехи в изучении водных биоценозов и динамики численности популяций отдельных групп водных организмов. Не будет преувеличением сказать, что гидробиология занимает в этой области одно из передовых мест.

В то же время и в гидробиологии имеются недостатки, мешающие плодотворному дальнейшему развитию биоценологии. На них мы и хотим обратить внимание гидробиологов (и биологов вообще).

Здесь прежде всего следует отметить недостаточно четкое разделение некоторыми исследователями таких основополагающих для экологии понятий, как биотоп и биоценоз. Одни считают биотопом лишь условия неживой среды, другие, как нам представляется, более правильно относят к биотопу и условия биотической среды, так как среда и условия жизни каждого вида, естественно, складываются из совокупности абиотических и биотических факторов. Но и в этом случае возможна такая по меньшей мере весьма спорная точка зрения, при которой растительность рассматривается лишь как элемент биотопа, как субстрат для животных наряду с различными типами грунта. Например, Р. Л. Арсенова (1965) характеризует макрофиты прудов как субстрат для развития животных организмов; И. И. Грезе (1965), изучая макрофауну в биоценозе цистозирры Черного моря, относит численность этих организмов к 1 кг сырого веса растительного субстрата; Е. Б. Маккавеева (1965)

для зарослевых биоценозов считает макрофит «субстратом, на котором поселяется сообщество» (стр. 271), но в то же время в последнем выделяется три группы населения: растения — продуценты, животные — планктофаги и животные — консументы; Л. Л. Численко (1965) выделяет на мелководье Белого моря в рамках бентали несколько биотопов фитали и одновременно резко отделяет их от биотопа илестого песка.

Каково преимущество рассмотрения растительности лишь в качестве биотопа для животных — остается неясным? В то же время нарушается основной принцип биоценологии и явно неправильно понимаются взаимоотношения растений и животных в водоеме.

Благодаря работам В. И. Жадин в отечественную гидробиологию широко вошла экологическая характеристика водных биоценозов по их отношению к таким важнейшим факторам среды, как качество грунта и наличие течения. Предлагая разделять биоценозы на литофильные, литореофильные, псаммофильные и т. п., В. И. Жадин (1950) предупреждал, что это лишь принципы некоей биоценотической системы, но не сама система, которую еще надлежит разработать. Говоря, например, о литореофильных организмах, В. И. Жадин подчеркивает местные особенности видового состава соответствующих биоценозов, которые в одном случае могут иметь в качестве руководящей формы мох, в другом — дрейссену, в третьем — губок.

Не учтя этого, многие гидробиологи восприняли принципы биоценотической системы как классификацию биоценозов, в результате чего по существу перестали разрабатывать вопрос о конкретной классификации водных биоценозов.

Существуют десятки гидробиологических работ, в которых называются литофильные, псаммофильные, пелофильные и фитофильные биоценозы. Исследователи даже не задумываются, что, если можно говорить о фитофильных моллюсках или фитофильных рыбах, то выделение «фитофильного биоценоза» представляет собой экологический нонсенс.

Биоценоз — совокупность всех совместно обитающих растительных и животных организмов, он не может быть растениелюбивым или животнотлюбивым. Биоценоз характеризуется прежде всего составом видов и численностью их особей, и потому тот же тип литофильного биоценоза в Байкале или Севане, конечно, будет состоять из разных комплексов организмов, т. е. будет представлен различными конкретными биоценозами. Поэтому выделение названных типов (или групп) биоценозов — литофильных, псаммофильных, пелофильных и т. п. — нельзя считать завершением биоценотической работы, как делают многие; это — лишь ее начало. Можно а priori сказать, что во всех крупных водоемах есть указанные типы биоценозов, так как обычно присутствуют соответствующие им типы грунта. Иссле-



дователь должен не просто назвать обитавших на том или ином грунте организмов соответствующим латинизированным термином, а выявить конкретный биоценоз, для обозначения которого целесообразно применить указание руководящей формы. Мы имеем много хороших образцов ботанических и зоологических работ в этом плане, экологическая же работа требует обозначения биоценоза по имени руководящей растительной и животной формы.

Далее хотелось бы обратить внимание на существующие противоречия в понимании биотопа и биоценоза. Например, среди биологов до сих пор одни считают тундру или лес биотопом, а другие биоценозом. Геоботаники уверены, что луг или болото — определенный тип растительности, «фитоценоз», т. е. биоценотическое явление, а гидролог и гидробиолог считают болото типом водоема, т. е. биотопическим явлением.

Путаница и противоречия в выделении биотопов и биоценозов, имеющие место в ботанике, зоологии и гидробиологии, не случайны. На основе собственных 30-летних полевых исследований и анализа соответствующей литературы мы пришли к твердому убеждению, что лес, луг, болото, озеро или его подводные заросли и т. п. природные образования, если говорить о их биологическом аспекте, одновременно являются и биотопами и биоценозами.

В природе наблюдается единство биоценоза и его биотопа, называемое нами биоценоотопом (Нюганзен, 1963). Биоценоз и биотоп не существуют порознь, это две стороны одного целого, разграничиваемые исследователем, который может характеризовать условия жизни (биотоп) или состав организмов (биоценоз). Определенное место жизни лишь в сочетании с населяющими его организмами представляет биотоп и биоценоз. Голая скала, лишенная организмов, или безжизненный песок не являются биотопами, а представляют собой лишь субстрат для формирования биотопов в случае их заселения. Также и организмы, не находящиеся в связи с биотопом, не составляют биоценоза, а служат лишь материалом для его образования в определенном биотопе.

В истории экологии и гидробиологии предпринимались попытки преодолеть отрыв биоценоза от биотопа, но они оказались неудачными.

Как отмечает С. Н. Скадовский (1961), «взаимоотношения между биоценозом и биотопом стали главным предметом теоретического обсуждения, к сожалению, в большинстве случаев на метафизической и идеалистической основе» (стр. 336).

Тинеман (Thienemann, 1925), отираваясь от верной мысли о тесной связи биоценоза с биотопом, называет биоценоз организмом второго порядка, а совокупность биоценоза и биотопа, например, озеро, — организмом третьего порядка. Понятно, что

необходимая точка зрения, ведущая к идеалистическим представлениям о биоценозе как сверхорганизме (Clements and Schelford, 1939), весьма далека от реальной природы и не встречает сочувствия у гидробиологов.

Некоторые зарубежные экологи ошибочно делят среду на «мертвую» (биотоп) и «живую» (биоценоз), а затем пытаются механически их соединить. Ошибка в этом вопросе состоит в том, что, во-первых, нет двух сред, а в единой среде действуют абиотические, биотические и антропоические факторы, во-вторых, что биотоп включает в себя сочетание не только абиотических условий, но и биотических (взаимоотношения между организмами — важнейший элемент среды). Подобные взгляды высказал К. Фридерике (1932), различающий биоценоз (жизненное сообщество), абиотоп (среду) и их объединение — голоценоз (от *holos* — целое). Позднее сходную концепцию развил Тенсли (Tansley, 1935), говорящий об экосистеме — совокупности живых и неживых элементов, в результате взаимодействия которых создается стабильная система, в которой происходит круговорот веществ. Стабильность, как и подвижное равновесие, не является главным свойством биоценоза.

Некоторые пытаются внедрить в гидробиологию представление В. И. Сукачева о биогеоценозе, но оно здесь совершенно неприменимо. «Биогеоценоз — растительное сообщество (фитоценоз) вместе с населяющим его животным миром (зооценозом) и соответствующим участком земной поверхности с его особыми свойствами атмосферы (микроклимата), геологического строения, почвы и водного режима» (БСЭ, т. 5, 1950, стр. 180—181). Неприменимость представлений о биогеоценозе в гидробиологии вытекает: 1) из наличия разнообразных настоящих биоценозов в условиях, где отсутствует основа биогеоценоза — растительное сообщество, например, в абиссали морей и океанов, на глубине озер, в пещерных и подземных водах и т. п., 2) из отсутствия в природе реально взаимодействующих компонентов биогеоценоза, таких, как «зооценоз», «фитоценоз», «микробиоценоз» (на самом же деле в природе в едином биоценозе имеет место взаимодействие особей и популяций), а также «биоценоз» и «биотоп» (так как любой природный комплекс одновременно является и биотопом и биоценозом).

В понимании биогеоценоза, экосистемы и голоцена имеется полное тождество (Сукачев, 1960) — они рассматриваются как совокупность живого и мертвого, которым свойственны особые закономерности развития.

Организм, находящийся в единстве с его условиями жизни, и биоценоз, состоящий в единстве с его биотопом, развиваются на основе присущих им закономерностей борьбы внутренних противоположностей. Биотоп и биоценоз не могут развиваться по разным законам хотя бы потому, что один из них без

другого просто не существует (нельзя разделить лес на «деревья» и «лесное место», как и литораль на воду, дно и организмы — они реальны только в единстве).

Предлагаемое понятие «биоценоз» не имеет ничего общего с понятием «биогеоценоз» и другими, аналогичными ему, основой которых составляет представление о фитоценозе, соединении живой и мертвой среды, взаимодействии компонентов. Эта основа, как уже указывалось, весьма проблематична. В отличие от этого биоценоз как единство биоценоза и его биотопы — явление реальное, адекватное самой природе.

Идея биоценозов, как нам представляется, содержит все ценное, что пытались внести в биоценологию А. Тиннеман, А. Г. Тенсли, В. Н. Сукачев и многие другие, и свободна от тех недостатков, которыми страдали представления названных ученых.

На примере исследования природы поймы реки Оби мы показали, что биоценозы изменяются, развиваются под влиянием действующих физико-химических факторов, в результате жизнедеятельности организмов и хозяйственной деятельности человека (Иоганзен, 1963).

Переход от отдельных характеристик и классификаций биотопов и биоценозов, которые должны быть параллельными, но часто являются противоречивыми, к единой классификации биоценозов, устранит некоторые трудности, стоящие перед гидробиологией, и будет содействовать дальнейшему развитию биоценологии.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аренкова Р. Л. 1965. Макрофиты прудов как субстрат для развития животных организмов. — *Вопр. гидробиол.* М., изд-во «Наука».
- Вилли К. 1961. Биология. М., изд-во «Мир».
- Грезе И. И. 1965. Питание основных компонентов макрофауны в биоценозе цистозир Черного моря. — *Вопр. гидробиол.* М., изд-во «Наука».
- Жадин В. И. 1950. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод. Жизнь пресных вод СССР, т. 3. М.—Л. Изд-во АН СССР.
- Иоганзен Б. Г. 1963. Природа поймы реки Оби (экологический этюд). Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение. Томск, изд-во Томск ун-та.
- Маккавеева Е. Б. 1965. Зарослевые биоценозы морей Средиземноморского бассейна. — *Вопр. гидробиол.* М., изд-во «Наука».
- Скадовский С. П. 1961. О гидробиологическом методе очищения воды от органических загрязнений и о биоценологии в гидробиологии. — *Тр. Всес. гидробиол. об-ва*, т. 11.
- Сукачев В. Н. 1950. Биогеоценоз. БСЭ, т. 5.
- Сукачев В. Н. 1960. Соотношение понятий биогеоценоз, экосистема и фауна. — *Почвоведение*, № 6.
- Фридерикс К. 1932. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. Л.—М., Госиздат.

- Численко Л. П. 1965. Количественное распределение Nauphaeidae на некоторых биотопах фитали мелководья Белого моря.— Водн. гидробиол. М., изд-во «Наука».
- Clements F. E. and Schellford V. E. 1939. Bio-ecology. N. Y.
- Friederichs K. 1927. Grundsätzliches über die Lebensseinheiten höherer Ordnung und ökologischen Einheitsfaktor. Die Naturwiss.
- Möbius K. 1877. Die Auster und Austerwirtschaft. Berlin.
- Tansley A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms.— Ecology, 16.
- Thienemann A. 1925. Der See als Lebensseinheit. Die Naturwiss.

## О ТЕОРИИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Г. В. НИКОЛЬСКИЙ

(Московский государственный университет)

В настоящем сообщении мне хотелось остановиться на рассмотрении развития наших представлений в области динамики популяций водных организмов и на тех задачах, которые стоят сейчас перед нами в деле дальнейшей разработки этой проблемы.

Надо сказать, что за прошедшие два послевоенные десятилетия и у нас и за рубежом много сделано для разработки этой проблемы. Это и понятно, так как одной из важнейших проблем, вставших перед человечеством в послевоенных условиях, наиболее актуальной является проблема белкового питания населения Земли. Для совершенствования методов управления продуктивностью биосферы и необходима разработка теории динамики популяций водных организмов.

Попробуем теперь рассмотреть те закономерности, которые к настоящему времени могут считаться выявленными и у большинства ихтиологов и гидробиологов не вызывают сомнения.

Основная закономерность, на которую сейчас опираются в своих исследованиях большинство экологов, это представление о диалектическом противоречием единстве организма (популяции, вида) и среды и вытекающем из него представлении о приспособительности всех видовых признаков и свойств.

Гидробиологи и ихтиологи приняли сформулированное С. А. Северцовым представление о типе динамики популяции как видовом приспособлении, обеспечивающем существование популяции в конкретных меняющихся в известных пределах условиях.

По этим представлениям для каждого вида и его отдельных популяций специфично динамическое соответствие темпа воспроизводства, нарастание биомассы и убыли популяции. Это динамическое соответствие, автоматически регулируемое системой

приспособлении, и обеспечивает существование популяций в конкретных условиях жизни, в первую очередь в системе отношений складывающихся в пределах тропотрофа.

Развитием представлений о типе динамики популяции как видовой приспособленности является сформулированное Г. Н. Моисавитским представление о типах перестовых популяций. В последние годы в результате дальнейшей разработки представления о типах перестовых популяций наши первоначальные взгляды по этому вопросу сильно изменились, но представление о видовой специфичности структуры перестовой популяции сохранилось неизменным.

По нашим современным представлениям популяция каждого вида — это непрерывно работающий трансформатор энергии, поступающей извне. Характер и темп этой трансформации, а также коэффициент полезного действия специфичны для вида, хотя и меняются в известных пределах в связи с изменениями окружающей обстановки.

Вопросы биоэнергетики популяций, на наш взгляд, представляют сейчас, пожалуй, один из наиболее важных разделов популяционной экологии. В настоящее время накоплено уже довольно много сведений о «коэффициентах полезного действия» при потреблении различных кормов. Работами главным образом физиологов как в нашей стране, так и за рубежом получены некоторые данные об изменениях кормового коэффициента, коэффициента продуктивного действия и ряда других показателей у рыб и других водных животных в зависимости от возраста и размеров, а также от разных условий жизни, в частности при разных режимах питания. Эти данные представляют очень большой интерес, но пока их еще очень мало, а главное эти данные совершенно недостаточно увязаны с морфо-экологическими особенностями исследованных видов. Несомненно, что в настоящее время развитие этого очень важного направления популяционных исследований должно стремиться к синтезу физиологического и морфоэкологического направлений и более глубокого познания экологической сущности биоэнергетических процессов. Например, по-видимому, у рыб-стенофагов КПД выше при потреблении свойственного им корма, чем у рыб-эврифагов, питающихся этим же кормом. А отсюда можно сделать вывод, что в низких широтах, где больше рыб-стенофагов да и других водных животных, утилизация пищи идет более эффективно, чем в высоких широтах. Если это так, то это позволяет понять ряд важных закономерностей, которым подчиняется продукционный процесс в разных географических широтах. В этой связи особо хотелось бы подчеркнуть крайнюю важность налаживания стационарных эколого-физиологических исследований в тропической зоне. Это важно не только для понимания закономерностей, которым подчиняется динамика популяций в тропической зоне, но и в первую

очередь для сравнительного анализа, чтобы лучше понять специфику биоэнергетических процессов в разных условиях. Популяция любого вида обладает автоматически действующими регуляторными приспособлениями, обеспечивающими относительное соответствие популяции с изменяющимися условиями жизни. В настоящее время накоплен очень большой материал как на рыбах, так и водных беспозвоночных относительно характера действия популяционных регуляторных приспособлений. Я позволю себе здесь на их рассмотрении не останавливаться, так как применительно к рыбам они мною недавно довольно подробно были рассмотрены. Однако опять-таки приходится отметить, что если в области морфо-экологического анализа регуляторных приспособлений сейчас, правда только применительно к рыбам, уже накоплено довольно много данных, то физиологический механизм саморегуляторных приспособлений у рыб как у нас, так и за рубежом почти не исследован. Несомненно, что физиологический анализ регуляторных механизмов популяций — это очень важная задача исследований ближайшего времени. Конечно, эти исследования должны вестись в теснейшей связи с морфо-экологическим анализом. Необходимо познание физиологических закономерностей регуляции пластического и энергетического обмена, выяснение механизмов регуляции роста и морфологической разнокачественности, формирования соотношения полов и ряда других вопросов.

Разностороннее изучение характера приспособительного значения и способов действия регуляторных механизмов крайне важно и в целях разработки действующих математических моделей динамики популяций, обладающих обратной связью.

Для выявления закономерностей динамики популяций и выявления характера процессов, определяющих «движение населения», совершенно необходимо познание тех закономерностей, которым подчиняются отношения родительской популяции и потомства, в первую очередь, пожалуй, их количественное выражение. К сожалению, разработке этого вопроса до недавнего времени не уделялось должного внимания. Считалось, что молоты всегда достаточно, и выживание определяется только кормностью водоема, а колебания условий жизни настолько значительны, особенно на ранних стадиях развития, что соотношение количества произведенных родительским стадом потомков и выживших особей дочернего поколения оказывается сильно изменчивым в зависимости от воздействиями и закономерная связь между ними утрачивается.

Однако более глубокое изучение тех закономерностей, которым подчиняется взаимоотношение родительского стада и потомства, показало, что оно носит закономерный характер и изменяется, регулируется через изменение связей в трофотеке изменением репродуктивных свойств родительской популяции. При оптимальных стабильных условиях выживания имеется прямая

связь численности произведенных родительским стадом потомков, т. е. отложенной оплодотворенной икры или выметанных эмбрионов, с величиной дочернего поколения, вступившего в нерестовую популяцию. Однако изменение отношений в системе триотрофа вносит в эту прямую зависимость соответствующие изменения, поэтому обычно соотношение плодовитости родительского стада — величина дочернего поколения выражается не прямой, а более сложной зависимостью. Причем во многих случаях при разных напряжениях в системе триотрофа мы получаем как бы семейства кривых, характеризующие разные уровни воспроизводства. Особенно четко это выражено у дальневосточных лососей.

Важнейшее как теоретическое, так и практическое значение имеет знание закономерностей динамики плодовитости. Во многих исследованиях, проведенных за последние 15 лет, показано, что индивидуальная плодовитость меняется в зависимости от обеспеченности пищей и формирование плодовитости осуществляется в два приема и у молоди, и у производителей в результате нагула в сезон, предшествующий нересту. Хорошо прослежены изменения индивидуальной плодовитости как в пределах одной популяции, так и у разных популяций одного вида. Ряд интересных данных получен и для беспозвоночных; в этой связи можно упомянуть хотя бы работы по ракообразным Зеликман, Пятакова, Розы и многих других, а по водным насекомым исследования А. С. Константинова.

Уже в 1953 г. В. С. Ивлев показал, что анализ популяционной плодовитости только собственно и может характеризовать плодовитость стада. Последующие исследования это очень хорошо подтвердили. Сейчас мы имеем и уже достаточно проверенную биологическую и математическую интерпретацию популяционной плодовитости. Однако данных, характеризующих ее динамику, накоплено еще очень мало.

Крайне важно знать, как меняется в разных условиях количество икры, продуцируемое особью в течение жизни. Известно, что более быстро растущие особи созревают в более молодом возрасте и раньше теряют способность к размножению, раньше стареют. Закономерности, которым подчиняются изменения общего количества откладываемых яиц в течение жизни, как это связано с изменением индивидуальной и популяционной плодовитости и с периодичностью нереста, мы знаем еще очень плохо. А между тем те единичные работы (например, Спановской, Григорян и Тягиной), где дается подобный анализ, показывают очень большую значимость подобного рода исследований для понимания общих закономерностей динамики популяции.

До недавнего времени считалось, что пропуск нереста обычно есть результат случайного стечения обстоятельств. Однако более детальные исследования, проведенные на ряде видов рыб,

показали, что периодичность нереста может меняться в пределах ареала вида. У видов умеренных широт более северные популяции размножаются не каждый год, у более южных популяций нерест у всех особей, кроме патологических случаев, происходит ежегодно, а у популяций, распространенных на самом юге, появляется порционность икрметания. Это хорошо прослежено Б. В. Кошелевым для леща и отмечено для ряда других видов рыб. Выяснено, что в «голодные годы» у некоторых рыб часть особей пропускает один нерестовый сезон. Причем обычно это бывают самки. Подобное явление отмечено, например, для беломорской сельди. Хорошо известно, что у многих водных беспозвоночных число генераций в разных широтах бывает весьма различным. Это, пожалуй, наиболее детально прослежено Е. В. Борушкин для хирономид. Естественно, что наблюдающаяся разница в числе генераций в год (от  $1\frac{1}{2}$  до 12 и более) имеет очень большое значение для динамики популяций, и понимание механизмов регуляции этого процесса представляет очень большой как теоретический, так и практический интерес.

Особо следует остановиться на явлении порционности икрметания у рыб. Последние исследования по этому вопросу, я имею в виду, в частности, работу Овен, показывают, что применительно к порционно нерестующим тропическим рыбам наши старые представления о величине их плодовитости должны быть серьезно пересмотрены. Вопрос о порционно нерестующих тропических рыбах необходимо исследовать экспериментально.

Величина пополнения в очень большой степени зависит не только от количества продуцируемых половых продуктов, но и от их качества. К сожалению, вопросам качества половых продуктов, выяснению закономерностей их изменений уделялось и уделяется очень мало внимания. Правда, за последнее время исследования в этой области несколько усилились: выяснена связь изменчивости размеров икры с условиями нагула родительского стада, исследованы закономерности изменений размеров икры в разных географических условиях, а также связь запаса желтка в икринках с выживаемостью личинок в условиях голодания. Для некоторых беспозвоночных изучена сезонная изменчивость яиц разных генераций. Очень большое и теоретическое и практическое значение имеют данные о качестве половых продуктов особей разного возраста: молодых, среднего возраста, старых, впервые или повторно нерестующих. За последнее время ихтиологами и рыбоведами получены некоторые весьма интересные данные по этому вопросу. Что касается качества мужских половых продуктов и их влияния на качество потомства, то в этом отношении сделано еще очень мало. Вообще надо сказать, что вопросам возрастной генетики водных организмов, в первую очередь рыб, уделяется совершенно недостаточное внимание.



В области изучения закономерностей развития сделано очень много. Для разработки теории динамики стада рыб особенно большое значение имеет теория этапности развития, разработанная Васнецовым. Мне думается, что в первую очередь необходимо изучать закономерности перехода с этапа на этап, выяснить различия в этапности развития близких форм одного вида и особей разных поколений, развивающихся в различных условиях. Важно выяснить взаимоотношения между этапностью онтогенеза и теми циклическими изменениями, которые происходят в процессе индивидуального развития. Если теория этапности развития разрабатывалась главным образом в морфоэкологическом плане, то в настоящее время, не свортывая этого направления, надо усилить физиолого-биохимические исследования энергетических характеристик каждого этапа развития. Эти исследования очень важны для развития работ по повышению продуктивности биосферы.

В области изучения роста за последнее время, к сожалению, исследования шли главным образом только по линии анализа роста отдельных видов, и собственно после работ В. В. Васнецова крупных обобщений в этой области сделано не было. Существенные результаты были получены в области математической интерпретации закономерностей роста Паркером и Ларкиным. Было показано, что получившая широкое распространение формула Берталанфи имеет весьма ограниченное значение и что создание универсальной формулы роста, пригодной для анализа роста всех водных организмов, вряд ли может дать рабочие результаты. Очень существенные закономерности выявлены в последнее время в области соотношения белкового роста и накопления энергетических веществ и приспособительного значения соотношения линейного роста и нарастания массы тела для обеспечения выживания и воспроизводства себе подобных. Мне думается, что если до последнего времени наши исследования в этой области были в первую очередь направлены на получение количественной характеристики соотношения протеинового и жирового обмена и топографического анализа депо энергетических веществ, то в настоящее время, не свортывая этих исследований, надо особое внимание уделить качественной стороне процессов — анализу соотношения жиров разного типа в организме и приспособительного значения их трансформации. Это же относится и к белкам. Надо прямо сказать, что в области разработки проблем роста мы очень сильно отстали от запросов жизни. Такие вопросы, как соотношение индивидуального роста и прироста массы популяции, как связь КПД кормов с ростом особей и привесом биомассы у нас почти совершенно не исследуются.

Я здесь лишен возможности остановиться на рассмотрении проблемы обеспеченности пищей. В отношении водных организмов по этой проблеме сделано очень много. Достаточно упомя-

путь вышедшие недавно экологические работы Е. В. Борунского, Н. С. Гасвской, М. В. Желтенковой, Б. П. Мантейфеля и других, а также ряд работ по физиологии питания и пищеварения рыб. В области разработки проблемы обеспеченности популяций водных организмов пищей и в теоретическом, и в методическом отношении сделано весьма много. Особо надо отметить то большое значение, какое имеет введенное Б. П. Мантейфелем понятие о триотрофе. Мантейфель правильно показал, что обеспеченность пищей зависит не только от соотношения пища — потребитель, но в очень большой степени от характера воздействия хищника на потребителя. Этот момент безусловно должен учитываться при анализе пищевых отношений в водоемах. Следует отметить необходимость дальнейшей разработки энергетической стороны проблемы обеспеченности пищей. Необходимо исследовать, как меняются кормовые коэффициенты в разной экологической обстановке при разных соотношениях корм — потребитель, в присутствии и в отсутствии хищников и ряд других вопросов.

В области разработки третьего звена процесса динамики популяций — выяснения закономерностей убыли — также за последние годы сделано довольно много. Прежде всего надо подчеркнуть, что старые представления о независимости хода процесса убыли от пополнения стада, мешавшие разработке теории динамики популяций, ушли в прошлое. Сейчас почти все экологи, и у нас и за рубежом, признают теснейшую взаимосвязь хода убыли и пополнения популяции. В результате сейчас во многих случаях удается с практически достаточной точностью проследить ход общей смертности для видов с разной продолжительностью жизни. Существенную роль в этом отношении сыграло изучение возрастного состава рыб в уловах ископаемого человека. Очень важно для понимания закономерностей общей смертности выяснить те механизмы, которые определяют старение организмов, и определить величины смертности «от старости». До последнего времени эта причина смертности облавливаемых популяций явно недоучитывалась.

Не менее существенная сторона проблемы смертности — это выяснение характера гибели на ранних этапах онтогенеза. Во многих исследованиях (Владимиров, Деханик, Дементьева, Марр, Сетте, Павловская и др.) показано, что у разных видов рыб характер «кривой смертности» оказывается различным. Сейчас вряд ли есть основания сомневаться в том, что у многих видов рыб, особенно с значительными флюктуациями, причиной массовой гибели на этапе смешанного питания и на первых этапах внешнего питания является низкая обеспеченность пищей. Это сейчас показано для сельди, хамсы, трески и ряда других видов. Этим объясняется то, что у ряда видов рыб имеется довольно четко выраженная корреляция между урожайностью поколения и обилием кормового планктона. На более поздних этапах, как

организмов, а также расчеты оптимальных режимов эксплуатации промысловых организмов, необходимо, с одной стороны, создать «работающие», т. е. отражающие действительный ход процесса, математические модели динамики популяций, и, с другой стороны, разработать такую технику, которая позволила бы максимально упростить и ускорить сбор массового материала.

В области разработки математических моделей динамики популяций со времен Расса проделана очень большая работа и найден ряд полезных решений. Уже сделаны первые опыты по закладке простейших моделей динамики популяций рыб в электронные счетные машины. Опыт последних лет показал, что модели, исходящие из непрерывного времени и базирующиеся на дифференциальных уравнениях, оказываются менее биологически емкими, чем структурные модели с дискретным временем. Нет сомнения, что скоро мы сможем широко использовать электронные машины в прогностических и расчетных целях. Однако это зависит не только от отработки необходимых моделей динамики популяций, но и от сбора и первичной обработки необходимых исходных данных. К сожалению, в этом отношении дело обстоит крайне плохо. Мы располагаем совершенно ничтожным количеством автоматических устройств для обработки первичного материала. Можно упомянуть шотландский счетчик икры и прибор для счета и измерения рыб Протасова и Митрохина. Это, конечно, только робкое начало. Здесь нужна самая энергичная работа инженеров и биологов. Наконец, нельзя опять не упомянуть о совершенно неудовлетворительном состоянии рыболовной статистики. В то же время ясно, что без налаживания учета вылова нельзя обеспечить и надежный его прогноз.

Заканчивая, еще раз надо отметить, что в области разработки динамики популяций водных организмов сделано довольно много и сейчас достаточно ясно, в каких направлениях надо вести дальнейшую разработку проблемы.

## **ФОРМИРОВАНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА И ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В РАВНИННЫХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ**

**К. А. ГУСЕВА, Б. А. ЭКЗЕРЦЕВ**

*(Институт биологии внутренних вод АН СССР)*

Фитопланктон в водохранилищах, создаваемых на больших равнинных реках, формируется главным образом из того комплекса организмов, который существовал в данном водоеме до зарегулирования его стока.

Еще Д. О. Свиренко (1938) при изучении фитопланктона одного из первых крупных водохранилищ — Днепровского им. В. И. Ленина — установил, что его альгофлора имеет много общих форм с таковой Днепра. Позднее аналогичное было отмечено и на ряде других водохранилищ: Ивановском, Горьковском, Куйбышевском, Новосибирском, Иркутском и др.

Преобразования альгофлоры протекают довольно быстро и почти полностью заканчиваются за время наполнения водохранилища до проектной отметки. Как показали многолетние наблюдения, проведенные на Днепровском, Горьковском, Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах, в этот период в составе фитопланктона появляется ряд форм, которые в реке если и встречались, то лишь единично. При наполнении водохранилища пойменные водоемы, уходящие глубоко под воду, являются в большинстве случаев поставщиками массовых форм, что способствует быстрому развитию последних в создаваемом водоеме. Это отмечено при возникновении Иркутского (Васильева, Кожова, 1963), Новосибирского (Кукин, 1961) и ряда других водохранилищ. Случай включения большой территории поймы с ее водоемами в состав мелководного плёса водохранилища прослежен на Черёповецком водохранилище (Кузьмин, в печати). До образования этого водохранилища р. Шексна несла главным образом диатомовый планктон Белого озера. С зарегулированием реки в первый же год в ее средней части образовался мелководный плёс, в состав которого вошли пойменные водоемы. Здесь был найден большой набор пиррофитовых, эвгленовых и других представителей альгофлоры, в большинстве случаев чуждых планктону бывшей реки. В дальнейшем, вероятно, картина, наблюдаемая в первый год, несколько сгладится, но основные черты все же сохранятся. В Угличском водохранилище, существующем более 20 лет, Волга между Кымрами и Калязином после поднятия уровня также затопила большую пойму с ее водоемами, образовав мелководный Нерлинский плёс, воды которого и до настоящего времени содержат более разнообразный планктон, чем воды нижнего бьефа Ивановского, а также верхнего бьефа Угличского водохранилища.

Следующим возможным источником поступления новых форм в водохранилище являются притоки. Их роль, как и в реке, двоякая: она может быть положительной в том случае, если они несут воды, богатые разнообразным планктоном, и отрицательной, если они лишь разбавляют существующий планктон или поставляют формы, несвойственные условиям данного водоема.

Воды притоков несут, кроме планктона, также и биотические взвеси, которые на каком-то этапе стыка с водами реки при изменении скоростей начинают выпадать, образуя зону плавов отложений, положительно влияющих на развитие планктона. Поэтому в этих местах стыка вод притока и реки очень часто

наблюдается не только появление новых форм, но и увеличение численности и биомассы представителей фитопланктона, обитавших в данной реке (Приймаченко, 1959). В водохранилищах эта зона иловых отложений приближается к устью притока.

В большинстве сформировавшихся водохранилищ по сравнению с рекой изрезанность береговой линии возрастает, увеличивается соответственно и количество заливов, могущих быть хорошим убежищем для развития форм, плохо приспособленных к течению. Роль заливов в водохранилищах как поставщиков массовых форм фитопланктона хорошо прослежена (Уломский, 1959; Кукуш, 1961 и др.). По длине оси залива специфичность видового состава альгофлоры уменьшается по направлению к его устью, и в планктоне постепенно начинают преобладать формы, характерные для водохранилища (Гаухман, 1957).

От верховья водохранилища к плотине в большинстве случаев, независимо от возможного разбавления притоками, фитопланктон становится более однообразным. Происходит это прежде всего за счет постепенного выпадения несомых потоком бентосных и эпифитных форм при снижении скоростей течения и при увеличении глубин приплотинного участка. Аналогичная картина наблюдается в реках (Lewis, Williams, 1964).

Для основных планктонных форм (диатомовых и синезеленых) скорости течения — один из существенных факторов, определяющих их развитие. Скорости течения в различных участках водохранилища зависят от морфометрии и среднегодового коэффициента водообмена, связанного с работой ГЭС, которая меняется в зависимости от сезона. В водохранилищах руслового типа с большим водообменом течение ощутимо круглый год на всем протяжении водоема. В водохранилищах долинно-руслового и долинного типа со слабым водообменом течение во все сезоны наблюдается только в верховьях.

В водохранилищах руслового типа и в речной части водохранилищ долинного и долинно-руслового типа так же, как и в реке, преобладающими формами фитопланктона являются диатомовые водоросли. В озеровидных участках долинного и долинно-руслового типах водохранилищ за диатомовыми сохраняется их роль весной и осенью, летом же, если они и остаются в планктоне, как наблюдали А. Д. Приймаченко (1960) на волжских водохранилищах, то состав их меняется. В большинстве же водохранилищ этого типа в летний период в озеровидных участках развиваются в массовом количестве синезеленые водоросли, вызывающие «цветения», особенно сильные в первые годы возникновения водоема.

Во вполне сформировавшихся водохранилищах комплекс основных форм фитопланктона весьма немногочисленный и довольно однотипный для большинства этих водоемов, сооруженных на равнинных реках, поскольку преобладающие формы планкто-

на в них являются широкими космополитами и географическая зональность отражается скорее на численности фитопланктона, чем на видовом его составе. Южные водохранилища получают более богатый биогенный сток, лучше прогреваются и обеспечиваются солнечной энергией, чем северные, поэтому и развитие фитопланктона здесь идет более энергично. В первый год наполнения этих водохранилищ наблюдается наибольшая биомасса фитопланктона за счет увеличения биогенных веществ, экстрагированных из залитых почв. В северных районах (в зоне хвойных лесов и торфяных болот) в первый год также воды водохранилища более богаты биогенными элементами, но последние, находясь в комплексе с гуминовыми веществами, не могут быть полностью использованы водорослями. Поэтому в таких водохранилищах, как показала А. Д. Приймаченко (1961) на примере Горьковского водохранилища, планктон развивается лучше на второй год наполнения водоема, когда в нем снижается цветность воды.

По длинной оси водохранилища биомасса фитопланктона может сильно варьировать по сезонам в зависимости как от типологии водохранилища, так и от специфически местных условий. В водохранилищах руслового типа с большим водообменом и ясно выраженным течением во время всего вегетационного периода биомасса фитопланктона от его верховий к плотине, как правило, снижается. В водохранилище долинно-руслового и долинного типа с малым коэффициентом водообмена в летний период биомасса может возрастать по направлению к плотине за счет главным образом бурной вегетации синезеленых. Кривая биомассы по данной оси таких водохранилищ в летний период двухвершинная. Первый пик приходится на верховье речного участка с преобладанием диатомовых, а второй — падает на озеровидный, предплотинный участок с преобладанием синезеленых. Между этими двумя пиками наблюдается падение биомассы в районе снижения скоростей и связанная с этим смена видового состава (Приймаченко, 1961). По развитию синезеленых занимает обычно небольшой отрезок вегетационного периода, поэтому средневегетационная биомасса всего фитопланктона обычно в этих водохранилищах так же, как и в водохранилищах руслового типа, больше в речных участках, чем в озерных.

В озеровидных водохранилищах, где речные участки представлены слабо (Рыбинское водохранилище), распределение биомассы ~~не зависит~~ от скорости течения, так как на большей части акватории они практически отсутствуют в летний период, а ~~зависимость~~ от метеорологических условий, числа штилевых дней и направления ветров (Гусева, 1958).

Развитие высшей водной растительности ограничено мелководьями литорали и общая площадь, занимаемая ею, во много раз меньше площади водоема. Органическое вещество, синтези-

рование этой растительностью, имеет в водохранилищах лишь местное значение.

На первых этапах формирования водохранилища, когда водная растительность только начинает появляться, ведущая роль принадлежит обеспеченности мелководной зачатками макрофитов, морфометрической особенностям, уровенному и гидрологическому режимам. На втором этапе, в период смыкания отдельных растительных группировок, решающее влияние приобретают трофические условия и фитоценологические взаимоотношения.

В первые годы наиболее благоприятные условия произрастания гидрофитов создаются на водохранилищах с более или менее постоянным уровнем вод. Отрицательно влияют на возникающий растительный покров летние колебания уровня, превышающие 1 м (Потапов, 1959, 1961а, б). Эти колебания могут привести к выпадению тех или иных экологических групп растений (Zedník Seda, 1963). Колеблющийся по годам уровень (Рыбинское водохранилище) ведет к господству на мелководных амфибийной растительности (Белавская, 1958; Кутова, 1955, 1965).

Летняя сработка изменяет условия обводнения и приводит к большей пестроте в строении и составе фитоценозов, чем в водоемах с постоянным уровнем. На водохранилищах переменного весеннего наполнения растительный покров нарушен, пятнист, часто сильно подавлен. В составе сообществ постоянно встречаются растения, не характерные для данных экологических условий и являющиеся своего рода реликтами иных условий обводнения.

Другой важный фактор формирования и смены растительного покрова — наличие зачатков. При создании крупных водохранилищ все пойменные озера, болота и другие очаги существования водной растительности затопляются на большую глубину и растущие там макрофиты погибают. Источником водной флоры остаются лишь близлежащие водоемы и болота. В зависимости от географического положения водохранилища изменяется и степень обеспеченности его мелководной зачатками гидрофитов. На южных водоемах в первые годы их создания ощущается резкий дефицит зачатков водных растений. Основной их поставщик — притоки и пойменные водоемы верховой водохранилища, затопленные на небольшую глубину.

Одним из основных факторов процесса формирования растительного покрова прибрежий искусственных водоемов является их морфометрия. На водохранилищах озерного и долинного типов особенности их конфигурации задерживают зарастание литорали. Напротив, на водохранилищах с сильно расчлененной береговой линией формирование растительного покрова протекает быстрее. От особенностей морфометрии зависит и степень зарастания водохранилища макрофитами. Богатство вод биогенными

элементы способствует бурному развитию этой группы растительности.

Прозрачность вод влияет главным образом на глубину распространения погруженной растительности. Однако большая мутность вод водохранилищ может стать решающим фактором зарастания их мелководий.

В отличие от фитопланктона становление внешней водной растительности происходит в течение длительного периода. На небольших искусственных водоемах площадью несколько десятков квадратных километров формирование водной растительности заканчивается через пять лет (Круберг, 1959). На водохранилищах-гигантах площадью в сотни квадратных километров становление растительности литоральной зоны всего водоема продолжается в течение 10—20 лет. Наиболее быстро происходит формирование сообществ прибрежной и водной растительности в верховьях заливов, по рекам, и в верховьях водохранилищ. В последнюю очередь заканчивается формирование фитоценозов литорали открытых плесов и устьевых участков заливов.

В течение созревания водохранилища на его мелководьях происходит смена господствующих форм растений. Характер этой смены зависит от широтного положения водоема и на первых этапах становления определяется наличием зачатков гидрофитов. В дальнейшем на ход сукцессий существенное влияние оказывает химизм донных отложений (Потапов, 1960).

Искусственные водоемы зоны хвойных лесов с постоянным летним уровнем начинают зарастать свободноплавающей растительностью, которая позднее заменяется погруженной, с преобладанием хвоща приречного. Основное направление смен растительности водохранилищ переменного весеннего наполнения также идет от гидатофитных группировок и приводит к геюфильному типу.

Формирование растительного покрова водохранилищ южных областей идет за счет массового распространения в первые годы орной и амфибийной растительности, что приводит к господству на мелководьях рогозов и тростника. Становление растительности в засоленных водохранилищах проходит по этому же типу, о богатство вод хлоридами и сульфатами накладывает отпечаток на состав растительного покрова.

## ЛИТЕРАТУРА

- Славская А. П. 1958. Изменение внешней растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его уровня. — Тр. биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Славская Г. Л., Кожова О. М. 1963. Планктон Иркутского водохранилища. — Тр. Всес. гидробиол. об-ва. XIII.
- Усёва К. А. 1958. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. — Тр. биол. станции «Борок», 3.



- Гаухман З. С. 1957. Формирование фитопланктона Днепровского водохранилища после его восстановления.— Вестн. Днепетр. н.-и. ин-та гидробиол., XI.
- Круберг Д. К. 1959. Наблюдения над развитием растительности в водохранилище Вырицкой электростанции.— Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им Л. Н. Герцена, 178.
- Кузьмин Г. В. 1965. Фитопланктон Череповецкого водохранилища в первый год его заполнения (в печати). Сб. «Растительность волжских водохранилищ».— Тр. Ин-та биологии внутренних вод.
- Кутова Т. Н. 1955. Формирование водной и прибрежной растительности на Рыбинском водохранилище. Сб. «Рыбинское водохранилище», вып. 1. Моск. об-во испыт. природы.
- Кутова Т. Н. 1965. Формирование прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища.— Вопр. гидробиол. (тезисы доклада). М., Изд-во «Наука».
- Куксен М. С. 1961. К вопросу формирования фитопланктона Новосибирского водохранилища.— Тр. Всес. совещ. по биол. основам рыбохоз. освоения водохранилищ АН СССР. М., Изд-во АН СССР.
- Потапов А. А. 1960. О значении донных отложений при прогнозах зарастания водохранилищ.— Тр. Всес. гидробиол. об-ва, X.
- Потапов А. А. 1961а. Зарастание мелководий Учинского водохранилища.— Бюлл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, № 10.
- Потапов А. А. 1961б. Распространение гидрофитов на водохранилищах Волго-Донского канала и их санитарно-эпидемическая оценка.— Тр. Всес. гидробиол. об-ва, XI.
- Приймаченко А. Д. 1960. Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек Европейской части СССР.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, вып. 3 (6).
- Приймаченко А. Д. 1961. Фитопланктон Горьковского водохранилища в первый год его существования (1956—1957).— Тр. Ин-та биологии водохранилищ, вып. 4 (7).
- Свиренко Д. О. 1938. Дніпровське водосховище. V. Фітопланктон водосховища і його заток.— Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст., IV, вып. 1.
- Уломский С. Н. 1959. О формировании планктона Камского (Пермского) водохранилища.— Зоол. ж., XXXVIII, вып. 1.
- Zdeněk Šeda. 1963. Poznámky o pobřežní vegetaci Koryčanské vodní nádrže. Publications de la faculté des Sciences de l'Université J. E. Purkyne. Brno, v. 20.
- Louis G. Williams. 1964. Possible relationships between plankton--diatom species numbers and waterquality estimates.— Ecology, 45, N 1.

## ФОРМИРОВАНИЕ ФАУНЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ КРУПНЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Ф. Д. МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОИ, Н. А. ДЗЮБАН

(Институт биологии водохранилищ АН СССР)

Наблюдения за биологическим режимом новообразующихся крупных водохранилищ и особенно исследования Института биологии внутренних вод СССР за последние 10 лет на волжских водохранилищах позволили выяснить общие закономерности формирования фауны в этих водоемах.

Процесс формирования зоопланктона и бентоса в крупных водохранилищах на равнинных реках проходит через три стадии. Первая стадия — стадия разрушения прежних биоценозов и перераспределения фауны. Под влиянием сильного падения скоростей течения в реке выше плотины и начавшегося заиления разрушаются речные (реофильные) донные биоценозы — литофильные и обычно доминирующие в русле равнинных рек псаммофильные. В результате затопления многометровой толщей воды распадаются и фитофильные биоценозы и их элементы, так же как и элементы планктонных группировок пойменных водоемов и реки, всплывают и рассеиваются течениями по всему новому водохранилищу. Одновременно из размокающей почвы выползает почвенная фауна, особенно олигохеты (*Lumbricidae*, *Enchytraeidae*). Обширные пространства впервые затопленной суши заселяются чрезвычайно пестрым населением, состоящим из фрагментов разных водных биоценозов, смешанных с почвенной фауной. Это население, средняя биомасса которого составляет обычно 1—2 г/м<sup>2</sup>, постепенно вымирает за несколько месяцев, почти не оставляя следов. «Биосток», или сырток (увлекаемые течением донные организмы), не играет существенной роли в образовании бентоса новых водохранилищ.

Вторая стадия — стадия временных биоценозов, или, лучше сказать, группировок. При образовании водохранилища озерного характера, в котором прекращается проточность, эта стадия начинается очень резко выраженным явлением внезапного «вторжения гетеротопов» — массового заселения дна личинками тендипедид. Это происходит летом, после прогрева воды до 14—15°, когда начинается лёт комаров-тендипедид и массовая откладка яиц, приводящие к развитию особого «мотылевого биоценоза». Последний состоит почти исключительно из личинок тендипедид, среди которых резко преобладает мотыль — личинки *Tendipes* (преимущественно *T. plumosus*). Только на бывших руслах рек уже в это время в связи с заилением песков начинается усиленное распространение тубифидов.

Господствующая роль мотыля в этом первоначальном заселении нового водоема объясняется необыкновенной приспособляемостью его к различным условиям жизни и в частности — пластичностью питания (планктонный образ жизни личинок первого возраста, устойчивость к недостатку O<sub>2</sub>, способность личинок питаться как фильтраторы, хвататели, а при случае даже как хищники). Биомасса этого «мотылевого биоценоза» высока, уже к концу лета — началу осени первого года она достигает в среднем 10—15 г/м<sup>2</sup>. Все явление в целом носит характер «биологического взрыва». И хотя распределение тендипедид неравномерно, замечательно, что оно не обнаруживает никакой связи с распределением бывших угодий. И сухие, и заболоченные луга, пашни, и выгоны, и подзолистые, и черноземные почвы

покрываются однообразной «мотылевой пеленой», инвизирующей разнообразие исходных биотопов. Однако в тех случаях, когда в водохранилище сохраняется проточность, сносящая планктонных личинок первого возраста, «мотылевый биоценоз» не образуется или образуется в ослабленном виде по прекращении проточности на второй год.

В зоопланктоне первый год характеризуется массовым развитием коловраток, которые, однако, уже скоро (к концу лета) начинают заменяться рачками, тоже дающими высокую численность и биомассу.

На второй и третий год существования водохранилища численность мотылей сильно понижается, но одновременно происходит заселение затопленной суши гомотонной донной фауной. Скорее всего расселяются «подвижные гомотопы» — ослики (*Asellus*), гаммариды и пиявки (особенно нефелиды — *Herobdella*). Эти формы, связанные частью с опавшей листвой, наибольшей численности достигают именно на второй год. Одновременно при помощи пелагических личинок расселяется и дрейссена — *Dreissena polymorpha*. Распространение менее подвижных тубифицид и сфериид идет медленнее.

Третья стадия — стадия «постоянных биоценозов» — начинается тогда, когда расселение гомотонной донной фауны по водохранилищу заканчивается и распределение бентоса приходит в соответствие с условиями обитания. В основных чертах это достигается уже через три-четыре года после заполнения водохранилища, и можно сказать, что к этому времени первоначальное формирование бентоса уже произошло. Во всех крупных водохранилищах умеренной полосы СССР это сопровождается уменьшением числа видов и сильным понижением биомассы, величина которой на затопленной почве снижается до 2–3 г/м<sup>2</sup> в среднем.

Только на бывших руслах, где уже в первый год в связи с заиливанием начинается усиленное размножение тубифицид, биомасса возрастает, — главным образом за счет невеликого лимнодринда (*Limnodrilus newaensis*), который находит здесь, на плесетах песчаных грунтов при временной (весенней) проточности очень благоприятные условия. Однако и на руслах, достигших максимум на пятый-шестой год (10–15 г/м<sup>2</sup>), биомасса затем понижается.

В крупных волжских водохранилищах, в частности, в наиболее регулярно исследуемом Горьковском, в течение последующих лет (на пятый-восьмой годы существования) сукцессионные процессы, постепенно затухая, еще продолжались в том же направлении — обеднения видового состава и понижения биомассы. Складывающийся в результате бентос в большинстве крупных водохранилищ отличается крайним однообразием. На затопленной суше, составляющей обычно 79–90% всей площади водо-

храпнища, биомасса бентоса в средних числах составляет обычно 1—2 г/м<sup>2</sup>, на руслах рек и ложах озер лишь немого больше — 3—4 г/м<sup>2</sup>. При этом характер затопленных наземных угодий теряется всякое значение: только остатки затопленных лесов выделяют

особой литофильной, обычно более богатой, фауной. Их моллюсков мало изменяет величину средней численности, как их вообще мало; исключение составляет донная фауна в некоторых водохранилищах рек Понто-Каспийского бассейна, особенно расположенных южнее 55—57° с. ш., где дает массовое развитие, в основном в обрастаниях деревьев и других твердых субстратов и на незащеленных почвах.

Зоопланктон формируется гораздо быстрее, чем бентос. Уже на второй год существования водохранилища преобладают в планктоне пелагические ракообразные, характерные для озерных водохранилищ. Последняя стадия формирования зоопланктона, соответствующая третьей стадии в бентосе, но наступающая уже к концу второго, самое позднее к третьему году, характеризуется уменьшением числа видов и понижением численности и биомассы.

Выпадают литофильные, прибрежные и другие группировки и складывается монотонный литофильный зоопланктон с преобладанием босмин, дафний и циклопов (*Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, виды *Mesocyclops*).

Биомасса зоопланктона, хотя и ниже, чем в первый год, но в «вегетационный» период (май — октябрь) остается все же относительно более высокой, чем биомасса бентоса.

Изучение жизни новообразующихся водохранилищ показывает, что для продуктивности этих водоемов режим водоема и его морфология гораздо важнее, чем характер затопленной местности.

В устьевых районах водохранилищ бентос богаче и по видовому составу, и по биомассе. Богаче он и в прибрежной полосе, особенно на осушной зоне, а также в водохранилищах с сильным развитием береговой линии и обильным зарастающим заливам.

Это обстоятельство косвенно указывает на причины богатства фауны водохранилищ в первый год их существования. Обилие планктонных и донных беспозвоночных есть несомненно следствие исключительно благоприятных условий их питания благодаря массовому поступлению детрита от разлагающегося затопленного почвенно-растительного покрова. Это явление аналогично тому, которое происходит после «цветения» прудов; в верхних, обсыхающих из-за колебания уровня водохранилищ горизонтах оно в известной мере повторяется ежегодно. Уменьшение количества беспозвоночных на второй-третий год есть, очевидно, следствие минерализации этого детрита. Более поздние подъем и снижение биомассы в руслах связаны с особенностями биологии личинок: их более медленным расселением и длительным жизненным циклом и затем способом питания, при котором они

добывают пищу из еще не минерализованных глубжележащих слоев ила, перекрываемых продуктами размыва берегов и потому недоступных мотылям.

Описанная схема развития фауны беспозвоночных наблюдается, по-видимому, во всех крупных водохранилищах с широкими плёсами, т. е. с затоплением обширных площадей суши. Только в узких водохранилищах руслового типа, большую часть площади которых составляет бывшее русло реки, картина может быть иной, так как в них вспышка мотылей слабее выражена в связи с незначительным затоплением суши и большую роль в бентосе играют тубифициды, в частности невский лимноприкл.

Уровень, на котором останавливается биомасса бентоса по окончании его формирования, в большинстве крупных водохранилищ низок или даже чрезвычайно низок (Рыбинское, Горьковское, Куйбышевское, Камское, Волгоградское, Мингечаурское, Шаерское, Кайрак-Кумское и др.). В некоторых крупных водохранилищах южной полосы Европейской части СССР (Цимлянское, Каховское) при той же общей схеме формирования бентоса его биомасса останавливается на более высоком уровне или сильно колеблется по годам, но во всех случаях она оказалась гораздо ниже и часто в десятки раз ниже, чем предусматривалось прогнозами (по прогнозам — порядка 30—40 г/м<sup>2</sup> без крупных моллюсков).

Причины столь низкой биомассы бентоса до сих пор плохо понятны. Это одна из наиболее важных и трудных проблем гидробиологии водохранилищ, одна из загадок, действительно требующих разрешения.

Можно предположить, что имеет место несоответствие между огромным искусственно задержанным объемом воды и водосборной площадью исходного водоема (или его боковой притока), с которой поступают в водохранилище аллохтонные органические вещества. Последние (в основном детрит или бактериальный детрит) и служат основной трофической базой беспозвоночного бентоса. Пресобладающая роль аллохтонной пищи доказывается, меж прочим, значительно большим обилием бентоса в предустьевых районах и прибрежных зонах водохранилищ. Неправильное представление о характере круговорота веществ, видимо, и было главной причиной ошибочности большинства прогнозов по бентосу водохранилищ.

Другая проблема, встающая при изучении почти каждого крупного водохранилища, — это несоответствие между очень бедным бентосом и сравнительно богатым (хотя во многих водохранилищах тоже очень умеренным) зоопланктоном. Может быть, зоопланктон использует питательные вещества «малого круговорота» пелагиали (распадающийся фитопланктон и бактериальный планктон), в основной массе не достигающие дна и во всяком случае не образующие достаточной кормовой базы для бентоса.

Возможно, что дрейссена, развивающаяся в массах при очень скудном бесплоде, по характеру использования взвесей для питания приближается к планктонным рачкам — фильтраторам. Отсюда вытекает важность тщательного изучения процессов образования, трансформации и минерализации детрита.

## ФОРМИРОВАНИЕ ИХТИОФАУНЫ ВОДОХРАНИЛИЩ

И. В. ШАРОНОВ

*(Куйбышевская станция Института биологии внутренних вод  
Академии наук СССР)*

Для формирования рыбного населения водохранилища требуется более продолжительный период. Формирование стада леща и судака в Рыбинском водохранилище закончилось только на 13—14-й год после начала заполнения (Остроумов, 1959). Естественное формирование ихтиофауны Ивановского, Угличского и Камского водохранилищ было закончено через 8—9, Горьковского — 8, Куйбышевского — 7 и Цимлянского — через 5—7 лет после заполнения (Поддубный, 1963; Лапицкий, 1961).

Уже в период заполнения можно установить в общих чертах направление процесса формирования видового состава. Однако окончание его наступает позднее, когда экология видов проявляется в условиях нормального режима водохранилищ. Так, например, резкое увеличение численности свинца в период заполнения Куйбышевского водохранилища не привело к росту его поголовья в последующие годы, так как условия размножения и зимовки, сложившиеся в нем, вышли за границы экологического спектра этого вида. И, наоборот, малочисленное в начале стадо судака после образования водохранилищ постепенно росло и во многих из них он стал занимать важное место в промысле.

Естественное формирование рыбного населения водохранилищ происходит на базе исходных речных и озерных популяций зоны затопления. В речных водохранилищах происходит обеднение видового состава ихтиофауны за счет выпадения проходных и ряда реофильных форм. В Рыбинском водохранилище обитает 30 видов (вместо 38), обитавших в зоне затопления, соответственно в Горьковском — 36 (43), в Куйбышевском — 36 (49), в Каховском — 47 (70). Процесс формирования идет в направлении усиления лимнофильного и угнетения или полного выпадения реофильного комплексов. Однако в ряде водохранилищ (Катта-Курганское, Фархадское, Мингечаурское, Дубоссарское) удельный вес реофилов остается высоким.

В период заполнения водохранилищ создаются исключительно благоприятные условия для размножения и нагула большинства рыб. Наличие больших перестовых площадей, вензика численности зоопланктона и тендинидов обеспечивают высокую эффективность переста и выживаемости молоди. Рыбы, обладающие высокой численностью перестового стада, большой воспроизводительной способностью, быстрым ростом, ранним половым созреванием и широким экологическим спектром наиболее полно используют эти благоприятные условия. В эти годы при разреженном стаде рыб и обилии кормов создается прямая зависимость между количеством производителей и величиной потомства. Появляются высокоурожайные поколения леща, щуки, плотвы, густеры, сища и других фигофильных рыб. В Куйбышевском водохранилище относительная численность этих поколений у леща составила  $\frac{3}{4}$  всего поголовья, у щуки — 85,9%, у густеры — 73%, у сищи — 86,3%. В Цимлянском водохранилище поколение первого года заполнения у леща составляло 97% всего поголовья стада (Ланицкий, 1958). В Цимлянском и Каховском водохранилищах урожайные поколения фигофильных рыб отмечены лишь в первый год заполнения. Поколения второго года, вследствие ухудшения условий размножения, были малочисленными (Ланицкий, 1961; Сазыников, 1961). В Волгоградском водохранилище, где в период заполнения имела место весенняя сработка уровня, поколения первых лет не выделялись высокой численностью (Яковлева, 1962). Появление урожайных поколений ускорило формирование стад рыб, определило их структуру и высокую численность в течение ряда последующих лет.

После заполнения водохранилищ условия размножения и нагула рыб ухудшаются и нарастание их численности замедляется. В естественных водоемах существовала тесная связь между прохождением паводка и перестом рыб. Обычно перест хищных рыб (щуки, судака) проходил в начале паводка, а леща, густеры, сища, плотвы — в пик паводка. Молодь нагуливалась на высококормных пойменных участках и к моменту спада воды успевала окрепнуть. В некоторых водохранилищах (Куйбышевское, Волгоградское) и в нижних бьефах ГЭС эта связь нарушилась, и перест большинства рыб проходит в период понижения уровня воды. В водохранилищах многолетнего регулирования (Рыбинское, Цимлянское, Мингечаурское) сравнительно благоприятные условия для размножения рыб создаются в многоводные годы. Здесь характерно чередование многочисленных и малочисленных поколений. В водохранилищах сезонного регулирования (Куйбышевское, Камское, Горьковское) размножение рыб приурочено в основном к верхним участкам и притокам, где сохранился паводок. Урожайные поколения появляются здесь спорадически при превышении НПУ весной. В Куйбышевском водохранилище такое положение после заполнения создалось только в 1963 г., когда

уровень воды весной превысил НПУ на 20—40 см и был стабильным.

Режим наполнения и сработки водохранилищ стал важным фактором, который определяет условия размножения, зимовки и пагула большинства рыб. Современный уровеньный режим водохранилищ характеризуется резкими колебаниями, обусловленными сезонными изменениями величин притока и сброса воды через гидротехнические сооружения. Обычно к концу подледного периода уровень понижается до минимальных отметок. Весной происходит интенсивное наполнение. В Волгоградском и Куйбышевском водохранилищах с 1960 г. осуществляется весенний пуск для обводнения Волго-Ахтубинской поймы, в результате которого уровень водохранилищ понижается более чем на 1 м. При понижении уровня наблюдается массовая гибель отложенной икры и значительная часть производителей остается с невыметанной икрой. В годы с низким уровнем воды весной число самок с невыметанной икрой у щуки достигало 35, а у синца — 50%. Неблагоприятные условия размножения, зимовки и питания оказывают отрицательное влияние на воспроизводительную способность отдельных популяций. Наблюдалось заметное снижение плодовитости леща, синца, густеры и других рыб.

Глубокая зимняя сработка приводит к резкому сокращению площади водохранилищ. При понижении уровня до отметки 16,5 м площадь осушенной зоны Куйбышевского водохранилища составляет 3044 км<sup>2</sup>, или 47,2% всей площади. Площадь осушения Рыбинского водохранилища составляет 48, Камского — 66, а Иваньковского — до 80%. Падение уровня в подледный период сопровождается ухудшением газового режима и вызывает массовую гибель рыбы. Заморные явления могут распространяться на всю площадь водохранилища (Иваньковское) или на отдельные участки (Рыбинское, Куйбышевское, Цимлянское). В Куйбышевском водохранилище заморные явления начинаются в январе в отшнуровавшихся водоемах. С понижением уровня они распространяются на значительную площадь Черемшанского и Сусканского заливов и на мелководья Волго-Камского плёса. К концу подледного периода содержание кислорода падало до нуля. Воздействие зимнего режима на отдельные популяции рыб проявляется по-разному. Особенно страдают запасы сазана, синца, леща, плотвы и щуки. В 1963 г. только в Сусканском заливе погибло свыше 3,5 млн. голов рыбы, из них 2,4 млн. сеголетков сазана.

Зимняя сработка оказывает отрицательное влияние на кормовую базу рыб. Так, в Сусканском заливе Куйбышевского водохранилища число мертвых личинок тензипедид в осушенной зоне колебалось от 210 до 6250 и соответственно биомасса от 2,73 до 81,25 г/м<sup>2</sup>, при средней биомассе 24,44 г/м<sup>2</sup>. Ежегодные потери в результате зимней сработки в заливе составляют около



160 млрд. личинок тендипедид, общая биомасса — 2077 т. Зимний режим препятствует зарастанию побережья водной растительностью. В водохранилища сезонного регулирования не может проникнуть и луговая растительность из-за высокого уровня летом. Поэтому прибрежная зона в нижних и средних участках лишена субстрата для нереста фитофильных рыб, и нерест обычно приурочен к верхним участкам, устьям рек и верховьям заливов.

Из промысловых рыб наиболее важное значение в водохранилищах Европейской части СССР имеют лещ, щука, судак, сазан, синец, густера, плотва, чехонь, налим и окунь. Численность леща нарастает довольно быстро без рыбоводных мероприятий, и он становится одной из основных рыб в промысле. В Рыбинском водохранилище удельный вес леща в промысловых уловах составляет 35,7% (в отдельные годы достигал 43,5%), в Ивановском — 17 (33,6%), в Горьковском — 26,6%, в Куйбышевском — 33%. Однако в водохранилищах сезонного регулирования после их наполнения, вследствие ухудшения условий размножения, высокую численность стада необходимо поддерживать искусственным разведением. Весьма характерным является вспышка численности щуки в первые годы. Благодаря быстрому росту и половому созреванию она уже с начала рыбохозяйственного использования водохранилищ становится основным промысловым объектом. Удельный вес ее в уловах в Ивановском, Угличском и Рыбинском водохранилищах колебался в пределах 4,8—31,6%, в Волгоградском — 13,2—19,1%, в Цимлянском — 3,9—40,7%, в Куйбышевском он достигал 62,4%, в Каховском — 29,5%, а в Камском — 67,5%. По мере использования промыслом урожайных поколений запасы щуки снижаются. В Куйбышевском водохранилище эти поколения в основном были использованы в течение 8 лет.

Основной причиной падения запасов щуки являются неблагоприятные условия размножения. Быстрое увеличение численности щуки в первые годы следует рассматривать как положительный момент в формировании ихтиофауны. При малочисленности других хищников (судака, сома, налима) она являлась единственным биологическим мелноратором, способным сдерживать нарастание численности сорных и малоценных рыб (ерша, окуня, плотвы и уклей), и, трансформируя их в ценный продукт, способствовала более быстрому рыбохозяйственному освоению водоемов. Сравнительно большое значение в промысле занимает сазан в Цимлянском, Днепровском, Веселовском и Мингечаурском водохранилищах. В волжских водохранилищах он не нашел благоприятных условий. В Куйбышевском водохранилище в годы, когда уровень воды в период его размножения был выше НПУ (1961, 1963 гг.), эффективность нереста была высокой. Концентрация молоди в Черемшанском и Сусанском заливах была настолько

большой, что за одно притонение мальковой волюкушей вылавливалось до 500 сеголетков. В остальные годы нерест был слабым. Однако высокая эффективность нереста сазана обесценивается большой гибелью молоди при осенне-зимней сработке уровня. Сравнительно интенсивно пополняются запасы судака, размножение которого не связано с растительным субстратом. Малочисленность исходного стада задерживает парастание его поголовья в первые годы. Значительные всплески численности имели место у плотвы и окуня в Иваньковском водохранилище (56,5 и 57,3%), плотвы — в Рыбинском (51,6%), сища — в Цимлянском и Днепровском водохранилищах и уклей — в Каховском (26,3%), воблы и храмули — в Мингечаурском (62,7 и 25,6%) и карася — в Веселовском. Особенностью Куйбышевского водохранилища является необычно высокая численность стерляди. Большие скорости течения воды в Волжском и сужениях Тетюшского плёса (0,4—1,7 м/сек) обеспечивают условия для нереста этой рыбы. Стадо стерляди интенсивно пополнялось и средние уловы ее в Волжском плёсе на одно траление в 1964 г. возросли до 179 экз. против 68 в 1957 г., а по всему водохранилищу с 15,6 до 59,2 экз. Размножаются здесь также и осетр и белуга.

В связи с созданием каскада водохранилищ замечается проникновение некоторых северных обитателей в южные районы. Рыпушка проникла в Рыбинское, Горьковское водохранилища и в нижерасположенные участки Волги. Снеток, попавший из озера Белого в Рыбинское водохранилище, распространился в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах и отмечены случаи ската его в нижний бьеф Волжской ГЭС им. В. И. Ленина. Обогащение ихтиофауны водохранилища наблюдается также за счет проникновения обитателей из соседних водоемов. В Каховском водохранилище широко расселилась и размножается тюлька, в Цимлянском появилась черноморская сельдь, вырезуб, рыбец, шемая.

В условиях слабого пополнения запасов ценных промысловых рыб (лещ, сазан, силен, щука) в ряде водохранилищ интенсивно нарастает численность малоценных и сорных, которые менее требовательны к условиям размножения. Удельный вес последних в опытных уловах в Куйбышевском водохранилище в 1963 г. составил по числу особей 61,6% против 46,6% в 1956 г. Особенно резко возросло их поголовье в Волго-Камском плёсе (с 56,5 до 75,2%), в Черемшанском и Сусканском заливах (с 52,5 до 67%). В Волжском плёсе, где условия размножения для фитофильных рыб были сравнительно благоприятные, относительная численность малоценных рыб все годы была невысокой (33,4—47,1).

В период заполнения водохранилищ, вследствие повышения численности и биомассы зоопланктона и бентоса, кормность водоемов настолько повысилась, что разреженные стада рыб находили себе в изобилии пищу на всех стадиях развития. Такие условия, естественно, вызвали скачок в росте бентосоядных и

планктоноядных рыб и их молоди. Падение биомассы в последующие годы соответственно сопровождалось снижением роста бентофагов.

Молодь всех рыб, кроме судака, росла значительно лучше, чем в речных условиях. Хорошие показатели роста оставались также у планктофагов (синец, уклей), хищников (щука, берш, судак) и некоторых бентофагов (ерш, белоглазка). Темп роста рыб, питающихся дрейссеной (плотва, густера, старшие возрастные группы стерляди), оставался высоким. Наиболее заметное снижение роста после полного заполнения водохранилища наблюдалось у леща. В соответствии с колебаниями линейных и весовых показателей изменялась и упитанность рыб. Упитанность молоди, кроме судака, заметно повысилась. Снижение коэффициента упитанности наблюдалось у леща, судака и старшевозрастных групп чехони. У остальных видов колебания его находились в пределах годовых флюктуаций. Упитанность леща после резкого падения снова повышалась и затем становилась стабильной. Изменение в росте и упитанности рыб является закономерным процессом, который является отражением сложной динамики количественного и качественного развития фауны водохранилища в период ее формирования и проявления приспособительных свойств популяций в новых условиях обитания.

Снижение темпа роста бентофагов после заполнения не свидетельствует о перенаселении водохранилища рыбой. Более того, он наступает в тот период, когда, вследствие неблагоприятных условий размножения, нарастание поголовья замедляется.

В формировании пхтиофауны можно различить три этапа: 1) быстрое нарастание численности, увеличение темпа роста и упитанности, 2) резкое замедление нарастания поголовья фитофильных рыб, снижение темпа роста и упитанности бентофагов, 3) чередование малочисленных и многочисленных поколений, стабилизация роста, повышение удельного веса малочисленных и сорных рыб. Время прохождения первого этапа связано с периодом заполнения водохранилища. Резкое возрастание поголовья и темпа роста рыб обусловлено улучшением условий размножения и питания и высокой выживаемостью молоди. Падение биомассы бентоса и исчезновение перестового субстрата в виде затопленной луговой растительности в последующие два-три года оказывают отрицательное влияние на численность фитофильных рыб и на биологические показатели бентофагов. На третьем этапе условия питания становятся относительно стабильными. Динамика численности популяций рыб в основном определяется уровнем режимом водохранилища.

Продолжительность формирования стад рыб в значительной степени зависит от времени появления первых урожайных поколений (Поддубный и Фортунатов, 1961). Как правильно отмечают А. А. Остроумов и А. Г. Поддубный, формирование отдельных

стад следует считать законченным к тому времени, когда их перестовая часть будет состоять в основном из рыб местного, а не речного происхождения и популяция примет нормальную для данного вида структуру. Длительность этого периода у отдельных видов различна. У рыб с простой структурой стада и ранним половым созреванием (уклея, окунь ери, щука) он заканчивается на 3-4-й год после начала заполнения, у видов со сложной структурой и поздним половым созреванием (лещ, судак, стерлядь) формирование стада заканчивается на 7-8-й год.

Роль отдельных поколений в формировании стада различна. В Куйбышевском водохранилище у синеца, плотвы и ерша наиболее многочисленными были поколения 1956 г., а поколения второго года заполнения были незначительными, вследствие большой гибели молодых этих рыб при сработке уровня зимой 1958 г. У леща, щуки, густеры, белоглазки поколения обоих лет были многочисленными и в последующие годы резко выделялись. У видов, которые имели небольшое переходное стадо или размножение которых не связано с растительным субстратом (судак, берш, окунь, язь, карась, линь), поколения периода заполнения не выделялись своей численностью. По мере роста численности и убыли за счет промысла, естественной смертности и гибели от зимней сработки изменялось значение урожайных поколений, причем чем сложнее возрастная структура стада, тем продолжительней период его формирования и влияние первых урожайных поколений на динамику численности популяций.

Повышение рыбодобычи в водохранилищах многолетнего регулирования, где стада рыб сравнительно интенсивно пополняются в многоводные годы, должно идти в основном за счет рациональной эксплуатации водосма, акклиматизации новых видов рыб и кормовых объектов и изменения уровня режима с учетом интересов рыбного хозяйства. Для повышения добычи рыбы в водохранилищах сезонного регулирования, кроме перечисленных мероприятий, необходимо искусственное разведение и метрические работы, обеспечивающие скат рыбы из мелководий при понижении уровня воды.

## ЛИТЕРАТУРА

- Лапчик И. И. 1958. Формирование стада и состояние запасов основных промысловых рыб Цимлянского водохранилища. — Изв. Всес. н.-и. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, 45.
- Лапчик И. И. 1961. Цимлянское водохранилище. — Изв. Всес. н.-и. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, 50.
- Остроумов А. А. 1959. Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, вып. 1 (4).
- Поддубный А. Г. 1963. О продолжительности периода формирования стада рыб в волжских водохранилищах. Биологические аспекты изучения вод-

- хранилищ.—Тр. Ин-та биологии внутренних вод АН СССР, вып. 6 (9).  
 Поддубный А. Г. и Фортунатов М. А. 1961. Проблема рыбохозяйственного использования водохранилищ разных географических зон.—Вопр. ихтиол., 1, вып. 4 (21).  
 Сальников Н. Е. 1961. Каховское водохранилище.—Изв. Всес. н.-и. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, 50.  
 Яковлева А. П. 1962. Особенности формирования запасов промысловых рыб в Волгоградском водохранилище.—Научно-техн. бюлл. Всес. н.-и. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, № 13.

## ИЗМЕНЕНИЕ РЕЖИМА И ЕСТЕСТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБНЫХ ЗАПАСОВ ДНЕПРА В УСЛОВИЯХ ЗАРЕГУЛИРОВАННОГО СТОКА

А. М. АЛМАЗОВ, В. И. ВЛАДИМИРОВ, Я. Я. ЦЕЕВ

(Институт гидробиологии АН УССР)

Наше сообщение является результатом обобщения многолетних исследований среднего и нижнего течения Днепра до зарегулирования и после этого, проводившихся большим коллективом научных сотрудников Института гидробиологии АН УССР<sup>1</sup>.

На среднем и нижнем Днестре заканчивается и в ближайшие годы будет закончено создание каскада крупных водохранилищ в такой последовательности (сверху вниз по течению): Киевское (1964 г.), Каневское (1967 г.), Кременчугское (1960 г.), Днепродзержинское (1963 г.), Днепровское (1954 г.) и Каховское (1955 г.). Наиболее крупными водохранилищами, гигантами по классификации М. А. Фортунатова, являются Кременчугское и Каховское, регулирующие водные запасы Днепра. Каждое из них вмещает 13,5—18,2 км<sup>3</sup> воды (полезная емкость — 6,8—8,9 км<sup>3</sup>), а площадь водного зеркала первого составляет 2252 км<sup>2</sup>, а второго — 2155 км<sup>2</sup>. Общая емкость днепронетровских водохранилищ после их завершения составит 43 км<sup>3</sup>, полезная емкость 18,7 км<sup>3</sup>. В настоящее время, не считая Киевского и Каневского водохранилищ, общая емкость водохранилищ достигла 36,5 км<sup>3</sup>, а полезная — 17 км<sup>3</sup>. Это значит, что ежегодно на наполнение водохранилищ в весеннее время задерживается от 30 до 50% общего стока Днепра.

За 8 лет (1956—1963 гг.) в результате зарегулирования Днепра, а также общей маловодности этого периода умень-

<sup>1</sup> Кроме авторов статьи, в работе принимали участие: из отдела гидрохимии — Ю. Г. Майстренко, А. И. Денисова, из отдела гидробиологии — К. К. Зеров, Г. А. Оливар, К. С. Владимиров, А. Д. Шевченко, Д. З. Гак, М. А. Литвинова, Н. В. Фоменко, С. Л. Гусынская и др., из отдела ихтиологии — П. Г. Сухойван, А. Ф. Ляшенко, К. С. Бугай, С. Г. Залуми и др.

шился водный сток его в море на 20%. Средний многолетний сток Днепра до зарегулирования составлял  $52 \text{ км}^3$ , а после зарегулирования (в среднем за 8 лет)— $42 \text{ км}^3$ . Уменьшение стока произошло за счет аккумуляции воды в водохранилищах в результате потерь на испарение (до  $3,5 \text{ км}^3$ ), на фильтрацию, использования воды на орошение земель и водоснабжение. Особенно маловодными были 1960, 1961, 1963 гг., когда сток Каховского гидроузла составлял, соответственно, 22,9; 37 и  $40 \text{ км}^3$ .

В ближайшие 15 лет, по данным института Укргидропроекта, сток Днепра сократится до  $12 \text{ км}^3$  (на 78%) вследствие возрастающего изъятия воды Днепра на орошение ( $14,1 \text{ км}^3$ ). В перспективе сброс воды через Каховский гидроузел составит всего  $0,5 \text{ км}^3$  в год (нулевой сток в море).

Существенно изменился гидрологический режим низовьев Днепра и Днепровско-Бугского лимана из-за сезонного перераспределения стока. В зимние месяцы расходы воды в районе Каховского гидроузла возросли на 50—75%, весной уменьшились на 47—50% и летом уменьшились на 10—35% по сравнению с периодом до зарегулирования. Это особенно ухудшило условия размножения рыб в низовьях Днепра.

Течение и водообмен различаются в двух типах водохранилищ Днепровского каскада. Озерный режим складывается большую часть года (лето, осень, зима) в Кременчугском и Каховском водохранилищах, которые только в большие паводки многоводных лет достаточно промываются весной, водообмен в них за год происходит 1—3 раза. В остальных озерно-речных водохранилищах (Киевское, Каневское, Днепродзержинское, Днепровское) водообмен осуществляется 10—18 раз в году, замедление течения до  $0,05 \text{ м/сек}$  происходит в нижних частях водохранилищ в летние месяцы.

Из этой группы водохранилищ лучшие условия проточности складываются в мелководных первых трех, со средними глубинами 3,5—4,3 м, худшие — в глубоком Днепровском (средняя глубина 8 м, наибольшая — до 50 м).

Мощным фактором, обуславливающим особенности условий существования и влияющим на биологический режим водохранилищ Днепра, является загрязнение Днепра промышленными и бытовыми стоками городов. До г. Киева вода Днепра еще сохраняет олигосанитарный характер: показатели окисляемости, БПК ( $0,6—2,7 \text{ мг O}_2/\text{л}$ ) и численности бактерий не превышают допустимых норм для питьевой воды первой категории. Ниже Киева, несмотря на отвод части сточных вод на оросительное хозяйство Бортничи, Днепр приобретает мезосанитарный характер, свойственный и нижерасположенным водохранилищам. Особенно сказывается загрязняющее влияние промышленных стоков городов Кременчуга, Днепродзержинска, Днепропетровска, Запорожья.

До зарегулирования, в речных условиях, процессы самоочищения в Днепре были достаточны для переработки загрязнений. Санитарное состояние среднего и нижнего Днепра ухуднилось после сооружения Кременчугского водохранилища (с 1960 г.), когда значительно уменьшилась прогонность нижележащих водохранилищ и сказалось влияние режима упомянутого водохранилища.

Каховское водохранилище, как нижнее в каскаде и слабопроточное, испытывает наибольшее влияние вышележащих участков Днепра и аккумулирует биогенный сток и сток загрязнений. Комплексные исследования 1964 г. обнаружили во всей толще воды водохранилища фенольное загрязнение.

В 1961 г. и в последующие маловодные годы (1963, 1964) в Каховском водохранилище стали наблюдаться летние заморы рыб, возникавшие также в некоторых участках Кременчугского водохранилища. Заморные условия создаются в июле, когда совпадают пик высоких температур воды, интенсивности солнечной радиации, накопления массы синезеленых водорослей в пятнах «цветения». При многодневных штилевых погодах устанавливается температурная стратификация, гниение синезеленых водорослей обуславливает дефицит растворенного кислорода. Неблагоприятные условия существования летом 1964 г. вызвали массовое заболевание рыб Каховского водохранилища краснухой. Увеличились также паразитарные заболевания. По данным М. И. Черногоренко, больные краснухой рыбы были в наибольшей степени инвазированы моногенетическими сосальщиками, простейшими, грибами, дигенетическими сосальщиками и цестодами.

Кислородный дефицит наблюдается летом в глубинных зонах больших водохранилищ (Днепровское, Кременчугское, Каховское). В зоне фотосинтеза происходит пересыщение воды растворенным кислородом (150—250%), в гипolimнионе содержание его падает до 30—40% насыщения, а в прилиторных участках и в глубоких узких заливах — до 1—3%.

Зимние заморные условия наблюдаются только в суровые зимы при наличии длительного ледового покрова. Такие условия изучены в зоне Киевского водохранилища, на среднем Днепре, ниже Киева, и в верховьях Кременчугского водохранилища. Причиной являются потребление кислорода на окисление органических веществ, вносимых с ботоизвешного водосбора р. Припяти, а также в результате загрязнения Днепра бытовыми стоками г. Киева.

Газовый режим водохранилищ неодинаков в разные по водности годы. В маловодные годы раньше устанавливается вертикальная стратификация температур и возникает дефицит кислорода, который к концу лета увеличивается.

Разница температур поверхностных и придонных слоев воды достигает 8—10° в периоды весеннего прогрева, а летом уменьшается до 2—4°.

В штилевую погоду наблюдаются суточные изменения в содержании растворенных газов.

Большое влияние на изменение гидрохимического режима Днепра оказали внутриводосные процессы в водохранилищах, к которым относятся смешение вод, поступающих сюда в различные сезоны года, ветровое перемешивание и циркуляция водных масс, интенсивно протекающие летом процессы фотосинтеза, взаимодействие воды с залитыми почво-грунтами ложа водохранилища, трансформация органических веществ и др. В связи со смешением в водохранилищах аккумулированных весенних вод с водами, поступающими в последующие сезоны года, произошло уменьшение амплитуды колебания общей минерализации воды и изменение ее внутригодового распределения. Вода и особенно летом — менее минерализована, чем в Днепре. Это обстоятельство отразилось и на перераспределении полного стока в низовья Днепра, особенно в связи с упомянутым выше различием в сезонном распределении водного стока.

Изменился также биогенный сток в нижние бьефы, особенно в низовья Днепра, по сравнению с таковым до зарегулирования. Содержание органических веществ в стоке Каховского гидроузла увеличилось по сравнению с периодом такой же водности до зарегулирования на 59%, а органического фосфора — на 19%, увеличился также сток растворенного фосфора на 35%, кремния — на 15%.

Однако эти цифры еще не характеризуют суммарного сброса биогенных веществ, так как водный сток после зарегулирования, как уже сообщалось, в среднем за год уменьшился на 20%, особенно сократился водный сток (в 1,5—2 раза) в маловодные 1960—1961 гг. (22—37 км<sup>3</sup> вместо 52 км<sup>3</sup> в среднем). На солевом режиме низовьев Днепра и Днепровско-Бугского лимана в сильной степени сказались периоды резкого сокращения водного стока при заполнении Каховского, Кременчугского водохранилищ и в упомянутые маловодные годы. За последние годы наблюдается, вследствие сокращения стока и осолопления Днепровско-Бугского лимана, внедрение сюда элементов морской фауны (баланус, медузы, гребневик, перенды, креветки и др.), а также общая перестройка биоценозов в разных участках лимана.

Закономерности формирования гидрохимического и биологического режима водохранилищ нашли уже широкое освещение в печати. В частности, итоги наших работ по Каховскому водохранилищу и низовьям Днепра опубликованы в монографиях в 1962 г. (по гидрохимии), в 1964 г. (по гидробиологии), в 1963 г. (по условиям размножения рыб). Здесь хочется обратить внимание лишь на некоторые вопросы.

Результатом зарегулирования стока явилось чрезмерное развитие в водохранилищах Днепра синезеленых водорослей, обуславливающих массовое «цветение». В малопроточных



водохранилищах (Кременчугское, Каховское) чрезмерная аккумуляция синезеленых (в основном *Microcystis* и *Arhanizomonenon*) обуславливает помехи в водоснабжении, является одной из причин возникновения заморных явлений и ухудшения санитарного состояния водохранилищ. Масса фитопланктона, состоящая на 95% из синезеленых водорослей, в Каховском водохранилище в августе определяется в 470—490 тыс. т сырой массы. Продукция же фитопланктона четырех днепровских водохранилищ за вегетационный период приблизительно составляет около 3 млн. т. В настоящее время вопрос об изыскании мер борьбы с «цветением» и о разработке способов извлечения и утилизации массы синезеленых водорослей стоит в центре внимания ряда научных организаций Украины. Очевидно, этот вопрос потребует к себе еще более широкого внимания, поскольку массовое «цветение» наблюдается также в водохранилищах Волжского каскада и в других. Изучение величины первичной продукции в Каховском и Кременчугском водохранилищах показало высокую интенсивность фотосинтеза фитопланктона, характерного для высокоэвтрофных водоемов. Коэффициент эффективности утилизации солнечной энергии достигает 0,37—0,422%. В зонах массового скопления синезеленых водорослей интенсивность фотосинтеза резко падает: в результате отмирания водорослей начинают преобладать процессы деструкции, что ведет к поглощению кислорода и возникновению здесь заморных условий.

Вышележащие водохранилища существенно влияют на формирование биологических комплексов нижележащих. Так, Днепровское водохранилище оказало влияние как на формирование планктона, так и на формирование зообентоса Каховского. Например, быстрее, чем в Кременчугском водохранилище, в нем сложились комплексы зоопланктона (за 1—2 года); в составе бентоса, благодаря стоку планктотрофной личинки, за два года в массовом количестве развилась дрейссена. Последняя в Кременчугском водохранилище распространяется медленней. Аналогичное влияние в последние два года испытывает Днепродзержинское водохранилище, расположенное ниже Кременчугского и заполненное в 1963—1964 гг. Влияние последнего, проходившего стадно повышенной трофии в 1961—1963 гг., сказалось также на изменении биологического режима Днепровского и Каховского водохранилищ. В первом из них усилилось «цветение» воды за счет синезеленых водорослей, сказался сток их из вышележащих водохранилищ.

Более подробно изучено изменение биологического режима Каховского водохранилища в сентябре 1964 г. коллективом исследователей Института гидробиологии АН УССР. Фаза вспышки продуктивности в Каховском водохранилище прошла в первые 2—3 года (1956—1958). В 1959 г. уже произошло значительное снижение его трофии. Расчеты потенциальной рыбопро-

дуктивности по состоянию кормовых ресурсов показали, что с 1957 г. (год повышенной трофии) до 1959 г. (год снижения трофии) величина возможного годового прироста ихтиомассы снизилась с 990 до 300 кг/га. К 1964 г. состояние кормовой базы рыб этого водохранилища снова улучшилось, что, несомненно, явилось результатом аккумуляции биогенного стока из вытекающих водохранилищ. Сравнение биомассы зоопланктона за одни и те же сроки (за сентябрь) показало значительное возрастание ее (до 2—3 и 4 г/м<sup>3</sup>) в 1964 г. по сравнению с таковой в 1959 г. Эти величины приблизились к соответствующим показателям в годы повышенной трофии (1956—1957). Правда, качественный состав зоопланктона стал беднее. Массовое развитие получили ветвистоусые — хидорус, дафния, босмния, а из веслоногих — циклопы и *Diatomus graciloides*. Количеством преобладала *Cladocera sphaericus* и *Daphnia hyalina*. Лишь в низовьях водохранилища, где уже прошел период цветения, планктон более разнообразен за счет коловраток и некоторых видов каспийской фауны (*Podon ovum*, *Cercopagis tenera*, *Corniger macoticus*), имевших более широкое распространение в 1959 г. Преобладание мезосапробных организмов явилось результатом возрастающего загрязнения.

Аналогичное отмечено и для развития бентоса. В верхнем участке водохранилища на глубинах до 5—8 м в массовом количестве развивается дрейссена (192—7000 г/м<sup>2</sup>). В условиях хорошей аэрации бентос разнообразен (личинки тендипедид, олигохеты, полихеты *Nuana*, гаммариды, мизиды *Paramysis sarsi*, дрейссены, кумакен и др.). На песчаных биотопах побережья по всему водохранилищу массовое развитие получили акклиматизированные здесь гаммариды *Pentogammarus maeoticus*. На более значительных глубинах в среднем и нижнем участках водохранилища биомасса преобладающих здесь личинок тендипедид и олигохет достигает 21 г/м<sup>2</sup> (19 г/м<sup>2</sup> первых и 2,2 г/м<sup>2</sup> вторых). Только на самых больших глубинах (14—30 м) бентос беден — 2,6 г/м<sup>2</sup> и состоит из *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tendipes plumosus*. На таких участках обнаружен дефицит кислорода (6—10% насыщения). Рыбопродуктивность в 1964 г. достигла 40 кг/га (всего добыто 80 тыс. ц рыбы).

Несколько слов о влиянии водохранилищ на их нижние бьефы. С введением в строй Киевского водохранилища, т. е. с 1965 г., на всем протяжении среднего и нижнего Днестра (более 1000 км) не остается участка реки, не испытывающего влияния зарегулирования. Здесь можно сказать лишь в самых общих чертах о характере этого влияния. Меняется режим течений и уровней воды соответственно суточному и сезонному графику сработки воды на гидроузлах. Например, в нижнем бьефе Киевской ГЭС суточная амплитуда колебания уровня достигнет 2 м; и только на 20—30 км ниже (у Киева) эта амплитуда будет снижаться до 0,5 м. Соответственно будет меняться и скорость течений.

Об изменении гидрохимического стока в низовьях Днепра уже было сказано выше. Увеличивается сток особенно в годы повышенной трофии водохранилищ; небольшие расстояния речных участков не позволяют восстановиться потамонланктону, так что в них сохраняется свойственный водохранилищам лимнопланктон. Степень его переработки при стоке через турбины и шлюзы гидроузлов в некоторой степени зависит от высоты плотины. О влиянии Каховского гидроузла на низовья Днепра Институтом опубликован сборник работ (1963 г.).

Естественное воспроизводство рыбных запасов в низовьях Днепра сооружением Днепрогэса, расположенного в 340 км от устья, не было нарушено, так как основные нерестилища проходных и полупроходных рыб находились ниже этой ГЭС, а гидрологический режим реки в низовьях существенно не изменился. Сооружение же Каховской ГЭС в 91 км от устья и зарегулирование стока каскадом водохранилищ сильно ухудшило условия воспроизводства запасов рыб, особенно проходных. Зарегулирование стока резко нарушило гидрологический режим в низовьях реки. Так, среднемесячный расход воды в мае, который может служить для характеристики условий размножения рыб, в среднем за последние 5 лет (1960—1964) сократился в 3 раза по сравнению с аналогичным расходом за последние 5 лет перед сооружением Каховской ГЭС (1951—1955). Соответственно и весенний уровень воды сильно понизился, и пойма теперь не заливается, упали и скорости течения; уровни теперь очень неустойчивы и меняются не только на протяжении сезона размножения, но и в течение одних суток (в 8 км ниже плотины до 70 см). Весенний прогрев воды сильно задерживается; среднемесячная температура воды (в среднем за 4 года после и до сооружения ГЭС) в апреле снизилась на 1,3°; в мае — на 2,5°, в июне — на 1,2°.

Как же отразились эти изменения в гидрологическом режиме на размножении рыб?

Нерестовый ареал проходных рыб — осетра и сельди (исключая приустьевую форму сельди) — после постройки Каховской ГЭС сократился более чем в 3 раза; они стали размножаться ниже этой ГЭС, но эффективность размножения резко упала, о чем можно судить по сокращению количества выметываемой икры на нерестилищах, а также количества личинок и молоди этих рыб. Установлена сильная зависимость интенсивности размножения проходных рыб от расходов воды в мае. Так, только в очень многоводном 1958 г. (а такие годы больше не повторялись и не повторятся) количество выметанной икры сельди было приблизительно таким же, как и до постройки Каховской ГЭС. Качество выметанной икры и выживаемость были хорошими, а поэтому поколение 1958 г. оказалось урожайным, и оно сильно увеличило промысловые уловы сельди в 1961 и 1962 гг. (после

этого уловы снова резко упали). Количество икринок в 1 м<sup>3</sup> воды Днепра в маловодном 1959 г. оказалось в 20 раз меньше, чем в 1958 г.

Количество икринок осетра, выметанных на основном перестиглине, падало параллельно уменьшению расходов воды. В очень маловодном 1961 г. средний улов икринок был в 34 раза меньше, чем в очень многоводном 1958 г. В последние 5 лет эффективности размножения настолько мала, что ни в реке, ни в Днепровско-Бугском лимане не поймано ни одного осетра, несмотря на специальные поиски.

Снижение интенсивности размножения у проходных рыб происходит главным образом вследствие нарушений в развитии половых продуктов и их вымета, увеличения гибели икры (и в яичниках и после вымета), увеличения гибели личинок. Весьма возможно, что последнее происходит из-за снижения жизнестойкости личинок, появившихся от тех производителей, у которых произошли нарушения в развитии половых продуктов.

Условия размножения той части стада полупроходных рыб, которая для нереста поднималась вверх по реке, также ухудшились и интенсивность размножения снизилась (для разных видов в разной степени). Это произошло вследствие того, что из-за низкого уровня полои перестали заливаться, а следовательно, исчезли и наилучшие нерестовые участки для ряда видов рыб. Непостоянство гидрологического режима ведет к нарушению процесса нереста, у многих самок почти всех видов рыб (лещ, тарань, чехонь и др.) наступает перерождение икры: отложенная икра часто и в массовых количествах обсыхает и гибнет. Ухудшились условия существования личинок. В результате всего этого сильно упала урожайность молоди в реке почти всех видов рыб. Эффективность размножения у полупроходных рыб в общем зависит от величины ппуска воды в нижний бьеф в весенний период. Средняя за ряд лет урожайность молоди леща в реке по сравнению с периодом перед сооружением Каховской ГЭС сократилась в 7 раз, тарань — в 2 раза. Больше всего зарегулирование стока сказалось на урожайности чехони: молодь почти исчезла. Соответственно и промысловые уловы ее катастрофически упали (в 1964 г. около 100 ц). Но интересно, что рыбец проявил удивительную биологическую пластичность в маловодные годы: он стал откладывать икру на больших глубинах середины реки, на россыпях мертвой ракушки, т. е. там же, где и осетр. И, судя по уловам его молоди, размножение его продолжается пока довольно успешно.

Значение восточной части Днепровского лимана для воспроизводства запасов полупроходных фитофильных рыб сильно возросло, так как условия для размножения здесь пока остаются более или менее благоприятными. Однако, судя по контрольным уловам молоди в лимане, урожайность большинства этих рыб и здесь

снижается. Дальнейшее сокращение стока лимана приведет к печезновеннню нерестилищ. Спасительным для воспроизводства полупроходных и жилых пресноводных рыб, а следовательно, и для рыбного хозяйства явилось бы сооружение плотины в устье Днепровско-Бугского лимана и превращение его в пресноводное водохранилище.

Общей реакцией на изменение условий размножения у проходных и полупроходных рыб было смещение сроков начала нереста и резорбция икры у многих самок при отсутствии подходящего нерестового субстрата, резком падении уровня и т. д.

Условия для естественного воспроизводства рыбных запасов в различных водохранилищах Днепра оказались очень различными. Однако имеются и общие черты реакции рыб на новые условия, а именно: ускорение роста (с последующим некоторым замедлением), наступление половой зрелости при размерах, меньших, чем в реке, а у многих видов — и ускорение созревания, сдвиги в сроках нереста. Выявилась зависимость воспроизводительной способности рыб от условий размножения, которая выражается в том, что у рыб с плохими условиями нереста нарушается развитие икринок, сокращается плодовитость и число порций икры. Наблюдается резкое улучшение условий икрометания и увеличение выживаемости в первые годы залития водохранилища. В последующие годы в Каховском водохранилище у одних видов (синца, линя, карась) условия для размножения оказались резко неблагоприятными, у других (лещ, сазан и др.) — сначала они резко ухудшились, а затем стали улучшаться, у третьих (чехонь, тюлька) — воспроизводство ряд лет было очень высоким, а затем стало снижаться.

В Кременчугском водохранилище (в основном за счет верхней его части) условия для размножения рыб были значительно лучшими, чем в Каховском и Днепровском. Успех естественного воспроизводства в конечном счете определяется главным образом уровнем режимом и гидрографическими особенностями водохранилища.

Рыбные запасы в водохранилищах Днепра в основном лимитировались условиями размножения, а кроме того, и зимними и летними заморами на определенных участках водохранилищ (Каховское, Кременчугское). Мерами по улучшению условий размножения и вообще условий существования являются регулирование уровня режима, создание естественного субстрата для кладки икры, искусственные нерестилища (типа гнезд), мелiorация. Необходимо улучшение работы нерестововыростных хозяйств. Следует вселять потребителей зоопланктона (синца путем выращивания его молоди в нерестововыростных хозяйствах) и особенно потребителей фитопланктона (толстолобик), а также потребителей сорных рыб и дрейссены (осетровые, черный амур и др.).

Фитопланктоны могут способствовать снижению интенсивности цветения.

Для решения проблемы разработки мер борьбы с чрезмерным «цветением» воды водохранилищ необходимо расширение исследований, особенно экспериментальных работ по физиологии, биохимии и токсичности синезеленых водорослей.

## НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ВЛИЯНИЯ СПУСКА ОЗЕРА СЕВАН НА ЕГО РЕЖИМ

А. Г. МАРКОСЯН

*(Севанская гидробиологическая станция АН Армянской ССР)*

Понижение уровня озера Севан в связи с осуществлением проекта использования запасов его вод в энергетических и ирригационных целях началось с 1938 г. с отметки 1916 м над уровнем Черного моря. В настоящее время понижение уровня превышает 17 м, объем воды в озере уменьшился на 38%, площадь сократилась на 13%.

Учитывая большое значение Севана для республики не только как рыбохозяйственного объекта, но и в других отношениях и реальную возможность компенсировать нужды Армении в энергии и воде из других источников, в последние годы принято решение о прекращении спуска озера и сохранении его на возможно более высоком уровне. Согласно новому проекту, стабилизация уровня произойдет на отметке 1896 м над уровнем моря. В связи с этим в настоящее время спуск воды из озера все более сокращается, в 1965 г. он не превысит 500 млн. м<sup>3</sup>. Одновременно начались работы по осуществлению проекта переброски в Севан вод р. Арпы.

Многолетние и многосторонние исследования Севана в течение всего периода спуска воды позволяют сделать краткое обобщение тех изменений в режиме озера, которые произошли за годы понижения уровня, и представить Севан в его «новом» виде.

Как известно, Севан имеет два бассейна — Малый и Большой. До спуска максимальные глубины в первом достигали 96 м, во втором 48 м, причем большая часть дна Большого Севана находилась между изобатами 40 и 45 м. В настоящее время глубина Большого Севана не превышает 30 м.

Сокращение объема воды и площади водного зеркала Севана привело к изменению его теплового баланса. Температурный режим по годам стал менее устойчивым. Зимние температуры воды понизились в среднем на 1,0°, летние, наоборот, повысились на 0,4°, озеро стало быстрее охлаждаться осенью и раньше прогреваться с наступлением весны. Придонные температуры воды

в Большом Севане до спауска летом постоянно держались на уровне 7—8°, в настоящее время в летние месяцы они достигают 14—16°.

Изменения в температурном режиме Севана привели к учащению на озере сплошных ледоставов. В период с 1833 по 1948 г. промежутки времени между отдельными ледоставами составляли от 8 до 22 лет, в среднем равнялись 14 годам, начиная с 1949 г. они сократились до 1—4 лет, а в настоящее время ледоставы на озере Севан наблюдаются в среднем через каждые 2 года. До спауска воде Севана было свойственно высокое содержание кислорода со сравнительно небольшими колебаниями в течение года, причем это касалось всей толщи воды. В годы спауска, вплоть до последних лет, оно остается высоким, однако наблюдаются более сильные колебания как в течение года, так и по годам. Значительное ухудшение кислородного режима в озере наблюдается в годы ледоставов.

Изменилась прозрачность севанской воды. Если до спауска в первый его период максимальная прозрачность (по диску Секки) достигала 20—22 м, минимальная была не ниже 7—10 м то в 1958 г. наибольшая прозрачность не превышала 15 м, наименьшая упала до 5 м. В самые последние годы средняя прозрачность воды в озере Севан в Малом бассейне равнялась 8,8, а в Большом бассейне — 7,1 м. Уменьшение прозрачности связано с увеличением в толще воды живой и мертвой взвеси.

Солевой состав воды с качественной и количественной сторон в общем остается прежним, некоторые изменения наблюдаются в содержании отдельных биогенных элементов. До спауска вода Севана содержала значительное количество фосфора и была очень бедна соединениями азота и железа, что в основном ограничивало развитие высшей и низшей водной растительности в озере. В последние годы в воде Севана появились аммиачный и нитритный азот (до 10—34 мг/м<sup>3</sup>), в то время как раньше они не обнаруживались при анализах. Содержание минерального растворенного фосфора увеличилось почти в 2 раза, кремниевые кислоты — в 1,5 раза. Железо, ранее отмечавшееся в севанской воде в виде «следов», в 1962 г. могло быть учтено анализом.

После понижения уровня озера на 17 м обнажилась вся площадь дна прежней литорали. В настоящее время литоралью является бывшая верхняя зона сублиторали. Грунты литорали стали иными; каменистые грунты краевой зоны, раньше опоясывавшие почти все озеро, теперь встречаются небольшими редкими участками. Вышли на сушу песчано-илистые фации, в области которых находилась «зона мха и хары». Глубинные илы на некоторых участках вплотную подошли к берегам. Почти постоянные на Севане волны, вызываемые ветрами разных направлений, производят взмучивание из донных отложений мелких фракций, которые поступают в толщу воды.

Все это оказало влияние на водные организмы, сказалось на течении биологических процессов.

До спуска литораль Севана, имевшая довольно обильную различную растительность (водорослевые обрастания на твердом грунте, заросли макрофитов и почти непрерывную «зону мха и хары»), со спуском озера почти лишилась ее. С изменением характера грунтов красной зоны литорали исчезли водорослевые обрастания, резко понизилось развитие высшей водной растительности. Особенно большие изменения в развитии водной растительности произошли в Большом Севане.

Развитие фитопланктона за годы спуска ускорилося. Его биомасса стала в 1,5—2 раза выше. Последнее можно связать с сильным ослаблением развития донной растительности, вследствие чего, наряду с другими причинами, увеличилось содержание биогенных элементов в севанской воде. Однако севанский фитопланктон, по-видимому, не может полностью использовать освободившиеся биогенные элементы, так как в связи с значительным понижением прозрачности воды сократилась толщина трофогенного слоя.

Кроме количественных изменений в фитопланктоне Севана, произошло некоторое обогащение его качественного состава, особенно заметно увеличение числа видов синие-зеленых водорослей. Из последних в 1964 г. *Anabaena flos-aquae* в верхнем слое 0—5 м в Большом Севане вызвала «цветение», которое предположительно можно объяснить изменениями в температурном режиме и содержании биогенных элементов.

Зоопланктон пелагиали озера Севан сохранил свой прежний качественный состав.

За годы спуска большие изменения произошли в составе бентофауны Севана. Исчезли животные, связанные в своей жизнедеятельности с каменистыми грунтами прибойной полосы литорали (некоторые виды ручейников, пиявок и др.). Сократилась численность гаммарусов — основного кормового объекта форели, гастропод и некоторых форм тенципедид (группы *Plumosus*), обильно разнравившихся до спуска среди растительности и на камнях, но увеличилась численность олигохет в связи с изменением характера грунтов литорали и в некоторой степени с ослаблением влияния хищников (олигохеты поедаются гаммарусами).

В глубинных областях Большого Севана в 1954—1955 гг. произошло увеличение биомассы олигохет более чем в 3 раза: если в 1947 г. она равнялась 16 тыс. ц, то в 1955 г. достигла 52 тыс. ц, чему способствовало уменьшение глубины и улучшение температурного режима, создавших благоприятные условия для интенсивного развития олигохет. В 1962 г., наоборот, наблюдалось уменьшение биомассы олигохет в этом бассейне примерно в 4 раза, хотя в это время в Малом Севане она продолжала увеличиваться. Исследование питания сига показало, что, наряду с



фрагментами других животных, в их кишечниках находились остатки олигохет, что свидетельствовало о потреблении последних сигами.

До спуска Севана уловы сига в озере не превышали 40 ц в год. Увеличение уловов началось с 1952 г. и в 1954 г. они уже составляли 400 ц, а к 1962 г. достигли 2 тыс. ц. С этим периодом совпадает уменьшение биомассы олигохет в Большом Севане. Сиги в основном вылавливаются в Большом Севане, их численность и уловы в Малом Севане незначительны. Вследствие все более растущей численности сига потребление олигохет стало интенсивным, что сказалось на величине их биомассы.

Увеличились за годы спуска численность и биомассы некоторых других донных животных — поденок, моллюсков (пизидиум) и особенно тендипедид. В начальный период спуска биомасса тендипедид в Большом Севане составляла 7 тыс. ц, в 1962 г. она увеличилась до 31 тыс. ц.

Определенный интерес представляет сравнение динамики биомассы зообентоса с уловами рыб. Известно, что пища севанской форели более чем на 90% состоит из гаммарусов. В период весеннего нагула форели (в апреле — июне) в области литорали биомасса гаммарусов уменьшалась на 70%. Уже в начальный период спуска озера, в связи с обнажением основных нерестилищ форели в озере, численность ее сильно сократилась и уловы в 1947—1948 гг. составили только 2,5 тыс. ц, т. е. 50% доспусковых уловов. В это же время биомасса гаммарусов не только не уменьшилась, а наоборот, увеличилась.

Следовательно, уменьшение запасов форели в этот период не было связано с кормовой базой.

В дальнейшем, когда форель начала использовать более глубоко расположенные нерестилища и одновременно увеличились размеры ее искусственного воспроизводства и его эффективность, при наличии достаточной кормовой базы запасы форели снова повысились и уловы ее в 1952 г. составили более 5 тыс. ц.

В последующие годы, когда ежегодное падение уровня озера достигало более 1 м, в жизни литоральной зоны произошли особенно большие изменения, в частности сильно сократилась численность гаммарусов. В этот период, несмотря на увеличение размеров и повышение эффективности искусственного воспроизводства запасов форели, ее уловы не увеличились. Фактором, ограничивающим рост поголовья форели, несомненно, являлась кормовая база. Определенную ограничивающую роль сыграл рост численности сига, так как пищевые спектры обоих видов рыб оказались сходными (особенно в отношении потребления гаммарусов).

Кроме того, надо учитывать высокую воспроизводительную способность сига — 30 тыс. икринок у одной рыбы против 1,5 тыс. у форели. Необходимо помнить и о потере форелью не-

рестилищ в озере, в то время как сига имеют обширные нерестилища.

Фактором, ограничивающим численность сигов в Севане в допусксовой период, вряд ли являлись только неблагоприятные условия нереста (высокая величина рН), как считают некоторые авторы, так как если в воде Севана величина рН 9—9,2, то в грунтах она не превышала 8 и это не могло нарушать нормального развития эмбрионов. Им скорее являлась высокая численность форели. Таким образом, в настоящее время для форели в Севане созданы условия менее благоприятные, чем для сигов, на что указывают все более увеличивающиеся уловы сигов, достигшие в 1964 г. 3070 ц, в то время как уловы форели составили только 2600 ц. Дальнейший рост поголовья сигов вызывает опасение за судьбу запасов форели. В связи с этим необходимо форсировать лов сигов в Севане, тем более, что средний вес сигов превышает 1 кг.

В годы спада несколько увеличились запасы храмули, уловы которой в настоящее время сохраняются на уровне 5 тыс. ц. Как известно, основным источником питания этой рыбы является детрит. В связи с уменьшением глубин и повышением температуры воды у храмули появилась возможность использовать многовековые запасы детрита, раньше находившиеся на значительных глубинах.

После полной стабилизации уровня Севана надо ожидать постепенное восстановление литоральной зоны в прежнем виде, с ее растительными и животными сообществами. По своей акватории она должна стать обширнее, чем в допусксовой период, что даст рыбам большие площади пагула. Благодаря смыву мягких грунтов появятся озерные нерестилища для форели. Все это, наряду с интенсивными рыбоводными мероприятиями, позволит получать в Севане более высокую рыбную продукцию.

## НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ РАБОТ НА ВОДОХРАНИЛИЩАХ И ПРУДАХ

Я. ГРБАЧЕК

*(Гидробиологическая лаборатория Чехословацкой Академии наук)*

Изучение биологических процессов проводилось в следующих водохранилищах: Слапы, Кличава и Липно. Из этих водохранилищ самое продуктивное Кличава (первичная продукция 5,9—6,1 г  $O_2/dm^2$  за год), самое загрязненное Слапское (первичная продукция 2,6—4,8 г  $O_2/dm^2$  за год). Мы не нашли прямой зависимости средней биомассы зоопланктона (определенной

калориметрической, с помощью биуретовой реакции) от величины годовой первичной продукции. Причина этому — почти двойная толщина слоя фотосинтеза и меньшая концентрация пищи для зоопланктона в водохранилище Кличава.

В Сланском водохранилище на втором году после наполнения водохранилища Орлик сократилась первичная продукция почти на половину; почти одновременно уменьшилось развитие сине-зеленых водорослей, а также количество валового фосфора. Биомасса зоопланктона снизилась, но немного. Это, по-видимому, связано с меньшей возможностью использования сине-зеленых водорослей зоопланктоном.

Весной и летом в планктоне Сланского водохранилища происходит резкое повышение численности *Cyclops vicinus* и *Mesocyclops leuckarti*. Факторы, приводящие к этим изменениям, влияют не только на динамику копепоид, но и на динамику всего планктона. Количество рыб влияет на видовой состав зоопланктона, именно на кладоцер из рода *Daphnia*. В воде Сланского водохранилища в лабораторных условиях лучше всех развивалась *D. pulicaria* с очень высоким относительным приростом при достаточной кормовой базе. *D. hyalina* и *D. cucullata*, являющиеся очень важными компонентами зоопланктона в этом водохранилище, имеют, очевидно, меньший относительный прирост, чем *D. pulicaria*. *D. pulex* (которую обычно не отличают от *D. pulicaria*), не успевает размножиться в воде из этого водохранилища по причине низкой концентрации пищи. В воде водохранилищ кладоцеры имеют вообще меньший относительный прирост и более продолжительное время развития, чем в оптимальных лабораторных условиях. Кладоцеры в условиях водохранилища покрывают значительную часть своих энергетических потребностей за счет окисления белков, тогда как те же самые виды в оптимальных лабораторных условиях покрывают энергетические потребности главным образом за счет окисления углеводов.

Сравнение первичной продукции с концентрацией соединений азота и фосфора в этих водохранилищах, а также и в прудах показало, что продукция прудов и Кличавского водохранилища пропорциональна количеству валового азота. В Сланском водохранилище она более низка, чем это можно было бы ожидать по концентрации соединений азота и фосфора, очевидно, вследствие наличия гумусовых веществ в воде. Корреляция между средним содержанием азота (в прудах практически равняется валовому) и средним содержанием азота в зоопланктоне (все выражено в единицах объема) оказалась линейной в бассейнах с максимальной глубиной 5 м. В более глубоком водохранилище на единицу объема приходилась гораздо меньшая биомасса и большая биомасса на единицу поверхности.

В Сланском водохранилище ежегодная продукция органического вещества в общем составляет четвертую часть органиче-

ского вещества, которое в течение года минерализуется (БПК<sub>5</sub>); в этом водохранилище вода значительно загрязнена протекающей рекой (средне БПК<sub>5</sub> 4,1 мг О<sub>2</sub>/л). При исследовании факторов, имеющих влияние на БПК<sub>5</sub>, было выяснено, что аэрация может изменить отношение между стабилизацией и минерализацией органических веществ. Дальше было установлено, что логарифм количества бактерий на мясопептонном агаре после двухдневной инкубации пропорционален логарифму БПК<sub>5</sub>. В этом отношении нет разницы между текучими и стоячими водами. Соотношение количества бактерий после 2- и 10-дневной инкубации, как и соотношение БПК<sub>1</sub> и БПК<sub>5</sub>, позволяет судить о роли старого и нового загрязнений.

Это сообщение написано на основе результатов, полученных сотрудниками Гидробиологической лаборатории Чехословацкой Академии наук (P. Blazka, Z. Brandl, M. Hrbackova, P. Javornický, J. Legnerova, J. Popovsky, L. Prochazkova, M. Straskraba, V. Straskraba) и Природоведческого факультета Карлова университета в Праге (V. Kozinek).

## **ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС MACROCYCLOPS ALBIDUS (JUR.) В ПЕРИОД ЕГО РАЗВИТИЯ**

**Р. КЛЕКОВСКИЙ, Э. А. ШУШКИНА**

*(Отдел экспериментальной гидробиологии института им. М. Пенского,  
Польская АН, Варшава и Белорусский государственный университет  
им. В. И. Ленина, Минск)*

Планктонные Cyclopidae играют существенную роль в трансформации вещества и энергии зоопланктоном. Целью настоящей работы является количественная оценка этой роли на примере одного из видов хищных циклопов.

При решении этой задачи мы руководствовались общими принципами изучения трофических связей (Винберг, 1956, 1962, 1964; Ивлев, 1938, 1939 Richman, 1958).

### **МЕТОДИКА**

Подопытные рачки были взяты в ноябре 1964 г. из водоема «Глинянка» в окрестностях Варшавы.

Самок *Macrocyclops albidus* с появившимися в лаборатории яйцевыми мешками отсаживали в склянки объемом в 30 мл. Кормом рачкам служили инфузории *Paramecium aurelia* в чистой культуре, выращиваемые в Лаборатории биологии института. Все наблюдения проводились при температуре, равной 21° и

концентрации инфузорий около 100 экз/мл, что соответствует 10 г/м<sup>3</sup>. Два раза в сутки склянки просматривались, отмечалось наличие или отсутствие яйцевых мешков у циклопов и определялась продолжительность эмбрионального развития  $D_q$  с точностью до  $\pm 8$  час. Вылупившихся от одной самки науплиусов в определенном возрасте (в количестве 50—60 штук) отсаживали в отдельные склянки при тех же температурных и пищевых условиях. При переходе 50% особей в последующую возрастную стадию в каждой культуре определялась продолжительность науплиальной  $D_n$  и копенодитной  $D_k$  стадий. Одновременно проводилось три опыта.

Вылупившихся от тех же самок науплиусов одного возраста в количестве 100—150 штук отсаживали в культуру и выдерживали при тех же температурных и пищевых условиях. Из этой культуры часть рачков использовалась для определения интенсивности обмена  $T$ ; другая — для определения интенсивности питания (суточный рацион) —  $R'$  (в числе инфузорий на одного рачка). Объем воды в опытных склянках, в которые помещалось по одному только что вылупившемуся науплиусу, увеличивался от 1 до 30 мл, по мере роста подопытного рачка так, чтобы при заданной начальной концентрации корма  $C_0$  (100 экз/мл) обеспечить независимость величины получаемого рациона от концентрации корма, изменяющейся за счет выедания за время опыта —  $t$ . Одновременно ставились два контроля (без рачков) с той же начальной концентрацией корма  $C_0$ , что и в опыте. После двухсуточной экспозиции прямым счетом (от  $1/5$  до всего объема пробы) определялась концентрация корма в контроле  $C_k$  и в опытных склянках с рачками  $C_t$ .

Среднесуточный рацион  $R'$  (в числе инфузорий на одного рачка) рассчитывался по формуле (Галковская, 1963):

$$R' = \frac{C_k - C_t}{t} \cdot \frac{2C_0}{C_k + C_0} \cdot V. \quad (1)$$

Рабочая формула для определения среднесуточного рациона (в % от энергетической ценности рачков), имела вид

$$R = R' \cdot \frac{\omega}{W} \cdot \frac{400}{600} = \frac{C_k - C_t}{t} \cdot \frac{2C_0}{C_k + C_0} \cdot V \cdot \frac{2}{3} \cdot \frac{\omega}{W}, \quad (2)$$

где  $R'$  — среднесуточный рацион (в экз. инфузорий на одного рачка);  $V$  — объем опытной склянки (в мл);  $\omega$  — вес одной инфузории (в мкг);  $W$  — вес одного рачка (в мкг);  $\frac{400}{600}$  — отношение калорийности одной инфузории к калорийности одного рачка.

Калорийность циклопов, равная 600 кал/г сырого веса, была взята из литературных данных (Остапеня, Сергеев, 1963; Comita a. Schindler, 1963).

Энергетическая ценность инфузорного корма в парамециях была рассчитана нами на основании анализа химического состава *Paramecium caudatum* (Grobicka, Wasilewska, 1925) и оказалась равной 400 кал/г сырого веса (таблица).

Расчет калорийности *Paramecium caudatum*

Химический состав	"г" от сырого веса			Энергетическая ценность 1 мг вещества, кал	Количество в теле одной инфузории	Калорийность, кал·10 <sup>-3</sup>
	данные анализа	средний	средний с учетом поправки			
Гликоген . . . . .	0,86—1,59	1,44	—	—	—	—
Углеводы . . . . .	—	—	1,3	4,1	0,13	0,53
Жирные кислоты . . . . .	0,84—1,19	1,05	—	—	—	—
Жиры . . . . .	—	—	1,3	9,4	0,13	1,22
Белки . . . . .	—	—	6,0	4,1	0,6	2,46
						4,21

Примечание. Данные графы 4 рассчитаны при допущении, что гликоген составляет 96% всех углеводов, жирные кислоты — около 75—90% (ср. 82%) от общего количества жиров, сухой вес 41% — от сырого, белки — 56% от сухого веса.

Средний вес одной инфузории  $\omega = 0,1$  мкг определен на основе проведенных измерений длины и ширины тела по формуле  $\frac{1}{2}$  эллипсоида вращения. Полученные таким способом сырые веса совпадали с данными Фортнера (цит. по Wichtherman, 1953).

Сырые веса отдельных возрастных стадий подопытных рачков определялись на основании полученных нами размеров и затем объемов животных, вычисленных по формуле  $\frac{1}{2}$  эллипсоида вращения для науплиусов и как сумма объемов  $\frac{1}{2}$  эллипсоида вращения (цефалоторакс) и цилиндра (абдомен) для копенодитов и взрослых рачков.

При этом принято, что удельный вес подопытных рачков равен единице.

Интенсивность поглощения кислорода и выделение углекислоты разных возрастных стадий *M. albidus* определялась при помощи картезианских поплавков.

Картезианский поплавок, применяемый в качестве микро respirometra, является газометрическим прибором, в котором измеряется изменение давления газа при его постоянном объеме. (Общее описание метода приводится у Glick, 1961; Holter, 1943, 1961; Holter, Linderstrom-Lang a. Zeuthen, 1956; Linderstrom-Lang, 1943; Zeuthen, 1949, 1950a, 1955).

Одним из видов картезианских поплавков, удобных для определения газового обмена у мелких водных животных, является поплавок, описанный Зойтемом (рис. 1).

Камера поплавка (рис. 1, А, Б, В) изготовлялась из тонкостенной стеклянной трубки диаметром 1,5—2 мм. Внутренняя поверхность стенок камеры в наших опытах покрывалась гидрофобной пленкой (силиконом), во избежание перемешивания жидких фаз в камере. В головке камеры, наполненной водой, находилось подопытное животное. Ниже в камеру при помощи

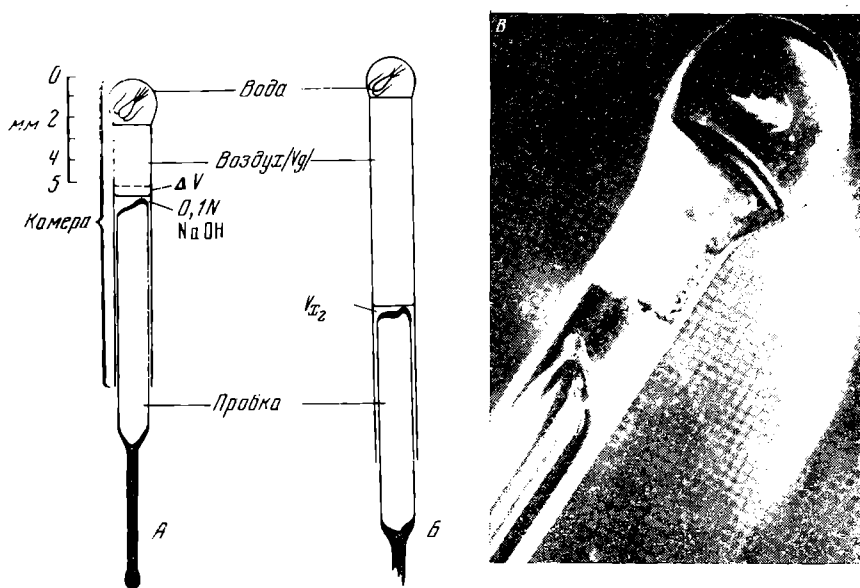


Рис. 1. Картезианские поплавки Зейгера

А — для определения потребления кислорода (схема); Б — для определения дыхательного коэффициента; В — верхняя часть камеры поплавка с подопытным рачком в головке камеры, пузырьком воздуха, слоем 0,1 N NaOH и пробкой

гормозной пипетки помещался пузырек воздуха известного объема  $V_a$ , который удерживает поплавок во взвешенном состоянии. Между пузырьком воздуха и полной стеклянной пробкой находился слой 0,1 N раствора NaOH, толщина которого составляет 1—1,5 мм. Камера, закрытая пробкой, помещалась во флотационный сосуд с 0,1 N раствором NaOH (рис. 2).

Несколько (в нашем случае 6) флотационных сосудов, в свою очередь, помещались в водяной термостат и соединялись с двухколенным манометром, содержащим жидкость Броди с регулируемым уровнем. Манометр соединен с сосудом постоянного давления ( $V=5$  л), находящимся в том же водяном термостате (рис. 2). В результате дыхания подопытного животного парциальное давление  $O_2$  в воде головки камеры падает, вследствие чего наступает диффузия  $O_2$  из газовой фазы ( $V_a$ ) в головку камеры.

Одновременно выделяемая животным  $\text{CO}_2$  диффундирует из воды в газовую фазу и из нее практически полностью поглощается раствором  $\text{NaOH}$ . В результате объем газовой фазы уменьшается на величину потребленного  $\text{O}_2 = \Delta V$  (рис. 1).

Диффузия  $\text{O}_2$  из воздуха в воду головки камеры облегчается перемешиванием воды в результате движения животного. неподвижные объекты (например, яйца) лежат на мениске, отделенные от газовой фазы только тонкой пленкой воды, что облегчает обмен газов.

Объем газовой фазы может регулироваться изменением давления в воздухе над флотационной жидкостью, которое передается через узкие просветы между стенками камеры и пробкой. Давление регулируется перемещением столба жидкости Броди в манометре.

В начале измерения поплавки приводятся в равновесие на определенном уровне во флотационном сосуде и отмечается начальное давление равновесия  $P_1$  (рис. 2). Через некоторое время количество газа в поплавке уменьшается за счет потребления  $\text{O}_2$  на величину  $\Delta V$  (см. рис. 1). Чтобы привести поплавки в прежнее положение равновесия, необходимо уменьшить давление газа в камере на искомую разницу высоты столба жидкости в манометре  $\Delta P$ , пропорциональную уменьшению количества газа в камере  $\Delta V$ .

Величина  $\Delta V$ , приведенная к  $0^\circ\text{C}$ , определяется по формуле:

$$\Delta V = \frac{V_g \cdot \Delta P}{P_0} \cdot \frac{273^\circ}{T}, \quad (3)$$

где  $P_0$  — нормальное давление = 10 000 мм жидкости Броди. Как видно из формулы (3), чувствительность прибора определяется объемом газовой фазы, поскольку для данного  $\Delta V$   $\Delta P$  обратно пропорционально  $V_g$ .

При помощи картезианских поплавков были определены дыхательные коэффициенты подопытных животных. Для этого использовались поплавки с увеличенным объемом газовой фазы по отношению к жидкой (рис. 1, Б), т. е.  $\frac{V_g}{V_x} = 5$ , где  $V_x = V_A + V_{x_2}$  (Fryden-

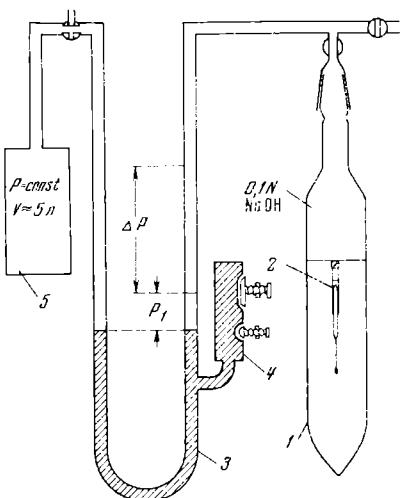


Рис. 2. Схема установки для определения газового обмена

1 — флотационный сосуд; 2 — картезианский поплавок; 3 — манометр; 4 — регулятор давления; 5 — сосуд константного давления



berg a. Zeuthen, 1960; Glick, 1961; Holter, Linderstrom-Lang, Zeuthen, 1956; Zeuthen, 1949). Поочередно определяется изменение объема газовой фазы в присутствии щелочи (0,1 N NaOH) и затем в присутствии 0,1 N HCl. В первом случае определяется количество поглощенного  $O_2$  —  $V_{O_2}$  по формуле (3). Во втором — выделяемая  $CO_2$  не поглощается. Тогда разница между этими измерениями дает количество выделенной углекислоты. При этом необходимо учитывать количество растворенной  $CO_2$  в жидкой фазе (вода и 0,1 N HCl). Количество выделенной  $CO_2$  вычисляется по формуле:

$$\Delta V_{CO_2} = \left(1 + \frac{V_x L'}{V_q}\right) \left(\frac{V_q \cdot \Delta' P}{P_0} \cdot \frac{273^0}{T} - \Delta V_{O_2}\right), \quad (4)$$

где  $V_{O_2}$  — объем поглощенного  $O_2$ ;  $V_{CO_2}$  — объем выделенной  $CO_2$ ;  $V_q$  — объем газовой фазы (воздуха);  $V_x$  — объем воды в головке камеры;  $V_{x_2}$  — объем 0,1 N NaOH или 0,1 N HCl между пробкой и газовой фазой;  $V_x = V + V_{x_2}$  — объем жидкой фазы;  $L'$  — коэффициент адсорбции  $CO_2$  в жидкой фазе при температуре опыта;  $\Delta' P$  — изменение давления равновесия в присутствии 0,1 N HCl.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Продолжительность эмбрионального развития  $D_q$  при разных пищевых и температурных условиях оказалась равной двум дням; науплиальной стадии —  $D_n$  — восьми дням; копепоидной  $D_k$  — около десяти дней (рис. 3).

Поскольку время опыта было ограничено, не были определены веса взрослых рачков и потому получена только экспоненциальная часть кривой весового роста (рис. 3). Располагая материалом о зависимости веса разных возрастных стадий циклопов  $W$ , определенным вышеописанным способом, от общей длины тела рачков  $l$ , была рассчитана зависимость  $W(l)$ . В логарифмической форме эта зависимость изображена на рис. 4. Рассчитанная методом наименьших квадратов, она представляет собой степенную функцию:

$$W = 55 \cdot l^{2.73}. \quad (5)$$

Полученные результаты определения интенсивности дыхания рачков разных возрастных стадий в зависимости от веса описываются степенными функциями (рис. 5).

Откладывая на шкалах рис. 5 десятичные логарифмы  $Q$  и  $W$ , получаем для разных стадий развития разные степенные функции. Соответственно для науплиусов, копепоидов и взрослых:

$$Q_n = 2,27 W^{0,45} \quad (6)$$

$$Q_k = 0,59 W^{1,08}; \quad (7)$$

$$Q_i = 5,44 W^{0,45}; \quad (8)$$

По-видимому, эти различия вызваны физиологическими особенностями отдельных возрастных стадий и могут быть истолкованы правилом аллометрического роста (Bertalanffy, 1964).

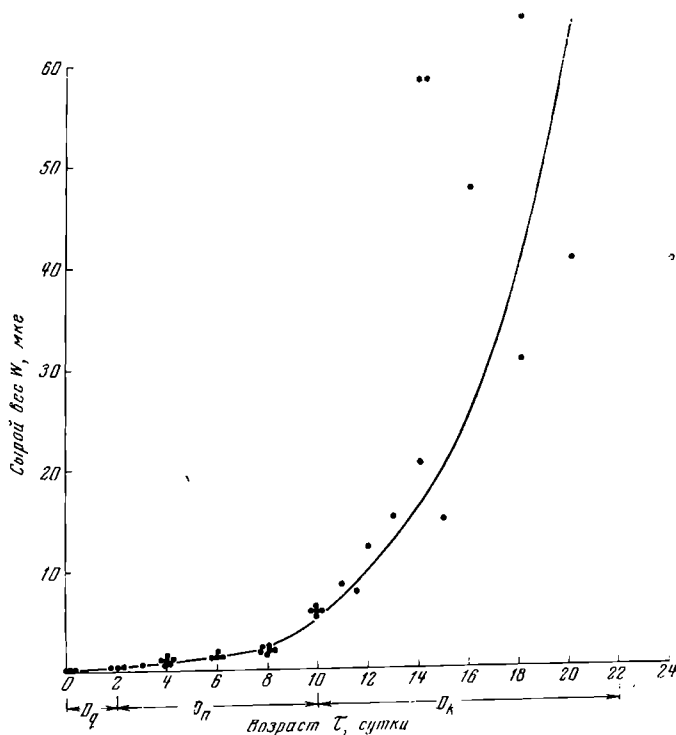


Рис. 3. Весовой рост *Macroscyclops albidus* в зависимости от возраста  $W$  ( $\tau$ )

Общая зависимость  $Q(W)$  за весь период развития описывается степенной функцией:

$$Q = 1,95 W^{0,63}. \quad (9)$$

Показатель степени 0,63 полученной функции близок к 0,66, которая предполагает зависимость от веса по «правилу поверхности» (Bertalanffy, 1964; Hemmingsen, 1960).

Для отдельных возрастных стадий *M. albidus* интенсивность потребления  $O_2$  одной особью характеризуется следующими величинами: для науплиусов:  $1-3 \text{ мкл } O_2 \cdot 10^{-3} \text{ час}^{-1}$ , для копепоидов IV —  $13-18 \text{ мкл } O_2 \cdot 10^{-3} \text{ час}^{-1}$ , для копепоидов V и взрослых  $\approx 30 \text{ мкл } O_2 \cdot 10^{-3} \text{ час}^{-1}$ .

Соответственно, относительный обмен в энергетических единицах (калориях), в процентах от биомассы рачков за сутки

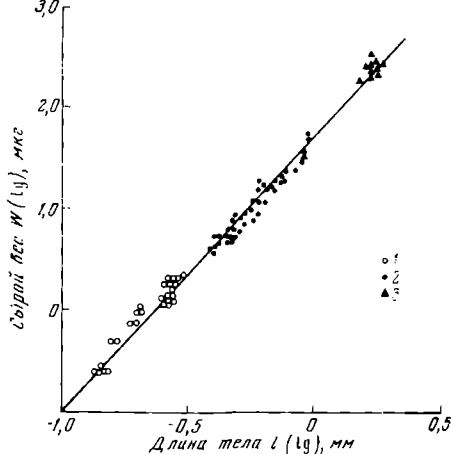


Рис. 4. Зависимость веса  $W$  (в мг) от длины (в мм) для *M. albidus* разного возраста (в логарифмической форме)  
1 — науплиусы; 2 — копепоидиты; 3 — взрослые особи

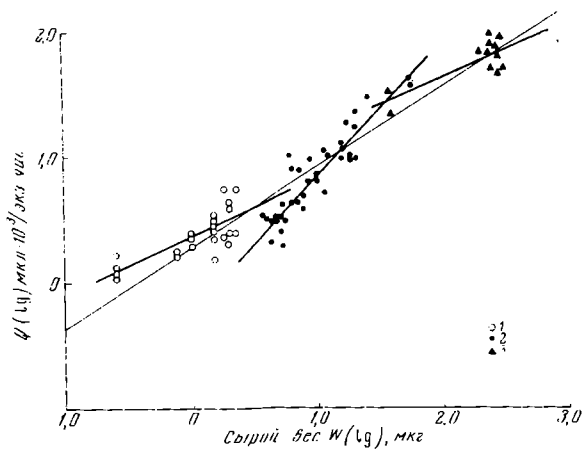


Рис. 5. Зависимость интенсивности потребления кислорода ( $Q$ ) от веса ( $W$ ) для *M. albidus* по мере его развития (в логарифмической форме)

1 — науплиусы  $Q_n = 2,27 W^{0,45}$ ; 2 — копепоидиты:  $Q_k = 0,59 W^{1,08}$ ; 3 — взрослые  $Q_i = 5,44 W^{0,15}$ ; общая зависимость:  $Q = 1,95 W^{0,63}$

равен: для науплиусов — 25—46%, для I—IV копепоидов — 10—20%, для V копепоидов и взрослых:  $\approx 10\%$ .

Полученные результаты, усредненные для отдельных возрастов науплиальных и копепоидных стадий, использовались в дальнейшем при расчете усвояемости пищи и коэффициентов использования энергии на рост. Поскольку для этих целей необходимо было выразить обмен в энергетических единицах

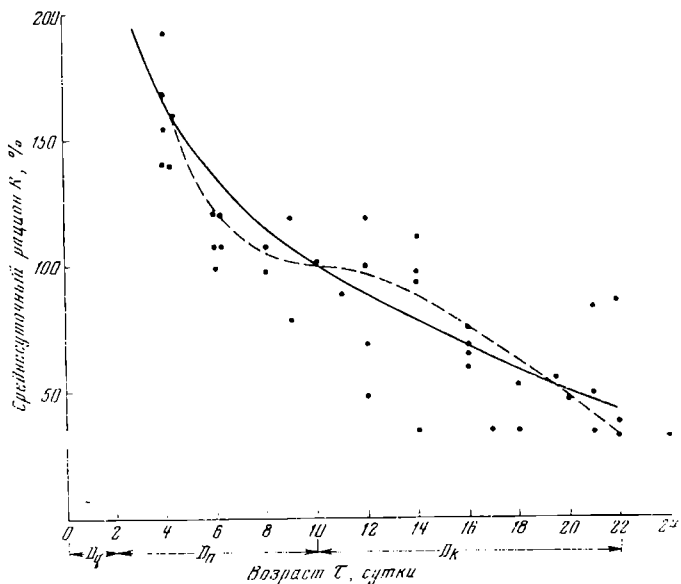


Рис. 6. Среднесуточные рационы  $R$  ( $\tau$ ) *M. albidus* отдельных возрастов (процентное отношение энергетической ценности потребленного корма к энергетической ценности тела рачков)

(калориях) было сделано несколько определений дыхательного коэффициента  $RQ$  и затем определен оксикалорийный коэффициент. При полученном значении  $RQ=0,80$  для IV—V копепоидов *M. albidus* величина оксикалорийного коэффициента определяется в 4,8 кал/мл  $O_2$ .

Параллельно с определением интенсивности дыхания проводилась серия наблюдений за интенсивностью питания рачков того же возраста и при тех же пищевых и температурных условиях ( $t=21^\circ$  и концентрации корма 10 з/м<sup>3</sup>).

Полученные эмпирические данные представлены на рис. 6 отдельными точками. Пунктирная кривая — усредненные величины рационов (процентное отношение энергетической ценности потребленного за сутки корма к энергетической ценности тела рачков) для отдельных возрастных стадий.

Наблюдается тенденция к снижению относительной величины рациона по мере развития рачков — сплошная кривая на рис. 6, которая была использована для дальнейших расчетов энергетического баланса.

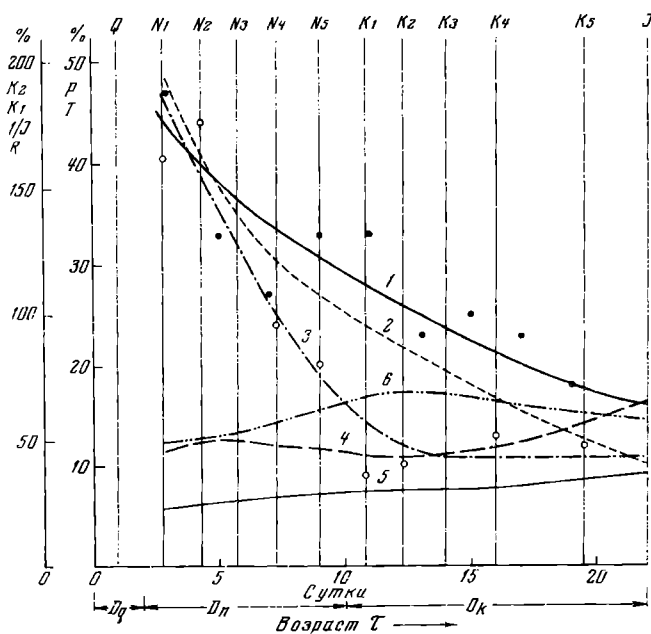


Рис. 7. Изменение основных балансовых величин по мере роста *Macroscyclops albidus*

1 —  $P(\tau)$  — относительный прирост; 2 —  $R(\tau)$  — интенсивность питания; 3 —  $T(\tau)$  — траты энергии на обмен; 4 —  $1/J(\tau)$  — усвояемость пищи; 5 —  $K_1(\tau)$  — коэффициент использования энергии потребленной пищи на рост; 6 —  $K_2(\tau)$  — коэффициент использования энергии усвоенной пищи на рост

Для науплиальных стадий величина рационов составляет 100—150%, копеподитных — 50—100%, взрослых — 30—50%. Эти результаты в основном согласуются с ранее полученными данными об интенсивности питания хищных циклопов в озерном планктоне и в лаборатории (30—40%) (Шушкина, 1964; Шушкина, Печень, 1964).

Располагая кривой роста  $W(\tau)$  (рис. 3), можно построить кривую относительного прироста  $P(\tau)$  (рис. 7) по формуле:

$$P = \frac{W_t - W_0}{t - t_0} \cdot \frac{2}{W_t + W_0}, \quad (10)$$

где  $W_0$  и  $W_t$  — веса рачков соответственно за время  $t_0$  и  $t$ . Тогда, имея кривые зависимости от возраста  $\tau$  прироста  $P(\tau)$ , интенсивности питания  $R(\tau)$  и трат энергии на обмен  $T(\tau)$  (рис. 7), можно по формуле  $R=J(P+T)$ , где  $J$  — безразмерный коэффициент, рассчитать усвояемость пищи  $J^{-1}$  и коэффициенты использования энергии на рост потребленной ( $K_1=\frac{P}{R}$ ) и усвоенной пищи

( $K_2=\frac{P}{P+T}$ ) по мере развития *M. albidus* от яйца до взрослой особи.

Снижение интенсивности питания по мере развития рачков, как и следовало ожидать, сопровождается падением прироста и особенно резко падением интенсивности обмена. Резкое снижение обмена на первых копеподитных стадиях может быть объяснено меньшей тратой энергии на захват пищи и отсутствием необходимости интенсивного передвижения в связи с достаточной доступностью корма. Следует отметить, что в нашем случае, очевидно, определялся основной обмен вследствие малой возможности передвижения рачков в картэзианских поплавах.

В результате резкого снижения относительного обмена  $T(\tau)$  (рис. 7) возрастает  $K_2$  до 0,67—0,69 на I—II копеподитных стадиях. По мере снижения скорости роста на старших копеподитных стадиях  $K_2$ , естественно, снижается.  $K_1$  остается практически постоянным на всем протяжении развития и равным около 25—30%. Усвояемость потребленного корма также колеблется в незначительных пределах и в среднем равна 45—50%.

Таким образом, *Macrocyclops albidus*, по нашим наблюдениям, имеет высокие коэффициенты использования энергии пищи на рост при температуре эксперимента, равной 21°, и избытке инфузорного корма (100 экз./мл). При этих пищевых и температурных условиях изученный вид Cyclopidae способен с высокой эффективностью трансформировать энергию микропланктона в форму, доступную для планктоноядных рыб.

## ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, Изд-во Белорусского гос. университета.  
Винберг Г. Г. 1962. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. ж., 41 (11), 1618—1630.  
Винберг Г. Г. 1964. Пути количественного изучения потребления и усвоения пищи водными животными.— Ж. общей биологии, 25, № 4, 254—265.  
Галковская Г. А. 1963. Об использовании пищи на рост и об условиях максимального выхода продукции коловратки *Brachionus calyciflorus* Pallas.— Зоол. ж., 42, вып. 4, 506—512.  
Ивлев В. С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных. Бюлл. Моск. общ-ва испытат. природы, отд. биол., 47, 267—277.  
Ивлев В. С. 1939. Энергетический баланс карпов.— Зоол. ж., 18, 303—318.

- Остапеня А. В., Сергеев А. П. 1963. Калорийность сухого вещества кормовых водных беспозвоночных.— Вopr. иктнol., 3, вып. 1, стр. 26.
- Шушкнна Э. А., Печень Г. А. 1964. Рацноны питания и усвоение пищи хищными циклопами и *Daphnia longispina*, определенные радиоуглеродным методом. Сб. «Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики». Минск, стр. 312—322.
- Шушкнна Э. А. 1964. Рацноны питания популяции циклопов в озeрном зоопланктоне. Науч. доклады высш. школы.— Биол. науки, № 1, 25—31.
- Bertalanffy L. 1964. Basic concepts in quantitative biology of metabolism.— *Helgol. wiss. Meeresuntersuch.*, 2, N 1—4, 5—37.
- Comita Q., Schindler D. 1963. Calorific values of Mikrocrustacea. *Science*, 140, N 3574, 1394—1396.
- Frydenberg O., Zeuthen E. 1960. Oxygen uptake and carbon dioxide output related to the mitotic rhythm in the cleaving eggs of *Dendroster excentricus* and *Urechis caupo*.— *Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg*, 31, N 28, 423—455.
- Glick D. 1961. Quantitative chemical techniques of histo- and cytochemistry, v. 1. N. Y., London, John Wiley.
- Grobicka J., Wasilewska J. 1925. Proba analizy chemicznej ilosciowej wymoczka *Paramecium caudatum*.— *Prace inst. Nenckiego*, 3, N 41, 1—23.
- Hemmingsen A. 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surface and its evolution.— *Rept. Stone Memorial Hospital*, 9, 3—110.
- Holter H. 1943. Technique of the cartesian diver.— *Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg. Sér. chim.*, 24, N 18, 399—478.
- Holter H. 1961. The cartesian diver. *General Cytochemical methods*, v. 2 I. F. Dannielli (Ed.), N. Y.—London Acad. Press, p. 93—129.
- Holter H., Linderström-Lang K., Zeuthen E. 1956. Manometric techniques for single cells. *Physical techniques in biological research*, v. 3 Cells and tissues, G. Oster, A. W. Pollister (Eds.), N. Y.—London, Acad. Press, p. 577—625.
- Iyev V. S. 1939b. Transformation of energy by aquatic animals.— *Internat. Rev. ges. Hydrobiol. and Hydrogr.*, 38, 449—458.
- Linderström-Lang K. 1943. On the theory of the cartesian diver micro-respirometer.— *Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg. Sér. chim.*, 24, N 17, 333—398.
- Richman S. 1958. The transformation of energy by *Daphnia pulex*.— *Ecol. Monogr.*, 28, N 3, 273—291.
- Wichtherman R. 1953. The biology of *Paramecium*. N. Y., Blakiston Co.
- Wierzbicka M., Kedzierska S. 1964. On the dormancy state of some species of Cyclopoida under experimental and natural condition.— *Polsk arch. hydrobiol.*, 12/25, N 1, 47—80.
- Zeuthen E. 1949. Oxygen consumption during mitosis. Experiments on fertilized eggs of marine animals.— *Amer. Naturalist*, N 83, 303—322.
- Zeuthen E. 1950a. Cartesian diver respirometer.— *Biol. Bull.*, 98, N 2, 139—143.
- Zeuthen E. 1950b. Respiration during cell division in the egg of the sea urchin *Psammechinus miliaris*.— *Biol. Bull.*, 98, N 2, 144—151.
- Zeuthen E. 1955. Mitotic respiratory rhythms in single eggs of *Psammechinus miliaris* and *Ciona intestinalis*. *Biol. Bull.*, 108, 366—385.
- Proc. Conf. Primary Productivity Measurement, Marine and Freshwater, 1961 Honolulu, 1—237 Rept. Scor-Unesco Working Group 17 on «Determination of photosynthetic pigments». SCOR—UNESCO, 1964.

**К ИЗУЧЕНИЮ БИОЛОГИИ**  
**CRICOTOPUS SILVESTRIS FABR.**  
**(DIPTERA, CHIRONOMIDAE) КАК ВРЕДИТЕЛЯ РИСА**

Н. БОГНАРЮК, П. АЛБУ

Вид *Cricotopus silvestris* Fabr. один из наиболее широко распространенных видов семейства Chironomidae. Он известен почти из всей Европы, Азии и Северной Америки (Thinemann, 1954).

Личинки этого вида эврибионтные фитофилы. Питание личинок так же разнообразно, как и их географическое распространение и их биотопы.

Различные авторы, изучая питание личинок других видов рода *Cricotopus*, указывают, что некоторые из них мицнируют листья подводных растений (Thinemann, 1909; Грандильевская-Дексбах, 1926; Липина, 1929; Kettisch, 1937; Черновский, 1949).

По наблюдениям других авторов личинки *Cricotopus* могут быть и плотоядными (Гостеева, см. Константинов, 1958). Что касается питания личинок *C. silvestris*, то А. Шилова (1955) экспериментально установила возможность их плотоядного питания.

А. С. Константинов (1958), изучая питание личинок *C. silvestris* в природных и экспериментальных условиях, установил, что природная их пища состоит из детрита, водорослей, ракообразных и личинок хирономид. В экспериментальных условиях личинки этого вида проходят весь метаморфоз как на чисто растительной пище, так и на животной.

Относительно возможности вредительства личинками хирономид рисовым полям литературные данные весьма бедны.

А. Черновский (1949) в своей работе приводит наблюдения, сделанные Мищенко на Дальнем Востоке. По этим наблюдениям, личинки, определенные как принадлежащие роду *Tendipes*, мицнируют листья риса.

Богнар (Bognar, 1952—1956) указывает, что в Венгрии личинки, принадлежащие к виду *Chironomus plumosus* L., являются вредителями риса, питаясь молодыми ростками растений<sup>1</sup>. Моретти (Moretti, 1955) считает, что личинки *Chironomus* sp. (Gavazzai Kieff) своей тяжестью погружают в воду листья риса, которые потом поедают моллюски рода *Planorbis*. Ондерикова (Onderikova, 1955) указывает, что личинки *Eucricotopus* Thien и *Trichocladius* sp. являются серьезными вредителями рисовых

---

<sup>1</sup> Один из нас имел возможность просмотреть материал, и утверждение Богнара не подтвердилось.



культур в Чехословакии. Берцик (Berczik, 1957б) описывает личинку *Trichocladus bicornatus* Mg. как вредителей риса в Венгрии.

Наши наблюдения были проведены в 1963 и 1964 гг. на рисовых полях, расположенных недалеко от села Бертешти, на левобережной пойме Дуная, между городами Хыршова и Браила. Рисовые поля занимают здесь площадь солончаковых почв в несколько сот гектаров. Ирригация этих полей производится насосами водой из Дуная.

Эти наблюдения сравниваются с данными, собранными на рисовых полях в Кириоджи (в пойме Дуная, к западу от города Олтеница) в 1963 г., и с наблюдениями, проведенными в течение нескольких лет на озерах Кралина и Жижила, в пойме Дуная, на севере Добруджи.

По наблюдениям агрономов, занимающихся культурой риса, личинки *C. silvestris* являются серьезными вредителями риса, так как они могут снижать урожай его до 50%. Поэтому необходимо было начать изучение биологии этого вида.

Мы использовали различные методы сбора материалов: сбор роящихся насекомых сачком, на рисовых водоемах для свежевылупившихся насекомых — ловушкой, выращивание насекомых, количественные сборы личинок.

Ниже даем часть наших наблюдений, относящихся в основном к изменчивости вида *C. silvestris* на разных стадиях развития и к вредительству его личинок.

Кладки имеют вид шнура, который завертывается в неправильный комок. В шнуре яйца расположены в один ряд. В очень свежей кладке яйца расположены очень тесно друг к другу и наклонно к оси шнура. Взаимное давление яиц придает им неправильную и весьма изменчивую форму. После набухания кладки в воде яйца принимают более или менее правильную овальную форму.

Наблюдения над кладками были проведены в лаборатории, где прилетающие на свет самки откладывали яйца в кристаллизаторах. В природных условиях у этого вида происходят и коллективные кладки. Число яиц в кладке изменчиво в широких пределах — от 51 до 170 (по Мюнстергельму, см. Thienemann: 80—100, по А. С. Константинову — 90—110).

Размеры яиц также сильно варьируют. Измерение около сотни яиц от трех самок, отложивших их 24 июня 1964 г., показывает, что длина яиц 115,5—242,5 мк, а ширина 63—115,5 мк. Отношение длины к ширине равняется приблизительно 2. Интересно, что амплитуда изменчивости величины яиц отличается у разных кладок. Так, в одной кладке длина яиц была 126—168 мк, а в другой — 157,5—242,5 мк.

Возможно, что такая большая амплитуда изменчивости величины яиц имеет определенное адаптивное значение в биологии

вида, определяя длительность эмбриональной стадии, размер личинок, скорость их развития или какие-либо другие признаки.

Из кладок, отложенных в кристаллизаторах, вылупилось большинство личинок, но все же часть яиц (2—14 яиц в кладке) погибла.

Величина поперечного диаметра головной капсулы личинок изменяется следующим образом: I стадия — 50—75 мк, II стадия — 100—125 мк, III стадия — 175—225 мк, IV стадия — 300—425 мк.

Наблюдения за развитием личинок и за повреждением растений риса показывают следующее.

В 1964 г. в районе рисовых полей Бертешти массовые рон *C. silvestris* появились 2 июня, когда рис только возшел. В каньвах и различных впадинах, расположенных вокруг полей риса с постоянной водой и водной растительностью были найдены взрослые личинки и куколки. По-видимому, это было первое поколение взрослых, появившихся в 1964 г. Из кладок этого поколения, отложенных в рисовых водоемах, вышли личинки, которые атаковали рис. Повреждение рисовых растений происходит в фазе 2—3 листьев, листья желтеют и ложатся на поверхности воды; такую культуру риса можно определить с первого взгляда.

Личинки начинают поедать листья снизу, близ их прикрепления к стеблю и потом продвигаются к поверхности воды. Они уничтожают всю мягкую ткань листа, оставляя нетронутыми жилки и один из эпидермисов. Таким образом, личинки поедают листья до уреза воды, где, ослабев, лист ложится на воду, и тогда личинки продолжают его поедать, иногда до самой верхушки. Подводные листья личинки поедают во всю длину. Повреждение интенсивнее на более глубоких местах поля, т. е. там, где и самые пежные части погружены в воду.

Длительность интенсивного поедания весьма коротка — 2—4 дня. Так как период личиночного развития гораздо больше, следует, что массовое повреждение риса начинается личинками какой-то определенной стадии развития.

Действительно, по нашим наблюдениям, личинки IV стадии причиняют наибольший вред. Так, исследуя возрастной состав (по поперечнику головной капсулы) популяции личинок из рисовых полей Бертешти 18 июня 1963 г., когда имело место наиболее интенсивное повреждение, мы получили следующие данные: II стадия — 13 личинок (5%), III стадия — 47 личинок (18,3%), IV стадия — 197 личинок (76,7%).

В той же пробе было найдено 54 экзювия куколок. Из этого, очевидно, следует, что главное повреждение производят личинки IV стадии. Это, по-видимому, можно объяснить тем, что у более молодых личинок ротовой аппарат еще относительно слаб и неспособен к прогрызанию листьев риса.

Наблюдения, проведенные в 1964 г., подтвердили эти выводы. 10 июня 1964 г., когда повреждение только начиналось, возрастной состав популяции личинок был следующим: I стадия — 6,4%, II стадия — 16,3%, III стадия — 64%, IV стадия — 13,3%.

В 1964 г. второе поколение насекомых появилось в массе 15—16 июня и отложило кладки. Таким образом, метаморфоз этого поколения произошел в 10—12 дней. Температура воды в это время превышала иногда 30° С. Так как в это время на рисовых полях есть еще вода, а температура высокая, то, по-видимому, появляется и третье поколение взрослых насекомых. Но личинки второго поколения уже не причиняют вреда рисовым растениям. Это объясняется, видимо, тем, что в это время рис уже достаточно вырос, ткани его укрепились и личинки их не могут поедать. Во всяком случае, второго нападения личинок на рисовые растения в один вегетационный период никогда не наблюдалось.

Взрослые насекомые (самцы) имеют большую амплитуду изменчивости всех признаков, начиная с цвета, распротрапнения пятен, величины животных и кончая различными индексами. В общем, сравнение изменчивости различных признаков насекомых из трех исследованных районов — Бертешти, Кирподжа, Кралина — Жижила, не показало каких-либо заметных различий.

Насекомые (имаго) первого поколения, появившиеся из перезимовавших личинок, имеют самые большие размеры (величина крыла служит обыкновенно для суждения о размерах насекомого).

Уменьшение размеров наблюдается у насекомых, вылетающих среди лета, а к осени эти размеры снова повышаются. Возможно, что эта сезонная изменчивость связана с изменением температуры воды, определяющей различную продолжительность развития насекомых.

Исходя из наших наблюдений над развитием *C. silvestris*, можно рекомендовать некоторые меры борьбы с личинками.

Для предотвращения появления в зоне рисовых полей первого поколения насекомых, которые дают кладки на рисовых водоемах, следует соблюдать строгую чистоту окружающих рисовые поля территорий, осушать случайные водоемы, где могут зимовать личинки, не допускать развития водной растительности в пригационной системе рисовых полей.

Все же, если первое поколение взрослых насекомых появилось в зоне рисовых полей и отложило яйца в рисовые водоемы, то при первых признаках массового развития личинок следует спустить воду с полей на 1—2 дня — личинки, оставшиеся без воды, быстро погибают. Эта последняя мера была применена на рисовых полях в Бертешти и дала положительные результаты.

- Грандильевская-Дексбах М. Л. 1926. Личинки Chironomidae литоральных зарослей Косинских озер.—Тр. Косинской биологической станции, вып. 4.
- Константинов А. С. 1958. Биология хирономид и их разведение.—Тр. Саратовск. отдел. ВНИОРХ, 5, 1—358.
- Диппия Н. Н. 1929. Личинки и куколки хирономид. Экология и систематика. Издание Научного института рыбного хозяйства, М.
- Шилова А. И. 1955. К вопросу о питании личинок *Cricotopus silvestris* F. в связи с характером строения ротового аппарата.—Докл. АН СССР, 100, № 6, 1191—1193.
- Черновский А. А. 1949. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР, т. 31.
- Berczik A. 1957a. Funde von Chironomidenlarven aus einem Reisfelde.—Ann. Univ. scient. budapestinensis, 1.
- Berczik A. 1957b. Trichocladus bicinctus Mg. comme mineur nuisible des feuilles du riz.—Opuscula Zool. Inst. Zoosystemat. Univ. Budapestinensis, 2, fasc. 1—2.
- Bognar S. 1952—1956. Von Tendipes (Chironomus) plumosus L. Larven verursachte Schaden auf Reis.—Ann. Inst. Prot. Plant. Hung., 7.
- Goetghebuer M. 1927. Les Cricotopus de Belgique. —Bull. et ann. Soc. entomol. Belgique, 67.
- Kettisch J. 1937. Zur Kenntnis der Morphologie und Ökologie der Larve von *Cricotopus trifasciatus*. Konovia, 15.
- Kieffer J. J. 1913. Un nouveau Chironomide des rizières de Bologne.—Bol. Lab. zool. Gen. e Agr. Portici, 7.
- Moretti G. 1955. Le controle biologique exercé par la carpe sur les insectes des rizières. «Débats et découvertes techniques», N 3. FAO, Rome.
- Onderikova V. 1955. Ein Beitrag zur Biologie der Reisfelder.—Sbor. Polnohospodarskych ved.
- Thienemann A. 1909. Die Bauten der Chironomidenlarven.—Z. Ausbau Entwicklungslehre, III, H. 5.
- Thienemann A. 1954. Chironomus.—Binnengewässer, Bd. XX. Stuttgart.

## К ЭКОЛОГИИ TENDIPES ANNULARIUS MEIG.

Б. ЧЕЧУГА

(Кафедра биологии Мединститута, г. Белосток)

Целью настоящей работы было исследовать экологическо-физиологические явления, определяющие обитание личинок *T. annularius* Meig. в относительно крайних условиях. Для этого был избран небольшой водоем, в котором на протяжении года анализировался гидрохимический режим, состав донной фауны и, кроме того, все биологические явления, характерные для личинок этого вида. Обращалось внимание в основном на возрастной состав личинок, содержание гемоглобина, а также на количественные соотношения гликогена.

Гидрохимический анализ воды производился обыкновенными методами, описанными в лабораторных пособиях. Личинки *T. apiculatus* из водоема брали при помощи дночерпателя Экмана. Возрастной состав личинок определялся на основании измерения головной капсулы (Константинов, 1958; Czeżuga, 1960, 1962).

Содержание гликогена у личинок определялось в сухом материале; сначала личинки гидролизировались в 60%-ном едком калии, потом определялось содержание сахара обычным методом (Czeżuga, 1963).

Исследование проводилось на небольшом водоеме, длиной 15 м, шириной 6 м, берега которого бетопированы, так как в свое время этот водоем исполнял роль противопожарного бассейна (1941—1944 гг.). Сейчас этот бассейн не используется ни для каких целей, лишь только тогда, когда в нем достаточно много воды, его используют для водопоя. Максимальная глубина этого водоема около 1,5 м (осенью и весной), минимальная (во время летней засухи) — несколько сантиметров. Данные химического анализа воды приводятся в табл. 1. Температура воды в середине лета достигала 28°.

Таблица 1

Химический состав воды исследуемого водоема

Показатель	Предел колебаний	Показатель	Предел колебаний
Температура, °C . . . . .	1,5—22,0	Ca, мг/л . . . . .	60,0—320,0
Цветность воды, мг Pt/л . . . . .	160,0—2500,0	SO <sub>4</sub> , мг/л . . . . .	57,0—210,0
pH . . . . .	6,8—7,6	Общая жесткость, мг/л CaCO <sub>3</sub> . . . . .	153,0—664,0
O <sub>2</sub> , мг/л . . . . .	0,0—23,2	Щелочность, мг/л CaCO <sub>3</sub> . . . . .	61,0—601,0
Окисляемость, мг O <sub>2</sub> /л . . . . .	19,3—1200,0	Взвешенные частицы, мг/л . . . . .	87,0—600,0
CO <sub>2</sub> , мг/л . . . . .	17,6—220,0	органические . . . . .	7,0—400,0
Cl, мг/л . . . . .	8,0—69,5	минеральные . . . . .	80,0—200,0
Fe (общее), мг/л . . . . .	0,15—2,0	Сухой остаток, мг/л . . . . .	288,0—2150,0
NO <sub>3</sub> мг/л . . . . .	0,25—2,5	Остаток после прокаливания, мг/л . . . . .	220,0—920,0
NH <sub>3</sub> мг/л . . . . .	0,08—59,0		
PO <sub>4</sub> , мг/л . . . . .	0,2—1,2		

Характерной чертой этого водоема является очень большая мутность воды. Цветность воды колеблется от 160 до 2500°. Самая большая цветность наблюдалась в летнее время, когда этот водоем обычно почти высыхает. Осенью и весной количество кислорода увеличивается до 23,2 мг/л. Летом и зимой кислород исчезает совсем, его место занимает сероводород. Окисляемость в летнее время также увеличивается до 1200 мг/л кислорода. Содержание углекислого газа колеблется от 176 до 220,0 мг/л. Характерной чертой, говорящей об очень большом загрязнении это-

го водоема, является сухой остаток, который на протяжении года колебался от 288,0 до 2150,0 мг/л в летнее время. Из других показателей видно, что этот водоем, особенно в летнее время, очень загрязнен.

На основании двухлетних исследований этого водоема обнаружено совсем немного представителей бентоса (табл. 2). По количеству экземпляров во все сезоны года доминирует *Tendipes annularius*. Осенью в значительном количестве присутствуют представители *Tendipes plumosus*, а также *Glyptotendipes polytomus*.

Таблица 2

Видовой состав донной фауны исследуемого водоема по сезонам

Вид	Весна	Лето	Осень	Зима
<i>Tendipes plumosus</i> L. . . . .	+	+	+	+
<i>Tendipes annularius</i> Meig . . . . .	+	+	+	+
<i>Tanytarsus</i> ex gr. <i>gregarius</i> Kieff. . . . .	+	—	—	—
<i>Glyptotendipes polytomus</i> Kieff . . . . .	+	—	+	+
<i>Anatopynia varia</i> F. . . . .	—	—	+	+
<i>Anatopynia plumipes</i> F. . . . .	—	—	+	+

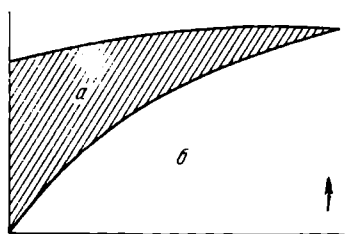
Морфологические показатели. В указанном водоеме обитают личинки *Tendipes annularius*, длина тела которых колеблется от нескольких микронов до 19 мм. Только данные о величине головной капсулы личинок *Tendipes annularius*, как и у личинок других видов тендипедид, дают верное представление о возрастной структуре популяции.

Зимуют личинки *Tendipes annularius* в этом водоеме в IV возрастной стадии. Только после таяния льда сравнительно в короткое время эти личинки подготавливаются к окукливанию. В конце апреля или в начале мая происходит первый вылет комаров. Этот вылет комаров очень дружный, совершается он в очень короткий срок. На протяжении года происходит еще два вылета. Другой вылет, более растянутый, бывает в июле. Еще более растянут третий вылет, который бывает в сентябре. Конечно, это зависит от метеорологических условий в данном году.

Количество гемоглобина увеличивается при малом содержании кислорода; наоборот, при большем содержании кислорода содержание гемоглобина уменьшается (Fox, 1955; Szczygła, 1959, 1960а, 1960б, 1962, 1964).

Интересно было узнать, какое относительное содержание гемоглобина бывает у этих личинок в разные сезоны года. Как видно из рисунка, были обнаружены резкие колебания содержания гемоглобина. У личинок, взятых в зимний период, содержание гемоглобина колебалось от 16 до 29% сухого веса. Весной

содержание гемоглобина колебалось в пределах от 6 до 8% сухого веса, и диапазон колебаний был гораздо меньше по сравнению с зимним периодом. Летом содержание гемоглобина в общем близко к зимнему. Разница только в том, что показатели как минимальные, так и максимальные



Схематическое изображение энергетических явлений при разной концентрации кислорода в среде

а — за счет анаэробных процессов; б — за счет аэробных процессов; на ординате — количество получаемой энергии; на абсциссе — количество кислорода в среде

немного выше, и предел колебаний содержания гемоглобина от 21 до 32% сухого веса личинок.

В осенний период содержание гемоглобина у личинок *Tendipes annularius* было почти такое же, как и в весенний период. Величины эти колебались от 4 до 9% сухого веса личинок.

Как известно из литературных данных (Harnisch, 1938, 1951; Winberg, 1948; Czezuga, 1962; 1963; Dales, 1958; Hoshi, 1954), содержание гликогена зависит в значительной мере от количества кислорода в окружающей среде. При малом содержании кислоро-

да в окружающей среде констатируется малое содержание гликогена. Как известно (Brand, 1952), гликоген — энергетический материал в анаэробных условиях. Подтвердили это и другие исследователи (Cordier, 1957; Брускин, 1959; Mansour, 1959).

Таблица 3

Количественные соотношения гликогена у личинок *Tendipes annularius* Meig. (в % сухого веса)

Сезон	Количество гликогена	
	среднее	предел колебаний
Зима . . . . .	5,8	1,1—11,5
Весна . . . . .	12,1	10,5—15,0
Лето . . . . .	7,2	1,9—12,1
Осень . . . . .	13,1	7,3—18,5

В связи с этим интересно было узнать, какое количество гликогена содержится в теле личинок *Tendipes annularius*, обитающих в этом водоеме при столь неблагоприятных кислородных условиях. Полученные результаты представлены в табл. 3. Зимой среднее содержание гликогена равнялось 5,8% сухого веса. Минимальное количество гликогена (1,1% сухого веса) обнаружено у личинок, взятых в конце зимней стагнации, т. е. в начале апреля, когда водоем еще покрыт льдом. Максимальное количество гликогена в зимний период констатировано в начале зимы, когда водоем только что покрылся льдом. В весеннее время колебания содержания гликогена были гораздо меньше (10,5—15,0%). Среднее содержание гликогена равно 12,1% сухого веса личинок. Летом опять личинки содержали сравнительно очень малое количество

личество гликогена, в среднем 7,2% при минимальном содержании 1,9, а при максимальном — 12,0% сухого веса. Важно отметить то, что самое малое количество гликогена (1,9%) обнаружено в середине лета (август) в наиболее долговременный, очень жаркий период.

Осенью опять количество гликогена увеличилось — в среднем до 13,1% сухого веса (при колебании 7,3—18,2%).

На основании систематических гидрохимических исследований было установлено, что в этом водоеме большую часть года отсутствует кислород, за исключением кратковременной весенней и осенней циркуляции. В связи с тем, что этот водоем находится в углублении, очень быстро прекращается весенняя и очень поздно начинается осенняя циркуляция. В этих крайне неблагоприятных для других видов условиях в большом количестве обитают личинки *Tendipes annularius*, которые заканчивают полный цикл развития, давая до трех генераций в год. Уже на основании этого можно прийти к выводу, что большая концентрация кислорода в среде для нормального развития личинок необязательна. В этих условиях с малым содержанием или при отсутствии кислорода большую роль играют содержание у личинок гемоглобина и возможности изменения его концентрации, а также большое количество гликогена. Увеличение количества гемоглобина при малом содержании кислорода и уменьшение при повышенном содержании кислорода является очень важным физиологическим приспособлением к обитанию в такого рода экологических нишах. Нами наблюдались эти явления как в естественных, так и в лабораторных условиях (Czeczuga, 1959, 1960а, 1960б, 1962). Это подтверждено также и экспериментальными данными. Большое значение имеет температура. В условиях одинакового давления кислорода при низкой температуре гемоглобин гораздо быстрее насыщается кислородом, чем при температуре более высокой (Heber, 1963). По-видимому, и этот фактор имеет какое-то влияние на то, что в разное время года бывает и разное содержание гемоглобина у личинок *Tendipedidae*.

Как нами отмечалось раньше (Czeczuga, 1962, 1963), в использовании экологических ниш с кислородным дефицитом большое значение имеет гликоген. Количество гликогена в присутствии большого количества кислорода у этих личинок может достигать величины 25,4% сухого веса. Самое большое количество гликогена у личинок *Tendipes annularius* обнаружено осенью — 18,2% сухого веса.

Как известно, гликоген используется животными как энергетический материал при недостатке кислорода. Пребывание личинок долгое время в среде с очень малым количеством кислорода приводит к исчерпыванию гликогена. В конце зимней стагнации (в апреле) личинки содержали только 1,1% сухого веса гликогена. То же самое наблюдали мы и в конце летней стагнации



(1,9% сухого веса гликогена). В конце зимней стагнации многие личинки были уже мертвыми.

На основании всего изложенного нам кажется очень правдоподобным, что полученные разными авторами (Aleksandrow 1932; Карандеева, 1956; Винберг, 1939) различия в продолжительности выживания личинок тендипедид в анаэробных условиях зависят от того, сколько гликогена содержали эти личинки в начале опыта. Этим личинкам свойственно явление пассивного анаэробноза, при котором все биохимические процессы в значительной степени замедляются. Эта форма приспособления к неблагоприятным условиям, по-видимому, является крайней. Как известно из литературных данных (Blažka, 1958, 1960; Prokesová, 1963), это явление характерно и для других видов животных, которые какое-то время пребывают в подобных условиях.

В заключение хочется подчеркнуть, что на основании наших исследований напрашивается вывод, что личинки из рода *Tendipes* вовсе не нуждаются в среде с большой концентрацией кислорода. Ведь весь биологический цикл успешно заканчивается экологических пищах с большим дефицитом кислорода.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Блажка П. 1960. О биологии карася обыкновенного [*Carassius carassius* (L.) *morphia humilis* Heckel].— Зоол. ж., **39**, вып. 9, 1384—1389.
- Брусский Б. Р. 1959. Гистохимическое исследование гликогена у сибирского лущетки.— Докл. АН СССР, **127**, № 6, 1315—1316.
- Винберг Г. Г. 1939. Физиологические и экологические особенности представителей донной фауны.— Зоол. ж., **17**, вып. 5, 842—847.
- Винберг Г. Г. 1948. Пассивный анаэробноз и микроаэрофильный обмен беспозвоночных.— Усп. совр. биол., **25**, вып. 1, 107—122.
- Карандеева О. Г. 1956. Эколого-физиологические исследования временного анаэробноза некоторых донных беспозвоночных. Автореф. канд. дисс., М.
- Константинов А. С. 1958. Биология хирономид и их разведение.— Г. Саратов. отд. ВНИОРХ, **5**, 1—358.
- Чэчуга Б. 1964. Дыхательные пигменты у бесхвостых живёдов.— Наука. Сборник БГКТ в Польше: 281—294.
- Aleksandrow W. J. 1932. Über die Bedeutung der oxydoreduktiven Befähigungen für die vitale Färbung.— *Protoplasma*, **17**, 161—217.
- Blažka P. 1958. The anaerobic metabolism of fish.— *Physiol. Zool.*, **31**, 117—128.
- Brand T. von 1946. Anaerobiosis in invertebrates. Missouri, *Biodynamica Monogr.*, N 4, 328.
- Cordier G. 1957/58. Recherches sur le taux du glycogène cardiaque chez les poissons marins. Influence de l'anoxie.— *Compt. rend. Soc. biol.*, **151**, N 1, 1906—1908.
- Czeczuga B. 1958. Metoda ilościowego oznaczania hemoglobiny u larw Chironomidae (Diptera).— *Roczn. Akad. Med. w Białymstoku*, **4**, 143—152.
- Czeczuga B. 1959. Changes in haemoglobin content in *Tendipes l. l. plumosus* L. larvae in the lake Rajgradzkie in the summer stagnation period. *Bull. Acad. polon. sci. Cd. II*, **7**, N 9, 363—365.

- Czeczuga B. 1960a. Vertical distribution of *Tendipes f. l. plumosus* L. larvae in the bottom deposits of a pond.—Bull. Acad. polon. sci. Cl. II, 8, N 3, 105—107.
- Czeczuga B. 1960b. Haemoglobin content of *Tendipes f. l. plumosus* L. larvae from various levels of bed sediment.—Nature, 186, N 4723, 484.
- Czeczuga B. 1960b. Zawartość hemoglobiny u larw *Tendipes plumosus* L. w jeziorze Rajgrodzkim w poszczególnych porach roku.—Polsk. arch. hydrobiol., 7, 95—102.
- Czeczuga B. 1961. Haemoglobin in the *Chironomus (Tendipes) annularius* Meig. larvae from various growth classes.—Naturwissenschaften, 48, N 20, 651—652.
- Czeczuga B. 1962. Ekologiczno-fizjologiczne aspekty rozszedlenia larw niektórych gatunków *Tendipedidae* (Diptera) w zbiornikach wodnych.—Roczn. Akad. Ned. w Białymstoku, Supl., 8, 1—99.
- Czeczuga B. 1963. Quantitative proportions of glycogen in certain species of the *Tendipedidae* (Diptera) larvae.—Hydrobiologia (Haag), 22, N 1—2, 92—110.
- Dales R. P. 1958. Survival of anaerobic periods by two intertidal polychaetes, *Arenicola marina* (L.) and *Onwenia fusiformis* D.—J. Marine Biol. Assoc. U. K., 37, N 2, 521—529.
- Fox H. M. 1955. The effect of oxygen on the concentration of haem in invertebrates.—Proc. Roy. Soc. B, 143, 203—214.
- Harnisch O. 1938. Studien zur Anaeroben und Erholungstofiwechsel der Larve *Chironomus thummi* K.—Z. vergl. Physiol., 26, 255—303.
- Harnisch O. 1951. Hydrophysiologie der Tiere. Elemente zu ihrem Aufbau.—Binnengewasser, 19, 1—299.
- Hoshi Takeo. 1954. Studies on physiology and ecology of plankton. X. A relation between oxygen content in medium, incubation period of animal and glycogen content of the Daphnid *Simocephalus vetulus*, kept under anaerobic conditions.—Sci. Repts Tohoku Univ., Ser 4, Biol., 20, N 3, 260—264.
- Monsour T. E. 1959. Studies on the carbohydrate metabolism of the liver fluke — *Fasciola hepatica*.—Biochim. et biophys. acta, 34, N 2, 456—464.
- Neumann D. 1961. Der Einfluß des Eisenangebotes auf die Entwicklung der *Chironomus* — Larvae.—Z. Naturforsch., 166, N 12, 820—824.
- Prokešowa V. 1963. Resistance adaptability of *Chaoborus* larvae (Diptera) under anaerobic conditions in hydrogen sulphide.—Věst. Českosl. společnosti zool., 27, N 3, 173—184.
- Weber R. E. 1963. Aspects of haemoglobin function in the larvae of the midge, *Chironomus plumosus* L.—Proc. Roy. Nethesl Acad. Sci., Ser. C, 66, N 3, 284—295.

## ЗНАЧЕНИЕ КОРМА ДЛЯ ЛИЧИНОК ХИРОНОМИД В ПРОФУНДАЛИ ОЗЕР

ЗДИСЛАВ КАЯК

(Институт экологии Польской Академии наук)

Результаты лабораторных опытов А. С. Константинова (1958) показали огромную роль корма в создании скоплений личинок хирономид. Д. А. Ласточкин (1949), применяя органическое удобрение в озере, получил увеличение количества бентоса. Нами повторен опыт Ласточкина в эвтрофном, лишь слегка дистрофирующемся озере на максимальной глубине в 7 м. Количество

бентоса увеличилось (табл. 1) и ускорился темп роста животных; об ускорении темпа роста свидетельствует факт, что в начале опыта возрастной состав личинок в месте удобренном и контрольном был одинаковым, а в конце опыта — в удобренном месте процент старших личинок значительно возрос (табл. 2).

Таблица 1

Влияние удобрения вареным картофелем на численность бентоса в озере Лисуне в 1961 г. (число особей на 1 м<sup>2</sup>)

Организмы	Участок	
	удобренный	контрольный
Chironomidae	83	29
Oligochaeta	37	7
Chaoborus	12	18

Таблица 2

Влияние удобрения вареным картофелем на размерный состав (в %) личинок *Chironomus anthracinus* в озере Лисуне в 1961 г.

Дата наб.лодки	Участок			
	удобренный		контрольный	
	Размерная группа, мм			
	0-10	10	0-10	> 10
13.VII	71	—	80	—
29.VII	—	29	—	20
30.VII	53	—	89	—
15.VIII	—	47	—	11

Таким образом, влияние увеличения количества корма удалось заметить, хотя удобрение не вызвало принципиальных изменений; количественный уровень остался очень низким. Аналогичное явление наблюдалось в озере Сиярды; при удобрении удалось заметить лишь небольшое (около 25%) увеличение количества бентоса (приблизительно с 640 на 810 особей на 1 м<sup>2</sup>).

Наблюдения за влиянием органического удобрения велись также в экспериментальных садках (из перлонового мельничного газа), с илом и фауной, погруженных на дно озера — подробнее метод описан Каяком (Каяк, 1964). В садки помещалось органическое вещество — вареный картофель или перифитон. В некоторых случаях замечено значительное влияние прибавления органического вещества на увеличение количества хирономид (табл. 3), главным образом благодаря появлению молодых личинок, в других случаях такого влияния не замечено. Однако органическое удобрение не повлияло на обилие бентоса на глубине 36 м в мезотрофном озере Талтовиско. На глубине 16 м этого же озера подобные мероприятия также не привели к увеличению количества личинок.

Таким образом, положительное влияние органического удобрения наблюдалось только в некоторых случаях. Это можно объяснить или тем, что в этой среде фактором, влияющим на количество хирономид, были не трофические условия, или тем, что корм, который образовался в результате удобрения, не был для хирономид наиболее пригодным.

Сравнение численности и возрастного состава бентоса в садках с добавкой перифитона, в контрольных садках и вне садков в озере Миколойске, на глубине 16 м (11.VII—28.IX 1962 г.)

Организмы	Число организмов на 1 м <sup>2</sup>		
	в садках		вне садков
	с перифитоном	контрольных	
Chironomidae . . . . .	1730	355	325
Chironomus plumosus . . . . .	600	83	220
То же, молодые (5 мм) . . . . .	485	0	0
Chironomus anthracinus . . . . .	1097	228	105
То же, молодые (10 мм) . . . . .	781	66	96
Другие Chironomidae . . . . .	33	44	0
Oligochaeta . . . . .	2226	1254	1084

Кроме того, упомяну о исследовании влияния корма, когда использовались садки, покрытые сверху нейлоновой пленкой, которая не пропускала на дно оседающий триптон. Это мероприятие в опыте, длившемся месяц, не вызвало значительных различий в численности личинок. Лишь на глубине 16 м в мезотрофном озере установлено уменьшение количества хирономид примерно на 25% по сравнению с контрольными садками; в двух других озерах (эвтрофных) не обнаружено какого-либо влияния покрытия садков сверху нейлоновой пленкой.

Таким образом, полевые опыты по применению органических удобрений в разных средах не дали ясных результатов. С другой стороны, в некоторых случаях было отмечено, что без увеличения количества органического вещества увеличилось число хирономид, а также ускорились темпы роста личинок (Каяк, 1964). Некоторые количественные различия были отмечены в бентосе при использовании экспериментальных садков разной величины в одной и той же среде (табл. 4). Чем меньше была поверхность

Таблица 4

Сравнение численности бентоса в экспериментальных садках разной величины и вне садков в озере Снярды (12.VII—9.VIII 1962 г.)

Организмы	Число организмов на 1 м <sup>2</sup>		
	в садках площадью (см <sup>2</sup> )		
	225	900	3600
Chironomidae . . . . .	1085	408	334
Pallasea quadrispinosa . . . . .	0	29	55
Calvata piscinalis . . . . .	0	74	114
			вне садков
			204
			5
			0

садке, тем численность бентоса была относительно больше, причем в меньших садках было больше молодых личинок (табл. 5).

Приведенные выше факты говорят в пользу не прямой зависимости обилия бентоса от обилия пищи. Во многих работах есть данные, указывающие на отсутствие четкой положительной корреляции изобилия хирономид с трофностью озер и их размерами, на относительно незначительное уменьшение количества бентоса с глубиной в глубоких олиготрофных озерах (Lenz, 1955; Stan- kovic, 1960), несмотря на то, что с увеличением глубины — поступление корма на дно уменьшается.

Опубликованных работ о питании хирономид очень мало, особенно работ о питании хирономид в озерах.

Таблица 5

**Количество молодых личинок (в %) в экспериментальных садках разной величины и вне садков в озере Снярды (12.VII—9.VIII 1962 г.)**

Вид	Площадь садков, см <sup>2</sup>			Контроль, рядом с садками
	225	900	3600	
<i>Chironomus plumosus</i> . . . . .	20	7	5	0
<i>Chironomus anthracinus</i> . . . . .	50	14	8	0
<i>Procladius skuze</i> . . . . .	33	9	0	0
<i>Ablabesmyia monilis</i> . . . . .	100	67	57	0

В составе корма данных хирономид разных водоемов обнаружены довольно большие различия. Например, Г. Л. Марголина (1961) в Рыбинском водохранилище обнаружила в пище хирономид 20—30% водорослей, до 40% аморфного неорганического вещества и до 30% минеральных частиц. Другие авторы — Н. Д. Бородин (1956) в озерах, Л. Г. Базь (1959) в канале — обнаружили четкое преобладание в их пище водорослей. В наших материалах по озерам (Каяк и Варда, неопубликованные данные) определенно преобладали водоросли (табл. 6). Водоросли

Таблица 6

**Состав корма в кишечниках личинок хирономид (в %)**

Компоненты корма	Озеро			В среднем
	Толстого-вского	Миколайске	Снярды	
Водоросли . . . . .	66	70,8	72,5	69,76
Органическое вещество . . . . .	32	28	25,5	28,5
Остатки животных . . . . .	1,5	0,98	1,6	1,36
Минеральные частицы . . . . .	0,5	0,2	0,35	0,35

видимо, наиболее предпочтительный корм (Sadler, 1935). Как видно из опытов Пжитоцкой, проведенных в нашей лаборатории, водоросли выедаются очень интенсивно: так, например, личинки *Chironomus anthracinus* в количестве около 3,5 тыс. на 1 м<sup>2</sup> в течение двух суток были в состоянии уменьшить численность бентосных водорослей почти в 2 раза. В опыте были использованы

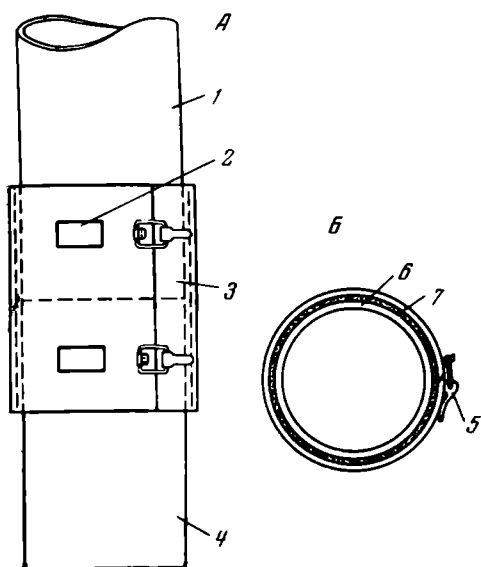


Рис. 1. Способ присоединения трубки экспериментального цилиндрика к пневматическому аппарату

А — общий вид; Б — разрез; 1 — труба пневматического аппарата; 2 — «окошко»; 3 — соединительный бондаж; 4 — труба экспериментального цилиндрика; 5 — зажим; 6 — плексигласовая трубка; 7 — резиновая прокладка

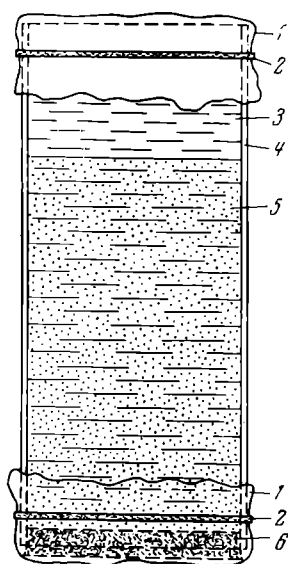


Рис. 2. Экспериментальный цилиндрок после наполнения илом, готовый к эксперименту

1 — сетка или пленка; 2 — резина; 3 — вода; 4 — трубка из плексигласа; 5 — ил; 6 — пробка

экспериментальные цилиндры (рис. 1—3). Вместе с тем Ю. И. Сорокин и А. Н. Мешков (1959) говорят о неизбирательном заглатывании ила личинками. В связи с этим особого внимания заслуживают разногласия относительно слоя ила, в котором питаются личинки хирономид. А. С. Константинов (1958) экспериментально доказал, что питание происходит только на поверхности ила, а Энтц в последнее время (Entz, 1964) тоже экспериментально показал, что питание происходит и в более глубоких слоях осадков.

В наших полевых материалах степень наполнения пищеварительного тракта у разных видов и в разных условиях сильно

различалась. Были также отмечены большие различия и в количестве особей с пустым пищеварительным трактом (табл. 7).

Эти факты, совместно с приведенными выше косвенными данными, свидетельствуют о существенной роли кормового фактора

для хирономид. Вероятно, не всегда, даже при высокой степени трофии, имеется достаточное количество предпочитаемого корма. Как и наших материалов, где в кишечниках водоросли составляли 66--72,5%, тогда как в грунте их значительно меньше, так и из литературных данных (Бородич, 1956; Базь, 1959; Константинов, 1958) видно, что хирономиды способны к активному избиранию водорослей. Однако вопрос об избирательной способности хирономид в отношении отдельных родов водорослей не ясен. Некоторые полевые наблюдения (Бородич, 1956; Базь, 1959) указывают на отсутствие избирательности. О. П. Русина же (1956), напротив, в лабораторном опыте обнаружила четко избирательное выедание остатков *Cladocera*

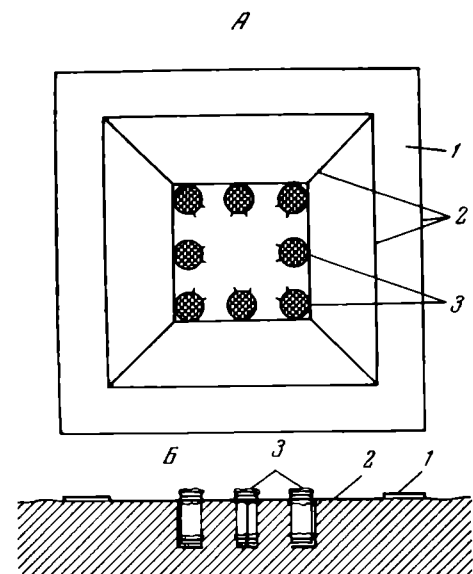


Рис. 3. Рама для помещения экспериментальных цилиндров на дне озера

А — вид сверху; Б — вид сбоку; 1 — пленка; 2 — проволока; 3 — экспериментальные цилиндрики

*cladocera* из смешанного корма, состоявшего из водорослей и остатков *Cladocera*. А. С. Константинов (1958) в исследованиях показал определенную активную кормовую избирательность личинок

Таблица 7

Количество личинок с пустыми кишечниками (в %)

Виды	Озера		
	Толго-винско	Микозайское	Сварды
<i>Chironomus plumosus</i> . . . . .	3,3	0,5	8,5
<i>Chironomus anthracinus</i> . . . . .	12,1	16,5	1,2
<i>Sergentia longiventris</i> . . . . .	21,3	—	—
<i>Polypedium scalaenum</i> . . . . .	—	52,3	—
<i>Tanytarsus gregarius</i> . . . . .	15,3	—	—
<i>Procladius bathyphila</i> . . . . .	82,1	—	—

А. Г. Ролина (1957) наблюдала избирательность в отношении отдельных групп бактерий. Н. Д. Бородин (1956) показала сильное замедление роста личинок *Chironomus plumosus* при кормлении их *Scenedesmus*, как единственным кормом, а О. Н. Русина (1956) распространяет эти данные на все *Protococcales*. Неясна кормовая ценность синезеленых, О. Н. Русина (1956) в лабораторном эксперименте показала большую кормовую ценность отмирающих водорослей, однако, по А. С. Константинову (1958), эти водоросли не составляли значительной доли в содержимом пищеварительного тракта. Это подтверждают также наши данные, полученные на личинках из озер. В связи с этим Константинов предложил даже гипотезу, что синезеленые водоросли поедаются в большом количестве, но очень быстро перевариваются из-за тонкой клеточной оболочки. Хотя вопрос о пищевом значении синезеленых очень существен из-за обильного их развития в озерах, однако до конца этот вопрос еще не выяснен.

Правда, хирономиды в состоянии приспособиться к очень различным типам кормов, например, К. В. Горбунову (1946) удалось их довести до стадии имаго даже на таком специфическом корме, как целлюлозные бактерии, однако необходимо помнить, что это происходило в лаборатории, в стерильных условиях. Вполне вероятно, что в полевых условиях влияние качества, количества и разнообразия корма на выживаемость личинок значительно больше.

По-видимому, недостаток пищи может вызвать конкуренцию между отдельными видами хирономид (Kajak, 1963). О конкуренции между видами донных животных свидетельствует также возрастание продукции бентоса вследствие его выедания рыбами. Рыбы, по-видимому, ослабляют конкуренцию, уничтожая часть популяции хирономид, что создает условия для появления многочисленных молодых личинок и ускорения темпа их развития. Возможно, что в неблагоприятных условиях питания большие и обычно не хищные личинки, при интенсивном поиске пищи могут поедать молодых личинок. Существуют данные, свидетельствующие о том, что обычно не хищные личинки охотно используют животную пищу, если появляется такая возможность. Так, например, А. С. Константинов (1958) наблюдал поедание представителями *Chironomus* куколок *Psychoda*, а в пищеварительном тракте личинок из прудов находил *Cladocera*. О. Н. Русина (1956), как уже выше отмечали, обнаружила избирательное выедание дафний из смешанного корма (дафнии и водоросли).

Таким образом, интенсивное перекапывание личинками донных отложений в поисках пищи кажется одним из возможных механизмов регуляции численности донных хирономид.

Другим возможным механизмом является деятельность хищных беспозвоночных. В этом случае также существует ряд косвенных доказательств о тесной зависимости роли хищника от



кормовых условий. Многочисленные полевые данные (Ярошенко и Набережный, 1959; Мордухай-Болтовской, 1955 и др.) говорят о том, что при неблагоприятных условиях влияние хищников увеличивается. Из некоторых работ (например, Панкратова, 1959; Wolny, 1962) видно, что в среде, бедной кормом, в составе фауны увеличивается значение хищных личинок *Procladius* (конечно, речь здесь идет об общей трофии водоема, а не о количестве пищи для хирономид, так как последняя редко исследовалась).

По нашим данным, при ухудшении условий питания нехищных форм (уменьшение обилия донных водорослей) последние легче делаются добычей хищников.

## ЛИТЕРАТУРА

- Базь Л. Г. 1959. Биология и морфология представителей рода *Microtendipes*, обитающих в водопроводном канале Учинского водохранилища.— Гр. Всес. гидробиол. об-ва, IX, 74—84.
- Бородич Н. Д. 1956. О питании личинок *Chironomus f. l. plumosus* и о зимовке их в грунтах спущенных рыбоводных прудов.— Тр. Всес. гидробиол. об-ва, VII, 123—147.
- Горбунов К. В. 1946. Целлюлозные бактерии как звено в пищевой цепи пресных водоемов.— Микробиология, 15, вып. 2, 149—152.
- Константинов А. С. 1958. Биология хирономид и их разведение.— Тр. Саратовск. отдел. ВНИОРХ, 5, 1—358.
- Марголина Г. Л. 1961. К вопросу о питании *Tendipes plumosus* в Рыбинском водохранилище.— Тр. Ин-та биол. водохранилищ, 4(7), 246—250.
- Мордухай-Болтовской Р. Д. 1955. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах.— Зоол. ж., 34, вып. 5, 975—985.
- Панкратова В. Я. 1959. Донная фауна прудов рыбохозяйственного питомника и ее изменение под влиянием удобрений.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 26, 296—346.
- Родина А. Г. 1957. Возможность использования метода меченых атомов для решения вопроса о выборности пищи у водных животных.— Зоол. ж., 36, вып. 2, 337—343.
- Русина О. Н. 1956. Усвоение отмерших водорослей и дафний личинками *Chironomus dorsalis*.— Вopr. ихтиол., вып. 6, 165—173.
- Сорокин Ю. И. и Мешков А. И. 1959. О применении радиоактивного изотопа углерода для изучения питания водных беспозвоночных.— Тр. Ин-та биол. водохранилищ 2 (5), 7—14.
- Ярошенко М. Ф. и Набережный А. И. 1959. Особенности формирования гидробиологического режима в Дубоссарском водохранилище. Тр. VI Совещ. по биол. внутр. водоемов, стр. 371—377.
- Entz E. 1964. Ernährungsuntersuchungen an Chironomiden des Balaton. I. Quantitative Ernährungsuntersuchungen an Larven von *Chironomus plumosus* L.— Ann. biol. Tihany, 31, 165—175.
- Kajak Z. 1963. The effect of experimentally induced variations in the abundance of *Tendipes plumosus* L. larvae on intraspecific and interspecific relations.— Ekol. polska A, 11, 355—367.
- Kajak Z. 1964. Experimental investigations of benthos abundance on the bottom of Lake Sniardwy.— Ekol. polska A, 12, 11—31.
- Lenz F. 1955. Der Lago Maggiore und die kennzeichnende Bedeutung seiner Bodenfauna.— Mem. Inst. Ital. Idrobiol., suppl. 8, 183—203.

- Sadler W. 1935. Biology of the midge *Chironomus tentans*.— Cornell Univ. Agric. Stat., Mem. N 173.
- Stankovic S. 1960. The Balkan Lake Ohrid and its living world.— Monogr. Biol., 9, Den Haag, 1—357.
- Wolny P. 1962. Przydatnosc oczyszczonych sciekow miejskich do hodowli ryb — Roczn. Nauk. roln. 81, 231—249.

## АКТИВНОСТЬ МОРСКИХ РЫБ И КОНЦЕНТРАЦИЯ ГЕМОГЛОБИНА У НИХ

С. Т. ДЖЕЛИНЕО

(Институт морской биологии, Югославия)

Различия в образе жизни и подвижности рыб сопровождаются и различиями в физиологической их организации. Ряд исследований (Hall a. Gray, 1929; Root, 1931; Андрианова, 1927; H. Gelineo, 1956) обнаружили у активных видов рыб большее количество железа, т. е. большую концентрацию гемоглобина на единицу крови, чем у малоподвижных видов рыб (15—17% у пелагических *Scomber scomber* и *Clupea pilchardus* и 4—6% у *Scorpaena* и *Gobio*).

Располагая этими данными, мы постарались определить, какая же связь существует между подвижностью разных видов рыб при одной и той же температуре адаптации и концентрацией гемоглобина. Мы хотели определить, существует ли разница в интенсивности процессов окисления у этих видов рыб и находится ли это различие в связи с подвижностью.

Подвижность рыб имеет суточный ритм. Суточный ритм метаболизма, его интенсивность неодинаковы у разных видов рыб: будь то пресноводные рыбы (Рыжков, 1957) или же морские (Gelineo, 1961, 1963).

Из шести видов рыб, живущих на дне Адриатического моря, *Scorpaena scorpa* и *Oblata melanura* имеют только один суточный максимум метаболизма, остальные — *Sargus annularis*, *Serranus scriba*, *Gobius jazo* и *Scyllium stelare* — имеют два максимума в течение дня. Учитывая суточное поглощение кислорода, можно предположить, что в течение большей части суток подвижность их мала (табл. 1).

Нас интересовало ежедневное движение рыб независимо от причины, вызвавшей это движение, за исключением бегства от врага и разгона, который берет рыба при захвате добычи. Так, нам удалось установить после многих измерений пути, пройденного ничем не обеспокоенной рыбой в бассейне определенных размеров, что рыбы заметно различаются по своей спонтанной активности. Полученные средние данные пройденного пути

В нашем опыте мы хотели определить, является ли повышенный процесс окисления у активных рыб и более слабый у инертных видов закономерным явлением или же это только случайность, так как испытуемые рыбы были неодинакового веса. Мы сравнили поглощение кислорода активной рыбой — *Sargus vulgatus* весом в 96 г и инертной — *Scorpaena porcus* весом в 98 г и нашли, что у активной рыбы поглощение кислорода равняется 107 мл/кг за час, а у инертной — 34 мл. Сравнение инертной рыбы *Scorpaena porcus* и активной *Serranus scriba* одинакового веса (22 г) показало, что последняя поглощает кислорода в 3 раза больше (Gelineo, 1960). Все это указывает, что различная спонтанная активность у рыб основывается на различном уровне их основного клеточного обмена.

Подвижность активных рыб, выраженная в спонтанной активности и поглощении кислорода во время покоя, влияет на концентрацию гемоглобина. Так, например, изучение концентрации гемоглобина у ряда морских рыб (Hall and Gray, 1929) подтверждает, что более активные рыбы имеют большую концентрацию гемоглобина, чем малоподвижные рыбы. В наших исследованиях активные виды рыб, такие как *Mugil labeo*, имеют в 3 раза большую концентрацию гемоглобина, чем инертные формы, как, например, *Arnoglossus*, *Scorpaena* и *Gobius*. В табл. 4 суммированы результаты исследований подвижности инертных и активных рыб и концентрации гемоглобина у них.

Таблица 4

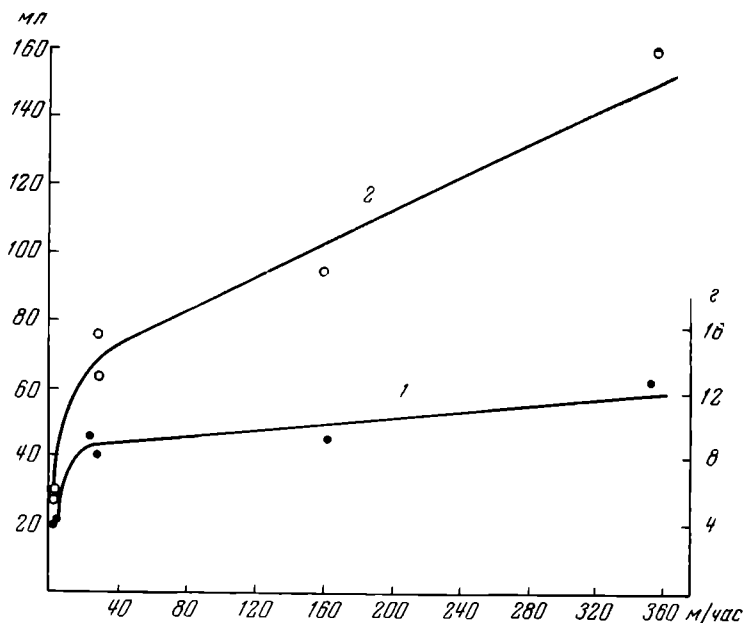
Спонтанная активность, поглощение кислорода в состоянии покоя и концентрация гемоглобина у некоторых морских рыб при 12,5°

Вид	Число экземпляров	Вес рыб, г	Спонтанная активность, скорость в мл/час	Поглощение кислорода, мл/кг за час	Гемоглобин, на 100 мл крови
И н е р т н а я					
<i>Arnoglossus boschii</i> . . . . .	1	278	1,4	26	4,3
<i>Gobius cruentatus</i> . . . . .	7	38—160	3,2	31	4,3
<i>Scorpaena scrofa</i> . . . . .	3	410—1465	2	29	4,5
<i>Scorpaena porcus</i> . . . . .	7	45—98	5,5	29	6,5
А к т и в н а я					
<i>Labrus merula</i> . . . . .	1	96	28	65	8,4
<i>Serranus scriba</i> . . . . .	7	22—76	24	78	9,6
<i>Sargus vulgaris</i> . . . . .	7	25—96	163	111	9,3
<i>Mugil labeo</i> . . . . .	7	58—120	353	160	12,0

На рисунке приведены данные о концентрации гемоглобина и подвижности некоторых рыб Адриатического моря, которые в течение нескольких недель жили при температуре 12,5° С. Это

рисунок ясно указывает на соотношение между подвижностью рыб и концентрацией гемоглобина.

Мы склонны считать, что высокая концентрация гемоглобина дает возможность для развития высокой скорости движения, когда рыба устремляется на добычу или убегает от врага. Различия в спонтанной активности у рыб, другими словами, различные затраты энергии, должны были привести к неодинаковой



Зависимость концентрации гемоглобина (1) от подвижности и потребления  $O_2$  (2) некоторых рыб Адриатического моря, живших несколько недель при температуре  $12,5^\circ C$

На абсциссе — скорость движения рыб (в м/час); на ординате: слева — потребление  $O_2$  (в мл на 1 кг веса рыбы в 1 час). Справа — концентрация гемоглобина (в г) на 100 мл крови

концентрации гемоглобина. Однако в среде с большим количеством кислорода, где затрата энергии может быть обеспечена без помощи гемоглобина, этого пигмента в крови нет, как это найдено у рыб Антарктики (Ruund, 1954; Андрияшев, 1957).

Мы знаем, что при низкой температуре повышается концентрация гемоглобина у крыс (Раевская, 1954), мышей (Stullken a. Histan, 1954), собак (Gelineo, 1954). У *Rana esculenta* (Kirberger, 1958) и дафний (Fox, Phear, 1955) происходят те же изменения, когда эти животные после адаптации к холодной среде приспосабливаются к новой среде с умеренной температурой, где их метаболизм усиливается.

Характерна разница в концентрации гемоглобина у морских и речных рыб. Жизнь в реке, где рыба должна противостоять силе течения, ведет к повышенным процессам окисления, что в последнее время обнаружил и Л. П. Рыжков (1961) у форели из рек, бассейнов и прудов. Это вызывает большую концентрацию гемоглобина у речных, чем у морских рыб. Так, у 12 видов рыб из Дуная средняя концентрация гемоглобина равна 10,4 г на 100 мл крови (A. Gelineo et S. Gelineo, 1955), а у 27 видов морских рыб равна 7,6, т. е. на 25% меньше. Еще более значительными являются различия в самых низких величинах концентрации гемоглобина у речных (6,0% — *Silurus glanis*, 6,5% — *Chondrostoma nasus*) и морских рыб (1,3% — *Raja clavata*, 3,8% — *Gobius cruentatus*, 2,0% — *Dophius parvipinnis*).

Такие низкие величины, как найденные у морских рыб, у речных рыб пока неизвестны. Таким образом, концентрация гемоглобина не зависит от уровня организации рыбы, так как у примитивного, но активного вида *Acipenser ruthenus* средняя концентрация гемоглобина равна 10,4% (A. Gelineo et S. Gelineo, 1955), а у такой же примитивной, но инертной хрящевой морской рыбы *Raja clavata* — только 2,3% (Gelineo, 1957). Коржуев (1964) с сотрудниками исследовали многие виды хрящевых морских рыб и получили результаты, сходные с нашими. О том же свидетельствуют следующие данные. У высокоорганизованных, но инертных видов Teleostei — *Scorpaena*, *Scorpa* (Gelineo, 1957), *Lophius piscatorius*, *Opsanus tau*, *Lophosetta maculata* (Hall a. Gray, 1929), *Gobius cruentatus*, *Lophius parvipinnis* (Gelineo 1957) — концентрация гемоглобина составляет от 2,3 до 4,9%, что значительно ниже самых низких величин у речных рыб. Таким образом, концентрация гемоглобина обусловлена затратой энергии у рыб, которые живут в водах с невысоким количеством кислорода.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Андряшов В. Б. 1937. Опыт сравнительного изучения крови пресноводных рыб. — Уч. зап. МГУ, вып. 9.  
 Андряшев А. П. 1957. Ихтиофауна. — В ежегод. БСЭ «Советские исследования в Антарктике» (цит. по Строганову, 1962).  
 Коржуев П. А. 1964. Гемоглобин. М., изд-во «Наука».  
 Рыжков Л. П. 1957. Суточный ритм газообмена некоторых пресноводных промысловых рыб. — Изв. АН Армянской ССР, № 10, 79—88.  
 Рыжков Л. П. 1961. Влияние условий среды на интенсивность потребления кислорода у мальков севанской форели. — Докл. АН Армянской ССР, № 33, 31—34.  
 Строганов П. С. 1962. Экологическая физиология рыб. М., Изд-во МГУ.  
 Fox H. M. and Phear E. A. 1953. Factors influencing haemoglobin synthesis by *Daphnia*. — Proc. Roy. Soc. London B, 141, 179—181. Цит. по Prescott, Christophersen and Hensel. Temperatur und Leben Berlin, Springer-Verlag, 1955.

- Gel'neo S. 1954. La température d'adaptation, la concentration de l'hémoglobine et la production de chaleur chez le chien.— *Compt. rend. Soc. biol.*, **148**, 1114—1116.
- Gel'neo S. 1957a. Activité spontanée des poissons de mer et consommation d'oxygène à la température d'adaptation de 12,5° C.— *Compt. rend. Soc. biol.*, **151**, 1239—1241.
- Gel'neo S. 1957b. Le taux de l'hémoglobine sanguine de plusieurs espèces de poissons de mer.— *Compt. rend. Soc. biol.*, **151**, 1594—1597.
- Gel'neo S. 1958. Aktivnost morskih riba i koncentracija hemoglobina.— *Glas Srpske akad. nauka*, **231**, 9—16.
- Gel'neo S. 1960. Koncentracija hemoglobina i intenzitet oksidiranja u riba.— *Radovi. Jugosl. akad. znan. i umjetn.*, **320**, 93—105.
- Gel'neo S. 1963. Diurnal rhythm of oxygen consumption by some sea fish at the adaptation temperature.— *Bull. Acad. serbe sci. et arts*, **32**, 1—8.
- Gel'neo A. et Gel'neo S. 1955. La concentration de l'hémoglobine dans le sang chez des poissons d'eau douce.— *Compt. rend. Soc. biol.*, **149**, 1410—1411.
- Hall F. G. and Gray J. E. 1929. The hemoglobin concentration of the blood of marine fishes.— *J. Biol. Chem.*, **81**, 589—594.
- Kirberger C. 1953. Temperaturadaptation der Sauerstoffbindung des Blutes von *Rana esculenta* L.— *Z. vergl. Physiol.*, **35**, 153.
- Raievskaja T. 1954. Influence de la température sur la concentration de l'hémoglobine au cours d'un séjour prolongé.— *Compt. rend. Soc. biol.*, **147**, 198.
- Root R. W. 1931. The respiratory functions of the blood of marine fishes.— *Biol. Bull.*, **61**, 427—456.
- Ruud I. 1954. Vertebrates without erythrocytes and blood pigment.— *Nature*, **173**, N 4410 (цит. по Строганову, 1962).
- Stullken D. E. and Hiestand W. A. 1954. *Proc. Exptl. Biol. and Med.*, **86**, 253.
- Timet D. 1956. *Thalassia jugoslavica*, **1**, 5—31.
- Vernberg F. J. and Gray I. E. 1953. A comparative study of the respiratory metabolism of excised brain tissue of marine teleosts.— *Biol. Bull.*, **104**, 445—449.

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ ЩУКИ (*ESOX LUCIUS*) С ПОМОЩЬЮ Na<sup>22</sup>

В. Ш Л Ю М П Б Е Р Г Е Р

(Росток, ГДР)

Работа проведена в Институте рыболовства и переработки рыбы в Ростке и в Институте прикладного изучения изотопов Клаусом Фальком и Хельмутом Вальднером.

Ихтиология в ГДР стоит перед задачей создания в береговых водоемах предпосылок для интенсивного рыболовства. Под рыболовством в береговых водоемах подразумевается не рыболовство в береговой зоне Балтийского моря, а рыболовство в лагунах и бухтах. Они имеют общую площадь 172 тыс. га. Типичным признаком внутренних береговых водоемов является их связь друг с другом и с Балтийским морем, причем благодаря притоку

пресной воды и смешивания ее с водами Балтийского моря в них наблюдается соленость от 0,5 до 14‰. При этом изменения погоды часто вызывают значительные колебания солености и других гидрологических факторов. Например, в отдельных относительно замкнутых бухтах отмечались колебания солености от 3,5 до 7,4‰. Видовой состав рыб, встречающихся в береговых водоемах, включает как пресноводные, так и морские формы. Так как размножение пресноводных рыб невозможно, если превышена определенная величина солености, исследования по солеустойчивости отдельных видов рыб, а также поиски путей повышения их солеустойчивости являются центральной задачей работ по изучению биологии рыб.

Особое внимание уделяется при этом щуке, которая является у нас признанной ценной рыбой. Щука привлекает к себе внимание и потому, что с ее помощью малоценная плотва (*Leuciscus guttilus*) превращается в более ценную рыбу. Повышение продукции щуки достигается различными мероприятиями, причем, наряду с установлением биологически обоснованных минимальных размеров отлавливаемых рыб, важную роль играет расселение мальков и молодых щук размером 3—6 см. При таких работах по расселению важно знание солеустойчивости мальков и молоди.

При проводившихся ранее исследованиях устойчивости щук к разной солености воды критерием ядовитого действия считалась гибель рыб и соответствующая смертельная соленость. Однако до того, как рыба погибает, наступают нарушения физиологических функций.

Максимальную соленость, при которой рыба может оставаться здоровой, пытались также установить на основании наблюдений за поведением рыбы. Однако этот метод очень субъективен и поэтому малопригоден для получения точных результатов. Так как функциональные расстройства у рыб возникают вследствие нарушения обменных процессов, происходящих при изменении солености, мы исследовали натриевый обмен с помощью радиоактивного  $\text{Na}^{22}$ .

Для мечения поваренной соли — основного компонента, вызывающего повышение солености, использовался  $\text{Na}^{22}$ , имеющий период полураспада 2,6 года.

Щук размером 3—6 см отсаживали в сосуды с пресной водой, в которые добавляли 250 мккюри  $\text{Na}^{22}$ . В этих условиях щуки в течение 3,5—24 час. приобретали активность от 24 до 126 тыс. импульсов в минуту. Затем щук промывали, проверяли с помощью сцинтилляционного счетчика и пересаживали в сосуды с неактивной водой различной солености. В этих сосудах рыбы поглощали неактивную соль и выделяли часть содержащейся в их теле соли, меченой  $\text{Na}^{22}$ . Скорость выведения  $\text{Na}^{22}$  измерялась путем проверки активности рыб через определенные про-

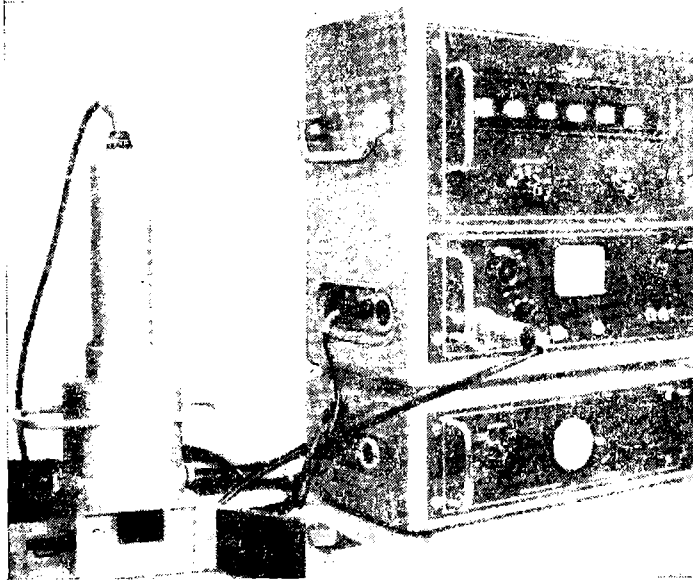


Рис. 1. Сцинтилляционный счетчик и измерительный прибор

тежутки времени. Для этой цели их помещали в стеклянную рубку, имеющую длину, лишь немного превышающую длину спытваемой рыбы.

Измерение проводилось на специальном прободержателе с омощью сцинтилляционного счетчика (рис. 1, 2). Благодаря одобному методу измерений геометрический фактор оставался остоянным. Продолжительность измерения достигала 2 мин. егулярная проверка нуль-эффекта и числа импульсов стандарт-ого препарата  $\text{Na}^{22}$  делала измерения сравнимыми между обой.

Чтобы сравнить период полувыведения  $\text{Na}^{22}$  на различных тадиях развития, измерялись поглощение и выделение  $\text{Na}^{22}$  и у альков щуки. При этом применялась система протока воды, конструированная доктором Глазером (рис. 3) для получения анных по перемещению натрия внутри тела рыбы, исследова-ась активность и отдельных органов — кожи, мускулатуры и го-овы. В результате опытов были получены следующие резуль-аты.

1. Выведение натрия зависит от солености окружающей сре-ы. С повышением солености увеличивается скорость выведения. а рис. 4 видно, что время, в течение которого выводится 50% авоенного  $\text{Na}^{22}$  в пресной воде, равно примерно 67 час., при со-ености 4—11‰ — около 38 час. и при солености 11—12‰ —



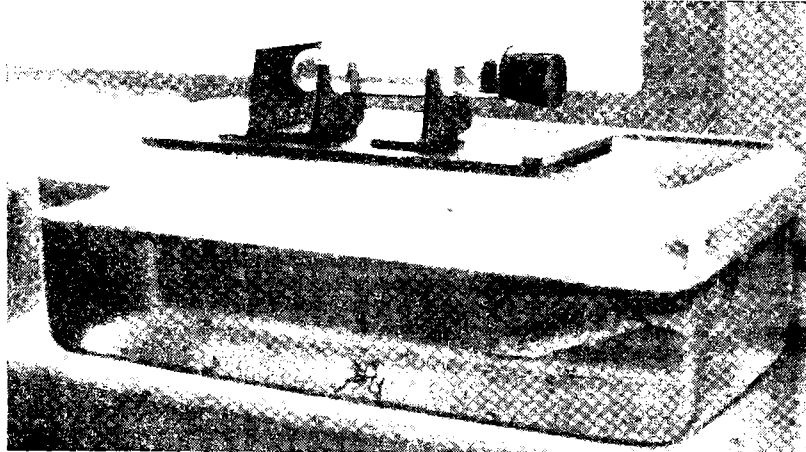


Рис. 2. Прободержатель с измерительной трубкой для шук, внизу -- один из экспериментальных сосудов с одной шукой

только 10 час. Нужно подчеркнуть, что резкое повышение скорости выведения наблюдается только при солёности 11,3--12,4‰, в то время как при солёности 4--11‰ период выведения 50% усвоенного  $\text{Na}^{22}$  был равен в среднем 38 час. Одновременно с повышением скорости выведения в воде солёностью 11,3--12,4‰ почти у всех рыб через несколько часов проявлялись заметные отклонения от нормального поведения, выражавшиеся в нарушении движений и заваливании пабок. Следовательно, резко увеличивающаяся скорость выведения, которая не связана с повышением солёности внешней среды, может служить индикатором первых повреждений под действием соли.

Это имеет значение при эколого-физиологических экспериментах по установлению границ солёности, допускающих расселение рыб, так как таким образом не только определяется летальная величина солёности, но и максимальная концентрация соли, при которой рыба еще остается жизнеспособной.

2. Как уже было упомянуто, выведение натрия увеличивается непропорционально содержанию его во внешней среде. Хотя по данным Вартапетян, водный обмен у пресноводных и морских рыб остается одинаковым при переходе от низкой к высокой солёности, благодаря чему поглощаемое организмом количество натрия должно повышаться в линейной зависимости от содержания натрия в окружающей среде, при повышении солёности внешней среды от 0,02 до 7‰ и далее до 12‰ наблюдается увеличение скорости выведения, соответственно, от 22,5 до 34 и 82% за день. Если мы вспомним, что наши экспериментальные

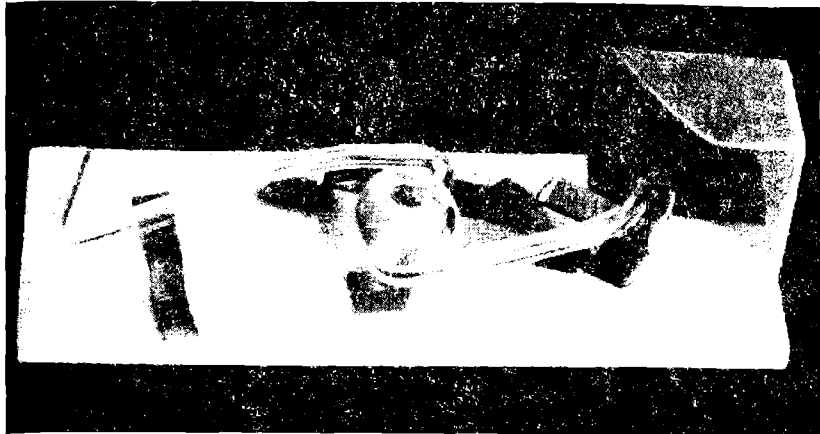


рис. 3. Прободержатель для мальков с частью аппаратуры для потока воды по Глазеру

рыбы являются гомоосмотическими животными, которые для поддержания постоянного содержания натрия во внутренней среде (полостная жидкость) усваивают из пресной воды большую часть ионов натрия, а из соленой воды могут получать только небольшую часть этого иона, то это несоответствие между повышением солёности среды и скоростью выведения натрия станет еще более ясным.

Исходя из всего сказанного выше, выведение натрия у шук должно было бы быть минимальным в пресной воде, а в соленой воде должно повышаться быстрее, чем увеличивается солёность внешней среды. Но так как этого не происходит, то приходится думать о наличии различных механизмов усвоения натрия рыбами в пресной и соленой воде.

3. Скорость выведения натрия в пресной воде против ожидания довольно высока. Вартапетян определил у *Leucaspis delipneatus* с помощью стабильного изотопа  $O_{18}$  поглощение и отдачу воды, причем период выведения 50% изотопа оказался равным 15 мин. Таким образом, у этого организма в течение 24 час. происходит 150-кратная смена полостной жидкости. При средней солёности пресной воды около 0,2‰ в полостную жидкость в течение суток может попасть как максимум  $150 \times 0,02$  мг соли на 1 г полостной жидкости, если вся содержащаяся в воде соль усваивается и не проходит обратно через полупроницаемую мембрану. Это значит, что в течение дня на каждый грамм полостной жидкости приходится 3 мг соли. Если мы сопоставим это максимальное усваиваемое количество соли с количеством соли, содержащимся в водоеме, то сможем узнать, какая часть содер-

жащейся в полостной жидкости соли может ежедневно обновляться. Полостная жидкость пресноводных рыб (карпа и щуки) содержит 9,4 мг соли на 1 г веса жидкости. Если из этих 9,4 мг ежедневно обновляются 3 мг, то это составляет 32%. Однако в наших экспериментах у щуки выводилось в пресной воде 14—65% общего количества изотопа, т. е. до 65% общего содержания натрия. Следовательно, из организма выделяется больше соли, чем может попасть в него при смене полостной жидкости. Этот

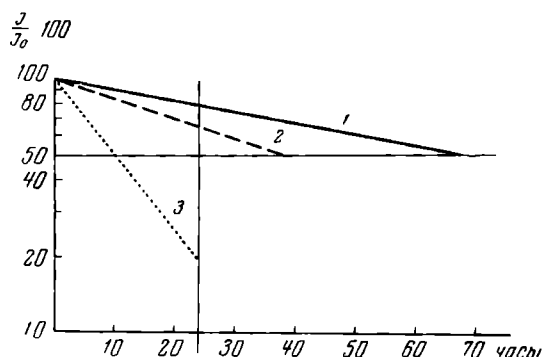


Рис. 4. Скорость выведения  $\text{Na}^{22}$  у щук в зависимости от концентрации соли в окружающей среде

1 — 0,02%; 2 — 4—11%; 3 — 11—12%

эффект усиливается еще и тем, что благодаря сильно гипотонической внешней среде часть воды диффундирует через полупроницаемые мембраны рыбы, причем растворенные в воде соли не поступают в организм рыбы.

Таким образом, рассмотренный механизм попадания соли в организм рыбы недостаточен для компенсации отдачи соли в пресную воду. Это подчеркивает правильность высказанного еще в 1939 г. Крогом мнения, что многие виды рыб способны активно воспринимать из окружающей среды физиологически важные ионы и транспортировать их внутрь тела.

4. После перевода рыб из пресной воды в соленую воду скорость выведения натрия увеличивается в большинстве случаев через 5—15 час. Наоборот, после пересадки рыбы из соленой воды в пресную в большинстве случаев примерно через 10 час. отдача натрия замедляется. На рисунке 5, А ясно видно, что щука в пресной воде имеет нормальную скорость выведения, в то время как после ее пересадки в воду с соленостью 3,7‰ отдача натрия увеличивается. При обратной пересадке в пресную воду отмечается возврат к нормальной отдаче натрия.

В другом случае рыба также сначала содержалась в пресной воде, а затем была пересажена в воду с соленостью 11,3%. Отчетливо видно (рис. 5, Б) очень резкое изменение скорости выведения. После пересадки в пресную воду и в этом случае медленно восстанавливается нормальная скорость отдачи натрия.

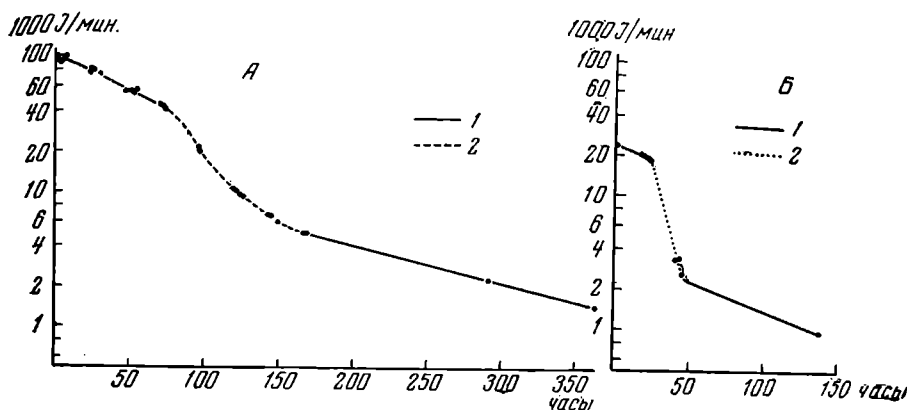


Рис. 5. Влияние изменений концентрации соли в воде в эксперименте на выведение  $\text{Na}^{22}$  у двух щук

А: 1 — пресная вода; 2 — 3,72‰; Б: 1 — пресная вода; 2 — 11,33‰

5. Опыты проводились не только на взрослых щуках, но и на мальках. У мальков при солености среды 3,1‰ отмечалась такая же скорость выведения, как и у взрослых. Период выведения 50% изотопа в этом случае был равен в среднем 35 час.

6. Исследования о распределении  $\text{Na}^{22}$  в организме рыбы показали, что через 4—53 часа наибольшая активность отмечалась в жабрах и желудке. Бросается в глаза также увеличение активности мышц, печени и почек.

Эти эксперименты по выяснению некоторых вопросов, связанных с решением проблем акклиматизации рыб в солоноватоводных береговых водоемах, являются первым случаем применения радиоактивных изотопов при изучении биологии рыб в ГДР. Исследования будут продолжены на других видах рыб, причем будет решаться такой вопрос, как адаптация рыб к различной солености в зависимости от температуры и выясняться время, необходимое для адаптации при пересадке рыб из среды с малой соленостью в среду с повышенной соленостью.

# «ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ» И ПРОДУКЦИЯ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ» (Методы изучения и результаты их применения)

Г. Г. ВИНБЕРГ, О. И. КОБЛЕНЦ-МИШКЕ

Широкое распространение исследований первичной продукции в морских и пресноводных водоемах сопровождается интенсивным изучением факторов, определяющих первичную продукцию, и уточнением методов ее измерения. Все чаще предпринимаются попытки рассчитать первичную продукцию планктона через лимитирующие ее факторы (биогенные вещества, свет и т. д.). Большое внимание в последнее время уделяется изучению зависимости величины первичной продукции от энергии солнечной радиации. Этому вопросу был посвящен доклад **Р. З. Ковалевской** «Наблюдения за зависимостью фотосинтеза планктона от общей энергии проникающей в воду радиации».

В 1960—1962 гг. на нескольких озерах Белоруссии и в 1964 г. на эвтрофном озере Дривяты измерялась энергия проникающей в воду радиации термоэлектрическим пиранометром Яншиевского и интенсивность фотосинтеза планктона методом склянок в его кислородной форме. При измерении интенсивности фотосинтеза, наряду с постановкой склянок по обычной методике («in situ»), на те же горизонты устанавливались склянки, заполненные поверхностной водой.

В большинстве случаев распределение фотосинтеза по глубинам, определенное при помощи этих двух способов, либо совпадало, либо было очень сходным, за исключением периодов выраженной температурной стратификации (Мокиевский, Ковалевская, Михеева, 1964).

Систематические наблюдения на озере Дривяты, проводившиеся летом 1964 г., показали, что при наличии температурной стратификации на глубинах, где энергия радиации меньше 20—30 кал/см<sup>2</sup> за сутки, интенсивность фотосинтеза в поверхностной воде была значительно ниже, чем в склянках, заполненных водой, взятой с соответствующей глубины. По-видимому, в этом проявилась адаптация «глубинного» планктона к низкой температуре и слабому свету, так как разная интенсивность фотосинтеза наблюдалась при том же видовом составе и сходной или одинаковой биомассе поверхностного и глубинного фитопланктона.

Одновременные наблюдения за интенсивностью фотосинтеза и содержанием хлорофилла дали возможность рассчитать ассимиляционные числа. На протяжении всего времени наблюдений на озере Дривяты ассимиляционные числа были близки к 1,5 г С на 1 г хлорофилла за час. Подобные же ассимиляционные числа характерны для большинства изученных белорусских озер.

Только на мезотрофном озере Нарочь с прозрачностью воды до 6 м ассимиляционные числа оказались значительно выше — 2—4 г С на 1 г хлорофилла за час. В отличие от этого в высокоэвтрофном озере Баторин с прозрачностью воды 0,5 м ассимиляционные числа были очень низкими, порядка 0,6—1,0 г С на 1 г хлорофилла за час. Следует иметь в виду, что расчет содержания хлорофилла, согласно последним рекомендациям, сделан на основании молярного коэффициента погашения света хлорофиллом  $a = 89310$ . При этом способе расчета получают содержание хлорофилла в 1,6 меньшее, чем по ранее применявшимся способам расчета (Ричардс и Томпсон, Годнев и др.). Соответственно, ассимиляционные числа оказываются в 1,6 раза более высокими.

Вышеприведенные наблюдения сопровождалось изучением фитопланктона и определением его биомассы расчетным методом. По этим данным был сделан доклад **Т. М. Михасевой** («Соотношение между первичной продукцией, содержанием хлорофилла и биомассой фитопланктона в различных озерах»).

Величины фотосинтетической активности биомассы (Ф/Б) планктона озера Дривяты и озер Паульское, Березовское, Веркуды, Осиповское, Островитое, Ю. Волос укладываются в границы от 0,03 до 0,22 мг  $O_2$ /мг биомассы в сутки. Среднее значение Ф/Б для озера Дривяты за летние месяцы 1964 г. равно 0,08 мг  $O_2$ /мг биомассы в сутки, при колебаниях максимального фотосинтеза от 0,53 до 3,13 мг  $O_2$ /л в сутки и биомассы от 2,9 до 56,8 мг/л.

Наблюдения на озере Дривяты показали, что величина Ф/Б находится в обратном соотношении с биомассой фитопланктона, т. е. что в периоды высокой биомассы фотосинтетическая активность снижается (рис. 1). Аналогично этому с возрастанием биомассы снижается относительное содержание хлорофилла (рис. 2). В результате, как было отмечено Р. З. Ковалевской, ассимиляционное число хлорофилла планктона озера Дривяты в период наблюдений колебалось лишь в узких пределах.

Среднее содержание хлорофилла в сырой биомассе фитопланктона озера Дривяты равно 0,16% при колебаниях от 0,55 до 0,04%, причем с величиной биомассы фитопланктона содержание хлорофилла связано следующим образом: при биомассе до 10 мг/л хлорофилл составляет 0,33%, при биомассе от 10 до 30 мг/л — 0,16%, при биомассе 30 мг/л и выше — 0,08%.

Для 10 других озер Белоруссии относительное содержание хлорофилла в биомассе — 0,24%. Если принять, что сухой вес водорослей от сырого составляет 15%, то содержание хлорофилла в сухой биомассе равно 1,8%.

Весьма своеобразное и трудно объяснимое явление, обнаруженное при изучении первичной продукции планктона камчат-

ского озера, было описано И. И. Куренковым в его докладе «Кислородный феномен в озерах Камчатки».

В 1960 и 1964 гг. на озере Дальнее (восточная Камчатка) применялся кислородный метод изменения первичной продукции. Использовались склянки емкостью 60—70 и 150—160 мл, которые устанавливались в озере через каждые 2,5 или 5 м до глубины 20—30 м. Время экспозиции обычно равнялось суткам.

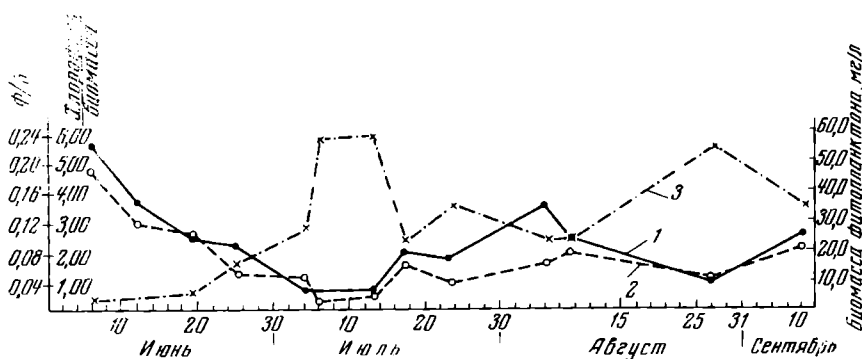


Рис. 1. 1 — Фотосинтетическая активность биомассы фитопланктона (Ф/Б) (в мг  $O_2$  на 1 мг биомассы за сутки); 2 — относительное содержание хлорофилла в биомассе — (Хл/Б) и 3 — биомасса фитопланктона (в мг/л) по наблюдениям оз. Дривяты в 1964 г.

Озеро Дальнее находится в бассейне р. Паратунка, впадающей в Авачинскую бухту. Площадь озера около 3 км<sup>2</sup>, максимальная глубина 60 м, прозрачность воды от 2 до 15 м. Температура поверхностного слоя воды в июле-августе достигает 15—17°, обычно слой термоклина занимает 5—10 м. Подробная лимнологическая характеристика озера дана Е. М. Крохиным. Наблюдения проводились в июле, сентябре, октябре и ноябре. Вполне регулярные данные были получены в оба года наблюдений в июле (табл. 1).

Таблица 1

Первичная продукция за сутки в озере Дальнее в июле 1960 и 1964 гг.

	мг $O_2$ /л		г $O_2$ /м <sup>2</sup>	
	1960 г.	1964 г.	1960 г.	1964 г.
Фотосинтез . . . . .	0,26	0,20	4,1	3,2
Дыхание . . . . .	0,20	0,09	3,1	1,5
Чистая продукция . .	0,06	0,11	1,0	1,7

В 1964 г., в июле, несмотря на меньшую интенсивность фотосинтеза, чистая продукция была больше, чем в теплом 1960 г., так как интенсивность дыхания была значительно ниже, а толщина трофогенного слоя больше.

В соответствии с классификацией озер по продуктивности (Винберг), озеро Дальнее (по полученным показателям) следует отнести к классу мезотрофных и вторично-олиготрофных озер, характеризующихся значительной глубиной и прозрачностью воды.

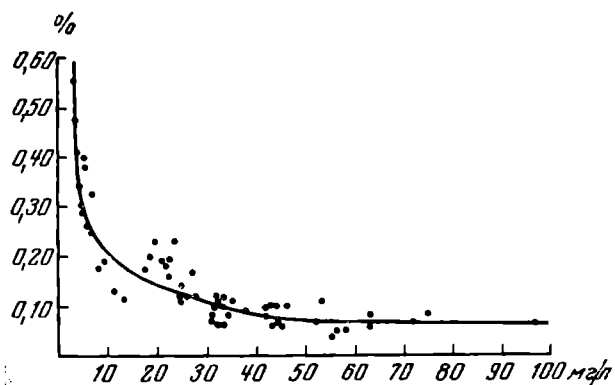


Рис. 2. Зависимость содержания хлорофилла (в %) от биомассы фитопланктона (в мг/л) по наблюдениям на оз. Дриваты в 1964 г.

Наблюдения в более поздние месяцы дали очень своеобразные и трудно объяснимые результаты.

В пробе за 28 сентября 1960 г. содержание кислорода в темных склянках почти по всей глубине оказалось выше первоначального, т. е. выше, чем в контрольных склянках. То же наблюдалось и 11 ноября. Такие же результаты, но еще более резко выраженные, были получены ранее, во второй половине августа 1959 г., при первых пробных опытах.

Более обстоятельные наблюдения 1964 г. показали, что это явление не случайно (рис. 3), так как данные всех трех лет показывали согласные результаты. По всей вероятности, это явление наблюдается и на других озерах Камчатки. Так, например, в сентябре 1964 г. сотрудница Камчатского отделения ТИНРО С. Усова (личное сообщение) провела пробные опыты по определению первичной продукции кислородным методом в озере Азабачье (бассейн р. Камчатки). Это озеро близко по типу к озеру Дальнее, но значительно больше последнего (62 км<sup>2</sup>). Результаты опытов С. Усовой также показали, что содержание кислорода в темных склянках после экспозиции было выше, чем в контрольных.



В литературе есть упоминание об отдельных случаях подобных наблюдений (Винберг, Хатчинсон), однако такие случаи описываются как редкие исключения и не связываются с сезонными факторами. Как правило, даже в обширных сериях на малопродуктивных озерах не наблюдается случаев, когда в темной склянке содержание кислорода возрастает. Только Дагдель

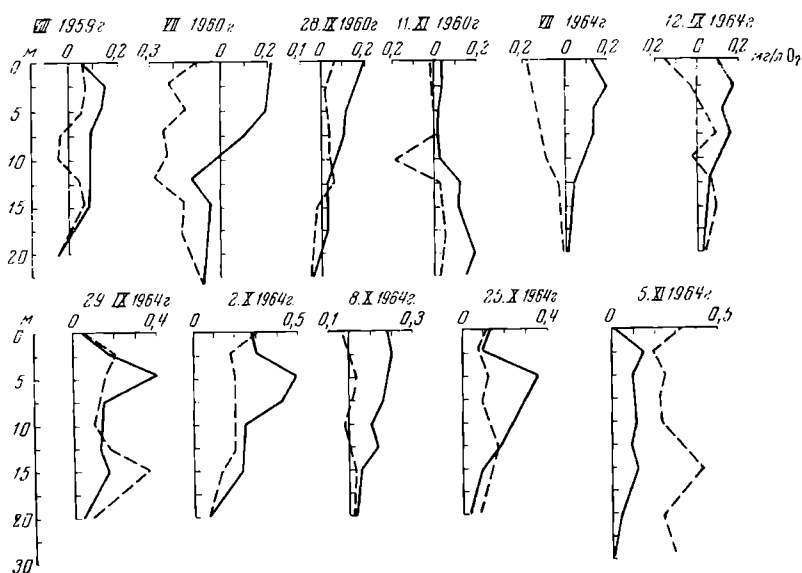


Рис. 3. Результаты наблюдений методом скляпок на оз. Дальнем (Камчатка)

На ординате -- глубина (в м); на абсциссе -- отклонение в содержании кислорода от начального (в мг 0,1 на 1 л за сутки); в светлых (сплошная линия) и в затемненных склянках (пунктирная линия)

и Уоллес на озерах Аляски Аппер-Дженнифер и Литль-Китой наблюдали аналогичное явление.

Весьма интересно, что рассматриваемый феномен на Камчатке и на Аляске был отмечен в озерах близких типов, расположенных в сходных ландшафтах — в зонах активного вулканизма, причем эти водоемы в разное время испытывали на себе влияние вулканических пеплопадов. Все эти озера являются местом воспроизводства тихоокеанских лосей (красной). Состав и характер развития в них фитопланктона также схожи.

И. И. Куренков намерен выяснить, встречается ли описанный феномен в других озерах Камчатки и, возможно, объяснить его на основании экспериментальных данных.

**В. И. Кузьмичева** в докладе «Первичная продукция, содержание хлорофилла в планктоне и рыбопродуктивность прудов» изложила результаты наблюдений 1963 г. на шести опытных выра-

Результаты наблюдений 1963 г. на опытных прудах рыбхоза «Якоть»  
по средним данным за время выращивания рыб (2 месяца)

Доза удобрений, мг/л	Ф	Д	Содержание хлоро- филла		Рыбо- продук- ция, и га
	мг/О/л за сутки		мкг/л	в % от органи- ческого веще- ства sestona	
2,5 N + 0,5 P . . . . .	6,25	4,96	191,2	1,12	6,40
0,5 N + 0,1 P . . . . .	2,59	2,35	45,8	0,88	4,25
Контроль . . . . .	1,54	1,37	35,3	1,09	2,52

стных прудах рыбхоза «Якоть», два из которых еженедельно удобрялись более высокой, два более низкой дозой азотно-фосфорных минеральных удобрений (табл. 2). По средним данным, за все время выращивания рыб (с середины июня до середины августа) пруды, получавшие больше удобрений, характеризовались более сильным развитием фитопланктона и соответственно более высокими величинами интенсивности фотосинтеза (Ф) и дыхания (Д) планктона, содержания хлорофилла и сестона, определенного по бихроматной окисляемостью взвеси, а также более высокой рыбопродукцией.

В докладе «Первичная продукция и ее утилизация в Домашкинском оросительном водохранилище» Ю. М. Лебедев, основываясь на наблюдениях 1962 г., сообщил, что валовая первичная продукция этого водоема Оренбургской области (площадь 5,53 км<sup>2</sup>, средняя глубина 3 м) составляет 40—70 млрд. ккал, или 1200—1500 ккал/м<sup>2</sup> за год.

Одновременно продукция (П) зоопланктона этого водоема была рассчитана Т. С. Мальцман по методу Петровнича, Шушковой и Печень и результаты расчетов исправлены согласно данным Печень и Шушковой. Для выражения продукции в калориях принималось, что калорийность сухого вещества ветвистоусых равна 4,5, а веслоногих 5,6 ккал/мг при содержании воды в сыром весе, соответственно, 90 и 88%.

Траты на энергетический обмен Т были рассчитаны по известной зависимости обмена от индивидуального веса ракообразных, взятой в форме:  $Q(\text{ккал/сутки}) = 19,24 \cdot W^{0,8}$ , где W — средний сырой вес одной особи в граммах. Значения Т, выраженные, как и П, в долях от биомассы за сутки, приводились к температуре воды водоема.

По величинам П и Т находили коэффициент использования пищи на рост  $K = \frac{П}{П + Т}$  и суточный рацион (Р). При определении последней величины по формуле  $Р = И(П + Т)$  было принято, что усвояемость ( $\frac{1}{П}$ ) составляет 0,8 (табл. 3). Величина  $K''$ .

которые колебались в пределах 0,32—0,66, изменялись параллельно изменениям биомассы фитопланктона (рис. 4), т. е. с увеличением биомассы фитопланктона увеличивалась доля усвоенной пищи, идущая на прирост.

По рассчитанным величинам рационов «мирного» рачкового зоопланктона легко было найти отношение их к величине валовой первичной продукции фитопланктона за каждый из шести двух-

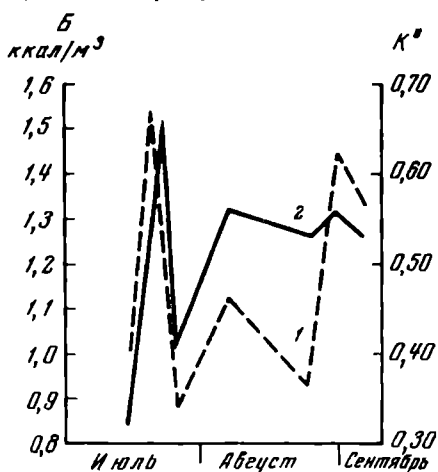


Рис. 4. Биомасса (1) фитопланктона (в ккал/м³) и рассчитанные величины коэффициентов (K) использования усвоенной пищи на рост у фильтраторов зоопланктона (2) по наблюдениям из Домашкинском водохранилище

недельных периодов между очередными наблюдениями. Это отношение колебалось в пределах 0,27—1,12 и в среднем было равно 0,40.

Аналогичным образом было получено, что отношение рационов хищного зоопланктона к продукции «мирного» и рачкового зоопланктона до конца августа было в пределах 0,33—0,82. В первую половину сентября оно составило 2,01, т. е. рацион хищников в это время оказался выше продукции «мирного» рачкового зоопланктона. В среднем за весь период наблюдений рацион хищников составлял 64% от продукции рачкового, не хищного зоопланктона.

Таким образом, если допустить, что «мирный» зоопланктон питается в основном фитопланктоном, а хищный — «мирным» рачковым зоопланктоном, то в данном примере рацион каждого из этих трофических уровней составлял в круглых цифрах половину продукции предыдущего трофического уровня.

Данные о продукции пресноводного рачкового зоопланктона рассматривались в докладах Г. А. Печень, Э. А. Шушкиной и М. Л. Пидгайко.

В докладе Г. А. Печень рассматривалась продукция ветвистоусых ракообразных, которые потребляют фитопланктон, а сами служат пищей для рыб. Путь передачи энергии и вещества от продуцентов к хозяйственно ценному продукту оказывается в этом случае самым коротким. Продукция ветвистоусых ракообразных определялась по ранее описанному методу (Печень, Шушкина).

Стационарные сезонные наблюдения проведены на трех озерах Белоруссии (Нарочь, Мясро, Баторин) и одном озере

Величины продукции (П), трат на обмен (Т), коэффициентов использования на рост усвоенной пищи (К") и рационов (Р) зоопланктона Домашкинского водохранилища

Трофический уровень	Дата	Температура воды, °С	Численность, тыс. экз. в м³	Средний вес 1 особи, 10 <sup>-4</sup> г	П, ккал. м³ в сутки	Т, ккал. м³ в сутки	К"	Р, ккал./м³ в сутки
«Мирный» зоопланктон	13.VI	18,0	75,4	0,18	0,359	0,301	0,54	0,325
	24.VI	19,2	26,0	0,16	0,101	0,114	0,47	0,269
	14.VII	27,2	31,2	0,43	0,467	0,983	0,32	1,812
	22.VII	24,6	14,0	0,26	0,255	0,132	0,66	0,484
	25.VII	24,5	7,8	0,17	0,55	0,078	0,41	0,166
	6.VIII	16,2	20,8	0,26	0,125	0,095	0,56	0,265
	24.VIII	16,7	70,5	0,36	0,492	0,493	0,53	1,164
	1.IX	18,9	20,0	0,59	0,184	0,142	0,50	0,407
	6.IX	13,7	16,2	0,40	0,103	0,082	0,53	0,237
	Средняя взвешенная				0,253	0,187	0,55	0,550
Хищный зоопланктон	13.VI	18,0	1,8	0,04	0,007	0,002	0,78	0,011
	24.VI	19,2	33,3	0,04	0,021	0,043	0,35	0,080
	14.VII	27,2	38,6	0,04	0,128	0,095	0,55	0,254
	19.VII	23,8	26,4	0,04	0,027	0,019	0,59	0,057
	22.VII	24,6	21,2	0,04	0,092	0,043	0,70	0,169
	25.VII	24,5	19,4	0,04	0,061	0,038	0,57	0,124
	6.VIII	16,2	47,7	0,04	0,044	0,046	0,49	0,112
	24.VIII	16,7	42,8	0,05	0,079	0,052	0,60	0,164
	1.IX	13,9	124,7	0,04	0,140	0,097	0,59	0,296
	6.IX	13,7	75,4	0,07	0,136	0,090	0,60	0,282
	Средняя взвешенная				0,065	0,052	0,55	0,146

Карельского перешейка (Пуннус-ярви). Кроме того, продукция Cladocera для 24 озер Белоруссии и Карелии рассчитана по одно-разовым сборам в августе 1963 г. Изученные озера отличались по гидрологическому и биологическому режимам. Озера с большими глубинами и высокой прозрачностью воды были отнесены к первой группе; биомасса зоопланктона в этих водоемах составляла около 0,4 г/м³ и средняя температура воды — 17°С. Мелководные озера с малой прозрачностью, более высокой средней температурой воды (23°С) и большой биомассой зоопланктона (до 4 г/м³) были объединены в третью, а озера, занимающие промежуточное положение, во вторую группу.

Определена продукция шести видов ветвистоусых: *Daphnia cristata* в карельских, *Daphnia cuculata* в белорусских озерах, *Bosmina coregoni*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia reticulata* в тех и других озерах.

Как видно из табл. 4, биомасса и продукция каждого из шести видов увеличивается по мере увеличения трофности озер. В отличие от этого П/Б коэффициенты не обнаруживают больших

Биомасса — Б (в г/м<sup>3</sup>) и рассчитанные величины продукции — П  
(в г/м<sup>3</sup> за 1 месяц) и П/Б коэффициентов за август в озерах  
разных трофических групп

Группа озер	Daphnia			Bosmina		
	П	Б	П/Б	П	Б	П/Б
I	0,218	0,053	4,1	0,100	0,022	4,5
II	0,539	0,129	4,2	0,201	0,045	4,4
III	1,029	0,181	5,6	0,504	0,118	4,2

Группа озер	Chydorus			Diaphanosoma			Все Cladocera		
	П	Б	П/Б	П	Б	П/Б	П	Б	П/Б
I	0,145	0,044	3,2	0,056	0,012	4,6	0,42	0,115	3,7
II	0,225	0,038	5,9	0,471	0,121	3,8	1,48	0,34	4,3
III	1,883	0,478	3,9	1,334	0,226	6,4	5,03	1,05	4,7

колебаний в озерах разных групп и у разных видов ракообразных. По всем полученным данным для разных видов и озер (72 точки) зависимость между биомассой (Б) (в г/м<sup>3</sup>) и продукцией в августе (П) (в г/м<sup>3</sup> — за месяц) может быть передана следующим уравнением:

$$П = 4,05 \cdot Б^{0,91}.$$

В состав рачкового зоопланктона входят животные по меньшей мере двух трофических уровней, продукцию которых нельзя суммировать — растительноядные виды (фильтраторы) и хищники. Если, согласно некоторым экспериментальным данным, взять, что суточный рацион хищников составляет 40% от их биомассы, получим, что в первой, второй и третьей группах озер рацион хищников, соответственно, равен 160, 280 и 340 кал/м<sup>2</sup>, в то время как продукция фильтраторов составит 124, 223 и 420 кал/м<sup>2</sup> за сутки (принято, что 1 г сырого веса = 500 кал). Как видим, для озер первой группы рацион хищников оказался больше продукции рачков-фильтраторов, что может указывать либо на то, что в малопродуктивных озерах рацион хищников ниже 40% от их биомассы, либо на большое значение в их питании коловраток и простейших.

Кормовое значение для рыб имеет вся продукция хищного зоопланктона и неупотребленная хищниками часть продукции фильтраторов, т. е. разность между продукцией фильтраторов и рационом хищников зоопланктона. Если принять, что рацион хищников в озерах этой группы на 80% складывается за счет рачков-фильтраторов, то доступная рыбам продукция планктона

составит  $230 \text{ ккал/м}^2$  за сутки. При трофическом коэффициенте 6—8 продукция рыб за сутки равна  $28,8—38,4 \text{ ккал/м}^2$ , и за 5 летних месяцев при средней калорийности рыб, равной  $1000 \text{ ккал/кг}$ , возможная рыбопродукция составит  $43,2—57,6 \text{ кг/га}$ . Конечно, этот пример должен только продемонстрировать принципиально правильную схему расчетов, которые могут быть сделаны с нужной степенью достоверности при наличии достаточно надежных исходных данных.

Работа Э. А. Шушкиной «Расчет продукции зоопланктона в озерах разного типа» выполнена на материале тех же сборов, что и работа Г. А. Печень, изложенная выше. Кормовую для рыб продукцию зоопланктона Э. А. Шушкина называет чистой продукцией зоопланктона и считает ее равной продукции всех фильтраторов зоопланктона ( $P_0$ ) за вычетом съеденной хищниками части, т. е. рациона хищников ( $P$ ), суммируя эту продукцию с продукцией хищников ( $P$ ), т. е.

$$P = P_0 - P + P.$$

Продукция фильтраторов, или, по Э. А. Шушкиной, «мирного» зоопланктона, в свою очередь, получена как сумма продукций диаптомид, ветвистоусых, коловраток и простейших. Первая величина взята из собственных данных, согласно которым соотношение между биомассой и месячной продукцией диаптомид в августе равно  $P = 3,9 \cdot B^{1,3}$ . Данные о продукции ветвистоусых взяты из работы Г. А. Печень. Продукция коловраток рассчитана по их биомассе и П/Б коэффициентам за месяц, равным, по данным Г. А. Галковской, 10 в олиго-, 15 в мезо- и 30 в эвтрофных озерах.

Продукция простейших была определена из допущения, что их биомасса составляет 1/10 от общей биомассы зоопланктона, а П/Б коэффициенты такие же, как у коловраток. При взятых предположениях, несмотря на малую биомассу коловраток и простейших, их продукция в озерах всех групп составляет основную часть продукции фильтраторов, в 2—4 раза превышающую продукцию рачкового зоопланктона. Сделан вывод, что пищевые потребности хищников во всех изученных озерах в 2 раза превышают суммарную продукцию «мирного» рачкового зоопланктона и удовлетворяются, очевидно, за счет простейших и коловраток. Этим ослабляется пищевая конкуренция между хищным зоопланктоном и рыбами. В среднем по данным для всех изученных озер зависимость между чистой продукцией зоопланктона за август и средней биомассой его может быть передана уравнением:  $P = 2,35 \cdot B^{1,62}$ .

В докладе М. Л. Пидгайко «Расчет биопродукции некоторых ветвистоусых ракообразных» были сообщены результаты лабораторных наблюдений за самками ветвистоусых рачков трех видов (*Scapholeberis mucronata*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Peracantha*

truncata), которые содержались на озерной воде без дополнительного кормления. Определялась длительность жизни самок ( $l$ ), которая была равна 29—30, 38 и 37 дням, продолжительность созревания самок до первого помета ( $C$ ) соответственно составляла 8—9, 7—8, и 7—8 дней, количество пометов ( $n$ ) — 6; 7 и 12. время от одного помета до следующего ( $b$ ) — 4; 1,5 и 2 дням. количество молоди в одном помете ( $q$ ) — 6; 1,8 и 1,4. Потенциальная продукция за время жизни самки определялась как сумма:  $N = Eq + Snq^2 + Sn_1q^3 + Sn_2q^4 \dots$ , где  $n = \frac{l-C}{a} + 1$ ,  $n_1 = \frac{1-2}{a}$

$S$  — сумма арифметической прогрессии от 1 до  $n$ ,  $n_1$  и т. д. Потенциальная продукция для перечисленных видов оказалась соответственно равной 3385, 1891 и 513. Кроме того, учитывался процент суточного отхода (5,4 и 3—3,5). Приняв во внимание последнюю величину была рассчитана «фактическая продукция» — 1255, 868 и 277 соответственно. Очевидно, что не только «потенциальная», но и «фактическая продукция» представляю собой лишь рассчитанные величины, которые могут дать некоторое представление только о возможной максимальной скорости размножения и увеличения численности, но не о реально достигаемой в условиях водоема продукции.

**М. Я. Кирпиченко** в своем докладе «Методика изучения численности и продукции водных животных» подчеркнул, что продукция может быть подсчитана только тогда, когда располагают данными о численности животных, близкими к действительной численности их в водоеме. Для устранения ошибок, возникающих вследствие неравномерного распределения животных, М. Я. Кирпиченко рекомендует применять интегрирующие аппараты сбора проб планктона, например планктонометры, ракету КО и др.

Недостатком этих приборов, который постепенно устраняется, является неточность измерения профильтрованной ими воды. Погрешности, возникающие при обработке проб, могут быть снижены применением делителя проб. При использовании сконструированного автором трубчатого делителя расхождение в числе животных в двух параллельных пробах в семи опытах было в пределах 0,37—3,3%.

Еще в 1940 г. М. Я. Кирпиченко опубликовал на украинском языке исследование по экологии и продукции бентоса, в котором дал один из первых примеров расчета величины продукции личинок хирономид. Работа осталась малоизвестной. Позднее независимо другим путем другие авторы приходили к сходным способам расчета продукции водных животных.

Согласно М. Я. Кирпиченко, продукция за малый (элементарный) период времени равна

$$P = p + e,$$

где  $P$  — продукция животных за малый период, продолжительностью  $n$  дней;

$p$  — продукция выживших животных за тот же период;

$e$  — продукция погибших животных за то же время.

Среднесуточный индивидуальный прирост веса животных ( $\gamma$ ) равен

$$\gamma = \left( \frac{B_2}{a_2} - \frac{B_1}{a_1} \right) \frac{1}{n},$$

где  $B_1$  и  $B_2$  — общий вес (биомасса);

$a_1$  и  $a_2$  — количество животных;  $B_1$  и  $a_1$  в начале, а  $B_2$  и  $a_2$  в конце периода.

Элиминация животных за период ( $A$ ) равна

$$A = a_1 - a_2.$$

Среднесуточная элиминация животных ( $b$ ) составит

$$b = \frac{A}{n}.$$

Заметим, что определенная таким образом среднесуточная элиминация ( $b$ ) оказывается постоянной величиной. Такое упрощение допустимо для малых периодов, когда разность  $a_1 - a_2$  мала по сравнению с  $a_1$ .

Продукция животных, выживших в течение периода ( $p$ )

$$p = B_2 - \frac{B_1}{a_1} \cdot a_2.$$

Формулу для определения продукции элиминированных животных за период ( $e$ ) М. Я. Кирпиченко находит по сумме убывающей арифметической прогрессии:

$$e = A\gamma + (A - b)\gamma + (A - 2b)\gamma + \dots + [A - (n - 1)b]\gamma = \\ = \left( An - \frac{bn(n - 1)}{2} \right) \gamma,$$

если

$$bn = A, \text{ то } e = \left( An - \frac{An - A}{2} \right) \gamma \text{ и} \\ P = B_2 - \frac{B_1}{a_1} \cdot a_2 + \left( An - \frac{An - A}{2} \right) \gamma.$$

Продукция животных за сезон или год равна сумме продукций за отдельные малые периоды.



Заметим, что элиминация идет и на протяжении первого дня, поэтому следует брать прогрессию

$$a = (A - 0,5b)\gamma + (A - 1,5b)\gamma + \dots + [A - (n - 0,5)b]\gamma.$$

Тогда

$$e = \left( An - \frac{bn^2}{2} \right) \gamma = \frac{1}{2} An\gamma$$

и

$$P = B_2 - \frac{a_2}{a_1} \cdot B_1 + \frac{1}{2} An\gamma.$$

Подставив значения  $A$  и  $\gamma$  и сделав соответствующие приведения, получим

$$P = \left( \frac{B_2}{a_2} - \frac{B_1}{a_1} \right) \frac{a_1 + a_2}{2} = \gamma n \frac{a_1 + a_2}{2}.$$

Это означает, что продукция за достаточно малый промежуток времени, для которого  $b$ ,  $n$  и  $\gamma$  могут быть приняты постоянными, равна разности средних индивидуальных весов в конце и начале периода, умноженной на среднюю численность.

Изложенный способ определения продукции применим, когда в рассматриваемое время нет прироста численности за счет поступления новых поколений или когда новые поколения отличны от старых.

На симпозиуме было заслушано восемь докладов по морской тематике. В отличие от докладов по пресноводной тематике, они были посвящены лишь первичной продукции. Вопросы ее утилизации не рассматривались.

Результатам измерения первичной продукции в Атлантическом океане были посвящены доклады **В. Д. Чмыра и Н. М. Бессонова**. Чмыр изложил результаты измерений первичной продукции, произведенных весной и осенью 1963 и летом 1964 гг. по международной программе МСИТА. Результаты измерения были получены радиоуглеродным методом по схеме Мензеля.

Наблюдения проводились на разрезах по  $5$  и  $10^\circ$  западной долготы, ограниченных на севере берегом Африки, пересекавших экватор и продолжавшихся до  $5$  и  $10^\circ$  южной широты.

В океанической части в подавляющем большинстве разрезов минимальные значения продукции наблюдались в приэкваториальном районе. По средним величинам первичной продукции в приэкваториальных участках разрезов можно судить о сезонных колебаниях продуктивности вод. Минимальные величины первичной продукции на разрезах получены весной, когда средние значения равнялись  $52-55 \text{ мг С/м}^2$  в сутки. Летом средние значения в этой зоне в июле были  $542-640 \text{ мг С/м}^2$  за сутки, в июле  $537-547 \text{ мг С/м}^2$  за сутки. Осенью соответствующие

величины составили: для разреза вдоль  $7^{\circ}30'$  западной долготы — 735, а для разреза вдоль  $11^{\circ}$  западной долготы — 187 мг  $\text{C}/\text{м}^2$  за сутки.

Зоны максимальных величин продукции совпадали с зонами максимального содержания фосфатов в слое фотосинтеза. Поскольку эти зоны находились в районе действия экваториальных течений, обогащение слоя фотосинтеза биогенными элементами и образование продуктивных зон связывается с действием этих течений.

В зонах максимальной продукции, у экватора, даже на самых поверхностных горизонтах, отмечается высокое содержание нитритов в слое фотосинтеза. Это навело на мысль рассчитать зависимость между произведением средневзвешенных концентраций нитритов и фосфатов в слое фотосинтеза на толщину этого слоя и величиной первичной продукции. Получена устойчивая количественная связь между этими величинами для четырех станций с высокими значениями первичной продукции.

В приэкваториальных зонах повышенной продукции отмечалось значительное уменьшение толщины слоя фотосинтеза.

В докладе **Бессонова**, в котором изложены результаты, полученные в восточной части экваториальной Атлантики в апреле и сентябре 1963 г., основной упор делается не на непосредственное определение первичной продукции, а на ее косвенные гидрохимические показатели. В качестве последних рассматриваются: пересыщение воды кислородом, содержание фосфора и органического вещества. Данные о первичной продукции используются лишь как контроль. Результаты сравнения первичной продукции, определенной кислородным методом, и ее гидрохимических показателей, приводятся в табл. 5.

Из таблицы видно, что в апреле при глубоком положении компенсационного слоя наблюдалось повышенное пересыщение воды кислородом, чему соответствовало уменьшенное содержание органического вещества, повышенное содержание фосфатов в подповерхностном слое и меньшая их концентрация в фотическом слое экваториального района по сравнению с теми же показателями для прибрежного и южного районов. Обратная картина наблюдалась в сентябре. Величина пересыщения и количество органического вещества увеличивались от берега к югу. С возрастанием толщины фактического слоя содержание фосфатов уменьшалось. Наблюдалось увеличение концентрации фосфатов от весны к осени.

Автор объясняет это увеличение размеров стока и подъема глубинных вод. Значительным стоком р. Конго автор объясняет вообще повышенную продуктивность западной экваториальной Атлантики. Это вызвало оживленную дискуссию. Против преувеличения роли стока в первичном продуцировании выступили О. И. Кобленц-Мишке, В. В. Сапожников, В. Д. Чмыр и др.

## Средние гидрохимические показатели первичной продукции вод различных районов восточной части экваториальной Атлантики

Показатель	Апрель				Сентябрь			
	район исследования							
	при- бреж- ный	эква- тори- альный	южный	среднее	при- бреж- ный	эква- тори- альный	южный	среднее
Глубина залегания ком- пенсационного слоя, м	40	65	55	53	27	35	65	42
Максимальное пересыще- ние кислородом, ‰	9,0	11,5	8,5	9,7	4,8	5,4	6,2	5,5
PO <sub>4</sub> в подповерхностном слое, мкг Р/л . . . . .	26	28	22	25	22	20	18	20
Органическое вещество в фотическом слое, мг/л	3,6	2,0	2,0	2,8	4,3	3,4	3,2	3,6
PO <sub>4</sub> в фотическом слое, мкг Р/л . . . . .	6,6	5,5	6,0	6,0	15,0	10,0	9,0	11,3
Валовая продукция, г С/м <sup>2</sup> за сутки . . . . .	0,6	5,2	0,0	1,9	2,6	0,6	0,9	1,4
Чистая продукция, г С/м <sup>2</sup> за сутки . . . . .	0,0	0,5	0,0	0,2	0,4	0,3	0,3	0,3

Примечание. Прибрежный район расположен к северу от 2° с. ш.; экваториальный — между 1°30' с. ш. и 1°30' ю. ш., южный район — от 2 до 10° ю. ш.

Второй парадоксальный результат, полученный автором, не вызвавший, однако, дискуссии, заключается в том, что в экваториальном районе с увеличением продукции, о чем автор судит по пересыщению воды кислородом, увеличивается глубина залегания слоя компенсации.

Автором статистически изучалась связь между пересыщением воды кислородом и содержанием фосфатов. Наиболее реальной и устойчивой оказалась связь между пересыщением воды кислородом и концентрацией фосфатов в подповерхностном слое, в то время как такая связь в фотическом слое почти не обнаруживалась.

Величина первичной продукции, измеренная Бессоновым кислородным методом, колебалась в пределах от 0,4 до 1 г/м<sup>2</sup> в сутки. Годовую продукцию восточной части экваториальной Атлантики он оценивает в 220 г/м<sup>2</sup> в год. По его данным, в апреле продукция экваториального района выше, чем в сентябре, а прибрежного района — наоборот, ниже.

Характер распределения вод различной продуктивности Бессонов связывает с их гидрологическими особенностями. Так, он считает, что повышенная продуктивность некоторых районов свя-

зана с конвергенциями, что не согласуется с обычными представлениями, подтвержденными, в частности, данными В. Д. Чмыра.

Все остальные доклады, сделанные на заседании симпозиума по первичной продукции моря, были посвящены факторам, влияющим на продукцию (за исключением доклада Витюка).

**Доклад 3. З. Финенко**, сделанный по материалам, собранным в Севастопольской бухте, в открытой части Черного моря, в Азовском море и в тропической части Атлантического океана, посвящен колебаниям ассимиляционного числа и соотношения между содержанием пигментов и органического вещества в фитопланктоне.

Колебания ассимиляционного числа имели закономерный характер. Наиболее низкие его значения были весной (0,8—3,4, в среднем 1,7) и повышались к осени (6—8, в среднем 6,8). Летом во всех обследованных водоемах, несмотря на различие их трофности, ассимиляционные числа оказывались очень близкими.

Приведенные числа были получены не при одинаковых световых условиях. Если рассчитать ассимиляционные числа с учетом поступающей солнечной энергии, то они в разных широтах Мирового океана (более того, зачастую на разных глубинах) также выразятся довольно близкими величинами. Например, в Черном море на глубинах, где достигается максимальный фотосинтез, 1 мг хлорофилла *a* ассимилирует в час в расчете на 1 кал/см<sup>2</sup> — 1,8 мг С, в тропической части Атлантического океана эта величина равна 1,4—1,5 мг С. Для фитопланктона, находящегося под скачком плотности, в Черном море эта же величина равна 1,4—1,5 мг С.

Рассматривая отношение между органическим веществом и хлорофиллом фитопланктона, З. З. Финенко нашел эти два компонента закономерно связанными. Им было выведено уравнение:

$$C = \frac{3 \cdot x}{1 + 1,73x} \pm c,$$

где *c* — количество органического вещества (в мг С/л); *x* — количество хлорофилла *a* (в мг/м<sup>3</sup>).

Кривая, отвечающая этому уравнению, представлена на рис. 5. На тот же график нанесены данные определений на Черном море, в Севастопольской бухте, Индийском (Кутюрин) и Атлантическом океанах. Оказалось, что все реально наблюдаемые точки легли в пределах

$$C \pm \frac{c}{2}.$$

Наиболее сильный разброс величин отношения между хлорофиллом и количеством взвешенного органического вещества наблюдается в тех случаях, когда содержание хлорофилла *a* находится в пределах от 0,5 до 1,5 мг/м<sup>3</sup>.

Полученное уравнение говорит также о том, что при увеличении концентрации хлорофилла выше  $4 \text{ мг/м}^3$  содержание органического углерода возрастает крайне медленно.

Доклад Ю. Г. Кабановой был посвящен методу подкормок. Этот метод разрабатывался во время 33-го рейса э/с «Витязь» в 1961 г. в Индийский океан и на Черноморской станции Института океанологии в 1963—1964 гг. в целях его применения в рейсах

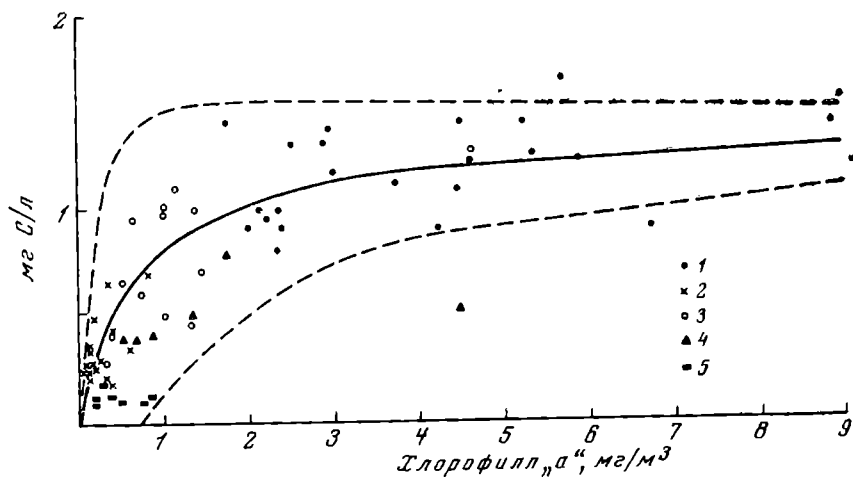


Рис. 5. Зависимость между содержанием органического углерода в seston (в  $\text{мг С/л}$ ) и хлорофилла «а» в морском планктоне (в  $\text{мг/м}^3$ )

1 — Азовское море; 2 — Черное море; 3 — Севастопольская бухта; 4 — Индийский океан; 5 — Атлантический океан. Пунктирная линия — максимум и минимум; сплошная линия — среднее значение

морских экспедиционных судов. Метод был первоначально предложен Шрайбером в 20-х годах настоящего столетия, но широкого распространения не получил. Его суть заключается в диагностике недостатков минерального питания путем внесения в пробу воды подкормок. Тот элемент минерального питания, который вызывает наилучший прирост водорослей в опыте, считается находящимся в первом минимуме. О приросте водорослей судят либо по результатам подсчета, либо по определению их фотосинтетической активности кислородным или радиоуглеродным методом.

Ю. Г. Кабанова испытывала действие азота, фосфора, железа, марганца, меди, кобальта и витамина  $\text{B}_{12}$  на естественный фитопланктон, взятый с поверхности. Она нашла, что если кислородным методом в течение суток в большинстве случаев не удалось уловить различий в фотосинтезе фитопланктона в обогащенных и необогащенных пробах, то радиоуглеродный метод

позволял обнаружить такие различия уже через 6 час. Исключением явились опыты, проведенные в пасмурную погоду. Видимо, в этих случаях в первом минимуме находились не элементы питания, а свет. В пятисуточных опытах оба метода, как кислородный, так и радиоуглеродный, давали возможность обнаружить различия в фотосинтезе.

Размножение водорослей было зарегистрировано также непосредственным подсчетом клеток. Оно происходило как в обогащенных, так и в необогащенных пробах, но в первых гораздо интенсивнее, чем во вторых.

Было установлено, что в обогащенных пробах происходит повышение фотосинтеза в расчете на одну клетку. В необогащенных пробах дыхание составляет больший процент от фотосинтеза, чем в обогащенных.

Из перечисленных выше элементов минерального питания наибольшее действие оказали азот и фосфор, как по отдельности, так и при совместном внесении. Исключение этих элементов из полного набора добавок оказывало наибольшее отрицательное действие.

Доклад Ю. Г. Кабановой вызвал оживленную дискуссию. Большинство выступавших весьма положительно оценило факт постановки подобного рода исследований.

Два доклада — А. Д. Акининой и О. И. Кобленц-Мишке — были посвящены световому фактору. Акинина изложила результаты экспериментальных исследований над двумя культурами динофлагеллат — *Gymnodinium kowalewskii* и *Prorocentrum micans* — в лабораторных условиях и в море. Она нашла, что для фотосинтеза первой культуры оптимальное освещение измеряется величиной  $36,5 \text{ кал/см}^2$  в час, а для второй —  $38 \text{ кал/см}^2$  в час. При оптимальном освещении дыхание первой культуры составляет 20—26% от фотосинтеза, а второй — 10%. По мере уменьшения освещенности отношение дыхания и фотосинтеза у этих двух культур меняется по-разному: при  $0,6 \text{ кал/см}^2$  в час оно составляет 50% от фотосинтеза *Gymnodinium kowalewskii* и 300% — от фотосинтеза *Prorocentrum micans*.

В море оптимальные для фотосинтеза условия освещения отмечены на глубине 25,5 или 10 м, в зависимости от величины суммарной солнечной радиации на поверхности.

Была определена оптимальная плотность культур: для *Prorocentrum* она оказалась равной 2,5 тыс. кл/мл, а для *Gymnodinium* — 38 тыс. кл/мл. При этих оптимальных плотностях, а также при оптимальном освещении фотосинтез *Prorocentrum* оказался значительно интенсивнее такового *Gymnodinium*.

Были также проведены опыты по адаптации культур к свету. Оказалось, что после пребывания в темноте водоросли фотосинтезируют значительно интенсивнее и дышат менее интенсивно, чем водоросли, находившиеся перед опытом на свету.

Доклад **О. И. Коблени-Мишке** имел методический характер и был посвящен основным проблемам, связанным с измерением света при изучении первичной продукции моря.

В настоящее время основное требование к подобным измерениям, проводимым в морских экспедициях, — сопоставимость результатов. Сопоставимостью обладают лишь результаты, выраженные в энергетических единицах, и пользование этими единицами является настоятельной необходимостью при всех таких измерениях. Для разработки системы оптических измерений, сопровождающих изучение первичной продукции, необходимо преодолеть ряд методических трудностей.

1. В случае пользования приборами, построенными на фотоэлектрическом принципе, надо разработать простую систему пересчета результатов, выраженных в светотехнических единицах, в энергетические единицы.

2. В случае пользования термоэлектрическими приемниками излучения следует разработать системы надводных наблюдений, позволяющие ограничиться измерением фотосинтетически активной части спектра (400—700), а также повысить чувствительность этих приборов и сделать их работу независимой от температуры окружающей среды.

3. Необходимо исследовать явления, происходящие на границе раздела вода — воздух.

В заключение докладчик сделал вывод о несовершенстве применяемых в настоящее время методов солнечной радиации.

**М. В. Федосовым и Н. В. Аржановой** был заявлен методический доклад «Результаты анализа гидрохимических характеристик биохимических процессов в морских водах». Доклад не был заслушан, тезисы его опубликованы в сборнике «Вопросы гидробиологии», 1965, изд-во «Наука».

На симпозиуме были заслушаны еще два доклада, не включенные в настоящий обзор. Текст первого из них — доклад **Е. В. Белогорской** «О содержании хлорофилла в планктоне Красного моря» — своевременно не поступил кураторам симпозиума, а второй доклад **Д. М. Витюк** («О содержании жирных кислот в морской воде») лишь очень косвенно связан с проблемой первичной продукции моря. Тезисы обоих докладов опубликованы в сборнике «Вопросы гидробиологии».

# «ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПРОМЫСЛОВЫХ И КОРМОВЫХ ОРГАНИЗМОВ И ВОПРОСЫ БИОЦЕНОЛОГИИ»

Л. С. БЕРДИЧЕВСКИЙ, Б. Г. ИОГАНЗЕН, Т. С. РАСС

## РОСТ, РАЗВИТИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ РЫБ

В докладах Л. С. Бердичевского (Москва), Ф. С. Замбриборща (Одесса) и И. Я. Липской (Севастополь) освещены различные вопросы изучения роста рыб, имеющие большое значение для рациональной организации рыбного хозяйства.

**Л. С. Бердичевский** рассмотрел закономерности роста рыб в свете проблемы рационального рыболовства. Для рационального использования запасов промысловых рыб весьма важно знать и учитывать особенности и закономерности их роста. Если в первые годы жизни линейные приросты весьма высоки, а с возрастом они уменьшаются, то весовые приросты с возрастом постепенно увеличиваются до определенного предела, специфичного для каждого вида, после чего они также начинают уменьшаться.

Для определения роста рыб производилось расчисление годовых приростов в относительных показателях к длине и весу рыб предельного возраста, встречающихся в уловах. Принимая за исходные величины вес и длину рыб, автор считает, что эти величины выражают собой сумму годовых приростов, достигнутых рыбой за весь жизненный цикл. Вычисленные таким образом годовые приросты являются частями общего (суммарного) веса (или длины) рыбы и наиболее правильно отражают процесс роста. По таким показателям можно безошибочно определять периоды наибольшего прироста веса рыб, а следовательно, и наиболее рационального использования их промыслом.

Формулы роста рыб следующие:

$$\text{рост веса: } Rv = \frac{v_2 - v_1}{\sum v^n} \cdot 100,$$

$$\text{рост длины тела: } Rl = \frac{l_2 - l_1}{\sum l^n} \cdot 100.$$

**Ф. С. Замбриборщ** провел сравнительные исследования размерного, возрастного состава и роста рыб низовьев рек и лиманов северо-западной части Черного моря. Автором установлено, что средние размеры и вес, а также максимальная длина большинства промысловых рыб уменьшаются от Днепра к Дунаю. В том же направлении увеличивается коэффициент упитанности рыб. В соответствии с размерами изменяется и структура возра-



стного состава уловов: на Дунае вылавливаются рыбы в более молодом возрасте и в большинстве случаев в год массового созревания, которое наступает здесь на 1—2 года раньше, чем на Днестре. Дунайские рыбы за первый и второй год жизни вырастают на относительно большую длину, чем днестровские и днепровские.

Рыбопродуктивность дельты Дуная (37 кг/га) в 3 раза с лишним ниже рыбопродуктивности дельты Днестра (свыше 100 кг/га). Она почти в 2 раза ниже днепровско-бугской в расчете на 1 км<sup>3</sup> речного стока: на Дунае — 650 ц, на Днестре и Буге (включая лиман) — 1091 ц.

Известно (Билый, 1952), что лиманные условия жизни вызывают более интенсивную дифференцировку организма, более раннее прекращение роста рыбы.

На Дунае, не имеющем солоноватоводного эстуария, лиманный комплекс факторов оказывается наиболее действенным. В некоторых лиманах повторяющиеся заморы разрежают до предела численность рыб. В низовьях Дуная и Днестра большое количество рыб, особенно молоди, гибнет при выносе их в море течением или активном выходе в приустьевые районы для нагула. Гибелью рыб, нагуливавшихся в осолоненных частях бассейна, объясняется отсутствие (на Дунае) или малая численность (на Днестре) полупроходных форм.

Таким образом, разрежение численности приводит к раннему созреванию рыб при относительно малых размерах, что является ответной реакцией вида на неблагоприятные условия зимовки (низкая температура) и летнего нагула (перегрев).

**Н. Я. Липская** установила некоторые особенности роста барабули (*Pseudupeneus cyclostomus*), обитающей в тропической зоне океана. У этой рыбы, живущей в Гвинейском заливе, при относительно стабильном температурном режиме, можно было бы ожидать равномерного роста в течение всего года. Тем не менее периодичность в росте существует, о чем свидетельствует периодическая закладка колец на чешуе. В то же время закладка последних не приурочена к определенному сезону года. Образование первого кольца связано с наступлением половой зрелости, последующие кольца образуются в период перероста, который барабуля проходит ежегодно.

**Л. П. Салехова** рассмотрела половую структуру популяции морского карася *Diplodus annularis* (L.) в связи с особенностями его онтогенеза.

**Н. З. Пергат** исследовала развитие гонад кефали-сингиля (*Mugil auratus* Risso). Половой зрелости сингиль достигает впервые в четырехлетнем возрасте, поскольку рыб младших возрастов в III стадии зрелости не встречалось: именно в этот период, поэтому необходима охрана кефали в местах ее скопления; анализ самок сингиля, собранных в Молочном лимане.

говорит о том, что летом в уловах имеются самки с яичниками на I, II, III, IV и переходной I—II стадиях зрелости. Осенью (в сентябре и начале октября) в уловах были лишь неполовозрелые особи. Не встречались в уловах также самки с текущей икрой и самки в стадии выбоя половых продуктов. Все это говорит о том, что половозрелые особи осенью покидают Молочный лиман и уходят на нерест в море.

**Э. М. Калинин** характеризовала экологию нереста литофильных рыб Черного моря. К ним относятся многочисленные черноморские *Gobiidae* (26 видов) и *Blenniidae* (7 видов). В Черном море они нерестятся с марта по сентябрь. Некоторые виды размножаются весной в течение двух месяцев, но преобладающая масса литофилов имеет растянутый нерестовый сезон (май—сентябрь). У двух видов наблюдается однократный нерест (*Gobius orphiocephalus*, *Neogobius batrachocephalus*), остальные в течение нерестового сезона откладывают несколько порций икры.

**Р. А. Галибова** исследовала условия различных проходов куринских рыб после строительства Варваринны. После зарегулирования стока реки Куры имеет место уменьшение средних размеров одновозрастного лосося с 16 до 7—8 кг, то же наблюдается и в отношении осетровых.

**А. И. Елисеев и В. М. Чикова** рассмотрели условия размножения рыб в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. В. И. Ленина. Гидрологический режим Волги ниже плотины Волжской ГЭС по сравнению с периодом до сооружения плотины резко изменился. Эти изменения прослеживаются на протяжении 200—250 км от плотины. Неравномерная нагрузка в работе ГЭС обуславливает непостоянство сбросных расходов воды и резкие колебания уровня в нижнем бьефе в течение суток, недели, сезона. Амплитуда суточных колебаний уровня достигает 3 м. Постоянное колебание уровня и связанное с ним изменение скоростей течения воды вызывают массовые перемещения рыб по отдельным участкам реки.

Учитывая важное значение речных участков нижнего бьефа в воспроизводстве рыбных запасов нижележащих водохранилищ, необходимо регулировать уровеньный режим Куйбышевского водохранилища в период нереста ценных промысловых рыб. Высокая концентрация производителей в нижнем бьефе может быть использована для рыбоводных целей.

В связи со своеобразием режима участков реки, лежащих ниже плотины ГЭС, целесообразно организовать здесь стационарные наблюдения за численностью, поведением, условиями размножения и нагула рыб.

**А. Ф. Коблицкая** осветила некоторые особенности экологии нереста у рыб с единовременным икрометанием в зависимости от различных условий среды.

**Т. Ф. Дементьева** показала, что формирование промыслового стада рыб происходит в результате изменений нарастающих и убывающих его частей, т. е. пополнения и остатка. В численности пополнения имеют важное значение условия воспроизводства рыб, их рост и темп созревания, в численности остатка — характер естественной смертности (без смертности на ранних стадиях) и темп убыли стада от промысла.

Установлено, что результаты воспроизводства рыб в основном зависят от условий внешней среды (температура, пищевая обеспеченность личинками и т. д.).

Чрезмерное увеличение мощности промысла по отношению к запасу влечет за собой омоложение промыслового стада и сокращение количества промысловых возрастных групп. Использование запаса в молодом возрасте еще более усугубляет оба процесса.

Предопределение больших и продолжительных колебаний численности рыб строится на фактических данных и выявленных связях динамики стада прошлых лет. У Г. К. Ижевского всеобъемлюще показана общая система связи биологической продуктивности с общими закономерностями гидроатмосферных процессов.

**В. Д. Спановская** исследовала динамику численности некоторых пресноводных рыб. Ею показано, что динамика популяции любого вида есть результат взаимодействия ряда процессов: пополнения, роста, созревания и убыли. Эти процессы специфичны для каждого вида. Понять эту специфику можно, анализируя изменения численности видов при изменении условий жизни. Создание водохранилищ является экспериментом грандиозного размаха.

**Г. В. Гладкий и П. С. Невядомская** на примере водоемов Белоруссии охарактеризовали факторы, определяющие колебания численности популяций важнейших промысловых рыб.

Важным фактором, влияющим на численность рыб в водоеме является влияние хищников. Исследования показали, что ширина спектра питания большинства хищных рыб зависит от количества видов, входящих в состав пищевых компонентов (видов рыб жертв), в водоеме и численности их.

Влияние хищников на численность размерно-возрастного состава рыб в водоемах определяется не только возрастным составом первых, но зависит от различий в общем фаунистическом комплексе водоемов и особенно от видового состава и численности рыб-жертв. Так, например, размерно-возрастной состав окуней и щук в озере Большой Швакшта относительно больший (примерно на  $\frac{1}{3}$ ), чем у этих же видов в озере Нарочь, при отсут-

ствии существенного различия в возрастном составе хищников и этих водоемах. Влияние хищных рыб на видовой состав рыб-жертв оказывается неодинаковым и в известной мере специфическим для каждого водоема, что также важно учитывать при изучении колебаний численности рыб.

**Б. К. Евтюхова** установила влияние различных факторов на динамику численности, рост и плодовитость байкальского окуня. Автором показано, что окунь Байкала широко приспособлен к обитанию в различных экологических условиях, образуя в отдельных районах локальные стада, отличающиеся по ряду биологических признаков, но периодически сменяющиеся между собой.

**А. Ф. Лященко** изучил динамику урожайности молоди рыб в водохранилищах в период их становления. Исследования по учету урожая молоди рыб проводились на двух крупных водохранилищах р. Днепра — Каховском и Кременчугском — в летний (июнь — август) и осенний (сентябрь — октябрь) периоды 1956—1963 гг.

Основным фактором, определяющим урожайность молоди в водохранилищах, являются условия естественного размножения рыб и его эффективность: эти условия для разных видов в отдельные годы становления водохранилищ складывались по-разному, вследствие чего величина ежегодных приплодов молоди подвержена значительным колебаниям.

**И. К. Постнов и Н. Г. Тухсанова** показали динамику изменений ихтиофауны нижней части Горьковского водохранилища и пути ее направленного изменения. С созданием Горьковского водохранилища увеличилась численность фитофильных рыб, особенно леща, щуки, плотвы и густеры, что было связано с затоплением больших площадей лугов с кустарниковой растительностью, которая явилась удобным субстратом для отложения икры этими рыбами.

Анализ кормовой базы водохранилища и ее использования рыбами показал, что изменение ихтиофауны водохранилища необходимо вести путем отлова малоценных видов рыб (плотвы, густеры, уклейки, ерша) и акклиматизации в нем рыб-планктофагов. Посаженная в водохранилище пелядь прижилась и достигла половой зрелости. Акклиматизация осетровых рыб в нижней части водохранилища не целесообразна.

**Ф. Я. Бушница** характеризовал ихтиофауну Дуная от истоков до устья при настоящих гидробиологических условиях. Как показал автор, Дунай по всему протяжению можно назвать рекой карповых рыб, потому что только первые верхние 100 км имеют характер горной реки, немного ниже начинают преобладать подусты и усачи, а еще на 100 км ниже — сазан. Сазан — вид, который обитает от 2600-го километра до устья и в предустьевой зоне.

Кроме видов рыб Черноморского бассейна, в Дунае имеется в настоящее время много и акклиматизированных видов, как, например, *Amiurus nebulosus*, *Lepomis gibbosus*, *Micropterus salmoides*, а в дельту Дуная завезены даже китайские рыбы — *Stenopharyngodon idella*, *Hypophthalmichthys molitrix*.

Для Дуная представляют также большой интерес проходные рыбы, как белуга, осетр и севрюга, а также угорь, который довольно часто вылавливается в верхнем Дунае.

Ихтиофауна Дуная сейчас находится под влиянием гидротехнических сооружений и загрязнений.

### ПИТАНИЕ РЫБ, ИХ КОРМОВАЯ БАЗА И ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

Вопросы о питании рыб и об использовании кормовой базы освещены А. В. Лукиным (Казаць), Т. А. Богачик (Одесса) и Л. А. Дука (Севастополь).

**А. В. Лукин** предложил методику определения минимальной промысловой меры рыб, обеспечивающую наиболее полное использование кормовой базы водоемов в целях получения максимальной товарной продукции.

**Т. А. Богачик**, исследовав морфологические адаптации и питание промысловых видов черноморских бычков, установила, что изменение гидрологического режима и фауны северо-западной части Черного моря приведет к изменению кормовых условий для рыб этого района. Бедность черноморской ихтиофауны донными видами рыб заставляет ставить вопрос о том, какие из них получают лучшие условия для питания. При этом необходимо учитывать не только экологические особенности видов, но и морфологические возможности их в выборе объектов питания.

**Л. А. Дука** изучила питание пелагических личинок морских рыб в различных экологических условиях.

Личинки черноморских видов рыб, обитающие в прибрежной зоне (виды семейств *Gobiidae*, *Blennidae*, *Labridae*, рода *Lepadogaster*, *Gallionymus festivus*), постоянно имеют широкий спектр питания (до 25—30 видов), т. е. являются типичными эврифагами. При эврифагии используется максимум доступных кормовых организмов. Эврифаги могут существовать в зонах с бедной или резко меняющейся в качественном и количественном отношении кормовой базой.

**И. Н. Андроникова** охарактеризовала основные черты биологии сильно гумифицированных водоемов. По данным автора, в полигумозных водоемах наиболее ярко проявляются специфические черты биологии гумифицированных водоемов, обусловленные особенностями физических и химических условий среды.

Резкое обеднение видового состава флоры и фауны — одна из наиболее характерных черт биологии сильно гумифицированных

водоемов. Для развивающихся в этих условиях видов отмечаются отклонения от нормальных морфологических и физиологических показателей (измельчание форм, уменьшение темпа роста, изменение жизненного цикла, пониженный обмен веществ и др.).

Уровень продуктивности регулируется трофической обеспеченностью развивающихся видов. В имеющихся здесь место трофических связях несомненна большая роль аллохтонного детрита, состав и количество которого определяется характером водосборной площади.

**Е. Д. Носкова** выяснила динамику зоопланктона Курского залива в зависимости от характера стока р. Неман. Ею исследована динамика численности и биомассы зоопланктона в Курском заливе за период 1957—1964 гг., а также зависимость колебаний биомассы зоопланктона по годам от величины и характера стока р. Неман, которая впадает в Курский залив и приносит с собой основную массу пресной воды. Пробы зоопланктона брались ежемесячно в течение всего вегетационного периода на 27 стандартных станциях с двух горизонтов планктоночерпателем модели Вовка из газа № 61.

Курский залив, благодаря большому стоку рек, бассейны которых охватывают районы с окультуренным ландшафтом, и постоянному вертикальному перемещению воды, ускоряющему круговорот биогенов, отличается высокой продукцией зоопланктона. Планктон Курского залива носит пресноводный характер. Как по сезонам года, так и по годам отмечены значительные колебания численности и биомассы зоопланктона. Подвержен некоторым изменениям по годам и видовой состав зоопланктона.

**М. Б. Эггерт** исследовала динамику численности планктических простейших Байкала. В 1960—1963 гг. во время комплексного изучения Селенгинского мелководья Байкала было встречено 67 видов инфузорий, половину которых представлял подкласс спирально-ресничных, остальные виды — из перитрих и сукторий. В массовом количестве встречается 20 видов; кроме них, 13 видов постоянно присутствуют в планктоне, но не достигают заметной численности. Остальные 35 видов развиваются периодически и ограничены определенными участками.

Вследствие специфики условий в районе распределение видов инфузорий крайне неоднородно: по мере удаления от дельты Селенги видовой состав становится более разнообразным; в пелагиали видов почти вдвое больше, чем вблизи дельты. Каждый сезон года характеризуется особым составом населения.

Наибольшая концентрация протистов найдена в мелководной зоне, наименьшая — в пелагиали. Общая численность инфузорий ранней весной — самая высокая в году: около 500 тыс. экз/м<sup>3</sup> в 1962 г. и 9 млн. экз/м<sup>3</sup> в 1961 г.

**Л. М. Зелезинская** занималась изучением естественного отхода некоторых планктонных организмов в Черном море. Давно известно, что отмершие организмы планктона осаждаются в виде так называемого «дождя трунов».

В литературе имеются высказывания о важности исследования этого явления, однако специальных работ в данном направлении не проводилось.

С помощью осадкомера специальной конструкции в районе Черноморки (северо-западная часть Черного моря) на глубине около 10 м автором собирались по-сезонно осадки органической и минеральной природы, выпадающие на дно. Анализ полученных проб, собранных в 1963 и 1964 гг., показал, что на поверхность грунта оседает большое количество беспозвоночных, икры, предличинок и личинок рыб, находящихся на разной стадии развития.

Просмотр сетных проб вертикального и горизонтального ловов, взятых одновременно с пробами осадкомера, показывает, что наряду с живыми организмами в толще воды находится определенное количество отмерших, еще не опустившихся на дно. Учет этих форм способствует более точной оценке численности и биомассы планктона в данной точке.

### ОБЩИЕ ВОПРОСЫ БИОЦЕНОЛОГИИ

Некоторые общие вопросы биоценологии затронули К. М. Хайлов (Севастополь), М. В. Пропп (Дальние Зеленцы) и М. Л. Пидгайко (Ленинград).

**К. М. Хайлов** рассмотрел межорганизменные связи и организацию водных сообществ. Как показал автор, исследование сообществ организмов развивается в настоящее время по двум основным направлениям. С одной стороны, относительное постоянство структурных пропорций в сообществах заставляет рассматривать их как открытые регулируемые системы. Это предполагает существование определенной динамической организации сообществ, поддерживающей отвечающее данным условиям стационарное состояние. Пользуясь тем, что индекс видового разнообразия имеет математическую форму негэнтропии, функцию негэнтропии (информации) предлагают использовать для количественной оценки организации сообществ (Маргалев, Одум).

С другой стороны, независимо от первого направления развивается исследование трофических (прямых) и метаболических (через водную среду) связей между организмами. Анализ связей типа хищник — жертва прямо указывает на существование определенных регуляторных механизмов. Изучение внешнеметаболических межорганизменных связей (обменных и сенсорных) обнаруживает еще один специфический механизм интеграции и

регулирования, особенно развитый в сообществах водных организмов (Лукас).

Таким образом, второе направление прямо подходит к проблеме функциональной организации сообществ через анализ самой основы организации — связи. В то же время первое направление анализирует лишь отражение (следствие) механизмов связи — «числовые пропорции» сообществ. В этом смысле числовой анализ упорядоченности организмов представляется в значительной мере обозначенным. Это, несомненно, облегчает суммарную количественную оценку организации сообществ, но, с другой стороны, затрудняет, если не исключает, изучение самой организации, специфика которой определяется, очевидно, спецификой механизмов связи.

Исходя из характера связей, можно назвать по крайней мере три принципиально разных типа упорядоченности (организации) биологических систем: а) временные связи — организация во времени, б) функциональные связи — организация взаимодействий или функциональная и в) пространственные связи — пространственная организация, или «строение» в обычном его понимании.

Сообществам водных организмов свойственна временная (сукцессии) и функциональная организации. Развитые формы пространственной организации, предполагающие фиксированное строение и четкие границы, вероятно, почти не свойственны водным сообществам. Однако им присущи простейшие формы пространственной организации, например, определенная оптимальная плотность расселения каждого вида в пространстве.

Функциональная организация сообществ водных организмов в свою очередь может быть подразделена в зависимости от характера функциональных связей. Можно выделить обычные трофические связи, метаболические обменные и метаболические сенсорные связи.

Обменные метаболические связи играют наиболее существенную роль в качестве интегрирующего фактора сообществ в основном на низших ступенях эволюции: в сообществах бактерий и одноклеточных водорослей. Например, метаболические сенсорные связи наиболее развиты в сообществах эволюционно продвинутых форм. Смена механизмов связи и интеграции может, очевидно, рассматриваться как один из наиболее существенных аспектов развития организации сообществ.

Количественно организация (временная, функциональная, пространственная) может рассматриваться в двух аспектах: а) со стороны количества упорядоченности (организации), которое отвечает каждому типу упорядоченности или их сумме, б) со стороны степени упорядоченности (организованности), которая может быть определена как отношение количества упорядоченности к сумме упорядоченности (информации, энтропии) и



неупорядоченности (энтропии) или же к количеству материи в системе (биомассе сообщества).

**М. В. Пропп** рассмотрел возможности математического выражения закономерности расселения некоторых морских донных беспозвоночных. Как показал автор, при количественном изучении донных сообществ приходится оценивать результаты многих отдельных проб, и потому существенно знание математических закономерностей распределения донной фауны на поверхности и в толще грунта.

Животные могут быть распределены случайно — в этом случае будет наблюдаться распределение Пуассона, биномиальное или нормальное распределение; часто наблюдаются отклонения от случайного распределения. Характер распределения связан с биологией изучаемых объектов и достаточно постоянен для определенных видов: тип распределения зависит от особенностей экологии.

Расселение крупных организмов инфауны изучалось методом визуального учета при погружениях под воду с аквалангом. При исследовании распределения инфауны на мягких грунтах приходится прибегать к анализу материала, полученного при сборах дночерпателем. Техника статистической обработки различна в этих случаях, так как достоверность отдельных дночерпательных проб невелика и приходится использовать более сложные методы расчетов, например дисперсионный анализ.

**М. Л. Пидгайко** провела биоценологическое исследование зоопланктона озера Пестово, чтобы выяснить необходимость регулирования развития растительности.

На основании данных о развитии зоопланктона в пелагической и литоральной зонах двух частей озера Пестово можно считать, что оптимальной нормой зарастания для развития зоопланктона является зарастание, охватывающее северную часть озера, что соответствует зарастанию 10% площади озера. При этом условии удельная биологическая производительность зоопланктона пелагиали практически равна удельной биологической производительности зоопланктона прибрежной зарастающей зоны. Повышение процента зарастаемости акватории в южной части озера в 2 раза влечет соответствующее понижение в 2 раза удельной производительности зоопланктона пелагиали этого участка озера.

# ОБЗОР СИМПОЗИУМА «БИОЛОГИЧЕСКИЙ РЕЖИМ РЕК И ВОДОХРАНИЛИЩ»

П. Л. ПИРОЖНИКОВ

Всего по гидробиологии рек и водоемов замедленного стока было заслушано 53 доклада, в том числе 5 докладов было сделано на одном из пленарных заседаний. Ниже мы делаем попытку осветить основные результаты работ, доложенных на съезде, и сформулировать очередные задачи исследований на водоемах (реки, водохранилища), связанные преимущественно с интересами рыбного хозяйства; поэтому в данный обзор включены материалы и по рыбопродуктивности водохранилищ и рек.

## ФИТОПЛАНКТОН, МАКРОФЛОРА И БАКТЕРИИ

Результаты изучения фитопланктона и высшей водной растительности верхнего течения Днестра были освещены в докладе **А. Д. Приймаченко** и **И. Л. Кореляковой**. На протяжении Днестра от истоков до устья р. Десны обнаружено более 400 форм водорослей и 66 видов макрофитов. Биомасса фитопланктона в маловодные годы выше, чем в многоводные. По составу фитопланктона и характеру распределения высшей водной растительности верхний Днепр авторы делят на два района: от истоков до устья р. Березины и от устья р. Березины до устья Десны. Аналогичный доклад по реке Днестр был сделан **Н. Смирновой-Гараевой**.

Фитопланктону нижнего Дона был посвящен доклад **Е. И. Аксеновой**.

До зарегулирования стока этой реки здесь доминировали зеленые и диатомовые, после зарегулирования ведущей группой стали синезеленые. Они составляют 80—96% биомассы фитопланктона, а доля диатомовых и зеленых сократилась до 20—40%.

Интенсивное развитие фитопланктона в нижнем течении Дона находится в прямой зависимости от биогенного стока, который характеризуется высокими концентрациями минерального азота (до 2,16 мг/л), фосфора (до 0,14 мг) и кремния (до 4,4 мг).

Численность бактерий в воде и грунтах Горьковского водохранилища была объектом исследовательских работ **А. П. Романовой**. К пятому году существования этого водоема бактериопланктон сформировался. Отмечено сходство бактериопланктона в области затопленных русла и поймы. Максимальное количество бактерий в области русла было в слое 2—5 м.

Зоопланктон Дона, как показала **Т. В. Склярова**, значительно изменяется по мере движения от верховья реки в низовье. Характерными видами в составе зоопланктона Цимлянского водохранилища являются *Asplanchna sieboldi*, *Filinia major*, *Mesocyclops oithonoides* и *Eurytemora velox*, для Таганрогского залива — *Calanipeda aquae-dulcis* и *Heteroscope caspia*.

Зоопланктон нижнего Дона был охарактеризован в докладе **М. С. Шейнина**. В связи с уменьшением речного стока некоторые виды, попадавшие ранее в коренное русло и низовье из пойменных водоемов, теперь не входят в состав планктона или их численность стала меньше: это — *Simoscephalus*, *Sida*, *Acroporus*.

Основным источником поступления зоопланктона в нижний участок Дона теперь является Цимлянское водохранилище с его исключительно благоприятными условиями для развития планктона. В результате биомасса зоопланктона нижнего Дона теперь почти втрое больше, чем была до зарегулирования стока: 475 и 165 г/м<sup>3</sup>.

Материалы экспедиций Института биологии внутренних вод АН СССР, собранные в 1955 г. на протяжении от Рыбинска до Волгограда, показали, что зоопланктон верхнего течения Волги формировался в то время уже под влиянием стока из Рыбинского водохранилища.

В 1956 г. положение изменилось: Волга была перекрыта плотной Горьковской гидроэлектростанции и образовалось одноименное водохранилище. Как показала **Л. А. Луферова**, основу зоопланктона Горьковского водохранилища в первый год существования нового водоема составляли коловратки (72% общей биомассы зоопланктона), со второго года стали преобладать ракообразные.

**Э. Р. Чернышева** привела данные о вертикальном распределении зоопланктона в Куйбышевском водохранилище. В первые годы существования этого водоема основная масса планктонных ракообразных наблюдалась в верхней 2- или 5-метровой толще. В дальнейшем происходило увеличение численности и в нижележащих толщах (5—15 или 15—25 м). Вертикальное распределение меняется и в рамках вегетационного периода. В мае — июне максимум приходится на глубину 2—5 м, в июле — августе — на глубину 0—2 м, в сентябре максимум не выражен.

**М. Н. Дзюбан, В. В. Урбан и Н. А. Дзюбан** показали, что в развитии зоопланктона мелководий и заливов Куйбышевского водохранилища даже на шестом году после подъема уровня воды до проектной отметки наблюдались большие различия, связанные с характером затопленных почв. Наиболее богатый зоопланктон (биомасса 2,0—8,3 г/м<sup>3</sup> воды) образуется над массивами чернозема, самый бедный (менее 1 г/м<sup>3</sup>) — над массивами оподзоленных почв.

**Ярослав Грбачек** показал, что в небольших водохранилищах Чехословакии средняя биомасса зоопланктона не находится в прямой зависимости от годовой первичной продукции.

### ДОННАЯ ФАУНА

Как показал **С. М. Ляхов**, донная фауна водных водохранилищ состоит из ряда видов хирономид, тубифицид и мшлюсков. В фауне амфипод произошли изменения: два вида — *Dikerogammarus haemobaphes* и *Pontogammarus obesus* — распространены на протяжении всего Волгоградского водохранилища, весьма обильны в верхней части Куйбышевского водохранилища и отсутствуют в Горьковском.

Значительную биомассу образует бентос в области затопленного русла Волги, где аккумулируется автохтонный и аллохтонный детрит. На затопленной суше условия менее благоприятны для донного населения, поскольку накоплению детрита препятствует обычное здесь волнение. Исключение составляют оставшиеся кустарники, пни срубленных деревьев и древесные остатки, обильно покрытые дрейссеной. Как установили Г. В. Арестовская, Л. И. Белявская, Г. А. Оливари и другие, биомасса этого моллюска, характерного для наших южных рек, достигает в водохранилищах и днепровских водохранилищах многих десятков граммов на квадратный метр дна.

Дрейссена используется в пищу плотвой, густерой, таранью. **С. М. Ляхов** справедливо считает, что в условиях обилия дрейссены целесообразно разводить сазана как ценного потребителя этого моллюска.

В докладе **Л. А. Благовидовой** были освещены некоторые закономерности формирования бентоса Новосибирского водохранилища. Аналогичный доклад о донной фауне Братского водохранилища был сделан **Н. В. Вершининым**. О донной фауне пойменных водоемов нижней Оби и ее значении для питания рыб сообщил **А. А. Салазкин**.

Большое внимание привлек доклад **К. С. Владимировой** и **В. В. Гурвича** о видовом составе и количественном развитии микробентоса Днепра и днепровских водохранилищ.

Авторы обработали многолетние сборы и показали, что максимальная численность микробентоса наблюдается на заиленных песках прибрежья реки, в закосях, протоках и старицах: фитобентос — до 120 млн. клеток, зообентос — до 7 млн. особей на 1 м<sup>2</sup> дна. Микробентос в водохранилищах количественно различается в зависимости от положения водоемов, а в пределах каждого водохранилища — в зависимости от глубины и связанных с ней условий. Относительно беден микробентос в Кременчугском водохранилище, богат и разнообразен в Каховском. Микробентос состоит из различных видов синезеленых.

диатомовых и зеленых водорослей, корненожек, нематод и низших ракообразных. Наибольшие количества водорослей и животных отмечены на глубине 3—5 м.

Бентофауне Днепроовско-Бугского лимана как кормовой базе промысловых рыб был посвящен доклад **М. К. Тарана**.

## **ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ГИДРОБИОЛОГИИ РЕК И ВОДОХРАНИЛИЩ**

В настоящее время реки Волга и Днепр превратились в систему каскадно расположенных крупных водохранилищ с гидрологическим режимом, диктуемым требованиями круглогодичного получения больших количеств электроэнергии для крупных городов и промышленных предприятий. В условиях замедленного стока и регулируемого уровня происходило (а на отдельных водохранилищах еще продолжается) формирование планктона, донного населения и рыбных ресурсов новых водоемов, которые своими водами покрыли обширные поймы с их постоянными и временными водоемами.

Результаты комплексного изучения биопродукционных процессов, протекающих в днепровских и волжских водохранилищах, были освещены в коллективном докладе **Г. Б. Мельникова, И. П. Лубянова, Л. Д. Беляева и В. Л. Булахова** о гидробиологическом режиме и воспроизводстве рыбных запасов в Днепродзержинском и Днепровском водохранилищах, в докладе **Ю. Г. Майстренко и А. И. Денисова** о роли органического вещества и биогенных элементов в продуктивности водоемов СССР, в докладе **П. Л. Пирожникова** о биологических основах рыбного хозяйства на водохранилищах.

**А. М. Алмазов, В. И. Владимиров и Я. Я. Цееб** охарактеризовали гидрохимический и гидробиологический режимы днепровских водохранилищ.

В работах симпозиума «Биологический режим рек и водохранилищ» был достаточно ярко выражен рыбохозяйственный аспект. Вопросы рыбопродуктивности этих водоемов были освещены или затронуты во многих докладах. Увеличение рыбных ресурсов происходит во всех крупных водохранилищах, но протекает оно неравномерно по годам и весьма различно в отношении разных видов рыб.

Украинские ихтиологи показали, что в Днепродзержинском водохранилище наблюдается увеличение численности малоценных видов рыб. В связи с этим рекомендуется усиление промысла указанных рыб и одновременно искусственное разведение осетровых, рыба и тарани.

Исследователи волжских водохранилищ уже давно пришли к определенному заключению о факторах, лимитирующих рост численности сазана и других рыб, свойственных этим водоемам.

Неблагоприятным фактором для естественного воспроизводства карповых являются резкие колебания уровня в период нереста этих рыб. Самым пагубным образом влияет на численность карповых и на бентос мелководий зимняя сработка уровня. В таких условиях менее страдают такие резистентные виды, как густера, плотва и некоторые другие, наиболее же уязвимым оказывается сазан с его высокой требовательностью к свежесалитому травяному покрову как к нерестовому субстрату.

Намечая меры по повышению рыбопродуктивности волжских водохранилищ, мы не должны игнорировать возможности получения большой дополнительной рыбопродукции путем вселения в эти водосмы толстолобиков (обыкновенного и пестрого) как потребителей планктона и тонкого детрита. Что касается донных рыб, то важной задачей представляется регулирование их численности, в частности усиление промышленного лова плотвы, густеры, снца, окуня и других, а также проведение защитных мероприятий в отношении леща и продолжение работ по обогащению кормовой базы донных рыб путем вселения соответствующих беспозвоночных из состава каспийской и байкальской фауны.

Зарегулирование стока Волги, Днепра, Дона и других рек означает известное сокращение водного стока в южные моря. Этот процесс сопровождается уменьшением стока биогенных веществ, поскольку они «перехватываются» фитопланктоном в водохранилищах. В 1951—1954 гг., когда был опубликован ряд прогнозов гидробиологического режима Каспия и Азовского моря, упускалось из виду простое, но очень важное обстоятельство, что в низовья Волги и Дона, Северный Каспий и Таганрогский залив будут попадать из Цимлянского и Волгоградского водохранилищ огромные количества планктона и планктогенного детрита с его микрофлорой, которые будут достаточно мощной кормовой базой для массовых компонентов зоопланктона и зообентоса, отфильтровывающих или седиментирующих тонкий детрит в толще воды и придонном слое.

Сложное и многообразное влияние зарегулирования стока Волги и многолетнего понижения уровня Каспия на култучную зону дельты Волги и авандельту показал в своем докладе **К. Ф. Горбунов**<sup>7</sup>.

Постепенное выравнивание базиса эрозии в 50-х годах, связанное с относительной стабилизацией уровня Каспия и зарегулированием стока Волги, привело к заилению грунтов в водоемах култучной зоны, количество биогенов в донных отложениях возросло, стали усиленно развиваться сусак, ежеголовка, чилим, рогоз и тростник, т. е. растения, у которых преобладает корневое питание, следовательно, резко возросла первичная продукция на единицу площади, большое распространение не только в култучной зоне, но и в авандельте получил зарослелюбивый

комплексе микрозообентоса и зоопланктона, а также детритоядные компоненты макробентоса *Asellus*, *Corophium*, личинки *Chironomus plumosus* и *Glyptotendipes*, олигохеты и пресноводные моллюски, расширился ареал туводных и полупроходных видов рыб.

Участники симпозиума поддержали предложение К. В. Горбунова о том, что генезис водоемов дельты и авандельты Волги должен быть и впредь объектом комплексного изучения. Также следует обратить внимание на изъятие больших количеств биогенных веществ в виде тростника, широко используемого теперь Астраханским целлюлозно-картонным комбинатом в качестве сырья, и рекомендовать ограничение такого использования или изыскать возможности искусственного восполнения изымаемых биогенных веществ, чтобы предотвратить отрицательные последствия для кормовой базы промысловых рыб Северного Каспия.

Известно, что уменьшение волжского стока привело к очень неполному заливанию пойменной зоны в дельте Волги, что практически означает очень большое сокращение нерестовых площадей для сазана, вселы и других массовых и ценных промысловых рыб Волго-Каспийского района. Обязательные подпуски воды из Волгоградского водохранилища в низовье не восполняют потерь и, кроме того, отрицательно сказываются на воспроизводстве рыбных запасов в волжских водохранилищах.

Для радикального решения проблемы воспроизводства полупроходных рыб Волго-Каспия выдвинут проект переброски в этот бассейн части стока Вычегды и Печоры, для чего намечено создание на этих реках крупных водохранилищ.

Предполагаемые изменения биологического режима Вычегды и Печоры в зоне проектируемых водохранилищ были освещены в докладе **О. С. Зверевой и Т. А. Власовой**.

Биофонд водных растений и беспозвоночных, за счет которого будут формироваться планктон и бентос Усть-Войского и Усть-Куломского водохранилищ, достаточно богат. Он состоит из 44 видов макрофитов, 160 видов водорослей, 300 видов беспозвоночных. Большинство компонентов местной флоры и фауны относится к лимнобионтам и сможет натурализоваться в будущих крупных водоемах с их замедленным стоком. В первые годы ожидается массовое развитие кладоцер и личинок хирономид, использующих детрит. Большое значение для формирования ихтиофауны и поддержания желаемого соотношения видов и уровня рыбопродуктивности будут иметь мероприятия по лесосводу на затопляемых территориях, по охране ценных видов рыб от вылова и др. По расчетам **Л. Н. Соловкиной**, продукция рыбного промысла на будущих водоемах может составить 13—15 кг/га.

# 1. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАКОПЛЕНИЯ И ОБМЕНА РАДИОНУКЛИДОВ МЕЖДУ ГИДРОБИОНТАМИ И ВОДНОЙ СРЕДОЙ

**Г. В. Баринов** сообщил, что при изотопном обмене общее содержание элемента в организме не изменяется, а происходит лишь обмен стабильного изотона на радиоактивный или наоборот.

При изучении выведения радиоизотопа из организма удобно пользоваться понятием коэффициент выведения ( $\hat{K}$ ), аналогичным понятию коэффициент накопления ( $K$ ). Последний представляет собой отношение концентраций радиоизотопа в гидробийонте и окружающей воде. Коэффициент выведения равен отношению концентрации радиоизотопа, вышедшего из организма, к концентрации радиоизотопа в той среде, в которой происходило накопление радиоизотопа. Для определения величины  $K$ ,  $\hat{K}$ , а также времени достижения равновесного или, точнее, стационарного состояния ( $t_s$ ), можно пользоваться расчетным методом, если известны функции накопления и выведения радиоизотопа.

По современным представлениям, кинетика изотопного обмена в сложных системах (Рогинский) не подчиняется экспоненциальному закону, хотя он сохраняет свою силу для описания отдельных элементарных процессов, из которых состоит сложный. Кинетика усложненного изотопного обмена в целом определяется видом функции статистического распределения констант скоростей отдельных элементарных процессов. Принимая во внимание сложную многофазную микрогетерогенную структуру организмов, всеобщность законов статистики и подчинение элементарных биохимических процессов экспоненциальному закону (Брей и Уайт; Трошин; и др.), можно предполагать, что теория усложненного изотопного обмена С. З. Рогинского будет применима и к биологическим системам. Тогда функция изотопного обмена между организмом и водной средой будет определяться статистикой распределения констант обмена отдельных однородных микрофондов, из которых состоит общий обменный фонд элемента в организме. Основными функциями статистического распределения по С. З. Рогинскому являются равномерное, экспоненциальное и степенное. Этим распределениям соответствуют логарифмическая, степенная и степенно-логарифмическая изотермы. Окончательно вид кинетики изотопного обмена определяется экспериментально. Постоянные коэффициенты уравнений рассчитываются путем обработки данных по методу



проведенных квадратов. Критерием правильности выбора формулы может служить степень совпадения расчетных величин  $K$  и  $\hat{K}$  с экспериментальными. При постановке опытов по изучению обмена радиоактивных изотопов между организмом и средой необходимо обращать внимание на то, чтобы после введения радиоактивного изотопа в раствор общая концентрация элемента в среде практически не изменялась.

Проведенные исследования накопления и выведения  $\text{Ca}^{45}$ ,  $\text{Sr}^{89}$ ,  $\text{Y}^{91}$ ,  $\text{Cs}^{137}$  и  $\text{Ce}^{144}$  на примере черноморских водорослей — макрофитов — показали применимость статистической теории кинетики усложненного изотопного обмена к гидробиологической системе и возможность использования на основе этой теории расчетного метода. Так, например, оказалось, что обмен  $\text{Ca}^{45}$  зеленой водорослью *Ulva rigida* описывается степенной функцией, тогда как обмен  $\text{Ca}^{45}$  бурой водорослью *Cystoseira barbata* — логарифмической. Вид функции изотопного обмена зависит не только от биологических особенностей организма, но также и от положения элемента в таблице Менделеева. Несмотря на большое химическое сходство кальция и стронция, их обмен может подчиняться различным закономерностям. Если кинетика обмена  $\text{Ca}^{45}$  в цистозире следует логарифмическому закону, то кинетика обмена  $\text{Sr}^{89}$  в той же цистозире описывается степенно-логарифмической изотермой, которой соответствует степенное распределение микрофондов стронция в этой водоросли. Таким образом, общий обменный фонд кальция, стронция и некоторых других элементов в морских водорослях неоднороден и состоит из большого ряда микрофондов. Статистика распределения констант обмена микрофондов определяет вид функции изотопного обмена процесса в целом. Полученные расчетные величины  $K$  и  $\hat{K}$  близки к экспериментальным.

Таким образом, найденные закономерности изотопного обмена дают возможность прогнозировать уровни загрязнения и дезактивации гидробионтов, а также определять скорости этих процессов в зависимости от конкретных радиоэкологических и экспериментальных условий.

**Н. А. Тимофеева** изучала накопление радиостронция разными видами пресноводных организмов и выделение его обратно в воду из организмов, а также влияние содержания в воде стабильного стронция, кальция, магния и радиостронция на поступление стронция-90 в живые организмы.

При микроконцентрациях содержание стабильного стронция в воде не оказало заметного влияния на поступление радиостронция в организм: коэффициенты накопления радиостронция оставались постоянными и заметное их понижение наблюдалось лишь при переходе к макроконцентрациям ( $>10^{-4}$  М).

С увеличением микроконцентрации в воде соответственно увеличивается и его концентрация в организме, следовательно,

коэффициенты накопления радиостронция остаются постоянными.

При увеличении макроконцентрации кальция и магния в воде коэффициенты накопления радиостронция гидробионтами понижаются. Соотношение радиостронция и кальция при поглощении их организмами варьируется. При этом, величина коэффициента дискриминации варьирует от вида к виду и не зависит от колебаний содержания кальция в воде в широких пределах. Например, для кладофоры (*Cladophora*) и урути (*Myriophyllum*) коэффициент дискриминации в среднем около 0,6, для трех видов моллюсков (*Limnaea stagnalis*, *Physa fontinalis*, *Galba palustris*) — 0,3, а для элодеи около 1.

**Э. А. Гилева** изучала влияние концентрации серы, кобальта, стронция, иттрия, цезия и ртути в растворе на накопление соответствующих радионуклидов кладофорой.

В области микроконцентраций ( $10^{-12}$ — $10^{-5}$  М) коэффициенты накопления радионуклидов (отношение концентрации элемента в растворе и в воде) постоянны, независимы от содержания элемента в среде.

В опытах с различными рН обнаружено, что иттрий в коллоидной форме в 2—3 раза менее доступен клеткам кладофоры по сравнению с ионной формой этого элемента.

**Т. В. Жаровой** показано, что коэффициенты накопления нитчатыми бактериями типа *Sphaerotilus* (на сухой вес) стронция-89, кальция-45, рутения-106, цезия-137 и церия-144 достигают нескольких тысяч единиц. В связи с большой способностью аккумулялировать многие радионуклиды и накоплением значительной биомассы (до нескольких тонн на 1 км<sup>2</sup>) в загрязненных участках рек нитчатые бактерии могут обуславливать опасность концентрирования радионуклидов как в зонах микрообрастаний, так и в чистых зонах, в которые могут быть вынесены радиоактивные бактериальные массы.

**Г. Д. Лебедевой** были приведены данные о влиянии стабильных калия и натрия на интенсивность накопления и выведения цезия-137 у карпа.

Было выяснено, что время предельного накопления цезия-137 в мышечной ткани рыб составляет 1—2 месяца и в костной — 2,5—3 месяца.

Стабильный калий, внесенный в раствор радиоактивного цезия в концентрации 10 и 40 мг/л, что в 10 и 40 раз превышает концентрацию их в водопроводной воде Москвы, снижал содержание цезия-137 в мышечной ткани рыб в 1,5—3 раза соответственно, а в костной ткани при добавлении 40 мг/л калия только в 1,5 раза. Внесение еще больших количеств стабильного калия (100 и 400 мг/л) снижало содержание радиоактивного цезия в мышечной ткани, соответственно, в 4 и 7 раз, а в костной ткани в 3 и 6 раз. Стабильный натрий, внесенный в раствор радиоак-

тивного цезия в количестве 100 мкг/л, т. е. в 10 раз больше, чем в московской воде, снижал накопление цезия-137 в мышцах рыбы в 2 раза, а накопление в костной ткани оставалось без видимых изменений. При введении одновременно двух стабильных элементов (калия и натрия) в раствор радиоактивного цезия в соотношении, обычном для естественных условий ( $\frac{K}{Na} = \frac{1}{9}$ ), но в количествах, превышающих в 40 раз содержание этих элементов в водопроводной воде (40 мкг/л натрия), накопление цезия-137 в мышечной ткани снижалось в 5 раз, а в костной — в 4 раза за четыре месяца опыта.

После достижения предельного накопления радиocesия в тканях рыб одну часть этих рыб поместили в чистую воду, вторую — в воду с повышенным содержанием калия (10 и 40 мкг/л). Биологический период полувыведения цезия-137 у карпов-годовиков для мышечной ткани равен 6 суткам, а для костной — 15. Эффективный период для той и другой ткани остается без изменения. У рыб, помещенных в воду с повышенным содержанием калия, не обнаружили изменения скорости выведения радиocesия.

При содержании рыб в течение четырех месяцев в растворах с повышенным содержанием калия или натрия никаких видимых изменений в поведении и в росте подопытных рыб по сравнению с контролем не наблюдалось.

## II. СОДЕРЖАНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАДИОНУКЛИДОВ И ИХ НОСИТЕЛЕЙ В ОРГАНИЗМАХ И СООБЩЕСТВАХ ГИДРОБИОНТОВ

В докладе **В. П. Нестерова, И. А. Скульского** о содержании лития, натрия, калия, рубидия и цезия в мышцах организмов, обитающих в Баренцевом и Черном морях, и в докладе **В. Г. Леонтьева, И. А. Скульского** о взаимосвязи минерального и липидного составов тканей морских организмов представлены важнейшие данные о концентрации и закономерностях биохимического распределения химических элементов I группы периодической системы, полученные с применением новейших принципиальных методов исследования. Эти материалы представляют первостепенный интерес для морской радиэкологии.

**А. И. Шерстнев, О. П. Васильев** сообщили некоторые результаты исследования состава и уровня радиоактивности планктона слоя температурного скачка экваториальной части Атлантики и шельфа северо-западного побережья Африки. Отбор проб проводился в центральной части Гвинейского залива и вдоль побережья Северо-Западной Африки. Измерение радиоактивности производилось на установке УМФ-1500. Стронций-90 определялся радиохимически, γ-спектрометрическое исследование проводилось на 100-канальном анализаторе.

В среднем содержание радиообразных (Copepoda и Euphausiacea) в биомассе зоопланктона составляет 80%. Остальную часть биомассы составляют Chaetognatha, Hydrozoa, Gastropoda, Polychaeta и др. Ихтиопланктон (в том числе личинки Sardinella, Pleuronectes, Cynoglossus, Leptocephalus) составляет в среднем 3% от общей биомассы. В отдельных пробах значительный процент занимают Stenophora, личинки Aniprioxus lanceolatus и детрит.

$\beta$ -активность исследуемых проб из центральной части Гвинейского залива равна  $1,33-8,37 \cdot 10^{-8}$  кюри/кг.  $\beta$ -активность проб, отобранных вдоль побережья Северо-Западной Африки, от Конакри до Танжера, находилась в пределах  $1,26-8,62 \cdot 10^{-8}$  кюри/кг. Активность исследованных проб оказалась в среднем на один порядок выше по сравнению с активностью проб из северо-западной части Атлантики. Содержание стронция-90 в пробах из обследованного района колебалось в пределах  $1,63-3,23 \cdot 10^{-10}$  кюри/кг сырого веса.  $\gamma$ -спектр проб характеризовался исключительно пиком калия-40 с энергией 1,46 Мэв.

Для установления возможной связи общего радиоактивного загрязнения водной акватории материковым стоком в изучаемой части Атлантики проведен радиологический обзор западного побережья Африки.

Некоторая доля радиоактивности у отдельных представителей зоопланктона может быть обусловлена дополнительным источником радиоактивного загрязнения гидросферы — материковыми стоками.

**В. П. Парчевский** сообщил результаты исследований по содержанию продуктов деления в некоторых гидробионтах Черного моря и Гвинейского залива в 1961—1964 гг. Определение стронция-90 производилось путем экстрагирования трибутилфосфатом иттрия-90 из предварительно выделенных карбонатов щелочноземельных элементов. Иттрий-90 просчитывался на счетчике с жидким сцинтиллятором и установке малого фона УМФ-1500. Содержание  $\gamma$ -излучателей анализировалось с помощью многоканальных амплитудных анализаторов импульсов. Датчиком служили кристаллы иодистого натрия размером  $70 \times 70$  мм. Разрешение  $\gamma$ -спектрометра по цезию-137 (661 кэв) было 14%. Калийный определялся в золе растений и животных химическим методом, а калий — с помощью пламенного фотометра. Наибольшее содержание радионуклидов в черноморских растениях отмечено в конце 1961 — начале 1962 г., когда их искусственная радиоактивность достигала более 20 р С/г сырого веса. В бурой водоросли Padina pavonia превышение искусственной радиоактивности над естественной было более чем в 50 раз.

Наибольшее количество радиостронция обнаружено в панцире травяных крабов и раковинах мидий. Для цистозир и раковин мидий, которые подверглись наиболее детальному анализу, отмечено нарастание концентрации стронция-90 во времени.

Результаты исследований Л. Г. Черной показали, что на протяжении периода ее наблюдений (май--сентябрь 1964 г.) происходило увеличение содержания стронция-90 в бурой водоросли цистозире. Нарастание стронция-90 в цистозире за этот период времени можно описать с помощью формулы:

$$C_t = C_1 t^n,$$

где  $C_t$  — концентрация стронция-90 в момент времени  $t$ ,  $t$  — время в днях,  $C_1$  — первоначальная активность в момент начала измерения,  $n$  — постоянная величина, характеризующая скорость процесса (или тангенс угла наклона кривой).

Проведенная автором обработка данных, полученных японскими исследователями о содержании стронция-90 в 1954—1961 гг. в морских гидробионтах Японского моря, показала, что увеличение концентраций данного радионуклида в животных и растениях также происходило по степенной зависимости.

$\gamma$ -спектральный анализ черноморских гидробионтов, собранных в 1959—1963 гг., позволил установить, что их изотопный состав был обусловлен в основном одним и тем же набором радионуклидов: церием — 141+144, рутением — 103+106, цирконием-95, ниобием-95. Сопоставление спектрограмм атмосферных выпадений с таковыми водорослей показало, что в обоих случаях мы наблюдали один и тот же набор радионуклидов. Наибольшее количество церия — 141+144 (3,04  $\mu$  С/г сырого веса) и циркония-95 с ниобием — 95 (5,94  $\mu$  С/г сырого веса) обнаружено в цистозире, собранной осенью 1962 г. С июля 1962 г. по февраль 1963 г. уровни радиоактивности растений оставались примерно одинаковыми. В 1962 г. вся цистозира, запасы которой в Черном море составляют 0,5 млн. т, содержала церия — 141+144, рутения — 103+106, циркония-90 и ниобия-95 всего 2,6 *кюри*.

Искусственная радиоактивность ставриды (жабр и кожи с чешуей), выловленной в Гвинейском заливе осенью 1961 г., была обусловлена церием-144 и составляла 0,012 (жабры) и 1,47  $\mu$  С/г (кожа с чешуей) сырого веса. В начале 1963 г. содержание церия-144 и цезия-137 в черноморской ставриде и атлантических рыбах (ставрида, карась, скумбрия) из Гвинейского залива составляло от нескольких единиц до десятков  $\mu$  С/кг сырого веса. Наибольшее количество цезия-137, зарегистрированное в мышцах, внутренних органах и коже атлантической ставриды в начале 1963 г., было соответственно 33,37 и 29  $\mu$  С/кг сырого веса. Следует отметить, что радиоактивность анализируемых рыб, обусловленная цезием-137, сильно варьировала — от следовых количеств до некоторых максимальных величин. В 1964 г. зарегистрировано присутствие цезия-137 в мышцах дельфина.

В 1963—1964 гг. содержание рутения-103, циркония-95 и ниобия-95 в черноморских растениях значительно уменьшилось.

В настоящее время осязочная радиоактивность морских растений обуславливается в основном цезием-144.

По результатам исследований В. П. Шведова с сотрудниками, концентрация стронция-90 в черноморской воде в 1961 г. составляла от 0,2 до 0,3  $\mu$  С/л. Исходя из содержания стронция-90 в цистозире в этом году, равного 8  $\mu$  С/кг сырого веса, и его коэффициента накопления, равного 42, была рассчитана концентрация данного радионуклида в воде, которая оказалась весьма близкой к концентрациям, полученным В. П. Шведовым с сотрудниками — 0,2  $\mu$  С/л.

Биоиндикаторами для стронция-90 могут быть рекомендованы цистозира, падина, раковины мидий, панцирь травяных крабов; для цезия-137 — ставрида, для цезия — 141+144, рутения — 103+106, циркония-95 и ниобия-95 — цистозира, падина, ульва, энтероморфа, zostера, мягкие ткани мидий.

**Э. И. Попова** изложила результаты исследований накопления радия некоторыми водными растениями при повышенном его содержании в природных водоемах. При изучении этих своеобразных природных радиологических микробиогеоценозов (ручей, вытекающий из-под участка максимальной концентрации урана и радия в твердой фазе, и участки реки в зоне его влияния), исследовалось распределение радия в воде, грунте, гидробионтах и в типичных для этих водоемов прибрежных и водных растениях: водный мох *Fontinalis antipyretica* L., ежеголовник — *Spartanium simplex* L., рдест разнолиственный — *Potamogeton heterophyllus* Schreb., рдест гребенчатый — *P. pectinatus* L., осоки — *Carex* sp., нарциссия — *Nardosmia laevigata* Rchb., триостренник — *Triglochin palustris* L. Контролем служили участки реки, характеризующиеся фоновым содержанием радия в воде и грунте (15 км выше по течению). Всего на содержание радия проанализировано свыше 260 образцов растений, 320 проб воды и грунта. Содержание радия в образцах определялось эманионным методом радиохимики В. Я. Овченковым и А. Н. Басыровой.

Установлено поступление радия в водные растения в количествах, превышающих контрольные в сотни и тысячи раз. Диапазон содержания радия на 1 г растения для разных видов и на разных участках широк:  $0,2 \cdot 10^{-12}$ — $1,0 \cdot 10^{-8}$  г/г сухого веса.

Для ручья, вытекающего из зоны максимальной концентрации урана в твердой фазе, отмечены наиболее высокие цифры содержания радия в воде и в свойственных ручью ржавчинных грунтах. Максимальная концентрация радия в характерном для этого ручья болотном растении триостреннике близка к предельной для этого растения: до  $2,8$ — $9 \cdot 10^{-9}$  г/г при коэффициентах накопления до 30—50 по сухому весу и до 3—5 по сырому весу.

Содержание радия в воде прибрежных участков реки в зоне влияния радиоактивного ручья чаще всего выражается фоновыми концентрациями и редко достигает значений  $n \cdot 10^{-10}$  г/л. На постоянное и местами значительное содержание радия на участках реки, расположенных ниже ручья, указывают высокие уровни накопления радия некоторыми грунтами и особенно растениями. Растения такого участка содержат на единицу веса в сотни и тысяч раз больше радия, чем те же растения контрольного участка. Особо нужно подчеркнуть, что у ряда растений в этих условиях концентрация радия в несколько раз превышает такую для грунта.

Вполне закономерно снижение концентрации радия в растениях по мере удаления от источника загрязнения.

Самые высокие концентрации радия обнаружены у водяного мха (до  $1,3 \cdot 10^{-9}$  г/г). Водяной мох в менее «активных» условиях (река у устья ручья) гораздо интенсивнее накапливает радий, чем триостренник в условиях радиоактивного ручья. Высокая усваивающая способность водяного мха была подтверждена опытами по пересадке его с «чистого» на «загрязненный» участок реки: уже через сутки концентрация радия в водном мхе возрастает на 3—4 порядка. Следовательно, водяной мох можно отнести к лучшим накопителям радия среди изученных растений. Особенно много радия обнаруживается в «ржавчинных» пробах водяного мха — до  $8,8 \cdot 10^{-9}$  г/г. По-видимому, присутствие железа в растениях (и грунтах) усиливает их сорбционные свойства по отношению к радью. Но роль водяного мха в изучаемом биоценозе (густые заросли макрофитов на прибрежном мелководье) невелика, поэтому большой интерес представляет содержание радия в массовых в прибрежье реки формах — ежеголовник и рдест (плотность их достигает нескольких сотен экземпляров на  $1 \text{ м}^2$ , а биомасса 3—6 кг/м<sup>2</sup>).

Изученные растения по уровню накопления ими радия располагаются примерно в следующий ряд: водяной мох — ежеголовник — триостренник — рдесты — осока — нарциссы — водоросли.

Усвоенный растениями радий распределяется в надкорневой части растений следующим образом. У триостренника концентрация радия в подводных частях листьев и стеблей обычно в 3—6 раз выше, чем в надводных. У нарциссов наблюдается снижение количества радия на 1 кг веса по ряду: корневища — подводная часть черешков — надводная часть черешков — листья.

У всех изученных растений в процессе роста происходит увеличение радия на единицу веса. Так, в пробе взрослых растений триостренника из водоема в 20 м от отвалов (конец июля) радия было в 20 раз больше, чем в луковичках (начало июня).

Подвижность химических элементов в биосфере определяется не только закономерностями их накопления и обмена в гидро-

бионтах, но и поведением элементов после их гибели. По-видимому, дальнейшая судьба радия, аккумулированного водными и прибрежными растениями, зависит от того, насколько интенсивно будут разлагаться отмершие растения.

Несомненно, что при отмирании мягкой водной растительности (рдесты, ежеголовник) радий быстрее переходит в органическое вещество донных отложений и в воду. Однако в отмерших (еще не погружившихся на дно) листьях ежеголовника у одних и тех же экземпляров растений содержание радия, как правило, выше, чем в живых. Возможно, что адсорбционная способность отмерших тканей мягкой водной растительности некоторое время выше, чем в живых.

Только за счет накопления радия растениями содержание его в общей их биомассе, равной 1--3,6 кг на 1 м<sup>2</sup> площади дна, может достигать на участке вблизи устья ручья  $2,2 \cdot 10^{-8}$ — $3,8 \cdot 10^{-7}$  г/м<sup>2</sup>, а на участке в 30 м от устья ручья —  $1,0 \cdot 10^{-8}$  г/м<sup>2</sup>.

С отмиранием растений радий переходит в иловые отложения, а оттуда либо сорбируется твердой фазой грунтов, либо вновь выщелачивается в воду и мигрирует со стоком воды по течению.

В докладе **И. П. Лубянова** были приведены сведения о суммарной β-радиоактивности воды, донных отложений, растительности и различных видов рыб в водохранилищах юга Украины.

**А. Я. Зесенко** изучил распределение рутения-106, циркония-95, ниобия-95, церия-144, серебра-110 в массовых видах черноморских беспозвоночных (мидий и крабов), а также распределение рутения-106 и циркония-95 в двух видах морских рыб.

Установлено, что рутений-106, церий-144, цирконий-95, ниобий-95, которые находятся в морской воде на частицах и в коллоидной форме, аккумулируются главным образом на биологических поверхностях животных, непосредственно соприкасающихся с окружающей организмы морской водой. Серебро, присутствующее в морской воде в виде ионов, аккумулируется как во внутренних органах крабов, так и на поверхностях, омываемых морской водой.

Мышцы моллюсков и крабов накапливают рутений-106 и цирконий-95 примерно одинаково: коэффициенты накопления их (отношение концентраций изотопа в объекте и воде) имеют один и тот же порядок величин — единицы. Мышцы рыб аккумулируют рутений-106 и цирконий-95 значительно слабее: коэффициенты накопления их измеряются сотыми долями единицы.

Внутренние органы рыб аккумулируют цирконий-95 и рутений-106 с коэффициентами накопления меньше единицы. Кожа (с чешуей), желудок и жабры рыб концентрируют цирконий и рутений с коэффициентами накопления 5—10 единиц. Весь организм рыбы имеет коэффициенты накопления для этих нуклидов 1,5 единицы. Аккумуляция радионуклидов церия, рутения, циркония, ниобия во внутренних органах крабов выражается одним



и тем же порядком величин коэффициентов накопления — единицами, хитиновый покров и жабры краба концентрируют перечисленные радионуклиды значительно сильнее и величины коэффициентов накопления для этих органов — десятки и сотни единиц.

Сердце, гонады и мышцы крабов аккумулируют серебро с коэффициентами накопления 10—20 единиц, а печень и жабры имеют коэффициент накопления — 60 и панцирь — 150 единиц. Жабры мидий, служащие фильтром, аккумулируют перечисленные радионуклиды одинаково, коэффициент накопления равен 20 единицам. Как известно, мидии могут улавливать бактерии размером не менее 1—2 мк. Японские исследователи показали, что размер частиц церия в морской воде не превышает 600 мк. Можно предположить, что большая часть частиц церия проходит через жаберный фильтр и аккумуляция церия в жабрах мидии связана с адсорбцией, а не фильтрационной задержкой на жабрах. Учитывая установленное рядом авторов отсутствие дискриминации между пищевыми и непищевыми частицами, накопление церия в висцеральной массе можно объяснить заглатыванием загрязненной мелкими частицами слизи с жабр. Церий, цирконий, рутений и ниобий в мышцах, мантии и ноге аккумулируются с коэффициентом накопления около единицы, а в раковинах — 50—60 единиц. Одинаковая степень накопления перечисленных изотопов объясняется их одинаковым физическим состоянием в морской воде.

**Г. В. Федорова** изучала поступление радиоуглерода из окружающей среды в развивающуюся икру и личинки весенне-нерестующих (карася, плотвы, уклей и ерша) и осенне-нерестующих рыб (песяди и палии). Проводились опыты также на взрослых рыбах — карпах и карасях.

После помещения икры и личинок в активный раствор, через определенные промежутки времени, они вынимались, обмывались чистой водой, обсушивались фильтровальной бумагой и затем помещались на тарелочку из полиэтиленовой пленки, вес которой был заранее известен. Далее икра и личинки раздавливались, взвешивались и подсушивались. На одну пробу приходилось 5—8 икринок и 3—5 личинок.

Рыбы содержались в 30-литровых аквариумах с водой, имевшей активность  $2 \cdot 10^{-5}$  кюри/л.  $C^{14}$  употреблялся в виде уксуснокислого натра. Для приготовления радиометрических проб брались следующие органы и ткани рыб: чешуя, плавники, кожа, жабры, голова, мозг, ЖКТ, глаза, печень, кровь, мышцы и кости (позвоночник). Перечисленные органы и ткани взвешивались, высушивались до постоянного веса и из них в алюминиевых тарелочках готовились тонкослойные пробы (10 мг).

Все приготовленные пробы просчитывались на установке Б-2 с торцовым счетчиком. Толщина слюдяного окошечка  $1,7 \text{ мг/см}^2$ .

Счет велся с точностью до 5%. Одновременно с пробами просчитывался тонкослойный эталон  $C^{14}$ . Активность икры, личинок, органов и тканей рыб выражалась в микрокюри на 1 кг сырого веса.

Для изучения поступления  $C^{14}$  во внутренние органы и ткани личинок применялся метод гистоавторадиографии.

Икра карася, плотвы, ерша и уклей, начиная со стадии дробления (4—8 blastomeres), содержалась в разных концентрациях уксуснокислого натрия ( $2 \cdot 10^{-5}$ — $2 \cdot 10^{-4}$  кюри/л). Эмбриональное развитие плотвы, уклей и ерша продолжалось 4—6 суток, а карася — 7—9 суток. В течение первого дня развитие идет очень энергично, и активность икры плотвы к концу первых суток почти достигает активности воды. Затем темп поступления замедляется. Активность икры плотвы, ерша и уклей была через 4 суток в 2—3,12 раза больше по сравнению с водой.

Перед вылулплением, на 7-е сутки развития, икра карася имела загрязненность радиоуглеродом ниже, чем икра других рыб на 4-е сутки развития.

Личинки, которые вывелись в загрязненной воде, оказались менее радиоактивными, чем сама икра. Личинки, вылупившиеся из радиоактивной икры и развивающиеся в воде с такой же активностью, продолжают поглощать  $C^{14}$ . С момента, когда у личинок был небольшой желточный мешок, их начали подкармливать хлореллой и сценодесмусом, который вносили прямо в радиоактивную воду. Одноклеточные водоросли, ставшие радиоактивными, поедались личинками.

Икра пеляди и палии — представителей осенне-нерестующих рыб развивается более 3 месяцев. Опыты на икре пеляди ставились с уксуснокислым натрием и углекислым натрием.

Икра пеляди, помещенная в радиоактивный раствор на стадии дробления (4—8 blastomeres), становится радиоактивной, как и икра весенне-нерестующих рыб с первых минут нахождения в растворе, но темп поступления у осенне-нерестующих значительно ниже. Так, в опыте с уксуснокислым натрием активность икры достигает активности воды только к 20—30-м суткам опыта, а с содой — к 30—40-м суткам. Если радиоактивность икры весенне-нерестующих рыб к концу эмбрионального развития превышает активность воды, в которой она развивается, в 2—3 раза, то активность икры пеляди в 10—20 раз выше. Скорость и величина поступления  $C^{14}$  в икру зависит от стадии, на которой она помещена в раствор. Икра, помещенная в активный раствор на стадии дробления, поглощает  $C^{14}$  менее интенсивно, чем помещенная в него на более поздних стадиях эмбрионального развития: начала формирования эмбриона и сформированного эмбриона. По мере развития эмбрионов эти различия уменьшаются.

**А. Я. Зесенко и Г. Г. Поликарпов** в своем докладе о количественных соотношениях в морской радиоэкологии на основе

коэффициентов накопления привели формулы для вычисления коэффициентов накопления: а) химических элементов (радионуклидов) в гидробиситах, б) химических элементов (радионуклидов) в органах и тканях гидробионтов, в) химических элементов (радионуклидов) в популяциях и биоценозах. Располагая коэффициентами накопления отдельных химических элементов (радионуклидов), а иногда также коэффициентами дискриминации и производя измерения только одного из параметров, можно рассчитывать концентрацию и содержание элемента (радионуклида) в целом организме и его частях, в биоценозах и популяциях, согласно приводимым в докладе соотношениям.

При помощи коэффициентов накопления представляется возможным рассчитывать долю: а) химического элемента (радионуклида) в органе (ткани) от общего количества радионуклида в целом организме, б) смеси химических элементов (радионуклидов) в органе (ткани) от общего количества смеси химических элементов (радионуклидов) в целом организме, в) химического элемента (радионуклида) в общей смеси химических элементов (радионуклидов) организма, г) химического элемента (радионуклида) отдельного органа в общей смеси химических элементов (радионуклидов) **целого** организма. Аналогичные параметры можно вычислить для биоценоза и составляющих его компонентов.

Следует оговориться, что применяемый нами параметр коэффициент накопления смеси химических элементов (радионуклидов) всегда имеет реальный и вполне определенный физический **смысл для стабильных элементов**. Действительно, он может быть **выражен как** отношение концентрации зольного остатка организма к концентрации солей в воде. Для радионуклидов коэффициент накопления их смеси будет зависеть от состава этой смеси, а если не определен состав (качественный и количественный) радиоактивного загрязнения акватории, коэффициент накопления суммы нуклидов дает весьма малую и трудно интерпретируемую информацию. Располагая величинами коэффициентов накопления радионуклидов, можно производить самые минимальные количества измерений радиоактивности в гидробионтах. При этом можно ограничиваться индикаторными органами. Кроме того, применение предложенных формул позволит более определенно интерпретировать ряд вопросов, связанных с видами, возрастными и сезонными различиями коэффициентов накопления химических элементов (радионуклидов) целыми гидробионтами или их сообществами. Практическая и теоретическая значимость радиоэкологического анализа радиоактивного загрязнения водоемов требует интенсивного определения **величин коэффициентов накопления (химических элементов) радионуклидов** в промысловых и других массовых гидробионтах.

По второй группе докладов было задано более 40 вопросов и получены ответы на них. В прениях по докладам выступали более 10 участников симпозиума.

### III. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ РАДИОАКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ

**О. П. Васильев и А. И. Шерстнев** сообщили об изучении влияния стронция-90 на форменные элементы крови рыб. Эксперимент проводился на трех группах чешуйчатых и зеркальных карпов-двухлеток: группа незагрязненных рыб, группа I — рыбы с режимом накопления, т. е. находящиеся в воде с растворенным стронцием-90 при концентрации раствора  $3,7 \cdot 10^{-7}$  *кюри/л*, группа II — рыбы с режимом выведения, т. е. перенесенные в чистую воду после 25-дневной экспозиции в среде, загрязненной стронцием-90. Условия жизни рыб в аквариумах в течение эксперимента во всех группах идентичны.

Через определенные промежутки времени определялся морфологический состав крови рыб. Кровь брали из хвостовой артерии. Учитывалось количество гемоглобина, эритроцитов, лейкоцитов, проверялась лейкоцитарная формула. Гемоглобин определяли по методу Сали в грамм-процентах. Для подсчета эритроцитов и лейкоцитов в 1 *мм*<sup>3</sup> крови пользовались камерой Горяева, руководствуясь методиками Г. Г. Голодец, П. А. Коржуева, Н. В. Пучкова. Зафиксированные мазки окрашивали краской Романовского — Гимзы.

Ингаляционное и пероральное попадание стронция-90 из его раствора с активностью  $10^{-7}$  *кюри/л* в организм карпов вызывает количественные и качественные изменения как красной, так и белой крови. Эти изменения могут быть охарактеризованы как начальные фазы нарушения гемопоэза.

Характерным для действия стронция-90 на организм рыбы в период накопления было заметное снижение числа эритроцитов по сравнению со средним уровнем числа эритроцитов у группы контрольных рыб. Так по истечении 25 суток у рыб I группы снижение числа эритроцитов достигает 26%. Снижение числа эритроцитов продолжается и в течение первых 10 дней периода выведения, затем количество эритроцитов у рыб II группы начинает постепенно повышаться и на 25-й день выведения достигает исходного уровня. При тех же условиях содержания (температура, питание, содержание кислорода в воде и т. д.) у контрольных рыб количество эритроцитов не изменилось. Описанные изменения могут быть вызваны влиянием стронция-90 на эритропоэз в первую половину периода накопления. Медленное же нарастание числа эритроцитов у рыб во второй половине периода выведения можно объяснить постепенным восстановлением процесса эритропоэза.

Сопоставляя волнообразное колебание числа эритроцитов с фактом стабильного уровня содержания гемоглобина на всем протяжении опыта, можно предполагать, что у эритроцитов происходит повышение концентрации гемоглобина или же мельчайшие фрагменты эритроцитов, образуясь, по всей вероятности, за счет повышения активности ингибиторов лизиса эритроцитов, находясь в сосудистом русле, не теряют гемоглобина.

Как показал анализ лейкоцитарной формулы, заметная нейтрофильная лейкопения, наблюдающаяся в начале периода накопления, сменяется на 20-й день нарастающим нейтрофильным лейкоцитозом на фоне некоторой лимфопении, что продолжается и у рыб в период выведения. Описанную динамику изменений состава белой крови можно объяснить деструктивными нарушениями как зрелых лимфоцитов, так и элементов лимфопоэза и активизацией гранулопоэза (после его неспроможительного подавления), а также как следствие защитной реакции организма. Это касается активизации гранулопоэза и появления значительного числа нейтрофилов, выполнявших, по-видимому, фагоцитарную функцию по отношению к поврежденным форменным элементам крови. Это нарушение равновесия можно рассматривать как патологическое явление, возникающее в результате воздействия ионизирующего излучения. Заметного изменения числа моноцитов у рыб трех групп не отмечается.

**В. Н. Иванов** исследовал радиочувствительность развивающейся икры ряда черноморских рыб. Эксперименты проводились на икре: хамсы — *Engraulis eucrasicholus ponticus*, ставриды — *Trachurus mediterraneus ponticus*, ликши — *Odontogadus merlangus euxinus*, камбалы-калкана — *Rhombus maeoticus*, змейки — *Prachinus draco*, барабули — *Mullus barbatus ponticus* и др.

Количество погибших на разных этапах развития зародышей достоверно отличается в эксперименте и в контроле, начиная с концентрации стронция-90 — иттрия-90, равной  $10^{-3}$ — $10^{-6}$  *кюри/л* и выше, тогда как по количеству предличинки с различными морфологическими уродствами достоверные отличия обнаружены, начиная с концентрации порядка  $10^{-10}$  *кюри/л* и выше. Уродства у выклюнувшихся предличинки наблюдались самые разнообразные, чаще всего искривления позвоночника. Уродливые предличинки обычно короче нормальных и менее подвижны.

**Ю. П. Зайцев, Г. Г. Поликарпов** дали описание гипонейстопа, охарактеризовали его связи с атмосферой, водной толщей, бентосом, сушей. Указали особенности взаимодействия гипонейстных организмов с радиоактивной средой.

Этой теме были посвящены в значительной мере доклады **И. П. Лубянова** «Радиоактивность гидробионтов степной зоны и вопросы пресноводной радиоэкологии», **А. Л. Агре**, **М. М. Телитченко** «Задачи, методы и пути развития пресноводной радиоэкологии», выступления в прениях ряда участников симпозиума, а также заключительный доклад **Г. Г. Поликарпова** «Радиоактивность гидросферы и проблемы радиоэкологии водных организмов». В этом докладе показано, что попытка подсчитать общее количество естественно радиоактивных веществ в гидросфере ограничивается недостаточной изученностью их содержания в пресноводных водоемах. Реалистическое решение этого вопроса возможно в настоящее время лишь для таких нуклидов, как  $K^{40}$ ,  $Rb^{87}$ ,  $C^{14}$  и  $H^3$ . Во-первых, концентрации  $K^{40}$  и  $Rb^{87}$  связаны с соленостью, которая в морях и океанах гораздо выше, чем средняя соленость пресных вод. Во-вторых, в связи со стратосферным происхождением  $C^{14}$  и  $H^3$  должны создаваться довольно близкие концентрации в различных водоемах. В-третьих, на долю вод рек, озер и болот приходится всего лишь около 0,5% объема всей гидросферы. Исходя из этого общая радиоактивность перечисленных выше нуклидов в гидросфере может быть оценена около 500 млрд. *кюри*.

В настоящее время еще отсутствует теоретическая общая радиоэкология, которая призвана вскрыть наиболее общие радиоэкологические закономерности в разных средах и вооружить науку общими принципами, т. е. создать общерадиоэкологическую теорию. Эта задача ближайшего будущего. В нашей стране теоретический уровень радиоэкологических работ (поиски закономерностей в области радиоэкологии водных организмов) превосходит таковой за рубежом. Необходима борьба за дальнейший ускоренный прогресс в этой области науки, основой которого является создание материальной базы для существующих и новых радиоэкологических учреждений.

Каковы в настоящее время основные области исследования и проблемы современной радиоэкологии водных организмов?

Кинетические, физико-химические и молекулярные основы радиоэкологии. Значение этой области науки очевидно, однако ее развитие началось недавно (Институт биологии южных морей, Уральский филиал АН СССР, Институт эволюционной физиологии и биохимии). Экспериментальные исследования и теоретический анализ кинетических процессов радионуклидного обмена в гидробиологических системах впервые поставлены и успешно развиваются Г. В. Баринковым (Севастополь). Работы по физико-химическим аспектам проводятся успешно Н. А. Тимофеевой и Э. А. Гилевой (Свердловск). Вопросы молекулярной радиоэкологии решаются с применением

новейших методов И. А. Скульским, В. П. Нестеровым, В. Г. Леонтьевым (Ленинград). Следует ускорить темпы исследований в этой важнейшей области радиоэкологии.

**Концентрирующая способность гидробионтов.** Для оценки роли гидробионта в миграции радионуклидов и расчета поглощенных доз от инкорпорированных излучателей необходимо выражать коэффициенты накопления в расчете на сырой (живой) вес. На симпозиуме между радиоэкологами достигнута полная договоренность о едином способе выражения коэффициентов накопления — на сырой (живой) вес. И только в некоторых случаях, например, при использовании биоконцентраторов для перехода от концентрации радионуклидов в организме к их концентрации в воде, ~~и~~ более целесообразно применять коэффициенты накопления в расчете на золу. Тогда коэффициент накопления, например, в 1000 единиц на сырой вес превращается в 100 000 единиц на золу; следовательно, для определения радионуклида золы требуется в 100 тыс. раз меньше, чем воды. Это в высшей степени упрощает громоздкие анализы больших количеств воды (особенно морской).

Особняком стоит искусственный вопрос о так называемой «обратной зависимости коэффициентов накопления радионуклида от его радиоактивности», поднятый, в сожаление, некоторыми отечественными радиационными гигиенистами. Разъяснению ошибочности этого «вывода» и даже постановке специальных опытов для выяснения методических упущений авторов «обратной зависимости» посвящены многие публикации сотрудников академических учреждений. Таким образом, целые научные коллективы были вынуждены тратить время на экспериментальное доказательство очевидной истины, которую легко понять при достаточном теоретическом уровне специалиста и достаточно прецизионной методике.

Успехи радиохимии и радиоэкологии позволяют прийти к тому научно обоснованному заключению, что в области микроконцентраций коэффициенты накопления химического элемента (радионуклида) в гидробионтах не зависят от его концентрации (при прочих равных условиях). В противном случае пришлось бы признать различные химические свойства за изотопами одного и того же химического элемента и тем самым «мимоходом» ниспровергнуть метод меченых атомов.

Коэффициент накопления представляет собой центральное понятие и количественную основу в радиоэкологии водных организмов. Располагая проверенными величинами коэффициентов накопления радионуклидов (элементов), представляется возможным перейти от концентрации их в гидробионтах (особенно, биоконцентраторах или биоиндикаторах) к их концентрации в воде, оценить роль гидробионтов в извлечении радиоактивных веществ из окружающей среды, а на основании имеющихся мате-

матических соотношений (А. Я. Зесенко и Г. Г. Поликарпов) рассчитать величины многих параметров. Поэтому возникает необходимость еще шире развернуть работы по определению коэффициентов накопления важнейших радионуклидов и их носителей в массовых и промысловых гидробионтах. Назрела потребность в создании книг-таблиц коэффициентов накопления. При этом важное место должно отводиться биоаккумуляторам (выдающимся биоаккумуляторам) тех или иных радионуклидов. Биоаккумуляторы могут быть среди органов (тканей), видов, популяций и даже биоценозов. Радиоэкологические индикаторы — это своего рода компасы при поисках естественно радиоактивных вод, рудных месторождений и радиоактивных загрязнений. С другой стороны, хочется подчеркнуть важную мысль, высказанную И. П. Лубяновым, о необходимости поисков слабо накапливающих радионуклиды гидробионтов. Это также прямо связано с практикой.

Роль гидробионтов в миграции и распределении естественных и искусственных радионуклидов. В отличие от наземных организмов гидробионты всех трофических уровней накапливают большие количества радионуклидов при непосредственном поглощении их из воды, чем в процессе питания. Иными словами, в радиоактивной водной среде ролью пищевых цепей в миграции радионуклидов можно, по-видимому, пренебречь. Пищевые связи приобретают в этом отношении значение только в «чистой» воде.

Перед радиоэкологами стоит большая задача — изучить роль гипонейстона, планктона, нектона и бентоса в миграции и распределении радиоактивных веществ в морских и пресноводных водоемах. Весьма важно проследить основные пути биоциркуляции и установить важнейшие депо для различных групп радионуклидов. На основании такой информации можно будет строить прогнозы о направленности и интенсивности процессов дезактивации загрязненных акваторий или создавать гипотезы о формировании залежей естественно радиоактивных элементов биогенного происхождения.

Радиоактивность гидробионтов в природных условиях. Прделанной в этом отношении работы крайне недостаточно. Так, в отечественной литературе имеются две публикации по содержанию стронция-90 в гидробионтах (В. П. Парчевский). Очень важны исследования по радиоэкологии естественно радиоактивных элементов в природных условиях (Э. И. Попова). Еще не получили широкого распространения новейшие методы ядерной спектрометрии и радиохимии в лабораториях радиоэкологического профиля. Определение радионуклидов и их носителей в гидробионтах и среде с учетом ряда переменных факторов в природных условиях — важная задача будущего. Радиоэкология крайне нуждается в одновременных определе-



ниях коэффициентов накопления радиоактивных и стабильных изотопов различных химических элементов. Это позволит выявить размеры обменного фонда для каждого радионуклида.

Радиочувствительность гидробионтов. Эта область наиболее молодая, хотя по значению ей надлежало иметь достаточный возраст и быть одной из наиболее полно разработанной в водной радиоэкологии.

На симпозиуме работы такого направления посвящены действию радионуклидов на кровь рыб (Шерстнев, Васильев) и на развитие икры (Иванов).

К важнейшим проблемам данной области радиоэкологии относятся: поиски легко уязвимых для излучений звеньев в биологической структуре гидросферы, наиболее чувствительных видов (их стадий развития) и биоценозов водных организмов, выявление значения естественной радиоактивности (особенно в радиоактивных зонах) в жизни гидробионтов и их биоценозов, изучение стимулирующего и поражающего влияния малых доз ионизирующих излучений, закономерностей лучевого поражения гидробионтов (генетические и соматические нарушения).

Действие радионуклидов на популяции и биоценозы. Это, пожалуй, наиболее сложный, ответственный и вместе с тем наименее разработанный раздел радиоэкологии (например, работы Е. А. Тимофеевой-Ресовской). Большая комплексная проблема возникает для познания закономерностей изменения структуры биоценозов водных организмов под действием радиоэкологического фактора. Эта проблема тесно связана с задачами по охране природы и ее ресурсов.

---

The symposium deals with different aspects of the ecology of aquatic organisms.

The paper of V. G. Bogorov and L. A. Zenkevich «The biological structure of the ocean» summarises the results of comprehensive investigations of the productivity of the ocean and the patterns of distribution of oceanic productive zones.

K. V. Beklemishev in his paper «Ecological bases of a biogeography of the pelagial» considers the distribution of plankton and the system of circulation in the ocean and comes to the conclusion that biogeographical classification should be applied to 1) basic gyres with primary associations 2) neutral zones with distant neretic associations and 3) transition zones with secondary associations.

The paper of V. A. Vashnov «Plankton and water masses» is devoted to the study of criteria necessary for a precise determination of the pelagic biogeographical boundaries of areas of breeding, drift and sterile distribution of plankton organisms.

M. E. Vinogradov in the paper «Vertical distribution of oceanic zooplankton» analyses the dependence of qualitative development, morphological features and taxonomic isolation of deep-sea fauna on the amount of food brought from the upper water layers.

M. N. Sokolova and A. A. Neyman in the paper «Trophic groupings of bottom fauna and the patterns of their distribution in the ocean» show the relation of the trophic structure of the benthos (relationships of trophic groupings) to the productivity of waters and rate of sedimentation.

N. V. Kordé in the paper «The construction of a single typological system of lakes on a genetic basis» describes the essential indices necessary for a comparison of the past and present states of water bodies.

In his paper «Cybernetic and energetic approach to problems of biocenology», B. Ja. Vilenkin analyses the dependence of the stability of a system on its structure and the principles of energy transfer within the system.

B. G. J o g a n s e n in the paper «Some problems of hydrobiocenology» discusses the relationship between biocenosis and biotope and the use of the term biogeocenosis in hydrobiology.

G. V. N i k o l s k y in the paper «On the theory of the dynamics of the populations of aquatic organisms» considers the essential factors which influence the abundance of aquatic organisms and the problems associated with the effect of man's activity on the structure of the populations.

K. A. G u s e v a and V. A. E k z e r z e v in the paper «The formation of phytoplankton and higher aquatic vegetation in flatland reservoirs» consider the processes of the formation of phytoplankton and higher vegetation during the settling of a reservoir.

F. D. M o r d u k h a i - B o l t o v s k o y and N. A. D z i u b a n in the paper «The formation of invertebrate fauna in large reservoirs» emphasizes the importance of a detailed study of biological turnover in reservoirs for an understanding of the specific features of productivity in reservoirs.

I. V. S h a r o n o v in the paper «The formation of ichthyofauna in reservoirs» discusses the measures which are needed to increase the productivity of the basins.

A. M. A l m a s o v, V. I. V l a d i m i r o v and Ja. Ja. Z e e b in the paper «Changes of regime and the natural reproduction of fish stocks in the Dnieper under conditions of regulated flow» discuss the changes wrought in the regime and ichthyofauna of the Dnieper and the measures necessary to maintain its fish resources.

In the paper of A. G. M a r k o s y a n «Some effects of the lowering of the level of lake Sevan on its regime» data are given on the state of the hydrofauna and hydroflora of the lake after a lowering of its level and a prognosis of their state after a stabilisation of the level.

Ya. H r b a c e k in the paper «Some results of hydrobiological research work in reservoirs and ponds» discusses the relation between productivity and pollution in ponds and reservoirs.

R. K l e k o w s k i and E. A. S h u s h k i n a in the paper «The energetic balance of *Macrocyclops albidus* during the period of its development» discuss the problem of energy transformation in a body of water.

N. B o t n a r i u c and P. A l b u in the paper «To the biology of *Cricotopus silvestris* (Diptera, Chironomidae) as a rice pest» discuss the damage done by the larvae at different stages of development.

B. C z e c z u g a in the paper «To the ecology of *Tendipe annularius* Meig» describes the changes in hemoglobin and glycogen content in larvae at different concentrations of oxygen in the water.

Z. K a j a k in the paper «Importance of food for Chironomidae in the profundal of lakes» describes the effect of the abundance and

composition of food and the presence of predators on the larval populations of chironomids.

In the paper «Activity of marine fishes and concentration of hemoglobin» S. Gelineo discusses the dependence of Hb content in the blood of fishes on the activity of their locomotion and some hydrological characteristics.

W. Schlumberger in the paper «Determination of salt tolerance in the pike (*Esox lucius*) using  $\text{Na}^{22}$ » describes an investigation on the accumulation and evacuation of Na ions in media of different salinity.

The following symposia are reviewed:

1) «Primary production of aquatic animals (methods of investigation and results of their application)» by G. G. Vinberg and O. I. Koblenz-Mishke.

2) «Dynamics of populations of commercial and food organisms and problems of biogenology» L. S. Berdichevsky, B. G. Jorgensen and T. S. Rass.

3) «Biological regime of rivers and reservoirs» P. L. Pirozhnikov.

4) «Radioecology of aquatic animals» R. C. Polikarpov.

В. Г. Богоров и Л. А. Зенкевич. Биологическая структура океана	3
К. В. Беклемишев. Экологические основы биогеографии пелагиали	14
В. А. Яшнов. Планктон и водные массы	24
М. Е. Виноградов. Вертикальное распределение океанического зоопланктона	31
М. Н. Соколова и А. А. Шейман. Трофические группировки донной фауны и закономерности их распределения в океане	42
Г. Г. Винберг и О. И. Кобленц-Мишке. Проблемы первичной продукции водоемов	50
Н. В. Кордэ. О построении единой типологической системы озер на генетической основе	62
Б. Я. Вилленкин. Кибернетический и энергетический подход к проблемам биоэкологии	68
Б. Г. Иогансен. Некоторые вопросы гидробиоценологии	77
Г. В. Николаевский. О теории динамики численности популяций водных организмов	83
К. А. Гусева и В. А. Экзерцев. Формирование фитопланктона и высшей водной растительности в равнинных водохранилищах	92
Ф. Д. Мордухай-Болтовской и Н. А. Дзюбан. Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ	98
И. В. Шаронов. Формирование ихтиофауны водохранилищ	103
А. М. Алмазов, В. И. Владимиров, Я. Я. Цееб. Изменение режима и естественного воспроизводства рыбных запасов Днепра в условиях зарегулированного стока	110
А. Г. Маркосян. Некоторые итоги влияния сброса озера Севан на его режим	119
Я. Грбачек. Некоторые результаты гидробиологических работ на водохранилищах и прудах	123
Р. Клековский и Э. А. Шушкина. Энергетический баланс Macrocyclus albidus (Jur.) в период его развития	125
Н. Ботнарюк и П. Албу. К изучению биологии <i>Cricotopus silvestris</i> Fabr. (Diptera, Chironomidae) как вредителя риса	137
Б. Чечуга. К экологии <i>Tendipes annularius</i> Meig	141
Зднслав Каяк. Значение корма для личинок хирономид в профундали озер	147
Ст. Джеллинео. Активность морских рыб и концентрация гемоглобина у них	155

В. Шлюмбергер. Определение солеустойчивости щуки ( <i>Esox lucius</i> ) с помощью $\text{Na}^{22}$ . . . . .	161
Г. Г. Вниберг и О. И. Кобленц-Мишке. Обзор симпозиума «Первичная продукция и продукция водных животных (методы изучения и результаты применения)» . . . . .	168
Л. С. Бердичевский, Б. Г. Поганец, Т. С. Расс. Обзор симпозиума «Динамика численности промысловых и кормовых организмов и вопросы биоценологии» . . . . .	187
И. Л. Пирожников. Обзор симпозиума «Биологический режим рек и водохранилищ» . . . . .	197
Г. Г. Полыкариков. Обзор симпозиума «Радиоэкология водных организмов» . . . . .	203

Bogorov V. G. and Zenkevich L. A. The biological structure of the ocean . . . . .	3
Beklemishev K. V. Ecological bases of a biogeography of the pelagial . . . . .	14
Yashnov V. A. Plankton and water masses . . . . .	24
Vinogradov M. E. Vertical distribution of oceanic zooplankton . . . . .	31
Sokolova M. N. and Neyman A. A. Trophic groupings of bottom fauna and the patterns of their distribution in the ocean . . . . .	42
Vinberg G. G. and Koblenz-Mishke O. I. The problem of primary production in water bodies . . . . .	50
Kordé N. V. The construction of a single typological system of lakes on a genetic basis . . . . .	62
Vilenkin B. Ya. Cybernetic and energetic approach to problems of biocenology . . . . .	68
Jorgensen B. G. Some problems of hydrobiocenology . . . . .	77
Nikolsky G. V. On the theory of the dynamics of populations of aquatic animals . . . . .	83
Guseva K. A. and Ekserzev V. A. The formation of phytoplankton and higher aquatic plants in flatland reservoirs . . . . .	92
Mordukhay-Bolotovskoy F. D. and Dzuban N. A. The formation of invertebrate fauna in large reservoirs . . . . .	98
Sharonov I. V. The formation of ichthyofauna in reservoirs . . . . .	103
Almazov A. M., Vladimirov V. I., Zeeb Ya. Ya. Changes of regime and the natural reproduction of fish stocks in the Dnieper under conditions of regulated flow . . . . .	110
Markosian A. G. Some effects of the lowering of the level of lake Sevan on its regime . . . . .	119
Hrbacek Ya. Some results of hydrobiological research work in reservoirs and ponds . . . . .	123
Klekowski R. and Shushkina Z. A. The energetic balance of <i>Macrocyclops albidus</i> (Jur.) during the period of its development . . . . .	125
Botnariuc N. and Albu I. To the biology of <i>Cricotopus silvestris</i> Fabr. (Diptera, Chironomidae) as a rice pest . . . . .	137
Czeczuga B. To the ecology of <i>Tendipes annularius</i> Meig . . . . .	141
Kajak Z. Importance of food for Chironomidae in the profundal of lakes . . . . .	147
Gelineo S. Activity of marine fishes and concentration of hemoglobin . . . . .	155
Schlumpberger V. Determination of salt tolerance in the pike ( <i>Esox lucius</i> ) using Na <sup>22</sup> . . . . .	161