

АННУАРИЙ НАУК СССР

АКАДЕМИК  
С.А. ЗЕРНОВ

ОБЩАЯ  
ГИДРОБИОЛОГИЯ







АКАДЕМИЯ НАУК СССР

АКАДЕМИК  
С.А.ЗЕРНОВ

ОБЩАЯ  
ГИДРОБИОЛОГИЯ

ВТОРОЕ  
ИЗДАНИЕ



---

ИЗДАТЕЛЬСТВО  
АКАДЕМИИ НАУК СССР  
МОСКВА 1949 ЛЕНИНГРАД

Ответственный редактор акад. *Е. Н. Павловский*  
Редактор проф. *В. И. Жадин*



3552

## ОТ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ

Книга покойного академика С. А. Зернова «Общая гидробиология», рассматривающая взаимоотношения между водными организмами и всей окружающей их живой и мертвой средой, не только заполняет собой пробел в учебной литературе, но и дает сжатое изложение современного состояния гидробиологии, этой сравнительно молодой и быстро развивающейся науки. Подобного рода руководств до настоящего времени не имелось ни в нашей, ни в иностранной литературе.

Для нашей страны, исключительно богатой морскими и пресными водами, с ее колоссальными рыбными ресурсами, только изучение во всей полноте жизни, населяющей воду, и всех определяющих водную жизнь факторов может лечь в основу рационального использования естественных производительных сил водоемов. В силу этого книга С. А. Зернова представляет собой незаменимое пособие не только для студента-вузовца, но и для ряда лиц, практически или теоретически работающих в самых разнообразных направлениях по изучению морских и пресноводных водоемов.

Второе издание «Общей гидробиологии» отличается от первого целым рядом вставок и исправлений. Наибольшее внимание Сергей Алексеевич уделил переделке одиннадцатой главы. Для нее он заново написал разделы о биологической продуктивности Балтийского, Азовского и Каспийского морей, об особенностях жизни в тропических водоемах, о биологии болот, рек и водохранилищ. В эту же главу им включены некоторые сведения из других глав книги.

Редакционная коллегия не считала себя вправе вносить какие-либо существенные изменения в книгу и лишь продолжила работу автора по фактическому исправлению отдельных мест. Так, в главе первой были дополнены сведения о роли водного населения в медицинском отношении, написанные акад. Е. Н. Павловским, в главу седьмую, по просьбе редакционной коллегии, исправления внесены проф. С. Н. Скадовским, который добавил сюда и краткие данные об окислительно-восстановительном потенциале. Более мелкие исправления были сделаны и в других главах книги. «Указатель литературы» увеличен почти вдвое и, согласно авторским замечаниям, пополнен рядом работ, которые могут быть полезны читателям при их самостоятельной работе.

Акад. Е. Н. Павловский  
Акад. Л. С. Берг  
Проф. Е. Ф. Гурьянова  
Проф. В. И. Жадин



## ГЛАВА ПЕРВАЯ

### ВОЗНИКНОВЕНИЕ, ЗАДАЧИ И РАБОТА ГИДРОБИОЛОГИИ

#### 1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ И СОДЕРЖАНИЕ ГИДРОБИОЛОГИИ

Гидробиология (от греческих слов *hydro*—вода, *bios*—жизнь, *logos*—слово) в настоящий момент ее развития может быть определена как наука, изучающая причинную связь и взаимоотношения между водными организмами и окружающей их средой, как живой, так и мертвой.

Под водными организмами, или гидробионтами, подразумеваются все живущие в воде существа: животные, растения и бактерии. Мертвая среда—это водный бассейн со всеми особенностями и физико-химическими свойствами его дна, воды и водосборной площади. Живая среда—это окружающие данный организм другие организмы.

Ангитезой гидробиологии является, вернее—должна еще явиться, аэробология—наука, трактующая в том же разрезе жизнь организмов, окруженных воздухом, обычно называемых наземными. Изучение гидробиологических вопросов специально в отношении пресноводных бассейнов может быть выделено как лимнологи́я, а в отношении морей и океанов—как океанобиология. Под терминами же лимнология и океанология надо понимать совокупность всех вопросов по естественно-историческому и физико-математическому изучению пресных вод, с одной стороны, морей и океанов—с другой. Практически гидробиологи и работают обычно в той или иной из этих областей. Однако в предлагаемом курсе, посвященном преимущественно изучению взаимоотношений между гидробионтами и факторами среды, нет никаких оснований проводить это разделение.

В центре внимания гидробиологии в настоящий момент стоят три понятия: 1) водный организм, 2) сообщество, или биоценоз, водных организмов и 3) тип водного бассейна. Эти три понятия ряд авторов понимает как три ступени изучения и работы: первая—водный организм—идиографическая ступень; вторая—из ряда водных организмов составляется биоценоз—ценографическая ступень; третья—из ряда биоценозов составляется жизнь бассейна—лимнологическая или соответственно океанологическая ступень.

И водный организм и сообщество водных организмов гидробиология трактует с точки зрения их взаимоотношений с водной средой; о взаимоотношениях говорится потому, что не только организм и биоценоз зависят от водной среды, но и водная среда от них. Так, например, основная масса морских организмов может жить только в воде с соленостью около 35‰, причем состав солей строго определен и постоянен; однако сама эта соленость в самой основе своей зависит от населяющих море организмов. Многие организмы извлекают из моря для построения своих скелетов  $Ca$ ,  $Si$  и ряд других элементов. После смерти этих организмов скелеты их частью растворяются в воде, но в основной своей массе они откладываются на дне морей.

Соли, из которых построены скелеты, оказываются извлеченными из морской воды, и понятно поэтому, что без организмов соленость моря была бы выше и иной по процентному составу своих солей.

Третьим основным понятием в гидробиологии является тип водного бассейна. Типы эти определяются главным образом органической производительностью и всем круговоротом веществ, протекающим более или менее одинаково во всем ряде бассейнов, относящихся к данному типу.

Гидробиология стремится прояснить учет всего круговорота жизни бассейна, начиная с основной пищи — зеленых и других растений, и через ряд этапов, через пищевые ряды, ряды поедания одних организмов другими, доводит его до рыб и человека; учитываются при этом все процессы размножения, поедания, смерти и разложения. Иначе говоря, при этом выясняется, в каком отношении стоят друг к другу все биологические свойства данного бассейна, с одной стороны, и все его гидрографические и гидрогеографические особенности, — с другой.

В озерах так называемого олиготрофного типа, с малой производительностью растительного планктона, почти все отмершие организмы целиком разлагаются, целиком минерализуются, и круговорот жизни в олиготрофных бассейнах есть процесс почти нацело обратимый; за счет неорганических веществ появляются растения, растениями питаются животные, животные и растения умирают и целиком распадаются на неорганические соединения; из последних снова слагаются растения, затем снова животные, и т. д. В озерах другого, эвтрофного типа, при богатом растительном планктоне, целиком разлагается только часть отмерших организмов; значительная часть органического вещества в том или ином виде отлагается на дне озера (сапронель, гиттия); круговорот жизни в эвтрофных озерах обратим только отчасти. Наконец в дистрофных торфяных озерах, с кислой водой, отмершее органическое вещество почти не разлагается, и круговорот жизни в них почти необратим. Эти основные типы связаны в природе рядом переходов, выявление которых является одной из ближайших задач гидробиологии.

Схематически основы всего вышесказанного можно изобразить следующим образом:



В соответствии с тем определением гидробиологии, которое было дано выше, исследовательская работа в области гидробиологии разветвляется прежде всего по двум основным направлениям — хронологическому и экологическому. В применении к гидробиологии задача хронологии — изучение распределения в пространстве водных организмов, сообществ водных организмов и типов водных бассейнов; задача же экологии — изучение приспособления водных организмов к окружающей среде.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Тинеманн полагает, что распределение водных животных зависит от трех групп факторов: исторических, топографических и экологических. Под топографическим фактором подразумеваются топографические границы, которых организм не может переступить; экологические факторы разделяются на физиографические и биоценогические.

Однако совершенно очевидно, что изучение всего того комплекса проблем, который возникает в гидробиологии в отношении трех ее основных единиц — водного организма, сообщества водных организмов и типа водного бассейна, не может быть проведено изолированно, вне связи с теми различными путями, по которым вообще работает в настоящее время биология. Важнейшие из этих путей (помимо двух указанных выше) — систематика, морфология, физиология, хронология (как одна из задач палеонтологии, заключающаяся в выяснении последовательности в появлении и смене организмов в истории земли) и эволюционное учение (включая в последнее и генетику). В применении специально к гидробиологии задача физиологии и морфологии, например, должна заключаться в выяснении тех специфических особенностей физиологии и морфологии водных организмов, которые определяются жизнью в воде; задача хронологии — в выяснении исторической последовательности, в которой шло развитие биоценозов и водных бассейнов того или иного типа, и т. п.

На многие из вышеуказанных путей гидробиология еще не вступила, поскольку она является наукой крайне молодой сравнительно с зоологией, ботаникой и прочими дисциплинами, на которых она базируется. Гидробиология как синтетическая наука могла, конечно, развиваться лишь после того, как ее базовые науки достигли определенной стадии развития.

## II. РАЗВИТИЕ ГИДРОБИОЛОГИИ И ЕЕ ПРИКЛАДНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

К образованию гидробиологии как самостоятельной науки привели три пути. Первый путь — падение рыболовства, сначала в пресных, а затем и морских водах, поскольку при современных орудиях лова оказывались исчерпанными даже пищевые запасы моря, которые прежде считались неисчерпаемыми. Второй путь — развитие морских и пресноводных биологических станций, которые сначала были основаны как подсобные учреждения для морфологических и эмбриологических работ, а затем уже в силу вещей должны были обратиться к гидробиологическому изучению водоемов. Наконец третий путь — загрязнение фабричными и городскими отбросами пресноводных, а за последнее время и морских водоемов. Морские биологические станции стали развиваться с семидесятых годов прошлого столетия; пресноводные — с девяностых; в Западной Европе рыболовство стало падать в пресных водах с пятидесятих, а в море — с семидесятих годов. Поэтому понятно и позднее обособление гидробиологии как теоретической науки, вызванной к существованию вышеуказанными, поздно проявившимися потребностями жизни.

Если считать моментом обособления науки появление специальных журналов, то такой датой для гидробиологии являются годы 1906 и 1908: в 1906 г. начал выходить «Archiv für Hydrobiologie» («Архив гидробиологии») под редакцией сначала Цахариаса, а затем Тинеманна, а в 1908 г. — «Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrologie» («Международное обозрение общей гидробиологии и гидрологии») под редакцией Вольтерека. «Русский гидробиологический журнал» стал выходить с 1921 г. под редакцией А. Л. Бенинга.

Физиографические факторы: а) гидрографические факторы — гидромеханика, гидравлика, гидрофизика (термика, оптика), гидрохимия; б) географо-геологические факторы — форма, расчленение, глубина, объем воды, географическое положение, высота, морфометрия, материнская порода.

Биоценогетические факторы: условия питания, размножения, дыхания, защиты.

В России лимнологическая ветвь гидробиологии возникла в период 1886—1893 гг., укрепилась в период 1893—1910 гг. и значительно развилась в период после 1910 г., когда начало работать по гидробиологии большое количество молодых ученых как в Москве и Петербурге, так и в провинции. После революции 1917 г. в СССР возник целый ряд новых учреждений, связанных с гидробиологией, и укрепилось и улучшилось положение старых. Приблизительно параллельно лимнологии развивалась в России и затем в СССР и океанология, но сводки по этому вопросу пока еще не имеется.

Пути, приведшие к развитию гидробиологии, можно описать несколько подробнее следующим образом.

### 1. Интересы рыболовства и количественное определение производительности морских и пресных вод

Человек начал питаться рыбой и другими пищевыми продуктами, даваемыми морем и пресными водами, с первых моментов своего возникновения на земле. Человек каменного века, как палеолитической, так и неолитической эпохи, несомненно был прежде всего охотником и рыболовом; выработанные им орудия рыболовства—гарпуны, крючки и сети,—мало меняясь в основных чертах своей конструкции, прошли через всю историю человечества вплоть до нашей эпохи. По берегам Дании до сих пор сохранились во многих местах кучи кухонных отходов неолитического человека; эти кучи размерами до 300 м длины, 50—60 м ширины и от 1 до 3 м высоты представляют собой целые плотины, сложенные из раковин съедобных моллюсков (устриц, сердцевидок и пр.), костей рыб, птиц и млекопитающих. У нас, в пределах СССР, на Оке были найдены подобные же кучи отходов из раковин пресноводных моллюсков, костей и кремневых орудий.

И в дальнейшем развитии истории человеческой культуры различные социально-экономические формации всегда были тесно связаны с более или менее обширными водными бассейнами. Египетская культура развилась вдоль по Нилу; ассиро-вавилонская или халдейская—по Тигру и Ефрату, китайская—по Хуан-хэ, финикийская и эллинистическая культуры расцвели по внутренним морям—Средиземному и Черному. С развитием эпохи торгового капитализма связан тот, уже далекий, период 1492—1522 гг., получивший название эпохи великих открытий, когда была открыта Америка и путь в Индию вокруг Африки и совершено первое кругосветное плавание. Таким образом, вода бесконечно долгое время оставалась в центре внимания человечества, и можно было бы думать, что гидробиология как наука о жизни в воде должна быть одной из древнейших наук. Этого, однако, не случилось, потому что сравнительно очень долго не замечалось (по крайней мере в Европе), чтобы количество рыбы и других продуктов, даваемых морем и пресными водами, уменьшилось настолько значительно, чтобы явилась необходимость бороться с этим уменьшением. Даже еще в 1899 г. серьезные ученые, как Мак Интош, утверждали, что запасы моря «неистощимы».

В определенных местах и в определенное время даже и теперь количество вылавливаемой рыбы является колоссальным. По кавказскому побережью Каспийского моря обычного типа большой невод за одну тоню дает до 200—250 т сельди. Современный рыболовный пароход, траулер, у нас в Баренцовом море, на Канинских банках, в среднем за несколько часов работы берет до 15 ц рыбы, а отдельные подъемы доходят до 60 ц.

Однако под влиянием деятельности человека вследствие общего усиленного перелова, вылова мальков и неполовозрелых особей, а также вслед-

ствие загрязнения вод отбросами все растущих городов, фабрик и заводов нормальная производительность бассейна в отношении рыбных продуктов понижается и может быть приведена к нулю. Насколько быстро современные орудия лова могут понизить количество вылавливаемой рыбы, показывает пример развития английского траулевого промысла в Баренцовом море. В 1906 г. англичанами было сделано 5 рейсов; через 6 лет, в 1911 г., число рейсов дошло до 306, а через следующие два года упало до 108 вследствие резкого уменьшения количества камбал — основной рыбы, за которой охотились эти траулеры. С начала девятидесятых годов траулеры стали покидать Северное и Ирландское моря, так как оказалось, что эти моря уже не в состоянии давать такого количества рыбы, какое они давали в период 1850—1880 гг. У нас показательным примером уменьшения количества рыбы вследствие перелова является Азовское море; уменьшение уловов осетровых, а также судаков и тарани началось в восьмидесятых годах, но еще в 1893 г. улов определялся в 90 тыс. т; через 17 лет, в 1910 г., он уменьшился более чем вдвое и составлял всего 35 тыс. т; за те же годы улов Черного моря пал с 46 до 10 тыс. т, т. е. уменьшился более чем вчетверо.

Оскудение рыбой вод Европейской России началось приблизительно с шестидесятых годов, с момента развития промышленности в центральной области и увеличения населения на юге. В Западной Европе процесс этот начался еще раньше. В общем можно сказать, что в Европе уменьшение рыбных запасов в пресных водах стало чувствоваться с пятидесятых, а в морских водах — с семидесятых годов прошлого столетия.

С того момента, когда частью совершившееся, частью грозящее уменьшение рыбных запасов стало несомненным фактом, понадобились сведения о нормальной производительности водных бассейнов, о количестве живущей и могущей жить в них рыбы и прочие материалы, которые могли быть получены только в результате специальных научных исследований.

Первые ответы на эти вопросы были получены в 1877 г., когда с помощью специальной конусной сетки для вертикального лова плавающих в море яиц камбал и трески было установлено, что за период икрометания в Экернфердской бухте Кильского залива таких яиц под 1 м<sup>2</sup> поверхности моря имеется в среднем около 370 штук. Выловленная в той же бухте рыба, если бы она не была поймана, а могла бы размножиться, дала бы еще около 110 яиц под той же единицей поверхности моря. Сопоставляя 110 яиц неотложенных с 370 яйцами отложенными, можно сказать, что человек вылавливает ежегодно в этой бухте около одной четверти и быть может до половины всей половозрелой камбалы и трески.

Таким образом в первые в отношении количества рыбных запасов моря вместо голословных заявлений о его неисчерпаемых богатствах, с одной стороны, и жалоб на гибель рыболовства вследствие перелова — с другой, были даны цифры, основанные на фактических наблюдениях.

Определение количества плавающих в море рыбных яиц побудило ученых пойти дальше и обратить внимание на пищу и первоисточники пищи для выходящих из яиц личинок рыб. Вертикальные ловы с помощью специальной конусной сетки из частого шелкового сита с входным отверстием определенного размера дали впервые возможность количественного определения планктона (термин Виктора Гензена), т. е. населения толщи воды, в основе микроскопически малого, состоящего из водорослей, ракообразных и других организмов, не связанных с дном бассейна.

Тот же 1887 г. явился началом новой эпохи в исследовании как моря, так и пресных вод. Ученые обращают внимание на то, что первоисточником органиче-

ской пищи в морях и пресных водах являются водные растения, особенно водоросли; они при содействии солнечной энергии образуют органическое вещество из солей и газов, растворенных в воде. Водорослями питаются ракообразные, служащие основной пищей многих плавающих рыбных мальков и части взрослых рыб, как сельди, макрель и др. Планктонный лов получается в виде осадка, объем которого можно измерить, взвесить и анализировать, и, зная столб воды, прошедшей через вертикально идущую сетку, можно определить количество планктона под 1 м<sup>2</sup> поверхности моря. Этими работами было положено начало количественного определения производительности моря; впервые было сделано нечто совершенно подобное тому, что уже давно применялось для обозначения и сравнения урожайности почвы агрономами, которые говорят об объемном или весовом количестве урожая на единицу (гектар или десятину) засеянной площади.

В 1896 г. вышли работы по пресноводному планктону, в которых те же идеи применяются к изучению пресных вод. Результаты исследований планктона показали очень скоро, что состав и количество планктона не одинаковы в различных частях моря, а в одной и той же части меняются в течение года. Причиной этого явления оказались местная разница и годовые изменения в физико-химических условиях воды, и таким образом была установлена безусловная необходимость вести биологические исследования водных бассейнов в тесной связи с физико-химическими. Эти работы подняли интерес к исследованию вод во всех государствах Европы; интересы рыболовства и надежда получить большие практические выгоды привели к организации в 1902 г. Международной комиссии по исследованию морей, в которой приняли участие 10 государств Европы и которая кроме чисто ихтиологических ведет и большие гидробиологические исследования, особенно в области изучения планктона. В состав этой Комиссии представителями от России вошли организатор Первой Каспийской экспедиции О. Гримм и крупный исследователь Баренцова, Белого, Азовского, Черного, Каспийского и Балтийского морей, глава и организатор русских морских научно-промысловых исследований Н. М. Книпович.

В вопросах о производительности бассейнов планктонные работы очень долго занимали первенствующее место. Однако во втором десятилетии XX в. стала ясна громадная роль в этом деле и донных гидробионтов. В 1909 г. был изобретен специальный прибор — дночерпатель для количественного определения донной фауны. Дночерпатель вырезает со дна бассейна определенную площадь грунта со всем его населением. Ряд взятых проб может дать весьма точный материал по вопросу о количественном и качественном составе придонного населения всякого бассейна.

Методика количественного учета водной фауны и флоры дала в руки исследователей водных бассейнов возможность учета всего населения воды — не только пассивно передвигающегося планктона, но и организмов, связанных с дном и активно плавающих. Понятно, конечно, насколько такой учет важен для ведения водного хозяйства.

Все другие вопросы изучения и использования рыбных богатств — подсчет пищевых запасов для рыбы, изменение рыбных запасов и рыбного населения в желательном направлении, акклиматизация той или иной породы, изучение естественно-исторических причин уменьшения рыболовства и пр., — все это опирается в материалы, даваемые гидробиологией, которая может понять и подсчитать весь баланс жизни водоема. Русские ученые разработали теорию количественного учета и учение о биоло-

гической продуктивности водоемов как для морских (Л. А. Зенкевич, В. А. Яшнов, В. Г. Богоров и др.), так и для пресных вод (Е. В. Борущий, В. М. Рылов, В. И. Жадин и др.) и дали сравнительную оценку производительных сил наших северных и южных морей и наиболее важных в промысловом отношении пресных водоемов.

Гидробиология необходима и для работ по культурному рыбному хозяйству. В настоящее время выдвинулся вопрос об органическом и неорганическом удобрении воды прудов. Удобрение может вдвое и втрое повысить количество получаемой рыбы; здесь работа гидробиолога становится совершенно аналогичной работе ботаника-агронома по изучению роли удобрения полей. По всем этим вопросам гидробиологам предстоит еще огромная работа; у нас в СССР плохо изучены, например, дальневосточные моря.

## 2. Развитие гидробиологических (биологических) станций

Под влиянием работы Дарвина «О происхождении видов», вышедшей в 1859 г., зоологи стали усиленно заниматься анатоми-эмбриологическими



Рис. 1. Морская биологическая станция в Севастополе, основанная в 1871 г., первая на земном шаре (ныне находится в системе Академии Наук СССР).

исследованиями, надеясь здесь найти решение вопросов, выдвинутых эволюционным учением. Море по богатству и разнообразию населяющих его типов представляет для таких работ сравнительно с сушей гораздо больше материала, но собирание последнего бывает часто весьма затруднительным. Это обстоятельство вызвало организацию морских, а затем и пресноводных зоологических и биологических станций.

Гидробиологические (биологические) станции представляют собой более или менее обширные здания на берегу морей или пресноводных бассейнов, имеющие опытный персонал как научный, так и технический, приборы и инструменты для изучения и собирания водных организмов, суда и лодки, лабораторные, а часто и публичные аквариумы, библиотеку и наконец лаборатории, рабочие столы, а часто и жилые помещения как для персонала, так и для приезжих ученых и студентов. Некоторые станции устраиваются подвижными, в виде барок, реже переносных домов.

По своей установке гидробиологические станции бывают весьма разного характера; одни из них работают в основном почти только над вопро-

сами анатомии, гистологии, эмбриологии и физиологии водных организмов, как Неаполитанская; другие имеют ту же основную установку, но ведут и гидробиологические работы более специфического характера, нередко преследуя и педагогические цели, иногда являясь как бы отделениями

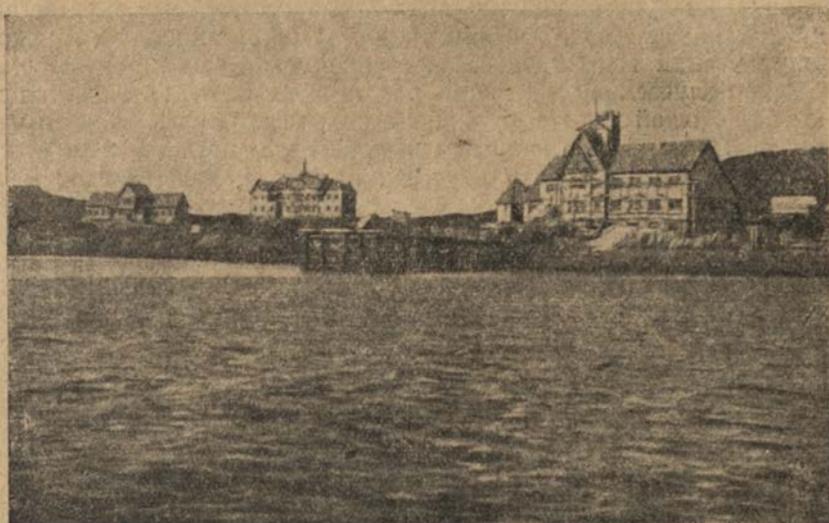


Рис. 2. Мурманская биологическая станция в Дальних Зеленцах.

университетских лабораторий. Наши биологические станции — Севастопольская, Мурманская и др. — представляют собою комплексные научно-исследовательские учреждения с летними практикумами для студентов.



Рис. 3. Зоологическая станция в Неаполе.

Третьего типа станции являются в основе прикладными, созданными преимущественно в интересах рыбного хозяйства, как, например, играющая большую роль в развитии американского рыбного хозяйства и находящаяся в ведении Рыбного бюро (Bureau of Fisheries) станция в Вудс-Голе (Woods Hole, Mass.) в США или рыбохозяйственные станции Всесоюз-

ных Институтов рыбного хозяйства морского и озерно-речного в Астрахани, Саратове, Аральске, Красноярске и других городах СССР.

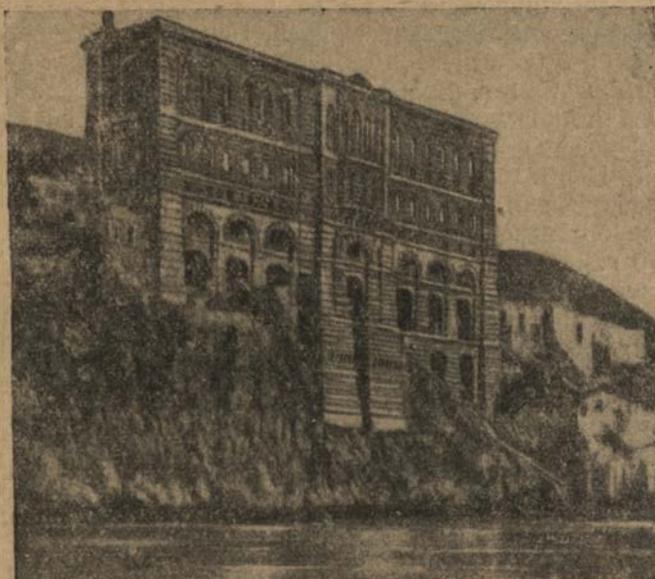


Рис. 4. Океанографический институт в Монако.

Лица, занимавшиеся на станциях, конечно, не могли не обратить внимания на связь водных организмов с окружающей средой; даже простое собиране водных животных и растений для анатомо-эмбриологических работ посто-



Рис. 5. Лаборатория Морского биологического общества в Плимуте (Англия).

янно показывало, что определенных животных можно найти только в определенном месте и на определенном грунте, что половые продукты развиваются у них только в определенное время года, и т. д.; одним словом, что вся жизнь гидробионтов проходит закономерно в связи с окружающей сре-

дой. Поэтому понятно, что биологические станции можно и следует считать одним из русел, именно в т о р ы м, приведших к созданию гидробиологии.

Устройство морских станций определено приурочивается к началу семидесятых годов, к эпохе, когда в разных странах начали работать комиссии по научному исследованию морей. Первая в мире морская биологическая станция была основана вторым съездом русских естествоиспытателей и врачей в 1871 г. на Черном море (ныне Севастопольская биологическая станция Академии Наук СССР). Из наших биологических станций это наиболее хорошо организованная и приспособленная для морских исследований. В 1872 г. была основана Дорном зоологическая станция в Неаполе, работающая и в настоящее время. Первая морская американская станция была организована А. Агассизом в Ньюпорте (штат Род Айленд, США) в 1876 г.

В силу более легких условий работы на пресноводных бассейнах организация пресноводных станций началась на 20 лет позднее морских. Первая пресноводная постоянная станция была устроена Сахарисом на Плёнском озере в 1890 г., первая в России — проф. Зографом на Глубоком озере близ гор. Рузы (под Москвой) в 1891 г.

### 3. Биологический анализ питьевых и сточных вод

Развитие промышленности и спуск в воду сточных жидкостей повлекли за собой загрязнение рек. Необходимость устранить и предотвратить те бедствия, к которым приводит это загрязнение, вызвала к жизни работы по биологическому анализу питьевых и сточных вод, которые и составили третий путь, приведший к созданию гидробиологии.

До середины XIX столетия господствовал тот взгляд, что очищение загрязненных городами и промышленными предприятиями рек если и происходит через большее или меньшее количество километров ниже источников загрязнения, то за счет осаждения и физико-химических процессов, развивающихся в воде. Только в 1869—1870 гг. А. Мюллер и Кон обратили внимание на громадную роль водных животных и растений в процессе самоочищения воды, и Кон впервые разделил воды на три группы по степени загрязнения, указав для каждой группы соответствующие ей организмы. Организмы данного типа постоянно живут в воде именно данной степени загрязнения и тем самым приводят воды высшего загрязнения к низшей степени, а воды низшей степени загрязнения к полному очищению. Кон выяснил громадную роль в этом процессе бактерий, но в конце концов совершенно ясно было установлено, что все вообще водные организмы являются водоочистителями. В разработке учения о сапробности и в санитарно-биологической оценке водоемов крупнейшее значение имели работы Я. Я. Никитинского, Г. И. Долгова, С. Н. Строганова и др. Стех пор изучение водных организмов в связи с вопросом о биологической оценке и очищении воды стало на твердую почву.

Колквитц и Марсон установили, что в процессе самоочищения рек можно отличить три фазы, соответствующие трем отрезкам, зонам загрязненной реки, с тремя основными группами гидробионтов: 1) зоне редукции органических соединений, населенной полисапробными организмами, 2) зоне начинающегося окисления, населенной мезосапробными, и наконец 3) зоне окончательного окисления, населенной олигосапробными организмами. Я. Я. Никитинский и Г. И. Долгов в составленном ими списке организмов — показателей различной степени загрязнения природных вод — приводят 941 вид животных и водорослей.

Гидробиология дает возможность скоро и верно оценивать качество воды, исходя из ее населения, и вместе с тем следить за санитарным со-

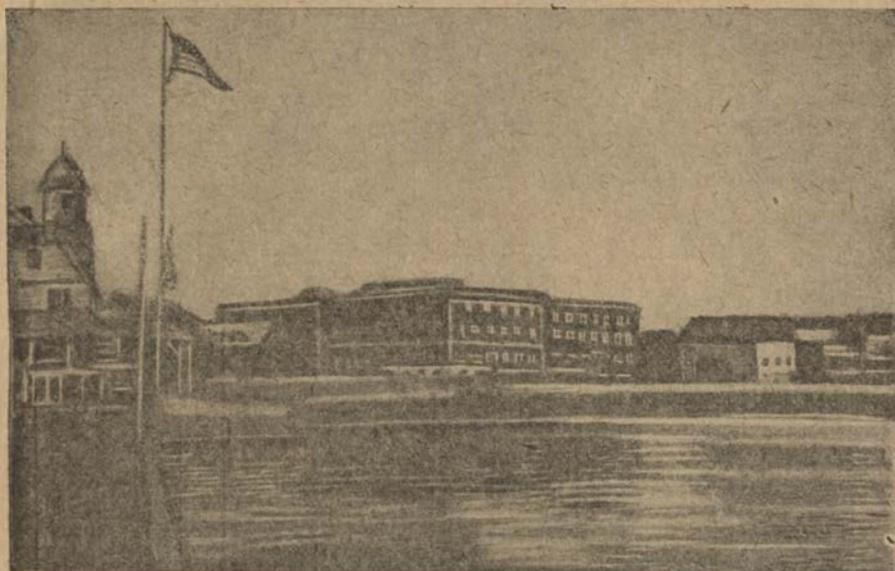


Рис. 6. Морская биологическая лаборатория в Вудс Голе (США), на лево —  
рыбная лаборатория.

стоянием бассейнов, водных сооружений, спускных вод и пр. В этих работах связь водного населения с окружающей средой и его роль в этой среде

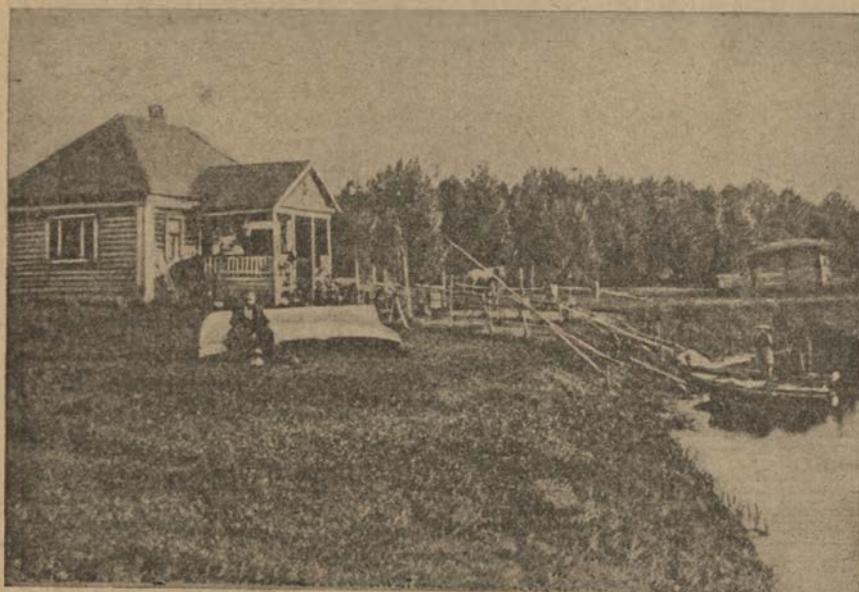


Рис. 7. Первая русская гидробиологическая пресноводная станция  
на Глубоком озере.

выступают с ясностью, не допускающей никаких сомнений, в силу чего и понятно, что этот путь является одним из главных путей, приведших к созданию гидробиологии.

Все три пути, толкавшие на изучение воды и ее населения, — интересы рыбного хозяйства, интересы биологической оценки воды и интересы дальнейшего обоснования эволюционного учения, — выявились, как мы видели, почти одновременно, около семидесятих годов прошлого века. Все они, руководясь каждый своими интересами, вели все к тому же изучению населения воды в связи со свойствами самой воды. Теоретическим синтезом этих устремлений и явилась гидробиология как наука о причинной связи и взаимоотношениях между водной средой и населяющими ее организмами. Понятным становится и ее позднее развитие, которое по дате появления первых гидробиоло-



Рис. 8. Пресноводная биологическая станция на озере Плён (Германия).

гических журналов мы приурочили выше к 1906—1908 гг. До этого времени не было ни теоретических, ни практических предпосылок для ее развития.

#### 4. Размах практических интересов, связанных с гидробиологией

По данным 1913 г. только промышленный улов 13 главнейших государств выразился в громадной сумме 560 млн. пудов (9 508 200 т), из которых на долю России пришлось 73 219 тыс. пудов (1 200 310 т) стоимостью 140 080 тыс. руб. Согласно Т. С. Рассу, мировой улов рыбы в 1936 г. составлял 17 млн. т. На долю СССР в 1937 г. приходилось 1.16 млн. т.

1200 тыс. т рыбы плюс ввозная рыба составляли в довоенное время 14.2% всей пищи животного происхождения, потреблявшейся населением России. Таковы абсолютные величины, показывающие, что в России, сухопутной в основном державе, роль рыбного хозяйства была для населения весьма существенна. Весьма существенной она остается и теперь в СССР. Что же касается питательности, то установлено, что свежая рыба равноценна нежирной говядине.

Многие водные организмы, как рыба (рыбий жир), моллюски и водоросли, содержат витамины. Треска, с ее печеночным жиром, богатым витамином А, отсутствие которого в пище обуславливает остановку роста, и антирахитным витамином D, получает эти витамины из водорослей, кото-

рыми непосредственно или посредственно через ряд других животных питаются организмы, служащие ей пищей. Мы оставляем в стороне целый ряд других пищевых и торговых продуктов, которые дает море.<sup>1</sup>

И с теоретической и с практической стороны одинаково интересно и важно сравнить величины тех площадей, с которых получается определенное количество говядины на земле и рыбы в воде. Установлено, что Северное море дает ежегодно 17 кг рыбы на гектар. Производительность (т. е. годовой прирост промысловой рыбы) Каспийского моря, если взять всю его площадь, равна 14 кг на гектар, а если считать только площадь мелководья до 50 м глубины, где живет основная масса его промысловых рыб, то 26 кг на гектар. Производительность наших северных и средне-

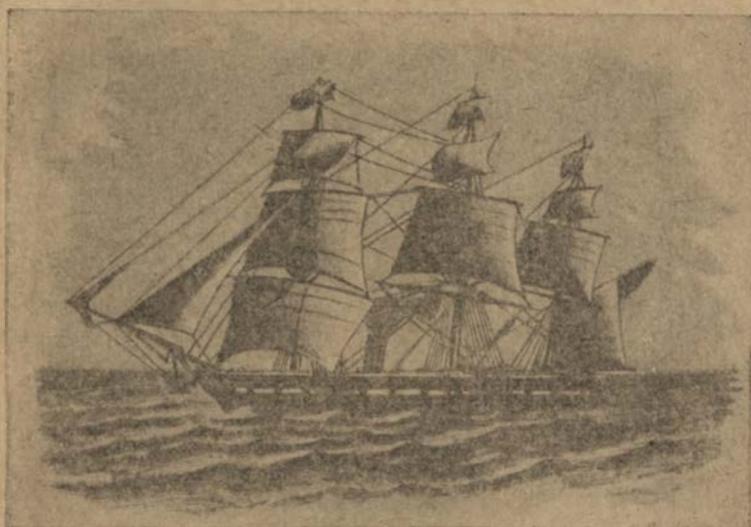


Рис. 9. «Челленджер», английский корабль, производивший круго светные гидробиологические исследования с 1872 по 1875 г

русских озер доходит в среднем до 40 кг на гектар; в тех же озерах, где кроме рыб, питающихся донными организмами, имеются и планктоноядные, как снеток и ряпушка, — до 96 кг. На юге Европейской части СССР рыбные пруды на черноземной почве при правильном хозяйстве дают производительность даже в 600 кг на гектар.

На земле, чтобы вырастить за 2.5—3 года корову в 290 кг, надо ей скормить до 2.3 т зерна, или около 7 т сена. Такое количество сена в среднерусских условиях получалось с 12 га некультивированного луга; земля дает сено каждый год, поэтому те же 7 т сена за три года давали 290 кг мяса, или 1 га естественного луга давал около 24 кг мяса в год. Расчет этот, конечно, приблизительный, но он ясно показывает, что естественный луг давал такую мясную продукцию на единицу площади, которая выражается цифрами того же порядка, что и ежегодная рыбная продуктивность Северного и Каспийского морей (24 кг на суше против 17 и 26 кг в море). Возделанная земля дает 83.5 кг говядины на гектар (Вибан); в культурных рыбоводных прудах обычно годовое получение мяса карпа составляет от 65 до 164 кг на гектар, а максимум производительности, как было указано выше, доходит и до 600 кг. Наивысшей производительностью на гектар в море приходится пока считать получение в условиях культуры 6 тыс. кг мяса моллюсков мидий (*Mytilus edulis*). Эту громадную производительность можно сравнить

<sup>1</sup> Шарпинский в своей книге «Новые объекты промысла» (М.—Л., 1932) дает обширную сводку данных по этому вопросу.

даже с урожаем хлебов, который колеблется, положим, от 640 кг (40 пудов) до 10 тыс. кг на гектар.

Отсюда ясно, что и в диком состоянии и в условиях культуры (аквакультуры) вода на единицу площади и в единицу времени может дать и часто дает то же количество мяса, что и суша.

То, что дает населению связанная с гидробиологией биологическая оценка питьевых и сточных вод, не поддается подсчету. В изученных районах по наличию в бассейнах определенных животных и растений и по их количеству можно сравнительно очень скоро сделать безошибочное заключение о степени загрязнения бассейна и пригодности его воды для питья,

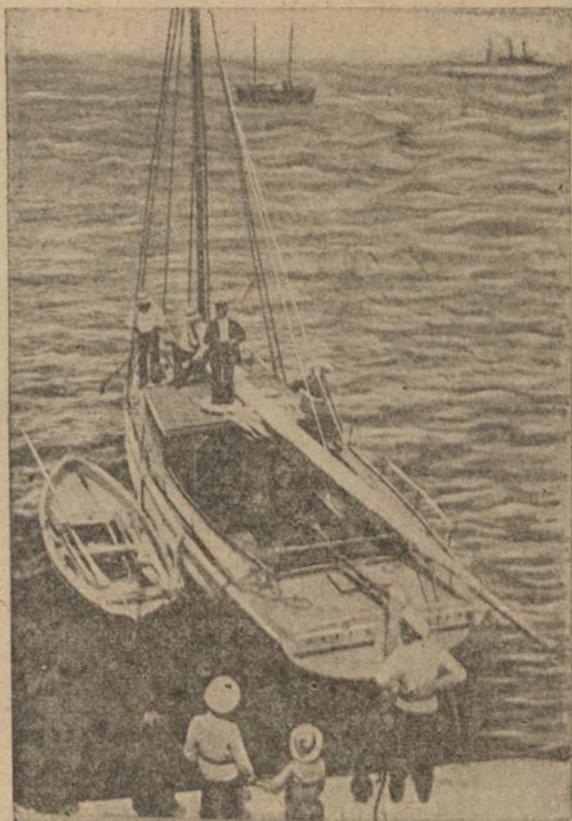


Рис. 10. «А. Ковалевский», на котором С. А. Зернов изучал биоценозы Черного моря у Севастополя в 1912 г.

даже не прибегая обязательно к химическому исследованию; поэтому гидробиологи всегда работают в составе исследовательских лабораторий при крупных водопроводных и канализационных установках. По степени органического загрязнения все бассейны разделяются теперь на следующие 4 группы: поли-, мезо-, олигосапробные (*sapros* — разложение), т. е. сильно, средне и мало загрязненные, и бассейны с совершенно чистой водой; соответствующие этим бассейнам организмы носят названия поли-, мезо- и олигосапробов, а обитатели совершенно не загрязненных вод носят название катаробионтов (*katharos* — чистый), или катаробиев.

Акад. Е. Н. Павловский следующим образом вкратце сформулировал по моей просьбе роль водного населения в медицинском отношении: «Вода может играть важную роль в деле заражения человека (и домашних живот-

ных) бактериальными болезнями и различными паразитами. При загрязнении водоемов фекалиями в воду могут попадать палочки брюшного тифа,

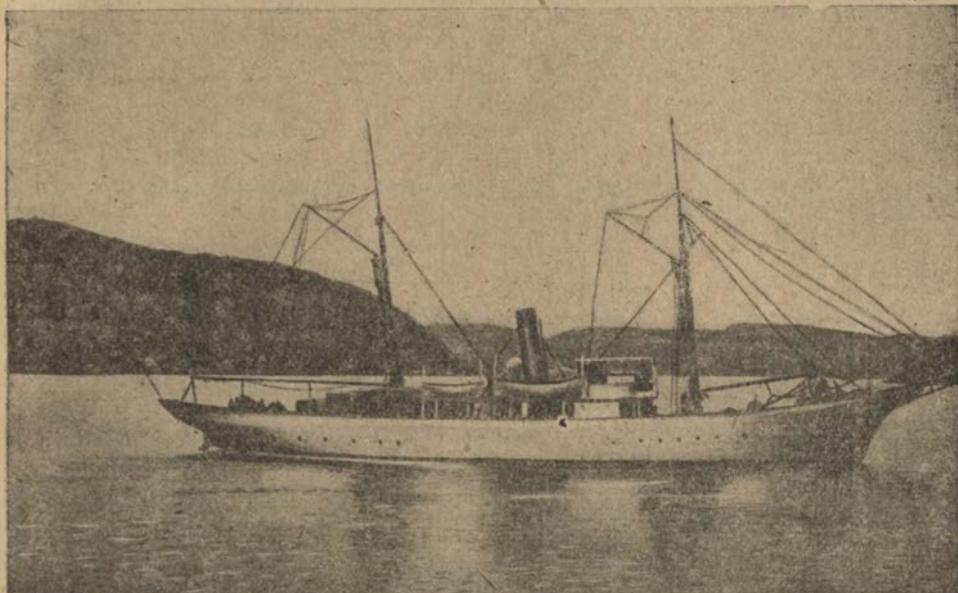


Рис. 11. «Мурман» (раньше «Андрей Первозванный»), судно Главного гидрографического управления (раньше Севастопольской научно-промысловой экспедиции).

паратифа А и В, холерный вибрион, палочки дизентерии и др. При пользовании неочищенной водой могут быстро развиваться различные эпидемии.



Рис. 12. «А. Ковалевский», судно Севастопольской биологической станции.

Значение очистки воды (водопровод, кипячение и др.) весьма велико. В эпидемию холеры 1892 г. в Гамбурге, где население пользовалось нефиль-

трованной водой из каналов Эльбы, заболеваемость в день достигла максимум 1075 человек; в то же время в пограничной с Гамбургом Альтоне с чистой водопроводной водой заболеваемость холерой не превышала в день 30 человек. Инфекционная желтуха, туляремия и сибирская язва также могут быть распространяемы водой. Многие микробы выдерживают длительное замораживание; поэтому заразные бактерии могут попадать на мясо, рыбу, устрицы и др. со льдом при перевозке или хранении. Из животных паразитов с загрязненной водой человек может получить цисты дизентерийной амёбы (и заболеть амёбиазом), различных жгутиковых и других простейших, а также яйца паразитических червей, заражение которыми происходит без участия промежуточных хозяев, именно: аскарид, власоглава (*Trichocephalus trichiurus*), остриц (*Enterobius vermicularis*), карликового цепenea (*Hymenolepis nana*) и др.

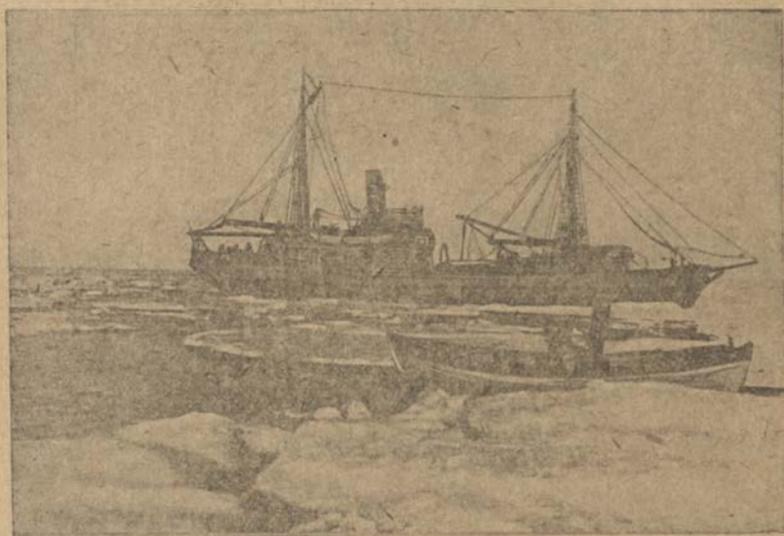


Рис. 13. «Персей», судно ГОИНА (ныне ВНИРО), у берегов Шнибергена в 1925 г.

«Кроме таких случайных соотношений, вода может служить нормальной средой обитания для некоторых стадий развития паразитических червей и для их промежуточных хозяев. Из яиц печеночной двуустки в воде выходит личинка, некоторое время плавающая свободно и затем вбуравливающаяся в промежуточного хозяина, которым является моллюск, прудовик малый (*Limnaea truncatula*). Выходящие из моллюсков церкарии двуустки инцистируются на водных растениях или на поверхности воды. С водой или сырой травой заливных лугов цисты проглатываются рогатым скотом или человеком, что ведет к заражению их печеночной двуусткой. В случаях с риштой (*Dracunculus mebinensis*, старая Бухара) заражение человека осуществляется проглатыванием с водой циклопов, в теле которых имеются личинки этой нематоды.

«В воде живут промежуточные хозяева различных глист, например лентеца широкого (*Diphyllobothrium latum*), — многие рыбы (щуки, ерши и др.), кошащей и китайской двуустки — рыбы. Заражение происходит при поедании сырой или полусырой рыбы. В воде обитают далее личинки (церкарии) раздельнополых двуусток (*Schistosomum*) на разных стадиях развития. Замечателен способ заражения этим паразитом: церкарии активно вбуравливаются в кожу купающегося человека, а также при стирке, умывании

и т. п., такие глисты обитают в тропических и субтропических странах. Наконец водоемы являются местом обитания личиночных форм различных наружных паразитов, питающихся кровью человека и животных, как, например, личинок малярийного комара (*Anopheles maculipennis*), различных *Culicinae*, а также мелких кровососущих двукрылых *Culicoides*, *Simulium* и др. С водой связаны в своем метаморфозе и многие слепни (*Tabanidae*).

«Таким образом, наличие подходящих водоемов обуславливает существование различных переносчиков возбудителей паразитарных, вирусных и

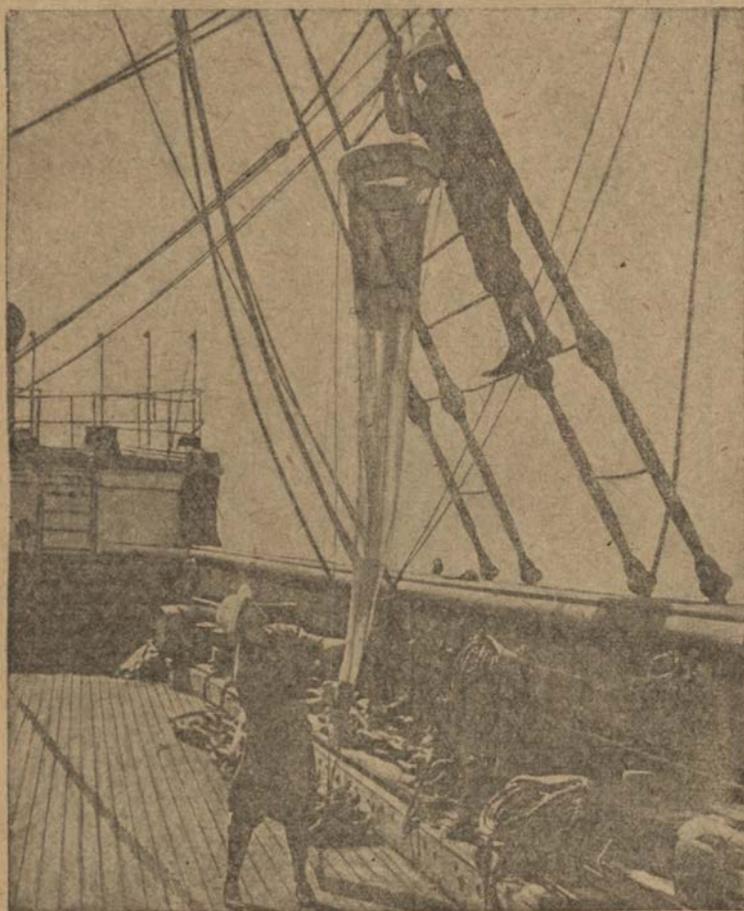


Рис. 14. Планктонная сеть Нансена.

бактериальных болезней: японского энцефалита, малярии человека, малярии птиц (переносчики — различные роды и виды комаров сем. *Culicidae*) и других болезней. Это обстоятельство имеет чрезвычайное значение в эпидемиологии трансмиссивных болезней, переносчики которых так или иначе связаны с водой.

«Изучение условий жизни переносчиков в водоемах является задачей практического значения, так как необходимо для понимания причин возможности существования или, наоборот, отсутствия насекомых-переносчиков в данном районе (рисовые поля, соленые источники и др.). С этим, естественно, связывается возможность наличия или, наоборот, отсутствия в соответственном месте передаваемой переносчиками болезни. Поэтому

моменты гидробиологического исследования все более и более входят в обиход цикла противомалерийных работ, тем более, что уничтожение личинок малярийных комаров в водоемах нефтяванием, парижской зеленью или различными косвенными способами является одним из существенных звеньев в деле борьбы с малярией.

«Вода, таким образом, играет многообразную и важную, прямую и косвенную роль в распространении различных болезней человека и животных; при этом вопросы предохранения от заражения через воду вызывают



Рис. 15. Трал Сигсби.

необходимость изучения воды и водоемов с точки зрения эпидемиологии, эпизоотологии и паразитологии. Для решения возникающих специальных вопросов необходимо использование различных гидробиологических методов. По этим же причинам гидробиология как наука тесно соприкасается с эпидемиологией и особенно с маляриологией».

Мы уже указывали выше, что путем удобрения рыбных прудов можно повысить их производительность втрое и более, т. е. получить вместо 100 кг рыбы 300 кг с гектара, — это в условиях культурного хозяйства. Но даже в условиях дикого (естественного) хозяйства путем изменения рыбного населения, а иной раз даже не изменяя его, можно достигнуть замечательных результатов. Конечно, прежде чем принимать какие-либо меры, необходимо

произвести самое подробное гидробиологическое исследование водоема; ведь только зная и понимая весь круговорот жизни от микроскопического зеленого растения — через ряд беспозвоночных организмов до рыбы, — можно надеяться вмешаться с успехом в этот круговорот и изменить его в желательную для нас сторону. Иначе, в лучшем случае, будет игра вслепую. Как пример удивительных хозяйственных успехов у нас в СССР можно привести разведение сига в озере Севан (Гокча) в Армении. В зиму 1924/25 г. туда было пущено около 5 млн. мальков сига лудоги (*Coregonus laveratus ludoga*) и чудского сига (*C. laveratus maeraenoides*).

Мальки эти прекрасно акклиматизировались и выросли, и уже с зимы 1928/29 г. новая для Севана рыба — сига — стала ловиться в полупромысловом количестве, до 4 ц в одну тону. Размножаться они стали с зимы 1927/28 г., т. е. на 3—4-м году жизни, в то время как на севере, основной своей родине, они размножаются только на 5—6-м году жизни. По размерам своего тела севанские половозрелые особи мало чем отличаются от размеров своих северных сородичей; иначе говоря, рост сига в Севане идет гораздо интенсивнее, чем на севере. Мальки сига в Севане до двух лет питаются планктоном (*Daphnia*, *Diaptomus* и *Cyclops*), затем переходят к питанию бокоплавами, но кроме них охотно едят еще двустворчаток (*Pisidium*) и особенно пиявок; личинок *Chironomus* (мотыль) сига берут немного. При долгом (до двухлетнего возраста) питании планктоном сига не являются конкурентами старому рыбному населению Севана, состоящему в основном из нескольких видов форелей; в питании же бокоплавами сига конкурируют с форелями, основной пищей которых являются именно бокоплавы.

Другим интересным примером является озеро Балхаш. В Балхаше живет масса личинок *Chironomus*, которые употреблялись местной рыбой сравнительно в небольшом количестве; когда туда попал сазан, он стал утилизировать этих *Chironomus* и размножился в громадном масштабе; в Балхаше появилась новая рыба в промысловом количестве. Дальнейшее углубление и расширение гидробиологических исследований откроют нам широчайшие перспективы и дадут возможность быть полными хозяевами в жизни водных бассейнов.

### III. МЕТОДИКА ГИДРОБИОЛОГИИ

#### 1. Методика и длительность опытов

Как наука синтетическая, гидробиология пользуется методами всех наук, на которых она базируется; специфическими можно признать методы и орудия для количественного подсчета водного населения; в качестве примера можно привести разного устройства планктонные сети, камеру Кольквитца для планктона и разные дночерпатели для количественного подсчета донной жизни. Гидробиологи широко используют промысловые орудия, как, например, паровые суда с рыболовным или видоизмененным тралом. Физико-химическая аппаратура является безусловной необходимостью для каждой гидробиологической лаборатории и станции.<sup>1</sup>

Поскольку гидробиологи не только наблюдают природу, сравнивая между собой жизнь и изменения организмов в разных бассейнах, но и производят соответствующие опыты над гидробионтами, они стоят перед теми же трудностями, что и все биологи в настоящее время; слишком кратковременна

<sup>1</sup> Описание методов, применяемых гидробиологами, дано в «Инструкции по биологическим исследованиям вод» под ред. К. М. Дерюгина, часть I — Биология морей, часть 2 — Биология материковых вод, Лгр., 1931, а также в «Стандартных методах исследования питевых и сточных вод», М., 1927 и книге В. М. Рылова «Краткое руководство к исследованию пресноводного планктона», Саратов, 1926. Остальные работы по методике приводятся ниже в указателе литературы.

обычная постановка опытов по вопросу о влиянии внешних условий, и Вольтерек совершенно правильно планировал на десятки лет свои опыты по возможному изменению одной расы *Daphnia* в бассейнах, расположенных в разных климатах. Необходимо иметь в виду, что вообще мы никогда не можем ограничиться изучением жизни водоемов в течение одного года и тем менее одного сезона, особенно в отношении явлений, имеющих количественный характер. На рис. 17 видны громадные колебания количества донной пищи рыб у берегов Дании в период 1917—1924 гг. На том же рисунке приведены и годовые колебания количества планктона в одном из французских озер за период 1895—1905 гг.

Фауна морей, как показывает накопившийся за много лет материал, не остается неизменной, а меняется из года в год. Данные по фауне вод Шот-

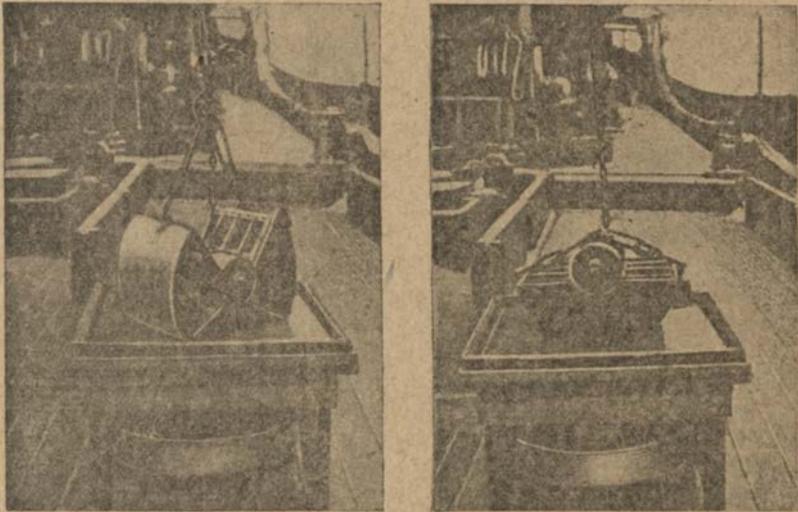


Рис. 16. Дночерпатель для сбора проб морского грунта, открытый (слева) и закрытый (справа).

ландии, Дании, Финляндии и, особенно, наблюдения наших советских исследователей показали, что изменения эти могут быть очень значительными и идут быстрыми темпами. Так, по наблюдениям К. М. Дерюгина (1924) и его учеников, фауна Баренцова моря сильно изменилась за период с 1909 по 1921 г. Ряд тепловодных североатлантических видов, принадлежащих к разным группам бентоса и планктона, крайняя северо-восточная граница распространения которых проходила в норвежских водах, появился в 1920—1921 гг. в Кольском заливе и на Кольском меридиане  $30^{\circ}30'E$ ; в последующие годы эти виды, увеличиваясь в числе и количестве, постепенно распространялись все дальше и дальше на восток и некоторые из них достигли меридиана Святого Носа и проникли даже в Белое море (скумбрия, морской окунь, *Nereis virens* и др.). В 1921 г. в прибрежном районе в Кольском заливе в массовом количестве были обнаружены такие, ранее отсутствовавшие здесь, тепловодные виды, как *Echinus esculentus* и *Ophiura albida* из иглокожих, *Acera bullata* и *Gibbula tumida* из *Gastropoda*, *Galvina farrani*, *Lamellidoris bilamellata*, *Cuthona* и др. из голожаберных моллюсков, морской таракан *Idothea baltica*, рак-отшельник *Pagurus bernhardus* и многие другие. В открытой части Баренцова моря появились и начали постепенно распространяться на восток и на север североатлантические формы иглокожих (*Brisaster fragilis*, *Psilaster andromeda*, *Ceramaster*), ракообраз-

ных (*Munida bamfia*, *Lithodes maja*), моллюсков (*Pecten tigrinus*) и др. и даже madreporовый коралл *Lophonelia* и многие другие — в бентосе и *Colozoon* и *Limacina retroversa* — в планктоне (Книпович, 1922; Дерюгин, 1924; Гурьянова, 1925, 1927; Танасийчук, 1928, и др.). Наблюдения эти продолжались сотрудниками ВНИРО и ПИПРО вплоть до 1938 г. и установили, что все это — формы, расселившиеся в Баренцовом море из Северной Атлантики. Процесс инвазии североатлантической фауны в Арктику продолжался вплоть до 1938 г.,

и внедряющаяся в Баренцово море тепловодная фауна сильно изменила арктическую фауну Баренцова моря, придав ей ясно выраженный более бореальный характер. Наряду с увеличением числа атлантических видов, шел процесс отмирания арктических форм (например *Cardium gröndlandicum*, *Stegocéphalus inflatus* и др.). В ряде биоценозов Кольского залива, описанных К. М. Дерюгиным по материалам 1900—1909 гг. (К. М. Дерюгин, 1915), руководящие арктические формы вымерли, и доминирование получили иммигранты из Северной Атлантики (В. И. Зацепин, 1947). Эти сильные изменения фауны Баренцова моря были связаны с сильным потеплением в Арктике, вызванным усилением на-пряжения Атлантического и Нордкапского течений (К. М. Дерюгин, 1924), связанным с усилением общей циркуляции атмосферы на земной поверхности (В. Ю. Визе). За какие-нибудь 30 лет фауна совершенно изменила свой внешний облик.

Другой пример быстрого изменения фауны дает нам Я. А. Бирштейн (1945), ряд лет проводивший исследования в Северном Каспии; он констатирует значительные годовые изменения и в качественном составе фауны, и в количественных соотношениях, и в биологии видов. За период с 1918 по 1935 г., по данным Бирштейна, фауна Северного Каспия находилась в относительно стабильном состоянии.

В 1935—1937 гг. наблюдались резкие изменения в составе и биомассах отдельных биоценозов.

Сравнение биомассы отдельных видов в Северном Каспии за 1935 и 1937 гг. с 1932 г. показывает, что эти изменения носят катастрофический характер. Так, биомасса *Dreissena caspia*, *Didacna protracta*, *Dikerogammarus haemobaphes* и др. уменьшилась более чем в 15 раз, биомасса *Dreissena polymorpha*,

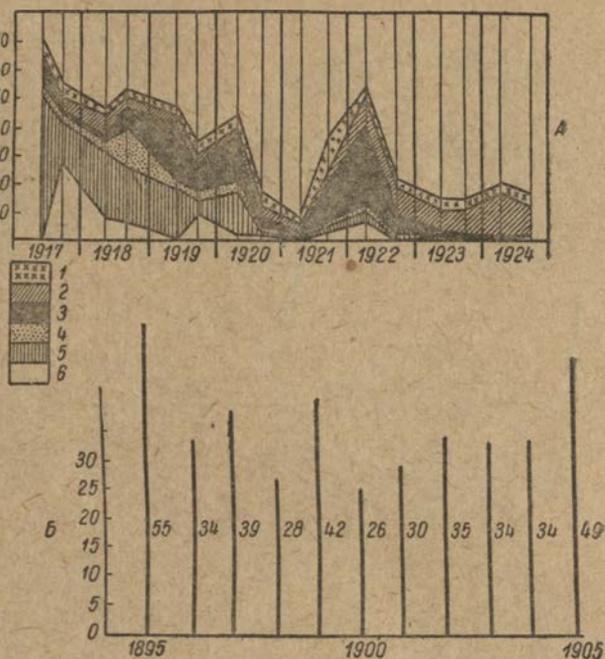


Рис. 17. А — колебание по годам донной пищи рыб, в граммах сырого веса на 1 м<sup>2</sup>, у берегов Дании за период 1917—1924 гг. в биоценозе *Macoma*. Б — годовые колебания планктона в озере Аннесу во Франции за период 1895—1905 гг.

1 — *Ophüra albida*; 2 — *Polychaeta*; 3 — *Pectinaria koreni*; 4 — *Molusca*; 5 — *Macoma (Tellina) baltica*; 6 — *Abra alba*.

*Adacna plicata* и др. — в 7—10 раз, *Didacna trigonoides*, *Amathillina cristata* и др. — в 2—5 раз, *Hypania invalida*, *Pteromya costata* и др. — в 2 раза и т. д. Наоборот, *Adacna minima*, *A. laeviuscula*, *Cardium edule* и др. увеличили биомассу в 4—6 раз, *Mytilaster lineatus* показал увеличение биомассы в 3, *Gmelinopsis* — в 2 раза и т. д. Общее снижение биомассы бентоса Северного Каспия в 1937 г. разительно по сравнению с 1932 г. Она снизилась в 30 раз, качественный состав фаун изменился за счет полного исчезновения стеногалинных и возрастания значения форм эвригалинных. Причиной такого

резкого изменения фауны Северного Каспия в 1935—1937 гг. Бириштейн считает ненормальный ход паводка Волги в 1936 г. Дружный паводок вызвал сильное опреснение поверхностных слоев и явление замора (обеднение кислородом) в придонном слое, что и сопровождалось вымиранием нестойких стенобионтных форм и угнетением даже наиболее выносливых эврибионтных видов.

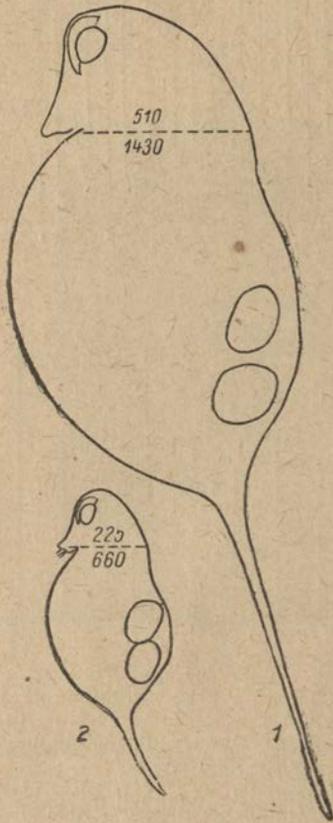


Рис. 18. Разновидности *Daphnia longispina*.

1 — крупная из Коммеру; 2 — мелкая из Линденау (увеличение одинаковое).

## 2. Изменчивость

Водные животные и растения в сильнейшей степени отражают на себе (на своей физиологии и морфологии) воздействия среды обитания. Один и тот же вид в разных географических пунктах или просто в различных экологических условиях может иметь весьма заметные отличительные признаки. Длительное же воздействие определенных условий среды может в конце концов привести к образованию нового вида. На рис. 18 изображены крупная и мелкая разновидность *Daphnia longispina* из разных озер Германии. На рис. 19 изображены раковины нескольких разновидностей мидии из различных географических пунктов.

Имеется целый ряд широко распространенных моллюсков, как, например, сердцевидка (*Cardium edule*); она выносит широкие колебания солености, большие колебания температуры и глубин. Она широко распространена в Атлантическом океане, дошла до западного Мурмана, из Средиземного моря проникла в Черное, Азов-

ское, Каспийское и Аральское. В связи с широким распространением она образует многочисленные вариететы. Поскольку она в Азовском море служит пищей бычкам, осетровым, камбалам, лещу, тарани и др., ее размеры, скорость роста и продолжительность жизни имеют для рыбного хозяйства немалый интерес. И вот оказывается, что в Азовском море темп ее роста меньше и жизнь короче, чем у берегов Англии и Германии. Азовские пятигодовалые имеют длину 23—26 мм, а английские — 39—42 мм; азовские живут до 5 лет, английские — до 9, а мурманские даже до 11 лет. Отсюда ясна необходимость изучать детально жизнь определенного организма во всех различных районах его распространения; перенесение данных одного района на другие, как, например, с берегов Англии на Азовское море, может привести к совершенно ложным заключениям.

### 3. Действие факторов. Правило минимума Либиха и правило совокупного действия факторов Митчерлиха

В настоящее время твердо установлено, что разные внешние факторы могут оказывать на организм одинаковое влияние, и обратно — один и тот же фактор, переходя определенную границу, может оказать совершенно иное влияние, чем он оказывал до сих пор; другие факторы могут влиять на организм не только прямо, но и косвенно; например тепло часто влияет

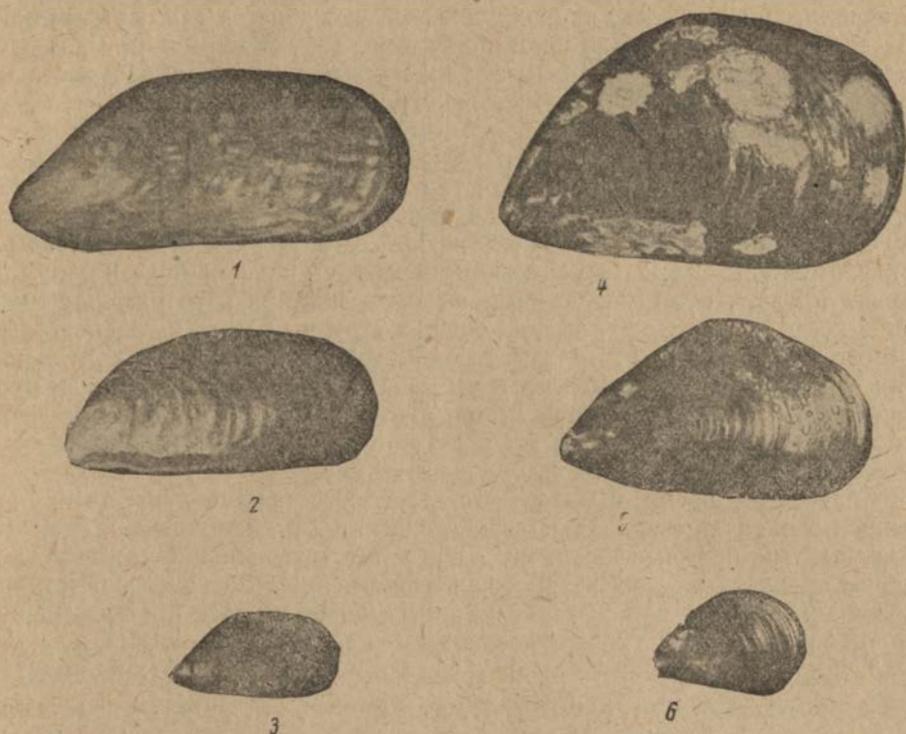


Рис. 19. Мидия *Mytilus edulis*. (По Е. Гурьяновой.)

Слева — узкие обычные формы раковины этого моллюска на севере; справа — сильно уклонившиеся, широкие формы из Чешской губы Баренцова моря.

на организм не само, а через пищу, которая от этого тепла непосредственно зависит. На основании целого ряда работ мы должны признать, что один и тот же фактор, находящийся в среде в одном и том же количестве, может сказываться на организмах совершенно по-разному, смотря по тому, будут ли находиться в данной среде еще и другие факторы или нет; так, например, растворы калия ядовиты для водных животных, но при наличии в том же растворе еще солей Na и Ca ядовитость калия исчезает. Поэтому в целом ряде случаев мы не можем рассматривать роль данного фактора изолированно от роли других, а должны выяснить роль каждого из них в связи с совокупностью всех других, что, конечно, весьма затрудняет исследование.

В агрономии роль факторов среды (зольных элементов, света, температуры и пр.) изучается уже в течение продолжительного времени. Еще в середине прошлого столетия Либихом было установлено правило м и н и м у м а, согласно которому урожай зависит от того фактора, который находится в минимуме, и только при повышении этого фактора может повы-

ситься урожай. Это правило было перенесено и в область изучения производительности водных бассейнов, причем в минимуме считались обычно азот и фосфор. Однако с некоторого времени в агрономии видную роль стала играть теория Митчерлиха о действии факторов роста, или правило совокупного действия факторов. По Либиху, если не был исправлен фактор, находящейся в минимуме, улучшение всех других факторов не играло никакой роли. По Митчерлиху, наоборот, урожай зависит не только от фактора, находящегося в минимуме, но и от всех остальных. На основании массы произведенных опытов Митчерлих установил, какой процент от максимальной урожайности дает каждый фактор, если он взят в том или ином количестве. Так, например, при наличии всех других факторов, обеспечивающих полный урожай, 100 кг азота на гектар обеспечивает 24.5% максимального урожая; 100 кг калия — 88.2%; 100 кг фосфорной кислоты — 74.9%. Таким образом, при наличии на гектаре только 100 кг азота, 100 кг калия и 100 кг фосфорной кислоты урожай будет очень далек от максимального. Действительно: 100 кг азота обеспечивают нам 24.5% максимального урожая; но так как и 100 кг калия обеспечивают нам не полный урожай, а только 88.2%, то наш урожай будет составлять 88.2% от 24.5%, т. е. 21.6%. Так как имеющиеся у нас на поле 100 кг фосфорной кислоты обеспечивают урожай лишь на 74.9%, то мы получим в конце концов и не 21.6%, обеспеченные азотом и калием, а только 74.9% от этого числа, или 16.2% максимального урожая (этот процент получается и простым умножением чисел процентов каждого фактора и делением произведения на 100 в степени количества факторов без одного). Если фосфорной кислоты будет взято не 100 кг, а 200, то урожай все же повысится, хотя азот будет оставаться попрежнему в минимуме.

В настоящее время мы имеем только самые первые попытки приложения правила Митчерлиха к водной жизни. Так, например, Тинеманн указывает, что при оптимальных условиях, т. е. при наличии определенных количеств азота, фосфора и гумуса, диатомея *Cyclotella* развивается в количестве около 3 тыс. на 1 см<sup>3</sup>; если же другое количество азота и фосфора будет обеспечивать только 25% максимального количества *Cyclotella*, а другое количество гумуса тоже только 25%, то в этих условиях количество *Cyclotella* будет  $\frac{25 \times 25}{100}$ , т. е. 6.25% от максимума в 3 тыс., что составит около 200 экземпляров в кубическом сантиметре. Пользуясь тем же правилом Митчерлиха, Брандт приводит следующие соображения: если вследствие развития водорослей количество нитратов уменьшилось наполовину, фосфатов — на одну треть, а силикатов — на одну четверть, то, согласно правилу Митчерлиха, урожайность должна составлять  $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{3} \cdot \frac{1}{4} = \frac{1}{24}$  первоначального, и скорость прироста мы можем считать в 24 раза ослабленной сравнительно с периодом расцвета (максимума водорослей).

В этой области вообще и особенно в отношении изучения роли удобрений для рыбного хозяйства гидробиологии предстоит еще очень большая работа.

Советские гидробиологи встают на путь применения к вопросам производительности водоемов основных принципов учения великих русских ученых В. В. Докучаева, В. Р. Вильямса и И. В. Мичурина о плодородии.

#### 4. Гетерогенность организмов и скрытые потенции

Одной из задач гидробиологии является систематизация гидробионтов по их отношению к определенному фактору среды. Сидячие и малоподвижные организмы не представляют в этом отношении особых затруднений; но в воде имеются и крайне подвижные существа в виде ряда рыб, которые стран-

ствуют из рек в море и обратно, как угри (*Anguilla*) и семга (*Salmo salar*). На первый взгляд, казалось бы, например, вполне естественным отнести таких рыб, выносящих и пресную и соленую воду, к группе так называемых эвригалинных (широкосолевых) организмов. Однако если взглянуть в их жизнь глубже, то оказывается, что действительно жить они могут и в пресной и в морской воде, но размножаются угри только в морской, а семга только в пресной воде; питаются же угри, напротив, только в пресной воде, а семга только в морской воде. Тут организм в отношении ряда своих функций как бы раскалывается, является в отношении внешних условий не монолитным, а мозаичным. Такие организмы мы можем назвать гетерогенными (разнородными) по отношению к какому-либо из внешних условий, — в противоположность гомогенным (однородным). В отношении солёности угорь и семга будут гетерогенными, гетерогалинными; напротив, камбала-палтус (*Hippoglossus*) является гомогалинной и гомогенной рыбой, которая живет, питается и размножается только в морской воде.

#### • Периоды устойчивости и неустойчивости организмов и явления индукции

Другой момент, затрудняющий наши опыты и могущий привести к самым ложным выводам, был вскрыт Вольтереком. Выясняя причины чередования двуполого и однополого (партеногенетического) размножения у *Daphnia*, их гетерогении, он установил, что теплая вода около 20° и обильная пища задерживают появление самцов и увеличивают число партеногенетических поколений самок. Оказывается, однако, что такое действие внешних условий проявляется не всегда и не во все периоды жизни данной культуры *Daphnia*, а что, напротив, имеются определенные периоды устойчивости и неустойчивости способов размножения. Самки, вылупившиеся из зимних яиц, размножаются партеногенетически, и ослабить этот партеногенез неблагоприятными внешними условиями (пониженная температура и плохая пища) не удастся, — это период устойчивости и обязательного партеногенеза. По мере увеличения числа партеногенетических поколений *Daphnia* начинают отвечать на изменение внешних условий увеличением количества самцов при плохих условиях и уменьшением их при хороших; наступает период неустойчивости; за ним наступает новый период устойчивости, период обязательной двуполости. При наличии таких периодов два исследователя, работающие над одним и тем же животным с одной и той же методикой, могут работать над разными популяциями и захватить их в разные периоды развития.

Кроме этих периодов, дело еще осложняется явлением так называемой индукции.

Индукция состоит в том, что данные особи одного и того же вида, положим *Daphnia*, могут относиться к изменению внешних условий по-разному, если их матери в период неустойчивости жили в различных условиях; иначе говоря, условия жизни матери оказывают в период неустойчивости влияние на дочернее поколение. Вольтерек взял двух сестер, самок *Hyalodaphnia*, поместил одну из них в наилучшие, оптимальные условия с температурой в 22° и с обильной пищей, а другую в плохие, минимальные условия с температурой в 10° и с бедной пищей; из потомства каждой сестры было взято по две самки третьего поколения, которые были помещены: одна из наилучших и одна из плохих условий в наилучшие условия и такая же пара — одна из наилучших и одна из плохих — в плохие условия. При наличии наилучших, оптимальных условий особь, рожденная в тех же наилучших условиях, продолжала давать партеногенетические поколения; рожденная в плохих условиях дала только три партеногенетических помета самок, затем самцов и наконец стойкое

яйцо, далеко не вполне использовав предложенные ей оптимальные условия. При наличии плохих, минимальных условий особь, рожденная в тех же условиях, сейчас же дала исключительно самцов и умерла, образовав стойкое яйцо; рожденная же в противоположных, оптимальных условиях продолжала давать партеногенетические поколения, дала 5 пометов и умерла, не дав ни самцов, ни стойкого яйца.

#### IV. ПРЕПОДАВАНИЕ ГИДРОБИОЛОГИИ

Гидробиология, в соответствии со своей теоретической установкой и практическим значением, преподается у нас в ряде высших учебных заведений и техникумов; первая профессура по гидробиологии в России была установлена в 1914 г. на рыбохозяйственном отделении (затем факультете) Петровской (теперь Тимирязевской) сельскохозяйственной академии, преобразованном с июля 1930 г. в Московский институт рыбной промышленности. В Московском, Ленинградском и в ряде других университетов Союза имеются гидробиологические кафедры на биологическом факультете.

На ряде биологических станций летом проводятся специальные теоретические и практические курсы по ознакомлению специалистов и студентов с той или иной отраслью гидробиологии.

Кроме кафедр, большая работа по подготовке кадров в области теоретической и прикладной гидробиологии ведется еще в ряде исследовательских институтов через аспирантуру и докторантуру.

## ГЛАВА ВТОРАЯ

### ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ И ИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДОЙ

Все живое население земного шара состоит из двух основных жизненных форм бионтов (живых организмов): из аэробиионтов и гидробионтов. Тело первых окружено воздухом; в своей совокупности они образуют население воздуха, — аэробииос, все то, что обычно называется населением суши, наземными организмами; тело гидробионтов, напротив, окружено водой, а не воздухом, и в общей совокупности эти водные организмы образуют гидробиос, водное население земного шара.

Обычное название наземные животные заменено названием воздушные животные потому, что с общебиологической точки зрения существенно не то обстоятельство, что эти животные опираются на землю; на землю, образующую дно бассейна, опираются и многие чисто водные организмы. Гораздо важнее то, что у них тело окружено воздухом, внешней средой небольшой плотности, с большим количеством кислорода и часто с изменчивым и нередко очень малым количеством влаги; напротив, вода как внешняя среда для гидробионтов отличается большей плотностью и малым количеством растворенного кислорода.

Каждый из этих двух, во многих отношениях противоположных, внешних миров наложил глубокий, несмываемый отпечаток на свое население, и в подавляющем большинстве случаев даже по одному наружному виду можно без особенных затруднений отличить аэробиионтов от гидробионтов.<sup>1</sup>

#### 1. ПРИГОДНОСТЬ ВОДЫ ДЛЯ ЖИЗНИ

Конечно, вода не случайно стала биотопом (местопребыванием) не только гидробионтов, но и первым биотопом, в котором вообще развилась органическая жизнь нашей планеты. Что жизнь образовалась впервые в море, об этом свидетельствуют данные исторической геологии, согласно которым все самые древние организмы, которые нам только известны, относятся к обитателям моря (рис. 20).

Если мы разобьем все классы и подклассы животных и растений по их областям возникновения (море, пресная вода, суша), то на долю суши придется только 25%, все же остальные 75% возникли в воде, причем 69% в море и 6% в пресноводных бассейнах (табл. 1).

Соответственно такому происхождению мы встречаем именно в море, как будет детально описано ниже, наибольшее разнообразие типов, классов и подклассов; что же касается количества родов и видов, то их, в связи с большим разнообразием биотопов на суше, гораздо больше на земле, чем

<sup>1</sup> Более подробно о причинах, обуславливающих форму тела водных организмов, речь будет идти ниже, в главе четвертой.

Таблица 1

Область возникновения классов и подклассов

Классы и подклассы	Область возникновения			
	Море	Пресная вода	Суша	Всего
Царства				
Животные . . . . .	76	6	18	100
Растения . . . . .	50	8	42	100
Подцарства				
Metazoa . . . . .	75	6	19	100
Metaphyta . . . . .	28	11	61	100
Protista . . . . .	100	—	—	100
Все организмы	69	6	25	100

в процентах

в воде. Приблизительно количество воздушных (наземных) видов относится к количеству водных, как 4 : 1.

Если мы будем учитывать распределение классов и подклассов животных и растений по основным биотопам — море, пресная вода и суша — и примем во внимание, что многие классы и подклассы живут в нескольких, а не в одном биотопе, то окажется, что 74% всех 94 классов и подклассов встречается в море, 59% в пресных водах и только 44% на суше (табл. 2).

Все, в том числе и исключительные сравнительно с другими телами, свойства воды настолько пригодны для организмов и настолько использованы жизнью, что некоторые авторы находят возможным говорить о «приспособленности» воды для жизни, противопоставляя этой приспособленности «приспособленность» к среде организмов. Однако такое применение термина «приспособленность» носит явно телеологический характер, да и помимо того, если бы у воды были другие свойства, а не те, которыми она обладает, то по

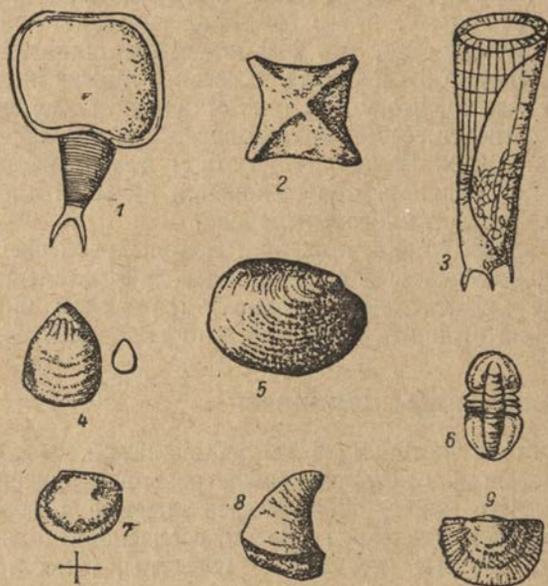


Рис. 20. Древнейшие ископаемые нижнекембрийские организмы.

7 — листоногий рак *Protocaris*; 2 — отлив гастроваскулярной полости медузы *Medusites*; 3 — аравоциат *Coscinoecyathus*; 4 — брахиопода *Lingulella*; 5 — моллюск *Fordilla*; 6 — трилобит *Microdiscus*; 7 — остракода *Aristozoe*; 8 — моллюск *Stenothecca*; 9 — брахиопода *Orthosina*.

крайней мере та жизнь, которую мы знаем, в ней не развилась бы; поэтому проще и правильнее говорить о «пригодности» воды для жизни, и на вопросе о том, какие основные свойства воды используются жизнью, стоит остановиться хотя бы вкратце.

Таблица 2

Общее количество классов и подклассов	В процентах от общего количества классов и подклассов живёт		
	в море	в пресной воде	на суше
Животных 68 . . . . .	84	51	35
Растений 26 . . . . .	50	77	65
Всех 94 . . . . .	74	59	44

Исключительно важны для жизни термические особенности воды: ее удельная теплота, теплопроводность и расширение перед замерзанием. Известно, что удельная теплота воды, т. е. то количество тепла, которое необходимо, чтобы поднять температуру 1 г воды на 1°С, составляет одну малую калорию. Это количество тепла относительно очень велико, и удельную теплоту воды превосходят только жидкий аммиак и водород. Обратное при охлаждении то же количество тепла выделяется. Благодаря этой особенности воды температура водных бассейнов является сравнительно постоянной и во всяком случае не может быстро изменяться; то же самое касается и температуры тела водных организмов, поскольку они окружены водой и поскольку само тело их больше чем наполовину состоит из воды. Для водных организмов крайне важна далее высокая скрытая теплота плавления воды, которую превосходит только один аммиак. Действительно, для того чтобы перевести 1 г льда при температуре около 0° в воду, надо затратить 80 калорий, т. е. количество тепла, достаточное для нагревания 1 см<sup>3</sup> воды от 0 до 80°; обратно при превращении воды в лед от нее отнимается то же количество тепла, т. е. 80 калорий. Это количество тепла настолько значительно, что отнятие его в обычных условиях природы происходит крайне медленно; вода, при ее плохой теплопроводности и при максимальной плотности около 4°С, при достаточной глубине бассейна не вся превращается в лед; температура остающейся под льдом воды не понижается ниже точки замерзания, и дальнейшее охлаждение выражается только увеличением толщи льда. Жизнь подо льдом не прекращается, так как при температуре около 0° возможны еще очень многие химические процессы, не совершающиеся при более низких температурах. Теплопроводность воды сравнительно с хорошими проводниками, как металлы, незначительна, но она все же выше, чем у всех других жидкостей; этим, конечно, облегчается выравнивание внутренней температуры организмов. Исключительное, как говорится, «ненормальное» расширение воды при замерзании тоже содействует сохранению жизни в холодных областях земного шара; если бы лед был не легче, а тяжелее воды, то он опускался бы на дно, и зимой донная жизнь в воде более высоких широт не могла бы существовать; особенно это отозвалось бы на более глубоких бассейнах, куда солнечные лучи даже летом не могут проникнуть и где донный лед накапливался бы все более и более из года в год.

Исключительно пригодны для жизни и отношения воды к другим веществам. Никакое другое вещество, кроме воды, не обладает такой большой способностью к растворению, оставаясь в то же время само химически инертным. Море и пресные воды обязаны своим солевым составом, без которого не может существовать в них жизнь, именно этой растворяющей силе воды. Это вне организма. Внутри организма, будучи основной составной частью крови и мочи, вода является главнейшим растворителем и передатчиком, основным средством передвижения всех питательных веществ и всех продуктов выделения, которые входят в состав мочи и крови.

Количество растворенных в моче высших организмов веществ оказалось свыше пятидесяти.

Известно, что определенная часть молекул растворенных в воде солей, кислот и щелочей, вообще так называемых электролитов, проводящих электрический ток, распадается в растворе на ионы, заряженные противоположными электрическими зарядами; так, NaCl дает в растворе ионы,  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$ , или катион Na и анион Cl (электролитическая диссоциация). Ионы обладают исключительной химической активностью, и поэтому, понятно, они играют существенную роль как вне, так и внутри организма, но именно в воде электролитическая диссоциация очень велика, так как вода обладает наивысшей диэлектрической постоянной (81 против 1 в пустоте и 1.0006 в воздухе), т. е. вода наиболее ослабляет электростатическую силу притяжения между ионами, несущими противоположные заряды. Наконец вода имеет очень большое поверхностное натяжение: 75 против 1.3 углекислоты, 22 этилового алкоголя и пр.; из обычных жидкостей ее превосходит только ртуть с 436 поверхностного натяжения. Ниже мы ознакомимся с целым рядом приспособлений у животных, так или иначе связанных с самой поверхностной пленкой воды обитаемого ими бассейна. Далее с величиной поверхностного натяжения связаны все капиллярные явления и явления адсорбции, т. е. накопления растворенного вещества на границе соприкосновения двух фаз, играющие основную роль в целом ряде жизненных явлений.

В силу всего выше сказанного мы не можем представить себе при настоящем уровне наших знаний, чтобы богатая и разнообразная жизнь в природе могла образоваться и протекать в какой-либо другой внешней жидкой среде, в каких-либо других бассейнах, кроме заполненных водой; мы не можем заменить и роли воды внутри организма работой какой-либо другой жидкости. Современные физиологи вполне согласно пришли к выводу, что «без воды нет жизни» (Ботацци). Великую роль воды в природе чувствовали и древние философы. За шесть столетий до нашей эры Фалес Милетский признал воду — «стихию всемогущую и всюду распространенную» — первым началом (архе) всего сущего и даже самих богов. Натурфилософское учение Фалеса, как и учения о первоматерии других ионийских философов, представляло собой одну из первых попыток научного объяснения явлений природы — попыток, возникших в городах западного побережья Малой Азии, где происходила интенсивная морская торговля.

## II. СРЕДА ВНЕШНЯЯ, ВНУТРЕННЯЯ И ПРОМЕЖУТОЧНАЯ

Вода входит в состав крови, лимфы и других соков тела как водных, так и наземных организмов; эти жидкости в их общей совокупности образуют то, что можно назвать внутренней средой организма. Вода или воздух, окружающие тело организма снаружи, называются его внешней средой. Обе среды разделены между собой наружными покровами бионтов; однако покровы у всех водных беспозвоночных и у всех акул и скатов среди водных позвоночных, как мы увидим ниже, являются проницаемыми для воды в обе стороны, т. е. для выхода воды из организма и для входа в него; поэтому все вышеуказанные организмы осмотически оказываются для внешней среды в известной степени открытыми; у них, при наличии вполне определенных контуров тела, нет в сущности непроходимой границы между внешней и внутренней средой, которые осмотически во все время жизни организма сообщаются между собою.

За последнее время при исследовании (Яценко) свойства мантийной жидкости некоторых пресноводных двустворчатых было найдено, что эта

жидкость, заполняющая все пространство между обеими лопастями мантии, жабрами и ногой, т. е. так называемую мантийную полость животного, имеет почти тождественный состав с кровью самого моллюска, с той только разницей, что состав мантийной жидкости подвержен гораздо бóльшим колебаниям, чем состав крови. Как оказывается, мантийная жидкость имеет защитные свойства; она предохраняет моллюска от недостатка кислорода в окружающей внешней среде, от растворенных в ней ядов и красок и от бактерий; одним словом, она является промежуточной средой, предохраняющей организм, и служащей посредником между внешней и внутренней средой моллюска. Если у других гидробионтов и не окажется такой промежуточной защитной среды, то во всяком случае слои внешней среды, прилегающие к самому организму, уже вследствие жизнедеятельности последнего всегда будут отличаться от слоев, лежащих более далеко, и только течение воды, естественное или искусственное (производимое самим животным), выравнивает и уничтожает эту разницу.

Только часть воды в организмах находится в жидком свободном состоянии, другая часть связана коллоидными мицеллами. Мицеллы — агрегация ионов или молекул в растворе, действующие как единое целое. Размер мицелл находится в пределах  $10^{-6}$ — $10^{-7}$  см в диаметре; размеры ионов от  $10^{-7}$ — $10^{-8}$  см. Мельчайшие организмы имеют размеры тела в  $10^{-5}$ — $10^{-6}$  см.

Связанная вода не замерзает при температуре ниже  $20^{\circ}\text{C}$ . Коллоидная вода обуславливает тургор клеток и органов, которые обладают определенными величинами водоемкости.

Злаки, произрастающие в условиях обильной влажности, обнаруживают лишь ограниченное образование гидрофильных биокolloидов, а напротив, в засушливых условиях гидрофильные биокolloиды образуются в большей степени, и большая пропорция воды тканей удерживается ими в коллоидном, связанном состоянии.

Биокolloид является, таким образом, регулятором поступлений и потерь воды в живом организме. Lakson подсушивал дождевых червей: 43% живого веса может быть удалено посредством высушивания при низкой температуре без ущерба для жизни. Устраняется, повидимому, только имбибиционная вода (вода набухания), а коллоидно-связанная вода прочно удерживается организмом.

Живое вещество способно захватывать сорбционно огромное количество воды, превышающее количество адсорбера иногда в сотни раз.

Вода удерживается живым веществом с чрезвычайной силой. Для того, чтобы вытеснить последнюю воду из высушенных семян, необходимо применение давления свыше 1000 атмосфер.

Всякий организм живет в стремительном потоке воды. С потоками извергаемой воды, т. е. не удерживаемой более в коллоидно-сорбционной связи, уносятся растворимые продукты диссимилиации; с водой, жадно поглощаемой извне в силу возникновения большей дисперсности опорного субстрата, поступают в организм растворимые вещества, подлежащие ассимиляции.

Роль солей, содержащихся в крови, состоит в репрессии (подавлении имбибиции). Выделение в жидком виде (вспотевание) части имбибированной телом (или гелем) воды называется синерезисом.

### III. ТЕРМИНОЛОГИЯ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ ВОДНОЙ СРЕДОЙ И ГИДРОБИОНТАМИ

#### 1. Отношение организмов к водной среде как таковой; первично- и вторичноводные, амфибийные и полуводные организмы

Если мы проследим предков всех водных организмов, то увидим, что у одних, как, например, у простейших, кишечнополостных, иглокожих, моллюсков (кроме легочных), ракообразных, оболочников и рыб, все их пред-

ки — по всей эволюционной линии — всегда жили в воде. Такие организмы называются первичноводными. У других, как, например, у водных легочных моллюсков, у водных насекомых, у водных млекопитающих, даже таких высокоприспособленных к воде, как киты, ближайšie, говоря геологически, предки жили на суше; их геологическое прошлое шло по линии: водные организмы — воздушные — снова водные. Водным организмам с таким геологическим прошлым присвоено наименование вторичноводных, и, быть может, именно на вторичноводных организмах, ближайšie воздушные предки которых известны, наиболее ярко демонстрируется влияние водной среды на облик животного. Что может быть доказательнее китов, которые произошли от наземных хищников? А киты имеют рыбообразную форму тела, спинной и хвостовой плавники и лишены задней пары конечностей. Необходимо отметить (о чем подробнее будет сказано ниже), что многие вторичноводные организмы, как часть водных насекомых и все водные млекопитающие, при всей своей приспособленности к водной жизни, все же не смогли перейти к водному дыханию, а сохранили свой прежний способ дыхания атмосферным воздухом. Некоторые растительные организмы способны проводить всю жизнь безразлично — или в воде или в воздухе. Многие протококковые, а также некоторые нитчатые и диатомовые водоросли при высыхании бассейнов оказываются на суше без воды и тем не менее продолжают расти и развиваться далее. *Vaucheria terrestris* живет на земле, покрывая ее, как паутиной; но процветает и в воде, где имеет форму хлопьев ваты. *Riccia natans* из печеночных мхов (*Hepaticae*) может плавать и тогда не имеет ризоидов; в других случаях она живет на сырой земле и снабжена ризоидами (*var. terrestris*). Из плаунообразных и в воде и на воздухе живет *Isoetes*. Наиболее интересны живущие и в воде и на воздухе цветковые. Одни из них при перемене внешней среды сами изменяются очень мало, как, например, болотник (*Callitriche vegna*), образующий на воздухе только низкорослую форму. Другие, наоборот, получают совершенно новый облик (рис. 21). Примером последних могут служить частуховые (*Alismaceae*), водяные лютики (*Ranunculus*) и земноводная гречиха (*Polygonum amphibium*). Наземную и водную формы стрелолиста (*Sagittaria* из *Alismaceae*) совершенно легко можно принять за два различных растения: у водной формы листья линейные, в виде длинных лент, у наземных они стреловидные с хорошо развитым черешком. Плавающие листья водных экземпляров *P. amphibium* имеют длинные черешки с широколанцетовидной цельнокрайной пластинкой; у сухопутных экземпляров — узколанцетовидные, почти сидячие листья, зазубренные по краям. Но, быть может, нигде преобразующее влияние водной и воздушной среды не выражается так сильно и наглядно, как на листьях водяного лютика (*Ranunculus aquaticus*). На одном и том же стебле воздушные листья имеют форму широких лопастных пластинок, а подводные рассечены на мелкие узкие длинные доли. Замечательнее всего то обстоятельство, что если мы поместим растущий лист этого лютика таким образом, что половина листа будет на воздухе, а половина в воде, то первая половина вырастет, как широкая пластинка, а вторая окажется рассеченной на мелкие узкие длинные доли. Не менее наглядна разница между воздушными и водными листьями у одного из видов череды — *Bidens beckii*. Трудно представить себе также, чтобы изображенные на рис. 22 листья все принадлежали одному роду и виду *Proserpinaca palustris*, только выросшему в разных условиях — в воде, на воздухе, у берегов, на глубине и т. д. У ботаников все эти изменения листьев, обязанные своим происхождением наличию водной среды, носят общее название гидроморфоза.

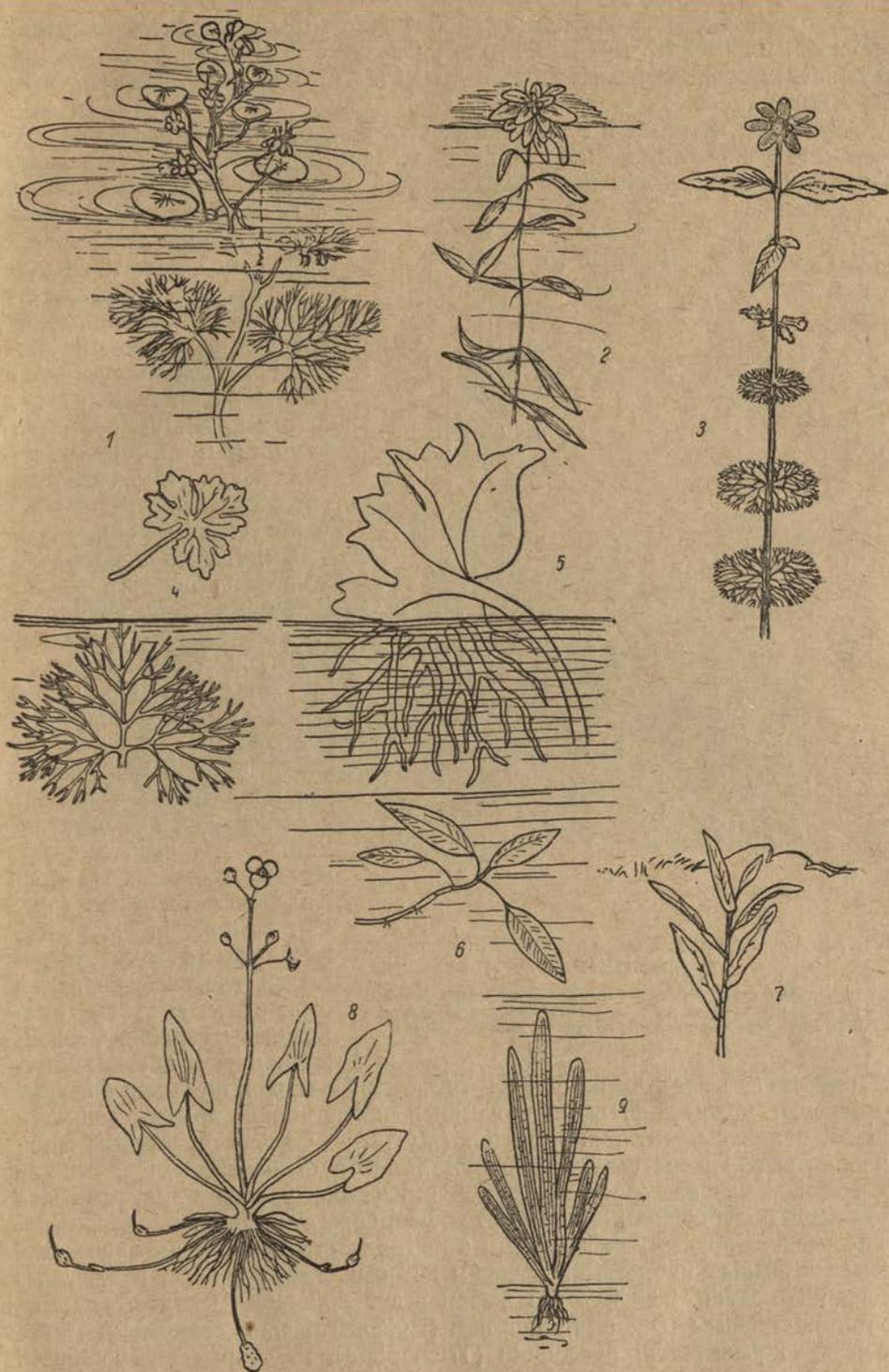


Рис. 21. Влияние водного образа жизни на форму листьев некоторых растений.

1 — плавающие и водные листья кабомбы (*Cabomba*); 2 — болотник весенний (*Callitriche verna*); 3 — подводные и надводные листья череды (*Bidens beckii*); 4 — воздушный и водный листья водяного лютика (*Ranunculus puschii*); 5 — лист водяного лютика, выращенный одной половиной в воздухе, другой — в воде; 6—7 — земноводная гречиха (*Polygonum amphibium*), выросшая в воде (6) и на суше (7); 8—9 — стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*), выросший на суше (8) и в воде (9).

Для гидробиологов наиболее важной является здесь способность растений всю жизнь проводить или в воде или на воздухе. Такие растения действительно следует называть воздушно-водными, или амфибионтами, амфибийными.<sup>1</sup>

Животных, которые в естественных условиях могли бы безразлично проводить всю жизнь в воде или на воздухе, если и имеется, то очень мало. Типичная амфибия — обычная водяная лягушка в стадии головастика является



Рис. 22. Американское водное растение *Proserpinaca palustris*.

1 — наземная форма; 2 — первичный лист наземной формы; 3 — нормальный водный лист; 4 — погруженный переходный лист; 5 — следующий лист полупогруженной формы.

водным животным; во взрослом состоянии летом проводит жизнь в воде и на воздухе; зимой ведет исключительно водную жизнь, закопавшись на дне водных бассейнов. Тритоны развиваются и живут летом в воде, а зимой на воздухе под мхом, камнями и пр. Термин воздушно-водные, амфибионтные организмы прилагается обычно и к лягушкам и к тритонам, т. е. расширительно ко всем вообще организмам, которые хотя бы часть своей жизни могут проводить в другой среде.

При таком понимании термина к амфибионтным, амфибийным организмам мы можем отнести все население приливно-отливной зоны всех морей и океанов, которое два раза в сутки остается без воды. На прилагаемой фотографии (рис. 23), снятой на Мурмане, видна масса фукусов, оставшихся вне воды во время отлива; к фукусам прикреплены гидроиды, мшанки и многие другие живот-

ные; вместе со всем этим населением остаются без воды и подвижные водные организмы: иглокожие, часть моллюсков и неподвижно прикрепленные к скалам баянусы, актинии и мидии (*Mytilus*). Однако организмы приливно-отливной зоны обязательно нуждаются в периодическом заливании их водой. Даже население прибойной зоны выше уровня приливных вод нуждается в смачивании их время от времени брызгами прибоя.

<sup>1</sup> Термин «амфибии» в данном случае лучше не употреблять во избежание смешения с «амфибиями», — названием одного только класса — Amphibia — позвоночных животных.

и пр. К амфибийным организмам примыкают и так называемые полуводные растения и животные, у которых почти всю их жизнь одна часть тела находится в воде, а другая на воздухе. Сюда относятся прежде всего камыши и осоки, вся так называемая жесткая флора прудовых хозяйств; затем свободно плавающие и прикрепленные, но с плавающими листьями растения. Примером первых является папоротник *Salvinia*, примером вторых — рдест (*Potamogeton*), кувшинки и пр. Среди животных тоже имеются плавающие организмы, часть тела которых выставляется всегда или временно на поверхность воды. Это наблюдается, например, у многих сифонофор, у которых выставляется часть плавательного колокола или, как у *Velella*, своеобразный парус; некоторые рыбы, как *Histiophorus* и *Mola*,



Рис. 23. Обнажение фукусов при отливе на Мурмане, село Полярное (Александровск), Екатерининская гавань. Фото С. А. Зернова.

выставляют на воздух свой сильно развитой спинной плавник, и ветер носит их подобно *Velella*. Такого рода планктонные организмы, животные и растения, часть тела которых выставляется из воды, носят еще название **плейстонных организмов**. Неподвижно прикрепленных, сидячих полуводных животных, которые бы жили постоянно в воде, выставив часть своего тела на воздух, повидимому, не имеется.

## 2. Отношение к биотопу, солености, свету и прочим факторам

Каждый организм для своего существования нуждается в определенной комбинации внешних условий как физико-химических, так и биологических, или, иначе говоря, привязан к определенному биотопу (*bios* — жизнь, *topos* — место). Так коралловые полипы требуют твердого грунта, соленой морской воды, температуры свыше 20°, наличия определенной пищи и ряда других условий. Вне этих условий они не могут существовать, поэтому им и подобным им организмам дано название **стенотопных** (*stenos* — узкий) в противоположность эвритопным (*euryus* — широкий) организмам, живущим в разных биотопах. Эвритопные организмы составляют меньшинство гидробионтов. Как пример можно указать корненожку *Siphodieria ampulla*: она живет в море и в пресной воде, в соленых болотах,

в холодных горных озерах и в теплых прудах; встречается в Центральной Европе, в Аргентине и Парагвае и у берегов Ледовитого океана. Это настоящий у б и к в и с т (ubique — везде). Для большинства же водных организмов перенесение из одного биотопа в другой грозит смертью или, в лучшем случае, печальным существованием.

Каждый фактор водной среды — соленость, свет и др. — имеет определенный диапазон, шкалу, или, как говорят, спектр, в пределах которого вообще только и возможна водная жизнь. Собственно говоря, каждый вид организмов имеет на шкале фактора свой особый отрезок, где он чувствует себя всегда лучше, — это его оптимум; кроме оптимума есть еще минимум и максимум каждого фактора, наименьшее и наибольшее количество его, при котором данный организм не может существовать в природе, хотя и не достигает полного расцвета; эти границы часто значительно отличаются от летальных границ, при которых организм умирает. Итак, хотя границы минимума и максимума, как и летальные, вообще говоря, для разных организмов находятся в самых разных отрезках спектров, нередко перекрывая друг друга, однако местами они совпадают для целого ряда организмов, образуя при наложении как бы пучности. Таких пучностей нередко бывает три. Поэтому шкала каждого фактора обычно делится на три (иногда больше) отрезка: олиго-, мезо- и поли-, т. е. малое, среднее и большое количество данного фактора. Так, в отношении солености можно различать олигогалинные, мезогалинные и полигалинные бассейны, а также соответственно — олигогалинные, мезогалинные и полигалинные организмы, живущие в этих бассейнах. В отношении температуры имеем также три пучности: организмы и бассейны арктические, бореальные и тропические. Далее оказалось, что у одних организмов граница между максимумом и минимумом для данного фактора сравнительно велика, широка, а у других мала, узка; по этой линии мы уже имели общее деление организмов в отношении биотопа на стено-топных и эвритопных; подобное же деление проводится и в отношении каждого отдельного фактора. Таким образом, прибавляя к греческому или латинскому названию факторов приставки эври (т. е. широко) и стено (т. е. узко), получаем следующую терминологию для различного типа организмов:

Фактор	Организм
Биотоп . . . . .	{ эвритопный стенотопный
Глубина . . . . .	{ эврибатный стенобатный
Соленость . . . . .	{ эвригалинный стеногалинный
Температура . . .	{ эвритермный стенотермный
Колебание факто- ров вообще . . .	{ эвриойкийный стеноойкийный

Кроме эвритопности, т. е. способности организма жить в качественно различных биотопах, или эврибионтности, т. е. вообще широкой способности выдерживать качественно различные факторы внешней среды, Тинеманн предлагает ввести термин эврипластичность (соответственно стенопластичность), т. е. широкую или узкую способность выдерживать количественные различия одного фактора, а не ряда факторов. Так, например, *Limnaea truncatula* является формой эвритопной и термически эврипластичной, т. е. выдерживающей широкие колебания температуры (термическая эврипластичность совпадает с термином эвритермич-

ность). Рачок *Holopedium gibberum* является эврипластичным в отношении температуры, содержания гумуса, азота и фосфора, но стенопластичным в отношении извести: большого количества извести он совершенно не выдерживает.<sup>1</sup>

Другая терминология исходит из поведения данного организма, его «любви» или «боязни» по отношению к определенному фактору, или из того, что в условиях данного фактора организм является только случайным, только «гостем», а не требует его безусловно; соответствующие, взятые из греческого языка, суффиксы будут: -фильный (*fileo* — люблю), -фобный (*fobos* — страх) и -ксенный (*xenos* — гость); в отношении, например, солёности мы имеем галофильные, галофобные и галоксенные организмы (или в малоупотребляемом русском переводе: организмы солелюбивые, солебежные и солегостевые).

#### IV. ОБЩЕЕ ПОНЯТИЕ ОБ ОСНОВАХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ

##### 1. Биотоп, жизненная форма и зона

Каждый водный организм с самого начала появления водной жизни на земле был приспособлен к тому или иному образу жизни, к тому или иному биотопу, который и клал на него неизгладимый отпечаток. Голыми и простыми схемами мир никогда не был населен (Кокен).

В каждом водном бассейне мы имеем дно бассейна, иначе бенталь, и толщу воды, иначе пелагиаль. Первое и большое деление организмов в смысле приспособления к биотопам проходит по этой линии; все обитатели бентали называются бентическими или донными организмами, все обитатели пелагиали — пелагическими организмами.<sup>2</sup>

Однако как в бентали, так и в пелагиали живут организмы, которые шли разными путями приспособления: так, в бентали среди бентических организмов мы имеем организмы: а) бродячие по дну, б) свободно лежащие на дне, в) прикрепленные подвижно или неподвижно, так называемые сидячие, г) закапывающиеся в грунт, д) сверлящие скалы и глины и наконец е) организмы бродячие, лежачие и закапывающиеся, но которые временами отрываются от дна и более или менее долго плавают в толще воды свободно, так называемые бентонектонные, и т. д. В пелагиали среди пелагических организмов мы имеем такие, которые плавают совершенно пассивно — лишены всяких органов активного плавания, — пассивно пелагические, и такие, плавательные органы которых слабы сравнительно с силой ветра и течений (обе эти группы носят общее название планктонных организмов или планктона), и наконец активных сильных пловцов, как рыбы, головоногие моллюски и водные млекопитающие, — так называемые нектонные организмы, или нектон (рис. 24, 25). Все эти группы бентических и пелагических организмов имеют целые ряды общих сходных приспособлений для каждой группы, выражающихся часто и в наружной форме. Каждая из этих групп заключает в себе ряды конвентных организмов, т. е. организмов разного происхождения, из разных систематических групп, но в силу одинаковых приспособлений, имеющих сходную форму или сходные органы; так, нектонные организмы — голо-

<sup>1</sup> Ср. сказанное на стр. 30 о гетерогенности организмов.

<sup>2</sup> По терминологии других авторов (Куна, 1887; Ломана, 1912) словом бенталь обозначается население биотопа — «бентос», а словом пелагиаль — население биотопа — «пелагос». Пелагиаль как население, по взглядам этих авторов, складывается из нектона и планктона.

воногие, ихтиозавры, рыбы и киты имеют общую конвергентную форму в виде торпеды, веретена или висячей капли жидкости; плавники имеют сходную форму у червей, ракообразных, рыб, китов и т. д. (рис. 26 и 27).

Как пелагиаль, так и бенталь, даже в небольших бассейнах, не говоря уже об озерах, морях и океанах, не представляют собой на всем своем про-

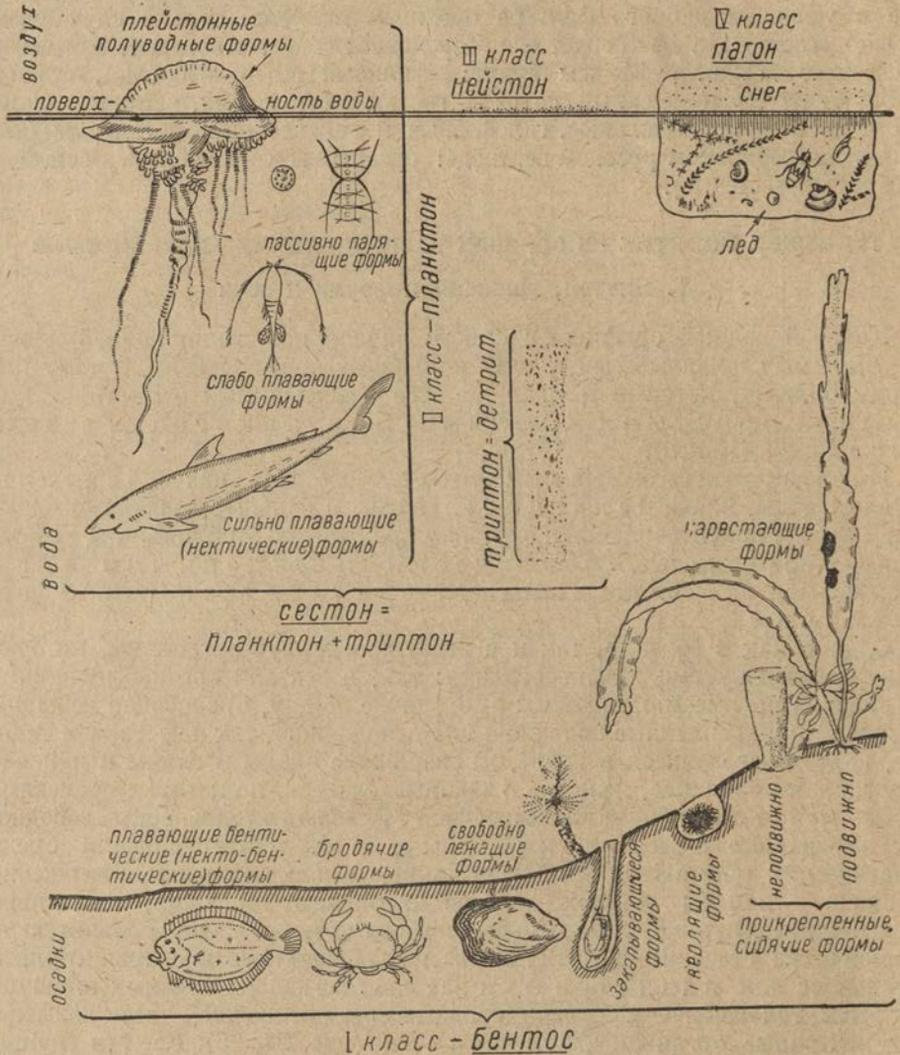


Рис. 24. Основные классы водных биоценозов.

тяжении в данном бассейне однородного и везде сходного биотопа. В основной массе бассейнов как бенталь, так и пелагиаль распадаются на ряд отдельных биотопов, распределенных по вертикальному и по горизонтальному направлениям. В бассейнах распределение биотопов по вертикали носит название зон, объединяемых в более крупные группы — подобласти и наконец области зон. В каждой зоне может быть один или несколько биотопов. Так в приливо-отливной морской зоне почти всегда отличаются биотопы скал, песка и песчанистого ила; по мере углубления разнообразие

биотопов обычно уменьшается, а вместе с тем уменьшается и разнообразие населения.

В 1928 г. гидробиологами СССР была принята нижеследующая схема (рис. 28) разграничения и обозначения морских зон бентали. Что касается обозначения зон в пресноводных бассейнах, то никакого соглашения относительно единства их наименования до сих пор не имеется, и, приводя название зон, приходится указывать, согласно терминологии какого автора

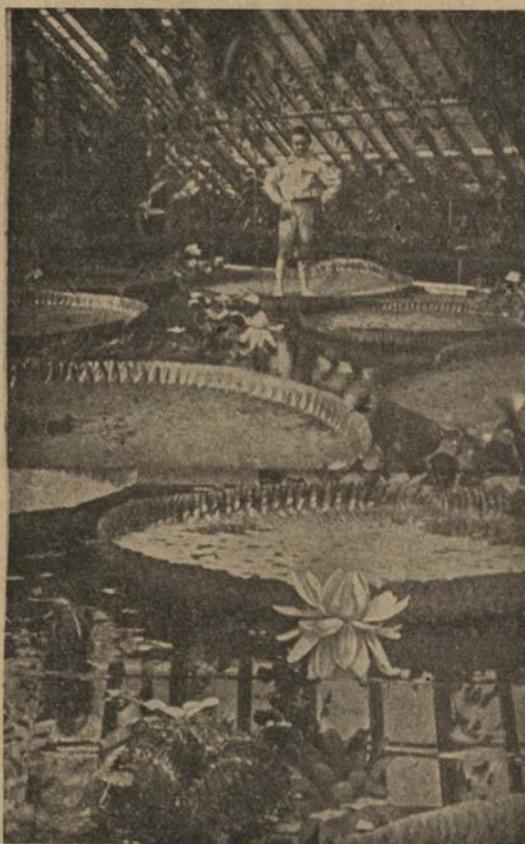


Рис. 25. Плавающие листья виктории-регии (плейстон).

это название зоны употребляется. Наиболее часто употребляемые обозначения приведены на следующей схеме (рис. 29).

Нам лично кажется, что из этого хаоса озерной терминологии во всяком случае следовало бы удержать название сублиторальной зоны для зоны погруженных растений, тогда и в море и в пресной воде нижней границей сублиторали одинаково была бы нижняя граница подводной растительности.

Относительно бентали следует еще отметить, что хотя вертикальные разрезы морского и озерного дна и имеют сходные контуры, а именно падение дна идет сначала полого — это материковая ступень в море и подводная терраса в озерах, а затем наступает крутое падение — материковый склон в море и свал, или изрубье, в озерах, но по существу дела, не говоря о разнице в глубинах, контуры эти обязаны действию совершенно различных причин. Свал в озерах — это результат разрушительного действия воли на берег;

продукты разрушения берега откладываются в виде подводной террасы. Материковое плато и материковый склон в море — это результат прежнего, более низкого уровня воды морей и океанов, когда плато и склон не были еще залиты водой океана и представляли собой сушу. Доказательством служат продолжения русел рек, как это выяснено для ряда рек, по дну современного океана; эти русла могли быть выработаны реками только

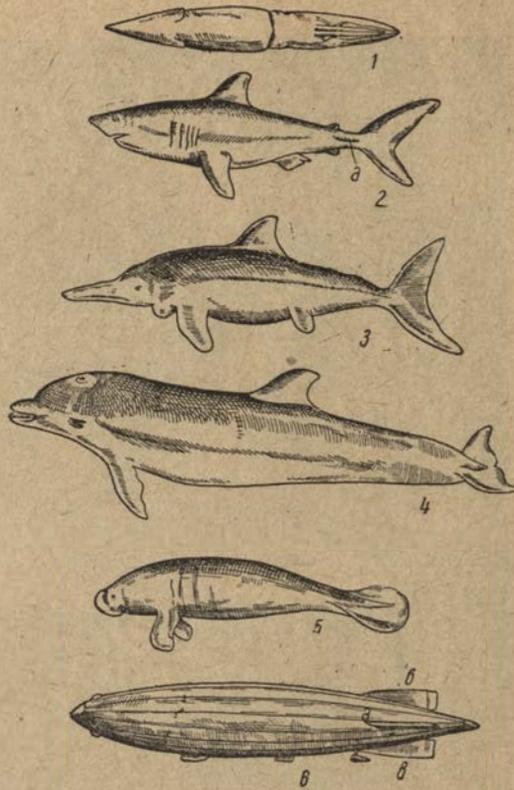


Рис. 26. Конвергентные торпедные (каплевидные) формы.

1 — головоногий моллюск *Stenoteuthis bartrami* (вид сверху); 2 — акула *Lamna cornubica* (а — горизонтальный киль); 3 — ископаемый водяной ящер *Ichthyosaurus quadriscissus* (реконструкция); 4 — дельфин *Tursiopsis tursio* (водное млекопитающее); 5 — дюгонь *Dugong dugong* (водное млекопитающее из отряда сирен); 6 — дирижабль (а, б, в — горизонтальный, верхний и нижний кили).

тогда, когда река текла по суше, а уровень океана был ниже современного (рис. 30, А).

Что касается пелагиали, свободной толщи воды, то в море по горизонтальному направлению различают два района: неритический и океанический. Неритический лежит над областью материкового плато, океанический охватывает всю остальную толщу; по вертикали имеются разные деления, — одни в связи с вертикальным распределением температуры, другие в зависимости от количества проникающего в глубину света; грубо граница между освещенной и неосвещенной областями проводится по изобате в 200 м. Подробнее об этом будет сказано в главах о температуре и свете.

В пресноводных озерах пелагиаль тоже делится по горизонтали на две области: прибрежную, — толщина воды в береговой области при-

близительно до начала свала, — и собственно пелагиальную, пелагическую или пелагиаль, — всю остальную толщу.

Мы увидим ниже, что по целому ряду условий зоны, по крайней мере пресных вод, особенно летом, очень резко отличаются одна от другой, и одни и те же факторы изменяются по зонам скачками.

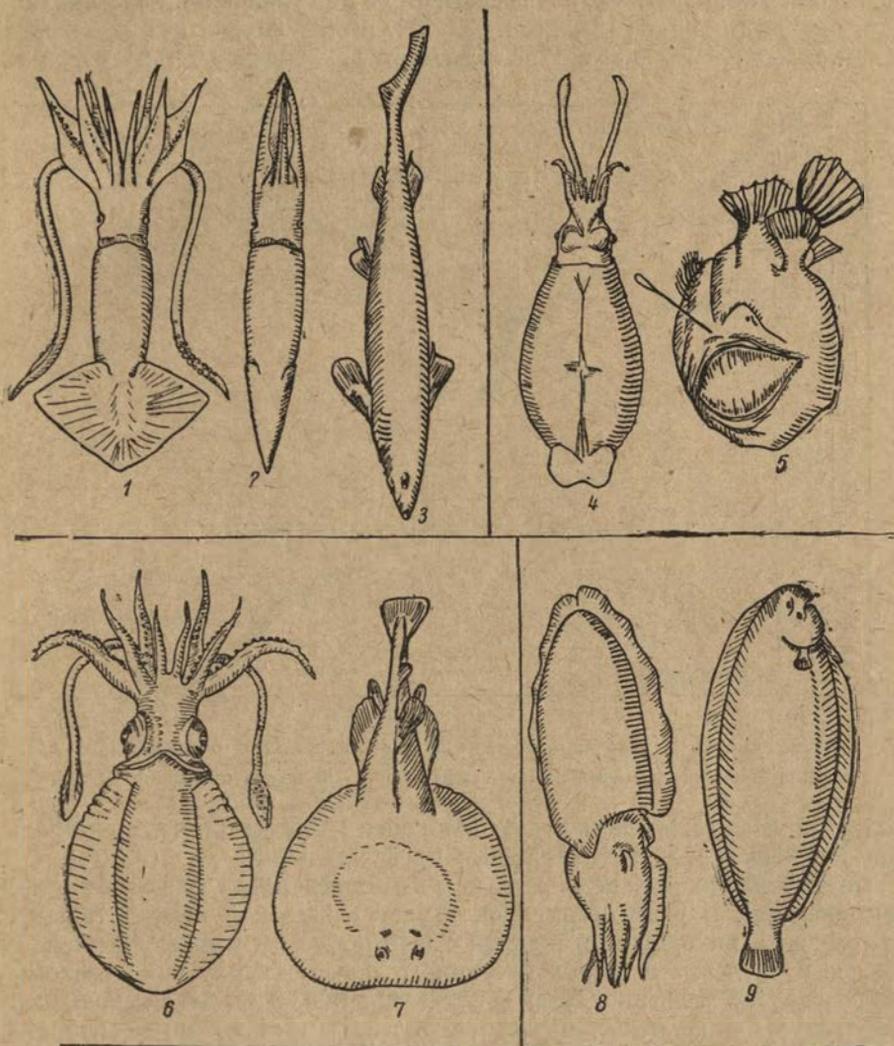


Рис. 27. Конвергентные формы тела у рыб и головоногих моллюсков.

7—3 — торпедная форма у *Stenothoe bartrami* (2 — при быстром плавании) и акулы (3); 4—5 — мешковидная форма у *Cranhia scabra* (4) и *Melanocetus Johnstoni* (5); 6—7 — скатовидная форма у *Sepioteuthis blainvilliana* и ската *Torpedo*; 8—9 — *Sepia* и морской язык (*Solea*) с плавниками, оторачивающими тело.

В озерах летом обычно скачком падают книзу температура и количество кислорода; прекращается движение воды. В профундальной зоне нет разнообразия грунтов, а господствует везде ил; нет растительности; обычно малое количество кислорода и низкая температура. Напротив, в литоральной зоне летом высокая температура, обилие кислорода, много растительности, токи воды и разнообразие грунтов. Поэтому, поскольку зоны, расположенные более глубоко, отличаются от расположенных более высоко

однообразием своих биотопов, характерными чертами их являются меньшее разнообразие населения, бедность количества видов; однако число особей каждого вида, например в профундальной зоне пресных вод, обычно бывает гораздо больше, чем в сублиторальной и литоральной; этому содействуют обилие иловой пищи и отсутствие, во всяком случае падение, межвидовой конкуренции. Так, например, в Плёнском озере в литоральной зоне приходится в среднем на  $1 \text{ м}^2$  около 12 видов и 662 экземпляра каждого вида, а в профундальной зоне — 6 видов и 1252 экземпляра каждого вида. В озере Плюс



Рис. 28. Схема вертикального разреза морского дна с обозначением зон.

Для компактности схемы на ней совершенно не соблюдены пропорции глубин.

соответствующими числами будут: 10 видов и 195 экземпляров в литоральной зоне и 1 вид и 1029 экземпляров в профундальной.

По вертикали большую роль как в распределении физико-химических факторов, так и ряда организмов играет разделение водной толщи озер на три зоны, находящиеся в связи с вертикальным распределением температуры и  $\text{O}_2$  летом в озерах умеренного пояса. Сверху вниз температура падает сначала медленно, затем с глубины около 4 м идет быстрое падение температуры — не менее, а часто и более  $1^\circ$  на 1 м, это — слой скачка температуры, а затем снова идет дальнейшее медленное падение. Зона озера над скачком температуры носит название «э п и л и м н и о н», зона скачка температуры — «м е т а л и м н и о н», зона под скачком температуры — «г и п о л и м н и о н». Как видно из рис. 31, эпилимнион соответствует литоральной зоне, металимнион — сублиторали, а гиполимнион — профундали (по терминологии Тинеманна); для морей соответствующие деления толщи воды будут: эпиталасса, метаталасса и гипоталасса (Аткинс).

## 2. Биоценоз и танатоценоз

Выше было указано, что зоны распадаются на большее и меньшее количество биотопов, отличающихся друг от друга целым рядом факторов, причем для бентических биотопов, лежащих в пределах одной зоны, одним

из решающих факторов является грунт: твердый или мягкий, скала, песок, ракушка, ил или грунты переходного характера. Население каждого биотопа состоит из ряда организмов разных жизненных форм, которые все вместе образуют биоценоз (bios — жизнь, koipos — общий). Иначе можно

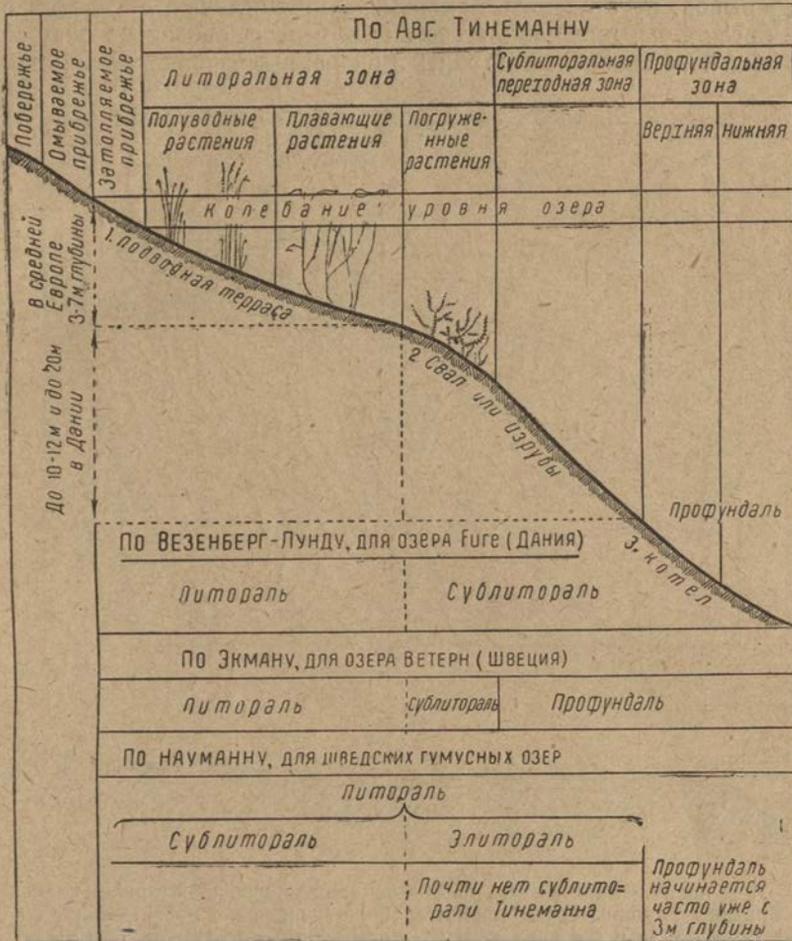


Рис. 29. Схема вертикального разреза для пресноводных озер с обозначением зон.

Как и на предыдущей схеме, пропорции глубин не соблюдены.

сказать, что биоценоз есть термин для обозначения тех сообществ или комбинаций животных и растений, на которые распадается все население данного бассейна. Термин этот, предложенный Мебиусом, аналогичен термину «ассоциация» и «сообщество» растений у ботаников. Д. Н. Кашкаров в своей работе «Среда и сообщество» (1933) определяет биоценоз как комплекс организмов, занимающий определенный участок жизненной арены (место обитания, биотоп) и находящийся в соответствии с внешними условиями существования или с факторами места обитания и друг с другом.

Более отвлеченно биоценоз понимается как подвижно-равновесная система населения, устанавливающаяся в данных экологических условиях (Резвой). Однако это

определение едва ли является точным, поскольку из него все же вытекает, что одно равновесие в системе населения сменяется другим; между тем фактически все изменения во взаимоотношениях между входящими в состав биоценоза организмами и окружающей средой происходят все время без всяких перерывов, и установить моменты равновесия едва ли возможно.

Все организмы, входящие в состав биоценоза, связаны между собой не только общей им способностью жить при данных физико-химических усло-

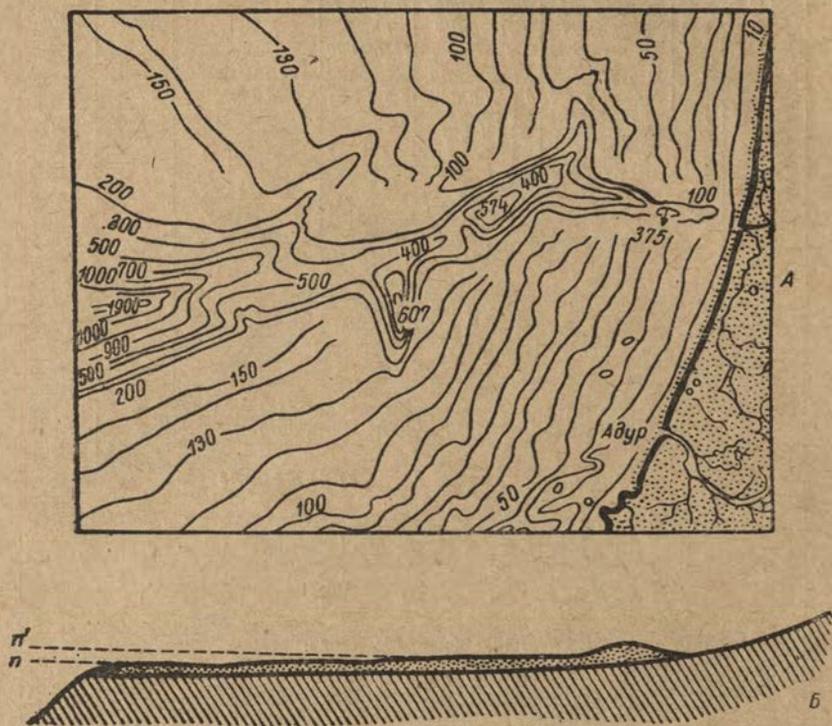


Рис. 30. А — погруженная в море долина западно-европейской континентальной платформы; большие глубины среди сравнительного мелководья представляют собой древнее ложе реки Адура и его притоков. Б — покрытие береговой платформы осадками и прекращение отступления береговых скал.

виях, но и наличием соответствующей биологической обстановки, как то — возможностью найти себе соответствующую пищу, укрыться от врагов и пр. Отношения между биоценозом и биотопом крайне сложны, и не только биоценоз зависит от биотопа, но, поскольку входящие в состав биоценоза организмы берут себе из воды кислород,  $\text{CO}_2$  и необходимые им соли, поскольку они выделяют в воду ненужные им продукты своей жизнедеятельности, поскольку умирают и разлагаются, они оказывают на биотоп самое могучее и всестороннее воздействие. Биоценоз и биотоп взаимно влияют друг на друга. Биоценозы, особенно прибрежные, несут в самих себе источник своей гибели и причину образования на их месте другого биотопа и нового биоценоза. Так, например, если данный биоценоз ограничен в числе других факторов определенным поясом глубины, то трупы населяющих его организмов, раковины и отмершие

части растений, постепенно накапливаясь, все более и более уменьшают глубину того места, где живет данный биоценоз, и в конце концов доводят его до глубин, исключающих возможность существования данного биоценоза и с железной необходимостью обуславливающих развитие и процветание другого; таким путем происходят, например, зарастание и наконец полное исчезновение целого ряда пресноводных бассейнов (рис. 32).

Однако не всегда трупы организмов остаются лежать там, где эти организмы жили; часть трупов может сноситься волнами и течениями глубже и, наоборот, выкидываться выше, из воды на берег; трупы многих планктонных организмов опускаются, например, на дно бассейна. Поэтому более правильно противопоставлять сообществам живых организмов — биоценозам — танатоценозы, т. е. скопления, кладбища мертвых организмов, которые играют важную роль в исторической геологии. Каждый биоценоз тесно связан со всеми особенностями своего биотопа. Поскольку свойства биотопа подвержены годовым и другим колебаниям, входящие в состав биоценоза организмы появляются только циклически или развиваются количественно различно.

Состав и количество особей и всей биомассы в каждом биоценозе изменяются не только из года в год, но и в течение года. Эти изменения происходят вследствие поедания одних животных другими, причем особенно велико выедание определенных форм рыбами; затем вследствие процессов роста, размножения, заноса личинок и активного переселения животных из одних глубин в другие. Детальнее об этом будет сказано ниже, в главе о производительности водоемов.

Биоценоз, как мы уже говорили, является одной из трех основных единиц, над которыми работает гидробиология (1 — водный организм, 2 — биоценоз и 3 — тип водного бассейна). Изучение биоценозов началось очень недавно, и предстоит еще огромная работа по исследованию генезиса биоценозов, их геологического прошлого, их экологии, географического распределения, по разработке системы биоценозов и пр. В качестве примера на рис. 33 приводится схема биоценозов Черного моря.

По принятому выше делению на зоны I—VI биоценозы Черного моря укладываются в область материковой ступени. В область псевдоабиссали входит VI биоценоз фазеолинового ила, биоценозы I—V укладываются в сублиторальную зону; развитой литорали в Черном море, в силу отсутствия приливов и отливов, нет, и соответствующие ей средиземноморские организмы в Черном море распределились по супралиторали (организмы I биоценоза, изображенные на рис. 33 выше уровня воды) и сублиторали.

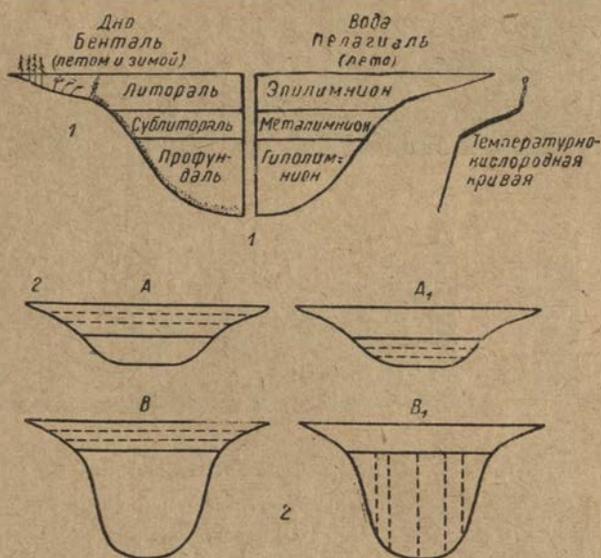


Рис. 31.

1 — соотношения областей бенгали и пелагиали (летом) и летней кривой температуры и кислорода; 2 — трофогенные слои одинаковы в озерах А и В, но толщи трофолитных нижних слоев А<sub>1</sub> и В<sub>1</sub>, где разлагается отмерший планктон, совершенно различны.

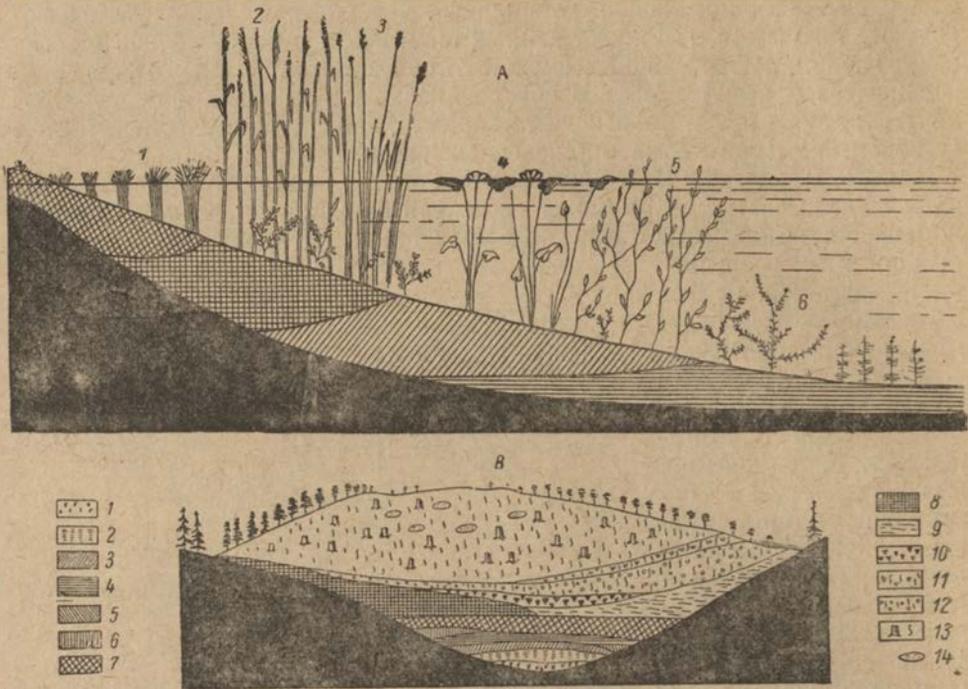


Рис. 32. А. Схема зарастания озера.

1 — зона осоки; 2 — зона тростников до глубины 2 м; 3 — зона камышей до глубины 3 м; 4 — зона кувшинок (нимфейных) до глубины 4 м; 5 — зона рдестов до глубины 6 м; 6 — зона мхов и харовых до глубины 8 м. Под осоками (косая штриховка крест на крест) отлагается осоковый торф; под тростниками и камышами (вертикальная штриховка крест на крест) — тростниковый и камышевый торф; под зонной кувшинок и рдестов (линейная косая штриховка) отлагается сфагнелевый торф; в зоне мхов и харовых (горизонтальная штриховка) отлагается сфапелит; черная заливка — материк.

### В. Схема строения выпуклого болота, образовавшегося зарастанием озера.

1 — пресноводный мергель; 2 — сфапелит; 3 — сфапелевый торф; 4 — тростниковый торф; 5 — камышевый торф; 6 — хвоевый торф, 7 — осоковый торф; 8 — осоково-ивовый торф; 9 — лесной торф; 10 — гилновый торф; 11 — шейхериевый торф; 12 — пушицево-сфагновый торф; 13 — сфагновый торф с пнями сосны; 14 — отложение лужиц на сфагновом ковре. Черная заливка — дно первоначального озера.

Рис. 33. Схема распределения биоценозов Черного моря.

1. Биоценоз скал. Часть населения этого биоценоза вылезает из воды и довольствуется только сыростью и волнами прилива, например: 1 — краб *Pachygrapsus*, 2 — усоногий рачок *Balanus* и 3 — моллюск *Patella*; другая часть населения скал живет глубже, например: 4 — бурая водоросль *Cystoseira*, покрывающая все прибрежные скалы Черного моря; 5 — зеленые водоросли *Ulva* и *Enteromorpha*; к скалам прикреплены: 6 — моллюски мидии (*Mytilus*) и 7 — асгинии; около скал постоянно держится 8 — рыба морской ерш (*Scorpaena*).

Разбитые и превращенные в песок скалы образуют биотоп II биоценоза песка; у края воды ютятся: 9 — немертины *Ligneis*, 10 — низшие черви *Saccocirrus*; 11 — рачки амфиподы (бокоплавы) и др.; глубже в песке живут: 12 — моллюски *Venus*, 13 — разгребашные песок своими усиками рыбы султанки (*Mullus*) и 14 — закапывающиеся в него камбалы (*Rhombus*); по песку бродят 15 — раки-отшельники (*Diogenes*) и пр.

Обычно в глубине заливов с песчано-илистым дном развивается III биоценоз zostеры: в морской траве zostере (16 — *Zostera*) прячутся: 17 — морские иглы (*Syngnathus*), 18 — зеленушки (*Crenilabrus*), 19 — морские коньки (*Hippocampus*), 20 — креветки (*Leander*) и пр.

Глубже скал, песка и zostеры идет IV биоценоз устричника; основное его население: 21 — много устриц (*Ostrea*), 22 — морские гребешки (*Pecten*) и пр.

Глубже биоценоза устричника идет V биоценоз мидиевого ила, названный по имени заполняющего ил этих глубин (23) моллюска-мидии (*Mytilus*); там же процветают: 24 — красная водоросль филлофора (*Phyllophora*), 25 — красная губка (*Suberites*) и 26 — асцидия (*Ciona*).

Еще глубже располагается VI биоценоз фазеолинового ила, названный по имени (27) моллюска фазеолины (*Modiola phaseolina*). Кроме фазеолины мы встречаем там много: 28 — мелких иглокожих амфиур (*Amphiuira*), затем 29 — моллюска *Trochopopsis* и др.

Ниже фазеолинового ила в Черном море, вследствие заражения этих глубин сероводородом, высшие организмы живыми не встречаются, и там мы имеем так называемое VII сероводородное царство бактерий (30).

Толща свободной воды заселена VIII биоценозом планктона открытого моря; из планктонных организмов на рисунке изображены: 31 — медуза *Rhizostoma* и 32 — ктенофора и *Pleurobrachia*.



Рис. 33.

(Подпись к рис. см. на стр. 52.)

Батинальная и абиссальная зоны в Черном море заражены  $H_2S$  и имеют только бактериальное население.

Мы не имеем еще разработанной системы биоценозов; однако, если мы признаем наличие двух основных типов биоценозов — биоценозы водные и биоценозы воздушные, — то следующим делением каждого из этих типов будет привычное в биологии деление на классы. На какие же основные классы распадается весь тип водных биоценозов? Наличие двух классов несомненно: первый класс объединяет все биоценозы бентали, название этого класса сообществ — бентос; второй класс объединяет все сообщества пелагиали, все планктонные сообщества, его название планктон.

Выше мы уже говорили (стр. 43) о тех основных жизненных формах, которые образуют сообщества бентоса и планктона; специфическим является недавно открытый третий класс сообществ «нейстон», состоящий из организмов, непосредственно населяющих поверхностную пленку воды; здесь живут хризомонады, как *Chromulina*, жгутиковые, как *Euglena sanguinea*, и др. Возбуждает споры, можно ли признавать недавно открытый четвертый класс водных сообществ — население толщи льда, так называемый «пагон»; действительно оказывается, что в наших широтах более полутора ста видов организмов — простейших, коловраток, червей, моллюсков, ракообразных и личинок насекомых — проводят все зимнее время в анабиотическом состоянии в толще льда, покрытого снегом, пребывая там, как в своеобразном термостате, при относительно постоянной температуре немного ниже  $0^\circ$ . По растаянию льда весной эти пагонные организмы возвращаются к своему обычному образу жизни в области бентали или пелагиали.

Поскольку мы нашими планктонными сетками ловим в воде не только живые организмы, но и весь органический и неорганический детрит (триптон), существует термин «сестон», объединяющий вместе планктон и триптон, т. е. все живое и мертвое, что попадает в планктонные сетки. На рис. 24 наглядно изображены все четыре класса сообществ — бентос, планктон, нейстон и пагон — и образующие их основные жизненные формы.

Обычно принимается деление всей водной жизни на бентос, планктон и нектон. Мы с этим не можем согласиться, поскольку нектонные организмы — только жизненная форма в области пелагиали. Иначе наряду с планктоном и нектоном пришлось бы устанавливать термины для бродячих организмов, для сидячих и т. д., на чем пока еще никто не настаивает.

Наличие планктона является характерной чертой водной жизни. Только в водной среде существует громадный мир парящих и плавающих планктонных животных и растительных организмов, которые всю свою жизнь от зарождения до смерти проводят в толще воды, ни разу не касаясь дна бассейна.

В воздухе тоже носятся птицы, насекомые и бактерии; в юрское время носились рептилии птерозавры; но ни один из этих организмов не проводил и не проводит в толще воздуха всего цикла своей жизни: раньше или позже все они спускаются на землю. Энтомологи произвели с помощью аэропланов и специальных ловушек целый ряд наблюдений над распределением насекомых и паукообразных в толще воздуха. Оказалось, что насекомые встречаются вообще до 4200 м высоты и едва ли выше. По количеству насекомых энтомологи различают в воздухе два слоя: нижний, более богатый насекомыми, до 20—60 м высоты, и верхний, лежащий над ним, бедный насекомыми «планктонный слой», как они его называют. По американским данным, в столбе воздуха, основание которого равно одной квадратной миле, а высота 4285 м (начиная с 15 м над землей) в среднем за разные времена года было найдено до 25 млн. насекомых; минимум был в январе, максимум в мае;

но все найденные насекомые принадлежали только к хорошо известным наземным видам мелких цикадок, тлей, различных мошек и мушек, мелких наездников и пр. Никаких других форм, кроме наземных, не было найдено, и потому термины «планктонный воздушный слой», «воздушный планктон» являются совершенно условными и, с точки зрения гидробиологов, неприменимыми.

На высоте 5 000 м были найдены только споры; споры бактерий и плесневых грибов оказались и в пределах стратосферы на высотах от 11 тыс. до 22 тыс. м.

Основные черты географического распределения морских организмов будут изложены в главе о температуре, которая в данном случае является решающим фактором. Проблема распределения пресноводных организмов находится в стадии разработки, поскольку еще мало изучен пресноводный мир тропиков и ряда внеевропейских стран.

**V. СХЕМА РЯДА КРУГОВЫХ ЗАВИСИМОСТЕЙ МЕЖДУ ВОДНЫМИ ОРГАНИЗМАМИ И ОКРУЖАЮЩЕЙ ИХ СРЕДОЙ**

Чтобы показать всю сложность взаимоотношений между водой и ее населением, на нижеследующей таблице (рис. 34) сделана попытка схематично

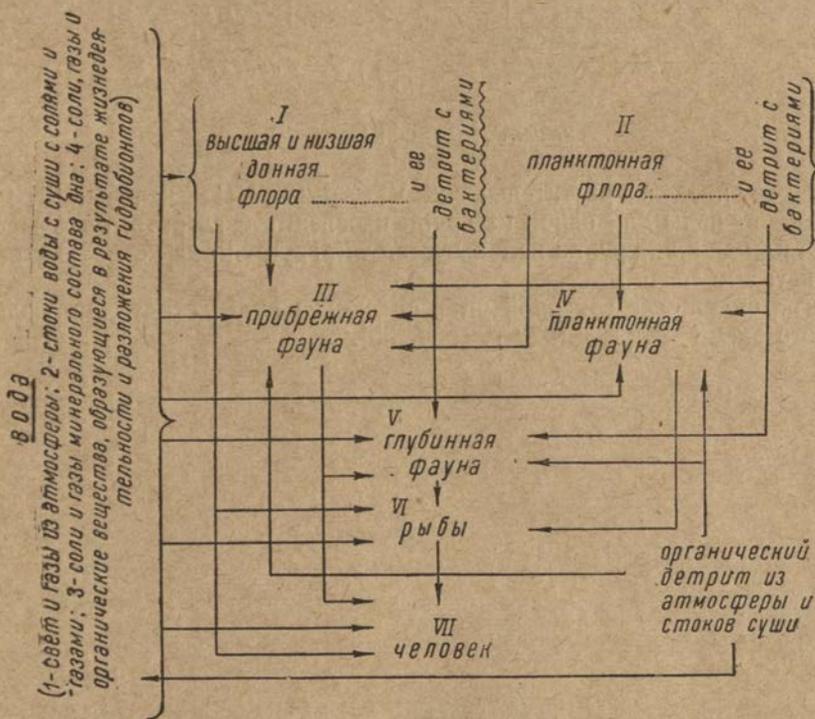


Рис. 34. Схема взаимоотношений гидросферы и организмов.

чески представить связь между водой и основными группами ее населения, главным образом по пищевой линии, от растений до рыб; в схему введен и человек, поскольку он использует для себя водные продукты, рыбу и пр. Слева таблицы, в вертикальных строчках описана вода со всеми источниками ее солей, газов и других растворенных веществ. Справа внизу выделен органический детрит, поскольку он поступает в воду из атмосферы и стоков суши. Все организмы разбиты на семь групп: 1 — высшая и низшая

донная растительность и ее детрит; II — планктонная растительность и ее детрит (детрит I и II группы выделен потому, что он играет большую роль, прямую или косвенную, в питании целого ряда водных организмов); III — прибрежная фауна; IV — планктонная фауна; V — глубинная фауна,

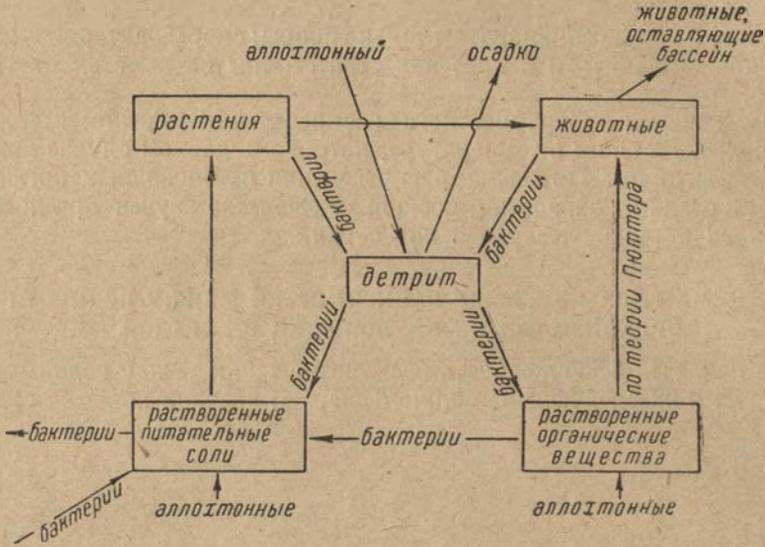


Рис. 35. Схема Штрёма.

живущая вне пределов растительности; VI — рыбы; VII — человек. Стрелки, отходящие от воды или одной из групп населения и детрита, показывают, что вода или данная группа используется той группой, на которую стрелка указывает.

Другая схема, где основной упор сделан на роль детрита, приводится выше; это схема Штрёма 1928 г. (рис. 35).

ГЛАВА ТРЕТЬЯ

КОЛИЧЕСТВО ВОДЫ В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ И В ОРГАНИЗМАХ

1. КОЛИЧЕСТВО ВОДЫ В ВОДНЫХ ОРГАНИЗМАХ

В среднем более половины веса тела каждого живого существа приходится на воду; среднее количество воды в живых растениях не менее 75%; в теле человека содержится воды почти 63%. Поскольку достаточное количество воды есть непременное условие для осуществления всех химических функций протоплазмы, количество воды в органах и тканях пропорционально наличию в них протоплазмы и энергии обмена их веществ; мало воды в жировой ткани, бедной протоплазмой, и в костной, несущей преимущественно физические функции. В жидкой ткани, как кровь, и в плотной, как сердечные мышцы, имеется одинаковое количество воды — 79%; в мозговой ткани — 77.9% и даже в костной — 50%. При такой роли воды понятно, что организм не может терять безнаказанно заключающуюся в нем воду; и действительно наземные млекопитающие могут оставаться живыми, потеряв весь свой жир и до 50% белков, но умирают, лишившись всего 10% заключающейся в них воды. В общем зародыши животных богаче водою, чем взрослые, а низшие животные богаче водою, чем высшие, но особенно богаты водою гидробронты — водные животные и растения. Вода, конечно, столь же необходима для них, как и для наземных, а ее добывание не может представлять особых затруднений; поэтому количество воды в водорослях доходит до 98%, а в водных животных, главным образом планктонных, как сальпы, ктенофоры, особенно *Cestus veneris* и у моллюска *Carmarina* — до 99%.

Нижеследующая табл. 3 показывает количество воды в организме разных водных животных.

Таблица 3

Животные	Количество воды (в %)	Животные	Количество воды (в %)
<b>Губки</b>		<b>Моллюски</b>	
<i>Suberites domuncula</i> . . . . .	78	<i>Mytilus edulis</i> . . . . .	82
<i>Chondrosia reniformis</i> . . . . .	84	<i>Ostrea</i> . . . . .	80
		<i>Cardium</i> . . . . .	92
<b>Актинии и медузы</b>		<b>Cephalohordata</b>	
<i>Anthea cereus</i> . . . . .	87	<i>Amphioxus</i> . . . . .	87
<i>Sagartia troglodytes</i> . . . . .	76		
<i>Rhizostoma cuvieri</i> . . . . .	95	<b>Рыбы</b>	
		<i>Heliastes</i> . . . . .	73
<b>Ракообразные</b>		<b>Амфибии</b>	
<i>Astacus fluviatilis</i> . . . . .	77	<i>Лягушка (головастик)</i> . . . . .	93
Креветки			

Можно думать, что именно большое количество воды и придает многим планктонным организмам их необычайную прозрачность. Исключительно мало количество воды у ряда листовых мхов, например у *Sphagnum cuspidatum* всего 15.35%.

Но если, за отдельными исключениями, потребность гидробионтов в воде так велика, то каков же фактически тот объем воды, в котором они могут процветать, и что делается с водными организмами, когда количество окружающей воды оказывается недостаточным?

## II. КОЛИЧЕСТВО ВОДЫ В СРЕДЕ, ОКРУЖАЮЩЕЙ ГИДРОБИОНТОВ

### 1. Размеры бассейнов

Гидробионты населяют водные бассейны всех размеров — от лужи и черепка с водой до мирового океана. В черепке может быть воды лишь несколько кубических сантиметров и меньше, объем мирового океана определяется в 1370 млн. км<sup>3</sup>, но водную жизнь мы находим одинаково и здесь и там, и объем бассейна как таковой не может служить препятствием для существования той или иной водной жизни

Общее количество воды, находящейся в атмосфере, в океане и на суше, количество воды, испаряющейся и вновь падающей в океан и на сушу, количество воды, приносимой реками в океан, и вообще вся циркуляция воды в природе изображены на рис. 36. Многим океан представляется в виде громадной глубокой ямы. Однако, если мы изобразим вертикальный разрез хотя бы Атлантического океана, от Португалии до Северной Аме-

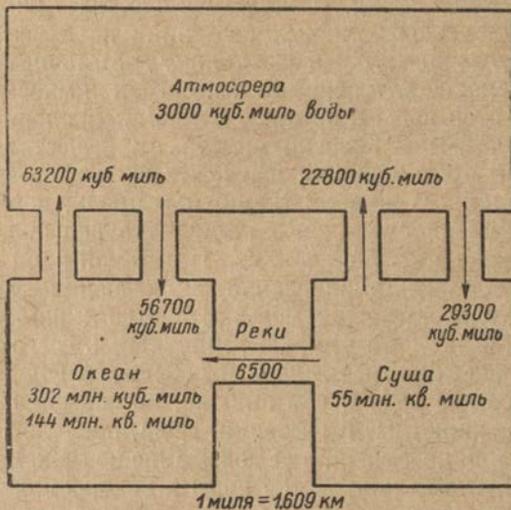


Рис. 36. Циркуляция воды в природе. (По Лотка).

рики, в одинаковых масштабах по длине и глубинам, то увидим (рис. 37), что океан приходится сравнивать скорее с громадным блюдцем, чем с глубокой ямой.

С другой стороны, два бассейна, как, например, Атлантический океан и Средиземное море, или Атлантический океан и Норвежское море, непрерывно переходящие друг в друга, фактически отделены один от другого: первое подводным хребтом Гибралтарского пролива, второе хребтом Уайвилля Томсона. Как видно из рис. 38, температурные и солевые условия по двум сторонам каждого из этих двух хребтов совершенно различны. Текущая река нам кажется совершенно однородной, но фактически дело часто обстоит совершенно иначе. На рис. 39 изображена неоднородность (по электропроводности) реки Волги после впадения в нее реки Оки. Электропроводность ( $K_{18} \times 10^6$ ) этих двух рек совершенно различна, и воды Оки, вступивши в Волгу, еще очень долго сохраняют свою самостоятельность.

В бассейне, объемом хотя бы в 1 см<sup>3</sup>, не может существовать ни один организм такого же объема, но в нем могут оказаться и процветать сотни миллионов более мелких особей. При цветении небольших пресноводных

бассейнов количество организмов, обуславливающих цветение, доходит до 10 млн. клеток в  $1 \text{ см}^3$ . И цифрами того же порядка, 5—10 млн. штук,

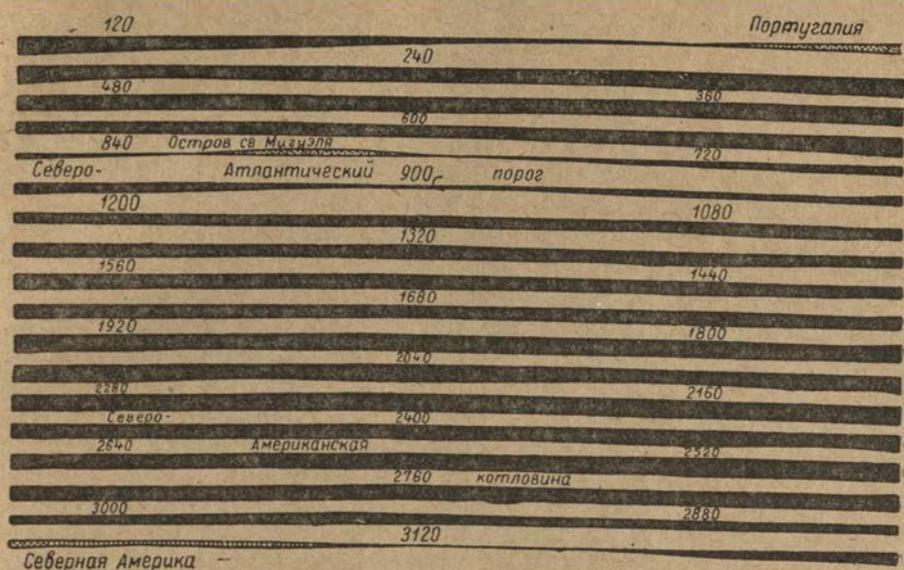


Рис. 37. Поперечный разрез через Атлантический океан по линии: Португалия — остров св. Мигуэля — Северная Америка.

Горизонтальный масштаб и вертикальный (глубин) одинаковы. Цифры показывают расстояние от Португалии до Северной Америки.

определяется, с другой стороны, все так называемое «куринское стадо» северю, служащее объектом значительного промысла и имеющее в своем распоряжении такую мощную реку, как Кура, и значительную площадь Каспийского моря. Конечно, нам трудно представить себе, что является простором и большим бассейном для мелкого организма, объемом хотя бы в  $10 \mu^3$ . Однако из правильного математического отношения  $10 \mu^3 = \frac{1 \text{ дм}^3}{1000000 \text{ м}^3}$  мы должны заключить, что мелкому организму в  $1 \text{ см}^3$  воды так же просторно, как небольшой рыбе (1 дм<sup>3</sup>) в громадном и на наш взгляд бассейне в 1 млн. м<sup>3</sup>, где она будет совсем незаметной.

В живой природе кроме всякого рода обычного типа водоемов, представляющих собой в конце концов лишь большее или меньшее углубление в земной коре, заполненное водой, имеются и более своеобразные, как, например, существующие на растениях так называемые эпифитные во-

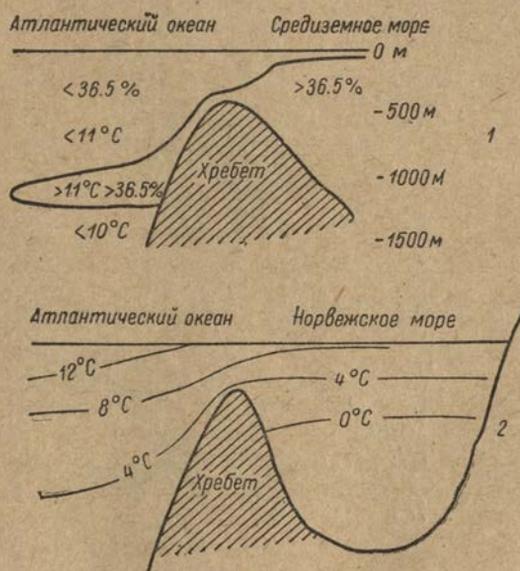


Рис. 38.

1 — хребет Гибралтарского пролива; 2 — хребет Уайவில்ля Томсона.

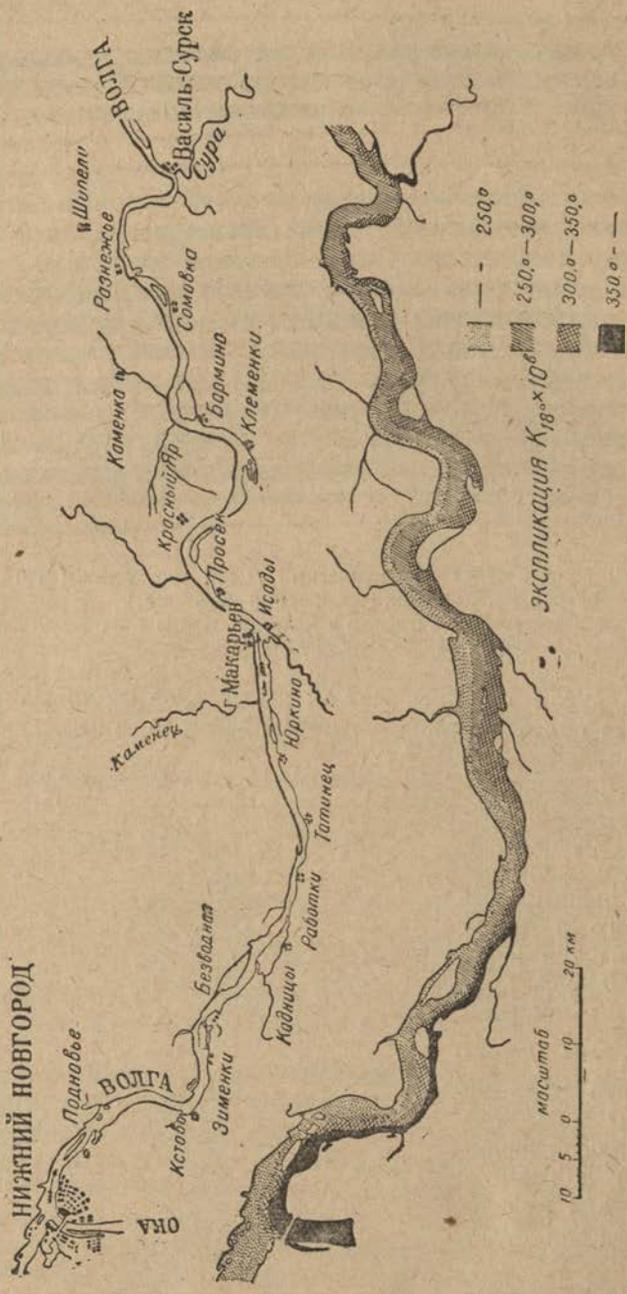


Рис. 39. Неоднородность воды реки Волги (после-впадения в нее реки Оки) по результатам исследования Г. И. Долгова в 1926 г.  
Объяснение в тексте на стр. 58.

доемы. Именно некоторые южноамериканские ананасовые растения (Bromeliaceae), как *Dischidia*, образуют мешковидные листья (рис. 40), в которых скопляется дождевая вода; эта вода и используется растением, что наглядно доказывают корневидные выросты, которые *Dischidia* выпускает во внутреннюю полость своих собственных мешковидных кувшинов. В воде этих кувшинов, кроме корневидных выростов, была найдена и типичная водная фауна. Сходные по наружному виду кувшины, или урны, имеются еще у насекомоядных *Nepenthes*; здесь основной задачей кувшинов являются ловля и переваривание насекомых растением, для чего заключающаяся внутри кувшинов жидкость содержит специальные ферменты; и тем не менее и в этой жидкости оказались специально приспособившиеся личинки водных двукрылых: комаров, психодид и др., затем круглые черви и клещи, на которых ферменты не действуют и для которых вода такой урны является, во всяком случае на определенный период их жизни, единственно доступным для них миром. По новейшим данным, фауна кувшинов *Nepenthes* включает в себе не только водные, но и наземные формы. Наиболее интересны так называемые непентебионты, т. е. формы, характерные для того биоценоза, который заселяет жидкость кувшина. Сюда относятся 19 видов комаров и 7 видов других двукрылых, которые до сих пор нигде в других биотопах не были найдены. Bromeliaceae и *Nepenthes* с их кувшинчатыми водоемами являются тропическими растениями; но эпифитные водоемы имеются и у некоторых представителей европейской флоры. У так называемого дудника (*Angelica*) из зонтичных (*Umbelliferae*) листовые влагалища так охватывают главный стебель, что образуют специфический водоем, в который по специальному желобку стекает вода со всей поверхности листа и сохраняется там в течение трех и более недель. Несмотря на то, что весь объем водоема не более 2—3 см<sup>3</sup>, в нем живет целый мир корненожек, инфузорий, коловраток и других червей, тардиград, личинок двукрылых и пр. Вследствие ряда условий, например загрязнений таких водоемов экскрементами ухортерок и пр., состав воды в них меняется, а с ним и население; благодаря



Рис. 40. Эпифитные водоемы.

1 — кувшины насекомоядных *Nepenthes*; 2 — *Nepenthes* с Сейшельских островов; 3 — мешковидные листья *Dischidia*; 4 — листовые влагалища *Angelica*.

этому обстоятельству даже для таких микроводоемов получается ряд отдельных, сменяющих друг друга сообществ населения, биоценозов. На стволах буков имеются углубления, заполненные водой, в которых между прочими водными организмами процветает специальный вид хириномусов, нигде более не встречающихся, и даже остракода.

Специфическими водными бассейнами являются такие камни и скалы, по которым непрерывно течет вода, иногда слоем всего в несколько миллиметров; на таких камнях поселяются личинки ручейников, двукрылых и др., причем имеются формы как с воздушным, так и с водным дыханием. Вся эта фауна носит общее название *fauna hydropetrica* (фауна мокрых камней).

К водным бассейнам относятся и заросли мхов на камнях, крышах, желобах и стволах деревьев, намокающие только периодически после сильных дождей и все же успевающие развить настоящее водное население (см. ниже о временных бассейнах).

## 2. Объем бассейна и величина организмов

Несомненно, что каждому водному организму уже для одного добывания пищи и дыхания необходим определенный простор, определяемый объемом воды; отсюда понятно, что, говоря вообще, более крупные организмы встречаются только в более крупных бассейнах; так, гигантские киты, как полосатик (*Balaenoptera boops*), достигающий длины до 35 м, или водоросль *Macrocystis pyrifera*, длиной до 300 м, живут только в океане; гигантская пресноводная рыба *Agaraima*, длиной до 3 м, населяет только Амазонку и другие большие реки Южной Америки; такие же требования к окружающему пространству предъявляют и наши сомы и белуги; исключением могут показаться крупные лососевые, которые проходят вверх по рекам очень высоко, но как раз в этот период своего существования они не питаются, а потому и могут довольствоваться меньшим объемом воды. Далее оказалось, что не только крупные виды организмов живут лишь в более обширных бассейнах, но и один и тот же вид в бассейнах большего объема имеет гораздо больший рост, чем в небольших водоемах. Такие наблюдения были сделаны над коловратками, веслоногими рачками *Cladocera*, сигаками *Coregonus* и рядом других организмов. Снеток (*Osmerus eperlanus* var. *psirinchus*) живет в озерах и бывает длиной от 60 до 100 мм, реже 150—180 мм; он является постоянной, не покидающей озера формой морской корюшки (*Osmerus eperlanus*), которая живет в Атлантическом океане, в Северном и Балтийском морях и входит в реки для икротетания; она имеет длину 150—260 и до 300 мм. Караси, тучами заселяющие небольшие пруды, всегда остаются мелкими даже на 4—5-м году жизни. Рыбоводам давно известно, что для получения более крупных экземпляров карпа на гектар пруда надо сажать определенное количество особей: сеголеток от 500 до 800 штук, а годовалых от 250 до 400. Эти отношения в объеме карпа и ряда других форм можно с большой долей вероятности объяснить наличием в бассейне лишь определенного количества пищи, недостаточного для нормального развития большого количества особей. Обилием подходящей пищи, имеющейся лишь в небольших водоемах, быть может, можно объяснить и то явление, что некоторые *Daphniidae*, а также ряд моллюсков в небольших водоемах достигают большего размера, чем в крупных бассейнах; однако другие *Crustacea* ведут себя иначе; так, *Diaptomus laciniatus*, и при обилии и при недостатке пищи безразлично, всегда бывает больше ростом в более крупных бассейнах, причем длина его меняется от 1050 до 1800  $\mu$ .

Интересно, что если организм живет в очень большом бассейне, в море и океане, но самый биотоп его представляет собой небольшие по объему пространства, например ходы среди зарослей губок или известковых водо-

рослей, то такой биотоп влияет на организмы совершенно так же, как если бы они жили в небольших самостоятельных бассейнах; такова мелкая фауна моллюсков в некоторых районах Мессинского пролива и карликовая фауна моллюсков, в том числе и головоногих, брахиопод и морских ежей среди губчатых обрастаний в триасовых слоях Тироля.

Для выяснения причин всех этих явлений необходимы, конечно, соответствующие опыты; одна из первых работ в этом направлении была сделана Семпером. Еще в 1880 г. он установил, что если мы будем воспитывать икринки озерного прудовика (*Limnaea stagnalis*) в сосудах разного объема при прочих равных условиях, то, несмотря на одинаковый возраст, выросшие прудовики окажутся разного размера и притом тем большего, чем больше был объем сосуда, в котором росли прудовики; именно в сосудах объемом в 100, 250, 600, 1000 и 2000 см<sup>3</sup> соответствующая длина прудовиков через 65 дней их жизни оказалась 6, 9, 12, 15 и 18 мм; в сосудах объемом более 400 см<sup>3</sup> темп прироста идет медленнее, чем в сосудах меньшего объема; увеличение сосуда сверх 4000—5000 см<sup>3</sup>, где достигался максимальный рост, уже не давало дальнейшего эффекта, и размеры животного более не увеличивались. Подобные же опыты были сделаны над осликами (*Asellus*), карпами (*Cyprinus*) и головастиками лягушки. И везде оказалось, что увеличение объема сосуда сопровождается увеличением размера животного.

При дальнейшей разработке этого вопроса удалось выяснить, что имеются организмы, как гидра, величина которых не зависит от объема сосуда, а только от количества пищи; при обилии последней гидры достигают большого размера и в малых сосудах; однако чрезмерное обилие живой пищи вызывает чрезвычайное израсходование стрекательных капсул у гидры и ослабление ее роста. Очень чувствительными к объему сосуда являются планарии; в небольших сосудах они всегда остаются мелкими, даже при ежедневной смене воды. Если в сосуде с планариями повесить другой продырявленный сосуд с планариями того же или соседнего вида, то рост планарий первого сосуда будет ослаблен; если повесить такой же сосуд, но с моллюсками или осликами, то никакого ослабления роста у планарий в первом сосуде не наблюдается. Можно сделать вывод, что, по крайней мере в случае с планариями, ослабление роста зависит от вредного действия продуктов своего обмена веществ и обмена веществ соседних видов; продукты же обмена других организмов далеко не так вредны. Аналогичные наблюдения были сделаны и в практике ухода за морскими аквариумами.

### 3. Временные бассейны и высыхание водных организмов

Не только величина бассейна, но и кратковременность существования водоема не является препятствием к существованию гидробионтов. Захватив достаточный период времени в истории развития земли, мы должны будем сказать, что все водоемы на земле являются временными и преходящими. Наименьшей долговечностью обладают пресноводные бассейны со стоячей водой, которые сравнительно скоро заполняются остатками жизни самого бассейна, продуктами, приносимыми притоками и поступающими другими путями; за ними следует область морского мелководья с нередкими сменами моря на сушу и обратно, с так называемой *трансгрессией*, наступлением моря, и *регрессией*, его отступанием. Только области больших морских глубин существуют и отлагают осадки в течение времени, долгого и с геологической точки зрения, в течение ряда эпох и даже периодов. Такую геологическую длительность мы здесь разбирать не будем и под

термином «временные» будем подразумевать только бассейны, существующие в общем менее года.

Неглубокие бассейны, не получающие постоянного притока воды, при наличии испарения могут совершенно высохнуть, без всякого отношения к тому, будет ли их поверхность измеряться квадратными сантиметрами или километрами. Все такого рода временные, преходящие или непостоянные бассейны при всей кратковременности своего существования заключают в себе все же настоящих гидробионтов, некоторая часть которых даже специально приспособлена к тому, чтобы не погибать и во время высыхания бассейна.

Временные бассейны даже для Европы изучены еще далеко недостаточно, не говоря уже о других частях света. В состав преходящих водоемов входят следующие группы: 1) неглубокие бассейны, остающиеся после разлива рек, 2) лужи, образованные тающим снегом, 3) лужи, остающиеся после сильных дождей, и 4) временные бассейны, образованные выступанием грунтовых вод.

В бассейнах этих четырех типов в массовом количестве обычно встречаются жгутиковые: *Euglena sanguinea* и *Astasia*. В составе фауны преходящих бассейнов Германии насчитывается не менее 273 видов, причем из них только 17 видов ракообразных и ряд *Turbellaria* являются характерными представителями фауны преходящих бассейнов, все же остальные либо живут и в постоянных прудах и болотах, либо являются убикистами (живущими везде); из типичных *Turbellaria* часто встречается *Dalyellia* из *Rhabdocoelida*; из *Crustacea* особенно характерны *Euphylloroda*: *Chirocephalus*, *Branchipus*, *Apus*, *Limnetis* и др.; из *Cladocera* обычна теплолюбивая *Moina*.

К временным бассейнам надо отнести и так называемые нагульные пруды в рыбных хозяйствах, которые на зиму спускаются и дно которых в наших широтах промерзает. Говоря вообще, временные бассейны особенно развиты в более теплых областях земного шара, где имеется резкая противоположность между дождливым и сухим временем года.

Население временных бассейнов обладает двумя типичными для него свойствами: первое — это способность давать для поддержания вида за короткий период большое число поколений или вообще большое потомство и второе — способность оставаться живыми и без воды в тот или иной период своей жизни, в виде ли цисты, яйца, личинки или взрослого животного. Так, например, *Daphnia magna* дает свое первое потомство на 7—8-й день своей жизни, а затем каждые три дня производит снова от 12 до 60 и даже более особей; все ее потомство за месяц доходит до 30 млн. штук; многие *Euphylloroda*, как *Apus*, дают лишь одно поколение; но зато они целыми неделями кладут по 300—400 яиц ежедневно.

При высыхании бассейна очень многие организмы закапываются в ил и так или иначе выдерживают период засухи. Сухой ил из области разлива Дуная дает при размачивании целый ряд животных: *Apus*, *Cladocera*, *Ostracoda*, *Tardigrada*, разных *Turbellaria*, *Nematodes* и *Oligochaeta*; много форм дает при размачивании и сухой ил, привезенный в Европу из Азии, Африки и Австралии. Закапываются в ил не только мелкие организмы, но и более крупные — моллюски и рыбы. Из моллюсков выдерживают засуху всего легче *Prosobranchia*, имеющие крышечку для запирания своей раковины (*Ampullaria*, *Melania*, *Bithynia* и др.); в пресных водах восточной Африки на 112 видов *Prosobranchia* насчитывается только 46 *Pulmonata* без крышечки; однако и сами *Pulmonata* тоже или закапываются в грунт или, как *Limnaea palustris*, закрывают устье раковины слизистой, затвердевающей пленкой, или приклеиваются слизью к субстрату (*L. truncatula* и др.); обладающие пленкой остаются живыми в сухом илу на

воле до 300 дней, в лаборатории — до 110 и более; 4 экземпляра *L. palustris* остались живыми после месячного пребывания в эксикаторе с хлористым кальцием (Жадин, 1926). В степных бассейнах Африки живут двустворчатые моллюски *Spatha*, на раковинках которых ясно отмечаются перерывы роста в период закапывания в ил. Так же спасаются и личинки стрекозы *Gomphus* и некоторых фриганид. В области разлива Дуная после спада воды верхние слои ила настолько затвердевают, что по ним

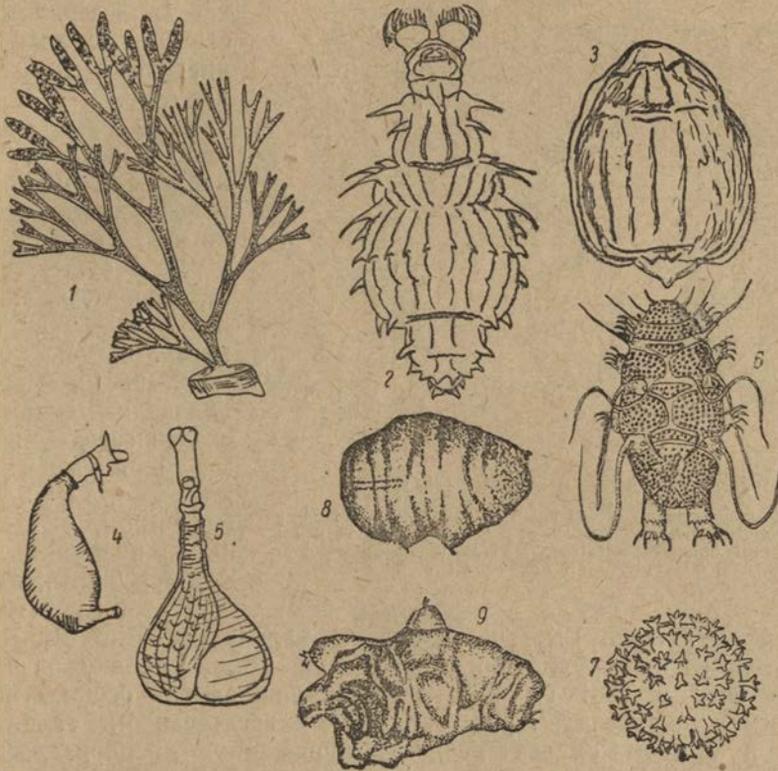


Рис. 41. Организмы, способные к высыханию, и население мха.

1 — водоросль *Pelvetia canaliculata* L.; 2 — коловратка *Callidina multispinosa* Thompson, типичный обитатель мха со множеством шипов; 3 — *Philodina roseola*, коловратка, совершенно высохшая; 4 — 5 — коловратки сем. *Philodinidae*, живущие во мху; 4 — *Habrotrocha caudata* Murray; 5 — *Habrotrocha ampulla* Murray с яйцом (в своем домике); 6—9 — *Tardigrada* (тихоходки); 6 — *Echiniscus blumi* Richters; 7 — яйцо *Macrobiotus granulatus*; 8—9 — *Macrobiotus hufelandi* C. A. Schultze (8 — высохший при нормальных условиях, 9 — высохший при ненормальных условиях — на предметном стеклышке).

прокладываются дороги и ездят на телегах, а в глубине в мокром илу живут выюны (Antipa, 1911). Особенно много закапывающихся в ил рыб встречается под тропиками; на Цейлоне туземцы уже через несколько дней после наступления дождливого времени года занимаются рыболовством в таких болотах и водоемах, которые до дождей были совершенно сухими; к закапывающимся рыбам относятся представители сем. *Symbranchidae*, из карповых — *Discognathus*, из двоякодышащих — африканский *Protopterus* и южноамериканский *Lepidosiren*. Последние проводят летнюю засуху в особых капсулах, которые они устраивают в высыхающих бассейнах из слизи и донного ила; в этих капсулах они лежат, свернувшись кольцом; капсулы настолько плотны, что в них можно даже без воды пересылать живыми двоякодышащих рыб из-под тропиков в Европу.

Специальные цисты для выдерживания засухи характерны для некоторых Сорепода, малощетинковых червей, турбеллярий и пресноводных немертин, затем корненожек, солнечников и инфузорий. У простейших образование цисты сопровождается выделением воды из самого организма. В цистах простейшие выдерживают сухость месяцами и даже годами. Другие организмы сами не способны выдерживать высыхание, но зато их яйца, как, например, стойкие яйца ряда ракообразных (ephippium дафний) и коловраток или специальные образования, как геммулы губок и статобласты мшанок, спо-

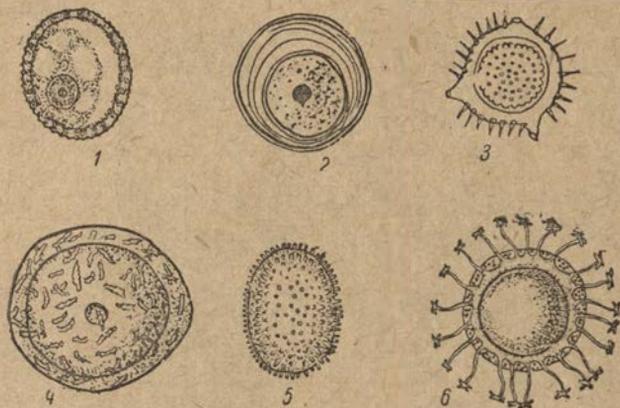


Рис. 42. Цисты и стойкие яйца.

1—3 — цисты простейших (1 — *Euglena viridis*, 2 — *Colpoda cuculus*, 3 — *Microcometes* — спора в раковинке животного); 4 — геммула губки *Spongilla lacustris*; 5 — яйцо коловратки *Polysartha platyptera*; 6 — статобласт мшанки *Cristatella mucedo*.

способны выдерживать часто не только высыхание, но и замораживание (рис. 41, 42, 43).

Некоторые специфические водоемы, как, например, напитанные водой мхи или песок на крышах, скалах, коре деревьев, существуют так недолго, что населяющие их водные организмы иногда не могли бы даже вырасти, если бы не обладали удивительной способностью высыхать сами насуху вплоть до пленки, а затем снова набухать и оживать, продолжая свой собственный

рост и размножаясь. Быстрое появление коловраток *Philodina* в сухом дотоле песке в дождевых желобах на крыше наблюдал впервые Левенгук еще в 1701 г.; однако высыхание самой особи — настоящее явление анабиоза (греч. *anabiosis* — воскресение), т. е. оживление, в данном случае после высушивания, — оспаривалось еще и в 1886 г. известным исследователем пресных вод Цахариасом. В настоящее время мы считаем совершенно установленным, что специальные виды коловраток (роды *Callidina* и *Philodina*), некоторых других червей и тардиград (*Tardigrada*) действительно способны высыхать сами и снова оживать от прибавления воды. Может даже ожить, как бывает у нематод, лишь один конец животного; этот конец будет производить в воде движения, в то время как другой остается на вид безжизненной сморщенной пленкой, плотно приставшей к предметному стеклу. Чем дольше остается животное сухим, тем больше требуется времени для его оживления в воде и тем меньший процент животных оживает; тихоходки *Macrobiotus*, сохшие 9 месяцев, оживали через 25 минут, сохшие 15 месяцев — через 35 минут, а сохшие 22 месяца — через 60 минут. Высохшие коловратки остаются живыми и в атмосфере водорода, но оживают только в воде с кислородом растворенного в ней воздуха. Несколько экземпляров *Philodina* выдержали трехмесячное пребывание в бескислородной среде, в разреженном пространстве, содержащем лишь следы азота и водорода, в запаянных пробирках над металлическим натрием, уничтожавшим всякие следы влаги. За последнее время, однако, оказалось, что сильное высушивание выдерживают не только вышеуказанные водные организмы, но даже и отдельные органы наземных млекопитающих.

На основании всех этих данных можно утверждать, что целый ряд водных беспозвоночных животных может терять почти всю заключающуюся в них воду, совершенно высыхать и тем не менее при смачивании снова оживать. Тем же свойством обладают и семена многих растений. За последнее время открыт целый ряд данных, которые показывают, что способность терять определенное количество воды без вреда для своего существования

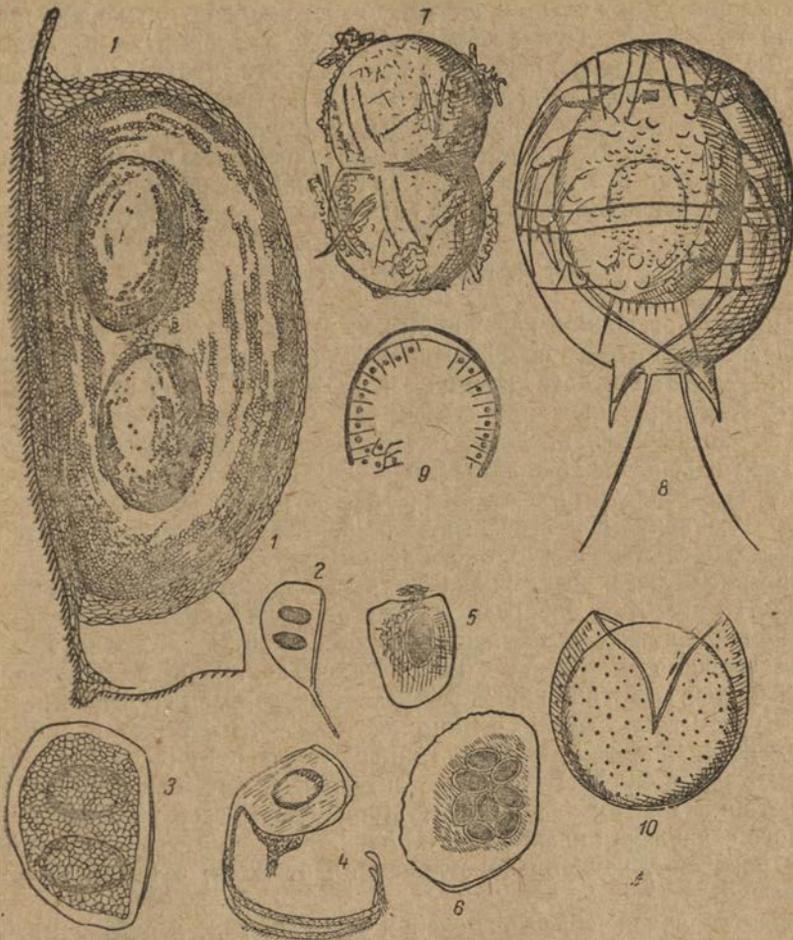


Рис. 43. Эфиippiумы.

1 — *Daphnia magna*; 2 — *Daphnia pulex*; 3 — *Moina macroscopa*; 4 — *Leydigia acanthocercoides*; 5 — *Alona tenuicaudis*; 6 — *Eurycercus lamellatus*. Стойкие яйца: 7—8 — веслоногих рачков; 9 — разрез через покоящееся яйцо *Diaptomus amblyodon*; 10 — стойкое яйцо *Diaptomus vulgaris* с лопнувшей внешней оболочкой.

есть общее свойство всех клеток всех животных организмов как водных, так и наземных. При подсушивании амфибий, рептилий и млекопитающих было установлено, что они без вреда для своего существования могут терять до 50% веса своего тела; но только у амфибий эта потеря может идти за счет воды, у других же воды теряется лишь 10—15% без вреда для их существования; дальше идет уже вредная, так называемая деструктивная потеря воды.

Ткани и отдельные органы высших организмов оказались в состоянии выдержать гораздо большую потерю воды. Так, Веншер подсушивал куски человеческой кожи в течение до 22 дней, затем размачивал ее, и при пересадке

(трансплантации) она прирастала. Кравков подсушивал изолированные пальцы человека и уши кроликов в эксикаторах над серной кислотой в течение до 5 месяцев; они совершенно мумифицировались и тем не менее после размягчения в рингеровском растворе отзывались на действия сосудорасширяющих реактивов, хотя и слабее, чем нормальные органы. При гистологическом исследовании оказалось, что хорошо сохранили свое строение эпителий, сальные железы, волосяные луковицы и кровеносные сосуды; хрящ, соединительная ткань и ветки слухового нерва — хуже. Потеря воды доходила до 91.25%. При потере всей воды оживание не происходило. Отдельные части сердца лягушки и человеческого зародыша при подсушивании с потерей до 81% воды жили до 63 дней и бились после размачивания. В опытах с другими тканями потеря воды доходила до 95.9%. Различные ткани выдерживают различную потерю воды. Наибольшую потерю воды выдерживает мозг, который в одном из опытов Нагорного с подсушиванием целой лягушки даже увеличил количество воды за счет других органов на 5.78%.

#### 4. Влажный воздух

Целый ряд организмов как животных, так и растений процветает хотя и на суше, но только при наличии очень влажного воздуха. Все эти организмы можно объединить под названием *гигрофильных*, или *влаголюбивых* (рис. 44). Многие из гигрофильных организмов несомненно произошли от чисто водных предков. Так, в сырых тропических лесах, на Амазонке, Конго, Цейлоне, Малайских островах и т. п. встречаются наземные планарии, немуртины и пиявки. Малайские острова даже называются раем наземных планарий. Все эти организмы боятся солнца, обычно прячутся днем и вылезают только ночью. Высокая температура поддерживает постоянное испарение воды, и воздух является насыщенным влагой. Пиявки, как, например, *Haemadipsa*, забираются даже на листья кустарников и оттуда падают на проходящих мимо млекопитающих животных и людей. Влажным областям вообще свойственна и масса моллюсков. В лесах Бразилии на шерсти ленивцев *Bradypus* и др. живет зеленая водоросль *Trichophilus* и синезеленая *Cyanoderma*. Сырым тропическим лесам свойственно и специфическое семейство наземных папоротников *Humenophyllaceae*; их листья построены только из одного слоя клеток, подобно тому как строятся листовые пластинки многих водорослей; *Humenophyllaceae* не выносят даже временного ослабления влажности; в нашей обычной атмосфере они быстро вянут и погибают, чем сильно отличаются от мхов, с которыми сходны биологически.

Супралиторальная область морей и пресных вод, лежащая на берегу выше уровня воды, с влажным воздухом от близости моря и в бури заливаемая водой или орошаемая только брызгами волн, является специально излюбленным биотопом для целого ряда форм. Такие чисто водные по происхождению роды, как *Balanus*, *Chthamalus*, *Littorina* и др., живут на скалах и поднимаются до трех и более метров над уровнем моря. Под выброшенными на берег моря водорослями прячутся скачущие амфиоды *Orchestia*, немуртины и планарии. Под тропиками в этой зоне встречается масса крабов и раков-отшельников; некоторые роды, как краб *Grapsus* и ряд других, перешли прямо к наземному образу жизни. Крабы из сем. *Potamonidae* стали вредителями сахарных плантаций. Особенно распространены наземные амфиоды и десятиногие раки на тропических океанических островах с постоянным морским сырым климатом. Краб *Ocypoda* и рак-отшельник *Coenobita* являются там обычными наземными животными, которые очищают мусор около жилищ. На островах Индийского и Тихого океанов широко распространен рак «пальмовый вор» (*Birgus latro*), который уходит далеко

от берегов, залезает на пальмы и питается кокосовыми орехами. Его приспособления к воздушному дыханию будут описаны ниже, в главе о газах воды. Некоторые виды отшельников поднимаются до 600 м над ур. м.

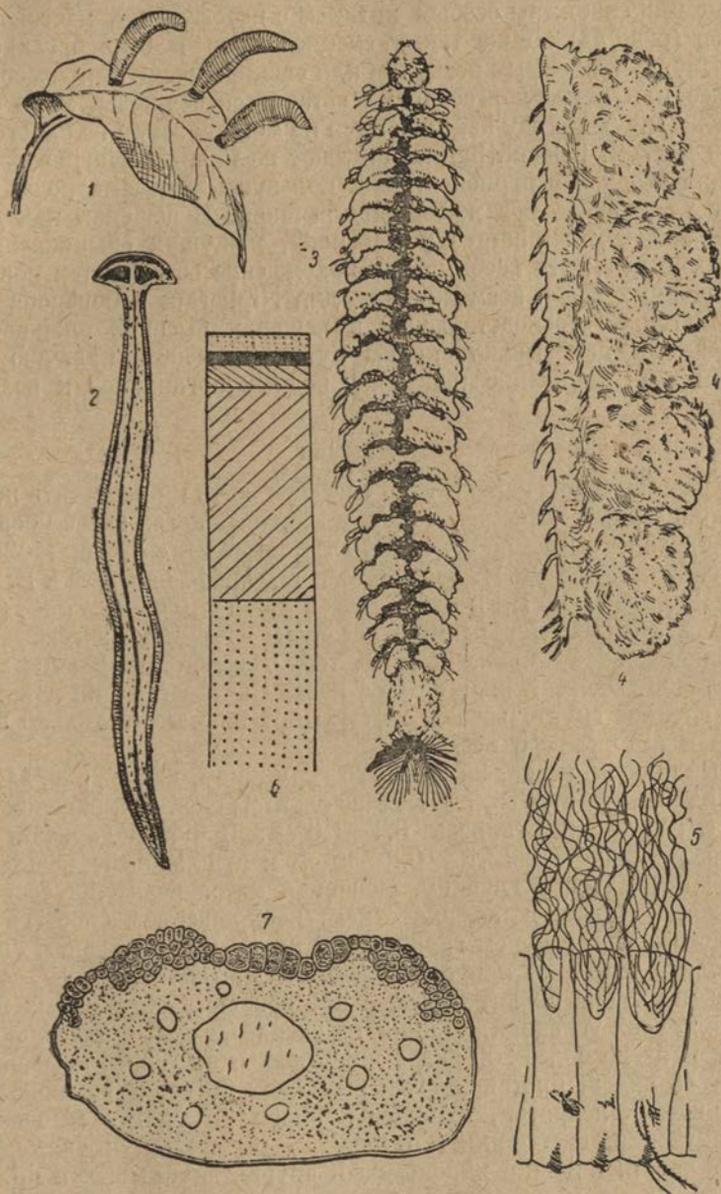


Рис. 44. Роль сырости.

1 — наземная цейлонская пиявка *Naemadipsa ceylonica*; 2 — наземная планария *Bipalium strubelli*; 3 — личинка мухи психиды *Pericoma decipiens*, покрытая известковой инкрустацией; 4 — личинка *Pericoma ocellaris*, покрытая растительным илом; 5 — сегменты той же формы с спинными волосками, на которых держится ил; 6 — разрез биотопа псаммона берегов реки Оки; 7 — поперечный разрез волоса ленивца с живущей на волосе водорослью *Cyanoderma*.

и прячут свои abdomены в пустые раковины наземных моллюсков. Сухопутные амфиподы забираются даже до 1255 м над ур. м. (*Orchestia bottae* на Кипре).

С областью сырости у нас связаны личинки мушек *Psychodidae*. Одни из них живут в текучих и стоячих водах, другие — в навозе среди гниющих листьев, но в постоянной сырости. Дышат они воздухом. Живущие вне воды, чтобы не высохнуть, покрывают себя известковыми инкрустациями или грязью или снабжены особым хитином с необычайной массой шипиков и выростов (рис. 44). Даже такие специфически водные организмы, как рыбы, пользуясь или сырым воздухом или специальными приспособлениями, могут более или менее долгое время оставаться без воды. Угри в сырую, темную, дождливую погоду перебираются по мокрой земле из одного водного бассейна в другой; *Periophthalmus* ползают по корням мангровых деревьев и по илу на воздухе в период отлива, пользуясь запасами воды, которую они могут удерживать под жаберной крышкой. В пещерах находили вне воды ракообразных *Niphargus* и *Copepoda*, живущих обыкновенно в тех же пещерах в воде; это необычайное нахождение объясняется понижением уровня пещерных вод и возможностью для *Niphargus* и *Copepoda* остаться живыми благодаря господствующей в пещерах высокой влажности.

Эти примеры показывают, каким путем благодаря наличию сырости могли идти приспособление и переход водных организмов к воздушному образу жизни.

### 5. Псаммон

Целый ряд обычных гидробионтов способен жить и процветать не в самой воде, а в прибрежном песке рек и озер, в песчаных косах выше уровня воды. Этот своеобразный класс биоценозов был установлен сотрудниками Окской биологической станции Д. Н. Засухиным, Н. М. Кабановым и Е. С. Неизвестновой-Жадиной (1927), и ему дано название псаммон (от греч. *psammos* — песок; термин псаммон созвучен термину эдафон — мелкое население почвы). Чем ближе к реке, тем псаммон развивается сильнее; но в достаточно развитом виде он был найден на расстоянии даже 24 м от реки, при глубине грунтовых вод 24 см и при влажности только 5.5% (по отношению к весу сырого песка).

Типичный разрез песка, населенного псаммоном, дан на рис. 44, 6; здесь мы имеем, идя сверху вглубь, следующие слои: 1) слой неокрашенного песка в 0.1—0.6 см; 2) зеленый горизонт 0.1—1.0 см; 3) бурый горизонт — 0.3—1.5 см; 4) пепельный горизонт — 0.5—1.5 см и 5) влажный, неокрашенный песок, идущий далеко в глубину. Основная масса псаммона сосредоточивается в зеленом слое; в поверхностном, неокрашенном слое его гораздо меньше, еще меньше в буром горизонте и наконец в пепельном слое были найдены только бактерии и пустые панцыри диатомей.

В состав псаммона входят обычные пресноводные организмы, живущие и в реке и в других условиях, но никаких специфических форм не оказалось. Всего было найдено более 200 видов животных и растений; особенно много диатомей — 48 видов, протококковых 39 видов, 36 видов ресничных инфузорий, 28 видов колероваток, 25 видов циановых и затем в меньшем количестве корненожки, сцеплянки (*Conjugatae*), ресничные, круглые и малощетинковые черви, личинки хирономид и других двукрылых и пр.

Состав псаммона в разных пунктах прибрежного песка, конечно, различен в зависимости от условий освещения, влажности и других факторов. При утолщении поверхностного слоя вследствие наноса песка ветром старый псаммон отмирает, а под новой поверхностью образуется новый псаммон с теми же слоями различно окрашенного песка, так как эта окраска зависит от псаммона, от процессов его жизни и питания. Как всюду, так и здесь не только организмы зависят от среды, но и среда от организмов. Зеленый цвет песка обусловлен развитием водорослей, особенно *Cyanophyceae* (*Phormidium* и *Oscillatoria tenuis*). Водоросли развиваются в этом слое прекрасно,

несмотря на то, что он покрыт верхним слоем неокрашенного песка; они погибают только при утолщении его до 3—5 см. Окраска бурого горизонта зависит от наличия железа, поступающего из грунтовых вод и здесь окисляющегося, и от иловых частиц, получающихся в результате гниения организмов зеленого слоя в аэробных условиях. Окраска пепельного (иногда черного) горизонта обуславливается наличием сернистого железа, которое образуется всегда там, где «при наличии большого количества органического вещества идут процессы разложения и восстановления с образованием сероводорода» при наличии очень малого количества кислорода.

Псаммон не только влияет на окраску песка, но изменяет и физико-химические условия той капиллярной воды, среди которой он живет и которая происходит от грунтовых вод. Дождевые воды в жизни псаммона большой роли не играют.

Псаммон был найден не только по берегам рек и озер, но и в громадных песчаных бесплодных областях между реками Волгой и Уралом (Засухин, 1931). В этих песчаных массивах песок является своего рода резервуаром, хранящим и собирающим дождевые и снеговые воды; в углублениях между песчаными грядами и холмами грунтовые воды лежат на глубине всего 1,5—4 м. Там тоже, как и по берегам Оки, был найден зеленый слой с сине-зелеными и диатомовыми водорослями, простейшими и круглыми червями. Благодаря, вероятно, усиленной инсоляции слой поверхностного неокрашенного песка может без вреда для жизни зеленого слоя достигать толщины до 15 см против максимума 5 см на реке Оке. Так сходятся между собой такие, казалось бы, противоположные, биотопы, как берега среднерусской реки и прикаспийская песчаная пустыня.

Близко к условиям псаммона стоит удивительная находка, сделанная А. Л. Бродским в Каракумах; с известной точки зрения эта находка может быть охарактеризована как «глубинный псаммон». Вот как описывает А. Л. Бродский свою находку.<sup>1</sup>

«До настоящего времени (1927) было известно лишь четыре случая нахождения многокамерных корненожек вне морских вод: 1) в Ирландии, 2) в Ольдесе, 3) в Семиградье и 4) в оз. Эльтон. Первый, второй и четвертый случаи относятся к водоемам, расположенным весьма близко к берегу ныне существующих морей. Лишь в третьем случае многокамерник оказался живущим в строго континентальном водоеме. Во всех четырех случаях нет указания на то, что исследователи имели перед собой живые организмы или указания на наличие плазмы в камерах. Таким образом, впервые в истории науки были найдены в континентальных водах несомненно живые многокамерники в грунтовых водах центральных Каракумов. Находка эта представляет ряд своеобразных моментов. Своеобразны водоемы — грунтовые воды, своеобразно место залегания этих вод — центр горячей песчаной пустыни, своеобразен *habitus* обитавших в этих водах многокамерников. Многокамерники извлечены из колодцев, отстоящих от ближайшего «моря» — Каспия — на расстоянии 250 км и от истинного моря более чем на 1000 км. По систематическому составу своему эти многокамерные корненожки (*Foraminifera*, *Polythalamia*) принадлежат к нескольким семействам и представлены более чем десятком видов, родственных современным видам Средиземного моря: *Lagena turkomanica* A. Brodsky (рис. 45, 2), *L. subterranea* A. Brodsky, *Nodosaria turkomanica* A. Brodsky, *Biloculina elongata* subsp. *turkomanica* A. Brodsky, *B. turkomanica* A. Brodsky, *Triloculina turkomanica* A. Brodsky, *Spiroloculina turkomanica* A. Brodsky (рис. 45, 1), *Discorbina* sp., *Globigerina turkomanica* A. Brodsky, *Textularia* sp.

<sup>1</sup> Нижеследующее описание любезно сделано А. Л. Бродским по моей просьбе.

Все найденные формы несут на себе явный отпечаток специфических условий их обитания. Весьма малы размеры их раковин в сравнении с тем, что наблюдается у морских форм. Раковинки сильно сплющены, контуры их округлы, стенки их очень тонки и прозрачны и состоят из псевдохитина без следов извести или с очень малой примесью извести. Специфическими условиями обитания грунтовых многокамерников нужно считать следующие: сравнительно высокую (постоянную) температуру воды (17—20°), микроскопичность размеров «свободной воды» (до 10—15 диаметров многокамерника), беспрерывно освежаемой; значительная опресненность населяемых ими вод (5—11‰); анаэробность, бедность пищи. Все многокамерники извлечены исключительно из колодцев с глубины 17—20 м; они совершенно отсутствуют в наземных водоемах — эфемерных («куймах») и постоянных («какках»). Следующие соображения указывают на правильность предположения, что все многокамерники обитают в грунтовых водах, а не в открытых колодцах, куда их могли бы заносить птицы. Занос птицами совершенно исключен, ибо ни в одном из открытых водоемов земного шара форм, подобных открытым многокамерникам, нет. Сами колодцы имеют очень короткое существование, измеряющееся самое большее (в исключительных случаях) одним-двумя столетиями; в большинстве же случаев — 10—20 лет; они обваливаются, засыпаются и вновь роятся в некотором отдалении.

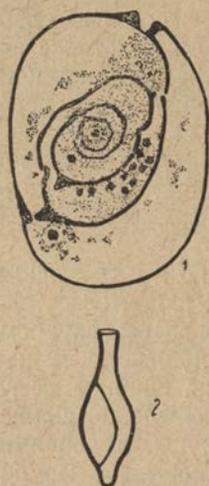


Рис. 45. Многокамерные корненожки из Каракумов.

1 — *Spiroloculina turcomanica*; 2 — *Lagena*.

Как правило, ежегодно колодцы вычерпываются до дна. Таким образом, многокамерники пустыни Каракум населяют бассейн грунтовой воды с площадью свыше 5000 км<sup>2</sup>, имеющий глубину до 20 м. Бассейн этот оторвался от большого четвертичного бассейна и погребен под песками.»

### III. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ СУХОСТЬ

Из изложенного в предыдущих разделах мы видели, какими путями приспособляются водные организмы к недостатку воды. В природе наблюдаются, однако, явления и совершенно обратного характера, именно случаи так называемой физиологической сухости, которая противопоставляется физической сухости, простому отсутствию или недостатку воды в окружающей среде. Физиологическая сухость проявляется в том, что большинство болотных и особенно связанных с сфагнумом растений не использует окружающей воды и влаги; будучи постоянно окруженными водой, они тем не менее имеют облик и признаки неводных, а ксерофильных растений засушливых областей, приспособленных к тому, чтобы возможно менее отдавать влаги.

Из подобного рода признаков можно указать следующие: сильный волосистой покров на нижней стороне листа, например у багульника (*Ledum*), ив и др.; восковой налет у подбела, андромеды (*Andromeda*) и клюквы (*Vaccinium*); кожистые листья тех же форм, так называемые эрикоидные листья, узкие и длинные у вересков (*Erica*, *Calluna*) или загнутые по краям у *Andromeda*; нижняя сторона эрикоидных листьев более или менее превращена в желобок, прикрытый волосами, что затрудняет транспирацию помещающихся в этом желобке устьиц. Ассимилирующие органы имеют вид вертикально стоящих листьев или безлистных ассимилирующих стеблей, как у пушицы (*Eriophorum*), разных видов осок (*Carex*) и хвощей (*Equisetum*).

Всего у болотных растений насчитывается до 14 подобного рода ксерофитных признаков.

Если само явление и не возбуждает сомнений, то объяснение его далеко не так просто. Предполагают, что успешному поступлению воды в растения может мешать кислая реакция болотных вод, затрудненность дыхания корней в почве, бедной кислородом, или наличие химических соединений, выделяемых болотными бактериями или корнями растений; указывается затем и на плохую теплопроводность торфа и сфагноума. При 30° на поверхности сфагнового болота, ниже, на глубине всего 10 см, температура понижается до 12—14°; при такой температуре способность корней принимать воду понижается, а потому должна быть понижена и испаряющая способность листьев. Отмечают еще свойство сфагнумов удерживать воду и ряд других обстоятельств. В общем этот вопрос все еще не выяснен окончательно. Для вечнозеленых, *Ericacea* например, установлено, что отдача воды (транспирация) у них действительно затруднена (ксероморфизм), но снабжение водой происходит легко. В этом отношении они являются, если не гигрофитами, то во всяком случае мезофитами, а не настоящими ксерофитами, как кактусы и другие пустынные растения. Ксероморфизм ряда болотных растений представляет собой, быть может, приспособление для борьбы с иссушающими ветрами, часто дующими весной и осенью в тех местах, где они растут; росянка (*Drosera*), вахта или трифоль (*Menyanthes*) и другие, вегетирующие на болотах только летом, не имеют никаких признаков ксероморфизма.

## ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ

# ВОДА И ДНО БАССЕЙНА КАК ОПОРА ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ, ПЛАВАЮЩИХ И ДОННЫХ

### I. ЗЕМНОЕ ПРИТЯЖЕНИЕ

#### 1. Положение водных организмов в пространстве

В отношении силы тяжести водные организмы, как и все предметы в природе, могут находиться в трех положениях: устойчивом, неустойчивом или наконец в безразличном.

Многие планктонные организмы с удельным весом, почти равным воде, физически находятся в безразлично устойчивом положении; безразличным оказывается положение их тела и с точки зрения удовлетворения их биологических потребностей; иначе говоря, они могут существовать, не ориентируясь в пространстве каким-либо одним определенным образом. Сюда относятся многие более или менее шарообразные солнечники и радиолярии, многие медузы, личинки и сальпы.

Далее в воде имеются организмы, как, например, морские звезды, которые будут находиться физически в устойчивом положении, лежа на брюшной и спинной стороне; однако биологически нормальным положением их тела будет только такое, при котором рот направлен книзу, т. е. лежачее положение на брюшной стороне. Обычным положением для большинства организмов и будет именно последнее: брюшной стороной книзу, спинной — кверху. Часть рыб (камбалы) и моллюсков лежит на боку, обычно каждый вид на каком-либо одном, на правом или левом. Однако некоторые ракообразные, как *Branchipus* и креветка *Lysmata*, гладыш *Notonecta*, сростночелюстные рыбы, как *Triodon* и др., совершенно нормально могут плавать брюхом кверху, а спиной вниз. Лежащие на боку организмы, как моллюски, если окажутся положенными не на тот бок, на котором лежат обыкновенно, например гребешки (*Pecten*) и устрицы (*Ostrea*), обладают способностью переворачиваться.

Положение организма брюхом вверх и брюхом вниз может быть и при устойчивом и при неустойчивом положении тела. У гладыша (*Notonecta*) воздух захватывается волосками на брюхе, и он поворачивается брюхом вверх в условиях устойчивого равновесия; напротив того, *Branchipus* плавает брюхом вверх под влиянием действия своего фотостатического аппарата, будучи при этом в неустойчивом положении, так как под влиянием одной силы тяжести он должен был бы плавать брюхом вниз. Что касается рыб, то у одних центр тяжести плавательного пузыря лежит выше центра тяжести их тела, и они плавают брюхом вниз в устойчивом равновесии, например голавль (*Leuciscus cephalus*); у других же, например плотвы (*Rutilus rutilus*), центр тяжести тела лежит выше центра тяжести пузыря, вследствие чего они плавают брюхом вниз, будучи все время в неустойчивом равновесии, и поддерживают нормальное положение своего тела только с помощью парных плавников; при удалении этих плавников такие рыбы переворачиваются брюхом вверх.

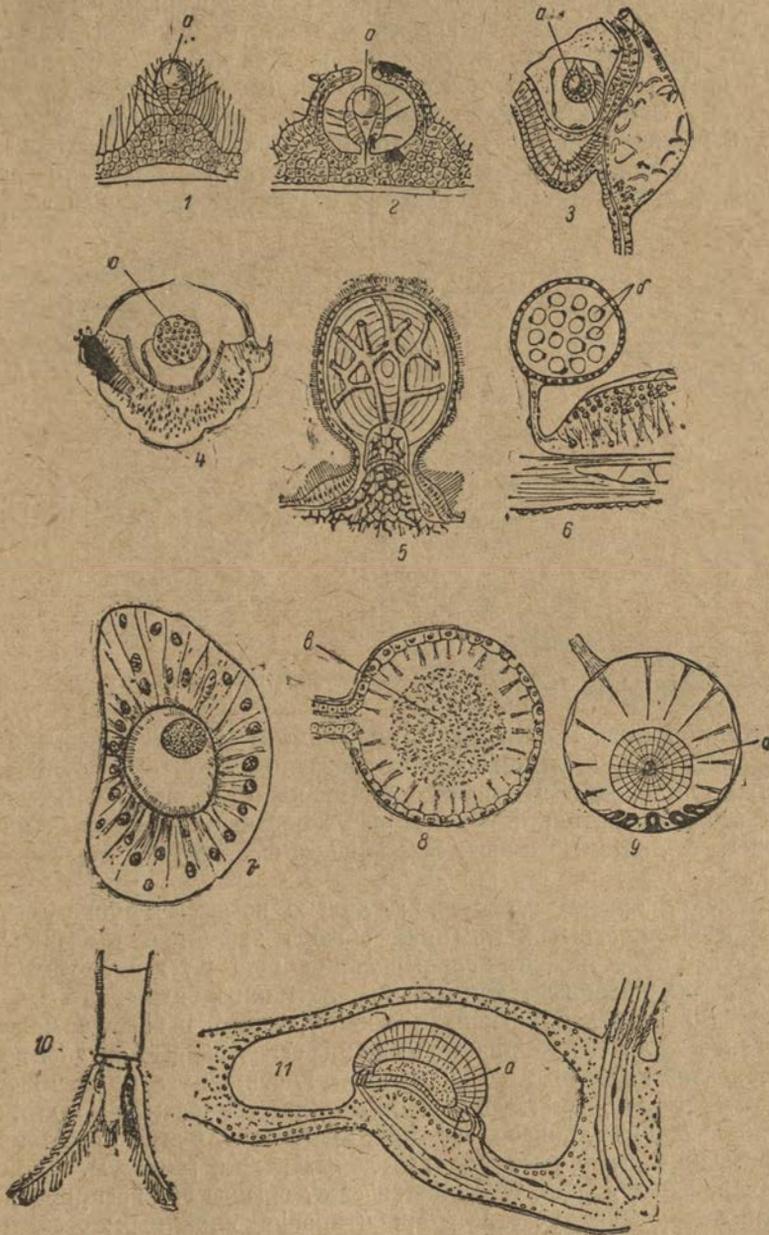


Рис. 46. Статические органы.

1—3 — статические органы трахимедуз: 1 — свободный литостиль у *Aeginopsis*; 2 — открытый статост, или статокрипт, у *Rhopalometes*; 3 — замкнутый статост у *Geryonia* (везде, как и ниже, *a* — статолит); 4 — поперечный разрез статостиста ктенофоры *Callianira*; 5 — схема сферидия морского ежа; 6 — один из десяти статостистов голотурии *Synapta inhaerens* (*b* — клетки статолитов); 7 — статостист трубчатого червя *Jasmineira elegans*; 8 — статостист двустворчатки *Pecten inflexus* (*a* — шаровидная масса статолитов); 9 — статостист килевого моллюска *Carinaria mediterranea*; 10 — положение статостистов (черные точки) на эндоподите последней пары ног у мизид *Leptomysis*; 11 — продольный разрез статостиста мизиды *Leptomysis gracilis*.

## 2. Геотропизм и статические органы

Органами, регулирующими положение водных организмов в пространстве, являются так называемые органы силы тяжести, иначе статические, как, например,статоцисты истатокрипты у ктенофор, синапт, моллюсков, ракообразных и др., истатоакустические, обычно называемые органами слуха, у рыб. Эти статические органы состоят в схеме из: 1) раздражающего тела, в большинстве случаев одного или нескольких известковых телец,статолитов, положение которых в пространстве меняется при изменении положения тела животного и 2) нервных клеток, воспринимающих движение

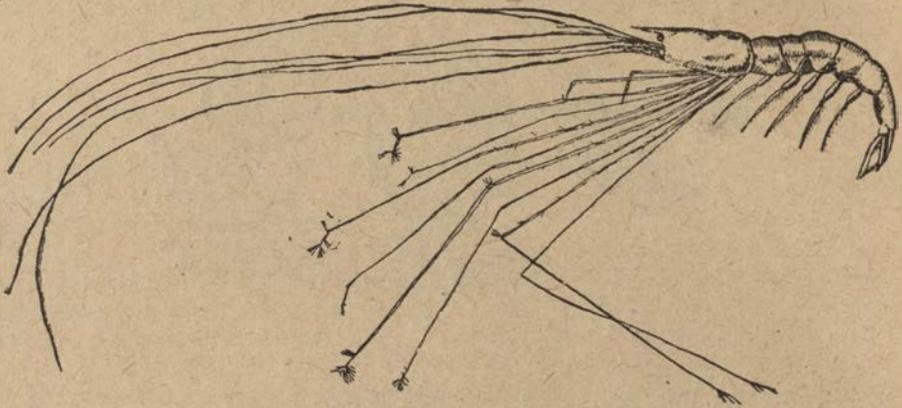


Рис. 47. Глубинная креветка *Nematocarcinus*.

этихстатолитов (рис. 46). Статолиты либо помещаются внутри свешивающегося щупальца, язычка, либо же лежат свободно в открытом углублении (статокрипты) или внутри замкнутого пузырька (статоциста). Вместо известковых телец рольстатолитов у некоторых животных играют еще и инородные тела, как песок, затем хитинные шаровидные образования и даже пузырьки воздуха.

Статические органы свойственны далеко не всем группам животного мира. У очень многих их заменяют органы зрения и осязания. Осязание как орган ориентировки играет большую роль у тех животных, которые прикрепляются подошвой, как хитоны, актинии и гидры; затем — у звезд, голотурий (кроме закапывающихся синапт), червей и вообще малоподвижных организмов. Необычайного развития осязательные органы достигают у гидробионтов подземных вод и морских глубин, куда не проникает свет; примером могут служить глубинные креветки *Nematocarcinus* и др., антенны которых в 5—6 раз длиннее всего тела; кроме того, у этих креветок имеются еще необычайно вытянутые чувствительные ножки (рис. 47).

В тех районах жизни, где имеется свет, органы его восприятия принимают также большое участие в ориентировке животных; о специальных фотостатических аппаратах у дафний, бранхируса и других будет сказано ниже в главе о свете. Некоторые организмы, как креветки *Palaemon*, будучи лишены глаз истатоцистов, через известное время снова начинают плавать вполне нормально; поэтому приходится говорить и о мало выясненном общем ощущении организмами своего положения в пространстве.

Говоря вообще, статические органы развиты более у таких беспозвоночных, которые окружены одинаковой средой со всех сторон, где осязание не может дать никаких указаний на то, где находится верх и где низ; в таких условиях существуют, с одной стороны, организмы планктон-

ные, а с другой — закапывающиеся в ил и песок. Действительно статические балансирующие органы хорошо развиты у плавающих медуз и ктенофор; из ракообразных — у Mysidacea, всех Decapoda и некоторых Sorapoda, из оболочников — у Doliolum, аппендикулярий и личинок асси-

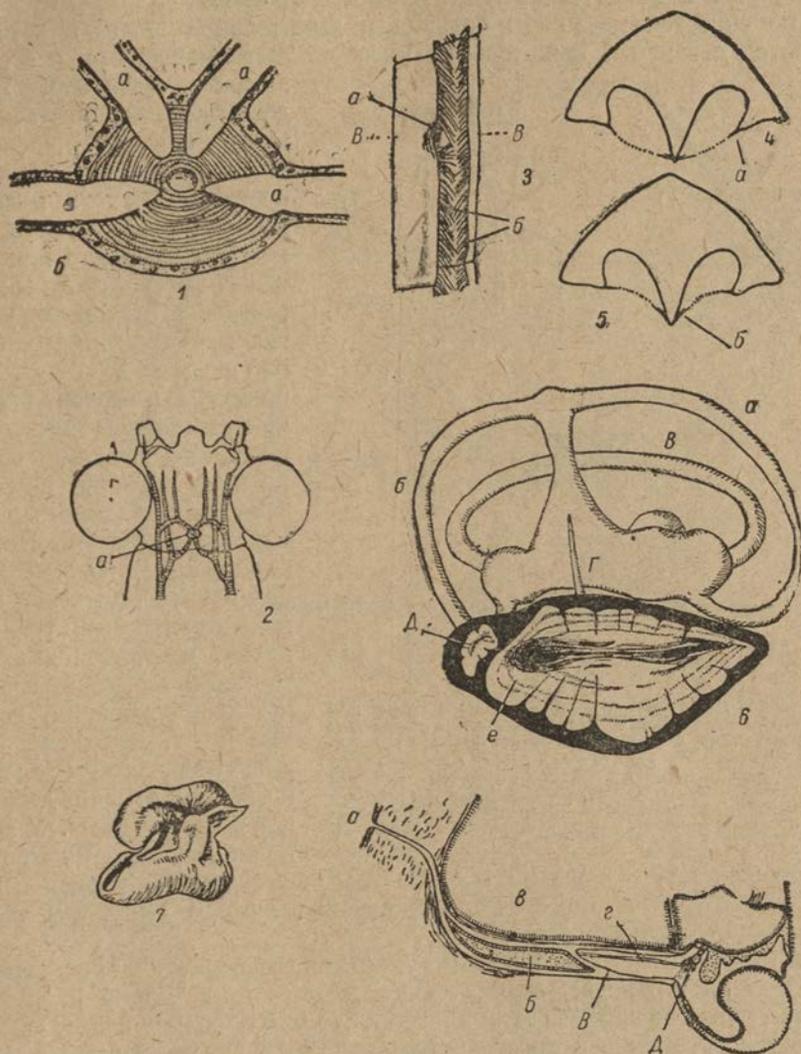


Рис. 48. Статические и слуховые органы.

1 — пальмовый орган нимфы поденки *Nectogenia interpunctata* (а — трахеи, б — хитин); 2 — голова поденки с пальмовым органом (а); 3—5 — дыхательная щель у личинки *Ranatra* (а — чувствительные щетинки, б — покровные щетинки); 4 — разрез по линии В-В 3-го рисунка при высоком положении чувствительной ямки; 5 — то же при низком положении; 6 — левый лабиринт рыбы *Exocoetus*, вид изнутри (а — передний, б — задний, в — наружный полукружные каналы, г — ductus endolymphaticus, д — статолит lagena, е — статолит sacculus); 7 — левый tympano-perioticum у *Delphinus delphis*, вид с наружной стороны; 8 — схема слухового органа беззубого кита (а — наружное слуховое отверстие, б — секреторная пробка, в — барабанная перепонка, г — связка между барабанной перепонкой и слуховыми косточками д).

дий; из закапывающихся в ил и песок — у червей *Arenicolidae* и *Ariciidae*; из иглокожих — у синапт и *Elasipoda*. Статоцистами снабжены все моллюски (кроме хитонов и некоторых других). Однако нахождение у них статоцистов приходится объяснять не столько образом жизни, сколько, вероятно, наличием тяжелой раковины, которая при движении моллюсков,

особенно брюхоногих, оказывается в весьма неустойчивом положении и требует, повидимому, постоянной работы статического органа. У насекомых настоящие статические органы имеются только у водяных клопов и живущих в воде личинок. Эти статические органы крайне своеобразны. У личинок водяных клопов (*Ranatra*) и водяных скорпионов (*Nepa*) статические органы помещаются по краям брюшка в дыхательной щели, в которую открываются и стигмы. Дыхательные щели покрыты волосками, и в образованном таким образом хо-

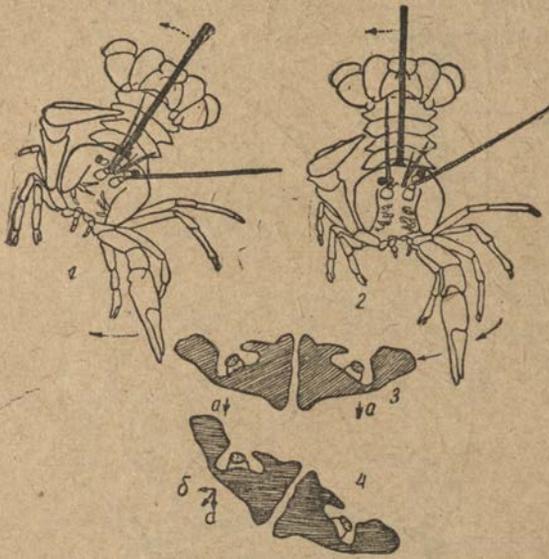


Рис. 49.

1 — рефлекторное движение нормального речного рака при нагибе его вертикальной оси; 2 — то же движение производит рак, лишенный правого статолита и при нормальном положении вертикальной оси его тела; 3—4 — разрезы через базальные членики передних антенн и через статолиты креветки *Palaemon*, у которой статолиты заменены железными опилками (3 — положение без магнита, 4 — при приближении магнита слева; а — сила тяжести, б — сила притяжения магнита).

рган расположен между глазами в виде так называемого пальменовского органа; статолит представлен здесь хитиновым слоистым округлым телом, в которое входят 4 трахеи (рис. 48, 7).

Доказать, что статические органы служат для определенной ориентировки животного в пространстве, сравнительно легко, стоит только разрушить орган, и почти всегда вслед за этим наступает то или иное нарушение обычного положения организма в пространстве (рис. 49). Опытами было в конце концов установлено, что все статические приспособления являются либо балансирующими органами, либо направляющими, либо регулирующими, поддерживающими определенный тонус мускулатуры и таким путем влияющими на движение организма. Наиболее интересное в этом отношении опыты были произведены над креветкой *Palaemon*. Эта креветка сама вкладывает в свои статокрипты в качестве статолитов песчинки и другие посторонние тела; если после линьки дать этой креветке только железные опилки, она вложит в свои статокрипты эти опилки; получается совершенно нормально держащаяся креветка, но только с железными статолитами. Если к такой креветке справа или слева мы приблизим горизонтально магнит, не дотрагиваясь до нее, то такая креветка будет держаться косо, подняв кверху соответственно свой правый или левый бок; при этом можно убедиться, что наклон вертикальной оси тела идет по равнодействующей

длинной трубки, в которой может продвигаться пузырек воздуха, захваченного при дыхании с поверхности воды; этот пузырек воздуха и является в данном случае раздражающим телом вместо обычных известковых статолитов у других животных. В дыхательной щели на 3—6 сегментах брюшка имеются парные чувствительные ямки, прикрывающие эти ямки волоски при наличии в ямках пузырька воздуха выпячиваются, при отсутствии — втягиваются (рис. 48). Так как воздух при всяком положении личинки стремится вверх, двигаясь по каналу, то животное, если его даже лишить зрения, всегда чувствует, куда ему надо двигаться, чтобы достичь необходимой для дыхания поверхности воды. У личинок поденок статический ор-

между вертикальной силой притяжения земли и горизонтальной силой притяжения магнита (рис. 49).

Движение и положение животного под влиянием статических органов является почти всегда безусловно принудительным, носящим характер тропизма, в данном случае геотропизма, т. е. принудительного положения животного под влиянием силы земного притяжения. Геотропизм называется положительным, когда весь орган или его часть направляется к центру земли, и отрицательным — при обратном явлении, стремлении

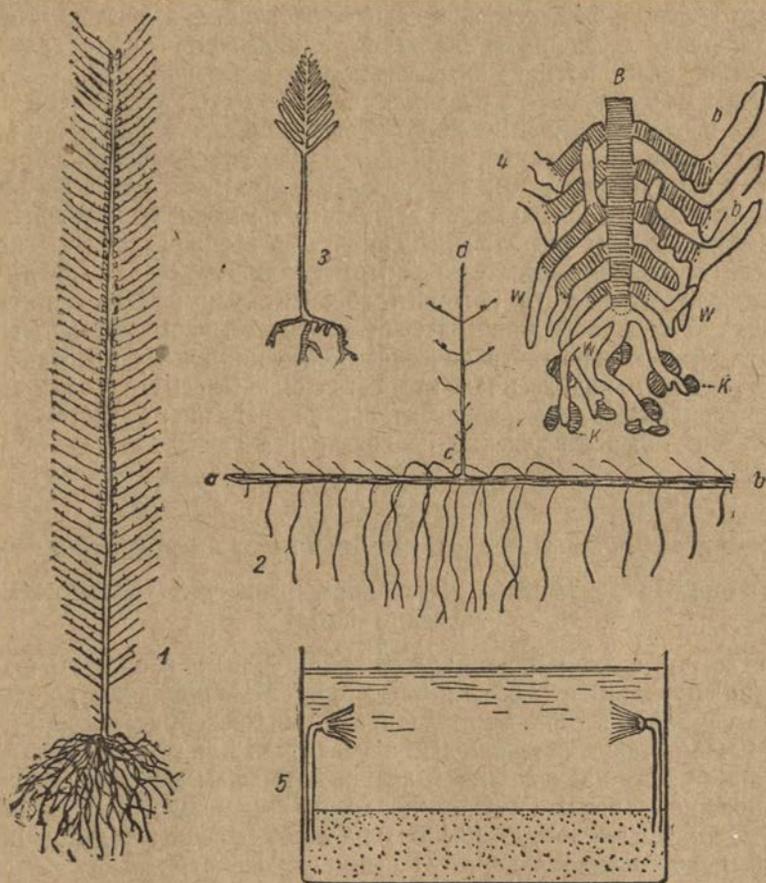


Рис. 50. Геотропизм и стереотропизм.

1 — гидроид *Antennularia antennina*; 2 — регенерация (с—d) горизонтально подвешенного куска (а—b) того же гидроида; 3 — водоросль *Bryopsis muscosa*; 4 — регенерация (нестрихованные концы) верхнего конца той же водоросли, воткнутого в песок верхом вниз; 5 — отрицательный стереотропизм полипов *Tubularia*, — полипы изгибаются к центру сосуда.

от центра. Поденки под влиянием пальменовского органа располагаются на нижней стороне камней, особенно если камень свободно подвешен в воде; оперированные же особи располагаются по всей его поверхности безразлично. Помещенная где-либо на наклонной плоскости *Nera* неудержимо подвигается к верхнему поднятому концу; если этот конец опустить, а другой поднять, *Nera*, повернувшись, снова начинает подниматься кверху; на такого рода качелях можно загонять животное до смерти, прежде чем оно оставит свои попытки подниматься вверх. Подобно водяному скорпиону голотурия *Cuscuta* неустанно поднимается вверх по вертикальной пластинке, сколько

бы раз мы эту пластинку ни перевертывали; можно быть уверенным, что здесь, как и у *Nera*, действует отрицательный геотропизм. *Sisimaria* ползет вверх одинаково и при освещении сверху и при освещении снизу, — дело следовательно не в свете и не в разнице давлений; явление происходит далее одинаково и в мелкой и в глубокой посуде; дело наконец и не в жажде кислорода, так как явление повторяется попрежнему и в замкнутом сосуде без доступа воздуха. Пользуясь таким же свойством актинии *Actinia mesembryantheum*, ее можно завить сквозь проволочную сетку — наподобие одной из проволок, совершенно не затрагиваясь до нее самой, а только переворачивая сетку нижней стороной вверх и обратно. Классическим примером положительного геотропизма является направление корней как наземных, так и водных растений; интересны опыты с зеленой водорослью *Vryopsis*, имеющей форму елочки с ризоидами внизу вместо корней; если *Vryopsis* воткнуть в песок вершиной вниз, то прежние верхние концы превратятся в ризоиды и станут расти вниз, а прежние нижние образования, дав перелом, станут расти вверх (рис. 50). Такую же форму елочек имеет из животных гидроид *Antennularia*; в грунте он держится с помощью корневидных выростов. Если его посадить косо, то дальнейший рост вершины пойдет в силу отрицательного геотропизма обязательно по вертикали, образовав со старой веткой перелом. Если *Antennularia* положить горизонтально на грунт, то основная его ось даст по всей своей длине массу ризоидов и обычного типа веточки вверх (рис. 50). Замечательно геотропическое положение глаз у крабов. В каком бы положении ни находилось тело краба, продольные оси его глазных стебельков всегда сохраняют строго горизонтальное положение; со светом и зрением это положение глаз совершенно не связано, а зависит только от целостности статоцистов.

## II. ДАВЛЕНИЕ ВОДЫ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

### (Отношение организмов к глубинам и опыты с увеличением давления воды)

Известно, что столб морской воды высотой 10.07 м и средней плотности давит с силой одной атмосферы (рис. 51). Максимальная до недавнего времени известная глубина моря равна 9750 м (к северу от островов Тонга). На этой глубине давление равно 968 атмосферам, или столбу грути в 731 м. В настоящее время найдена еще более значительная глубина у Минданао (Филиппинские острова). Глубина, измеренная простым лотом, установлена в 10 300 м, а путем эхолота — 10 170 м; на такой глубине давление, понятно, должно быть еще выше только что указанного. Несмотря на такое громадное давление, мы уверены, что и на этих глубинах имеется жизнь, поскольку животные организмы были фактически добыты с глубин в 6000—7000 м, где они жили под давлением не менее 600 атмосфер. Еще в 1843 г. полагали, что из-за большого давления жизнь на таких глубинах невозможна, так как все живое там будет раздавлено. Указывали на пробковые поплавки, которые после пребывания в глубинных слоях сплюсциваются вдвое (рис. 51), на раздавливание на глубине термометров и пр. При этом забывали, однако, что у глубинных животных под громадным давлением находятся не только поверхность их тела, но и все их внутренности, все соки и газы тела; поэтому не может быть и речи о раздавливании глубинных организмов. Гораздо удивительнее, наоборот, то явление, которое известно под названием вертикального передвижения планктона; оно состоит в том, что ежедневно целый ряд организмов — беспозвоночных и рыб, пребывающих в море днем на глубинах до 400 м, — поднимается ночью в верхние слои, чтобы с наступлением дня снова вернуться в глубину.

При поднятии они претерпевают уменьшение давления в 40 раз и более; ничего подобного не в состоянии выносить воздушные организмы, — на них пагубно действует уменьшение давления даже всего только вдвое.

В море существует целый ряд форм, которые вообще имеют очень широкий диапазон распространения по вертикали. Многие виды червей, иглокожих, ракообразных и др. живут и в пределах континентальной ступени, т. е.

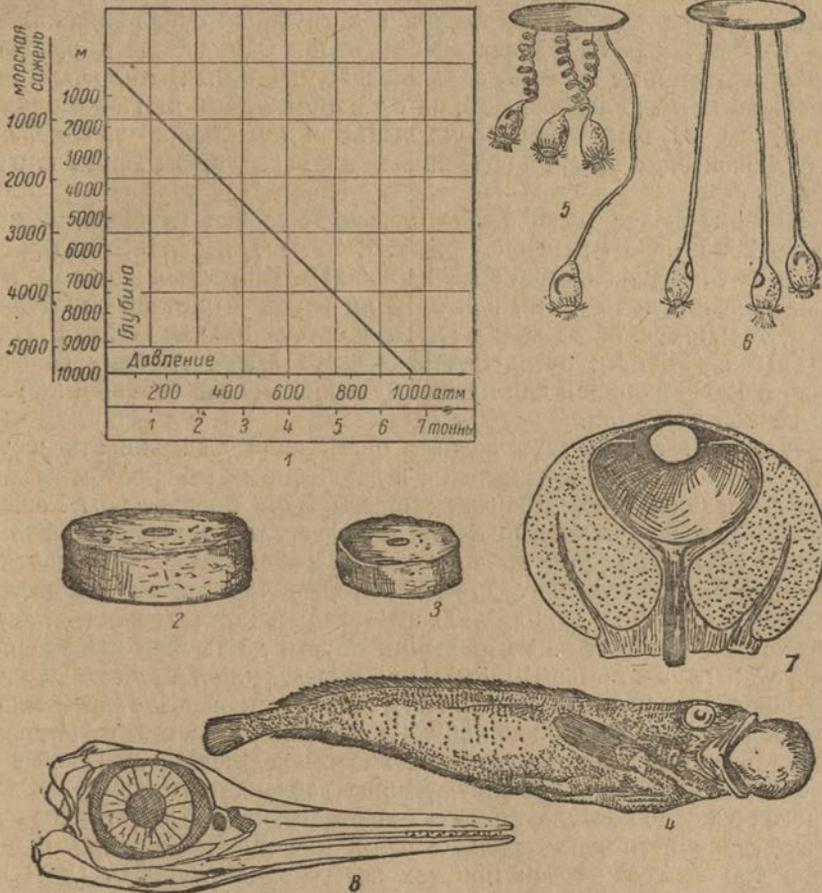


Рис. 51. Давление воды.

7 — увеличение давления с глубиной; 2—3 — пробки глубоководной драги до опускания на дно (2) и после опускания (3); 4 — рыба *Physiculus kaupi*, поднятая с глубины 500 м, с выдавленными через рот внутренностями; 5 — *Vorticella* на листке ряски; 6 — та же *Vorticella* после 10-минутного давления 600 атм.; 7 — продольный разрез через глаз кита; пунктиром обозначена сильно утолщенная роговица; 8 — череп икhtiозавра *Ophthalmosaurus* со склеротическим кольцом.

на глубинах выше 200 м, и спускаются ниже 2000 и даже 3500 м; двусторчатка *Modiolaria discors* живет в пределах от нуля до 3250 м. Такие формы объединяются общим названием э в р и б а т н ы е, т. е. широкоглубинные. Виды с противоположными свойствами, как рифовые кораллы, затем *Patella*, *Purpura*, *Arenicola* и другие формы прибойной и приливо-отливной зоны, или же, наоборот, формы исключительно глубинные (б а т и б и о н т ы), как моллюск *Pleurotoma*, рыба *Chimaera* и др., объединяются термином с т е н о б а т н ы е, т. е. узкоглубинные организмы. Обычно удается короткое время продержать живыми некоторые глубинные организмы, если поднимать их с глубины медленно и воду в сосуде охлаждать. Многие

рыбы при поспешном подъеме приходят растерзанными от быстрого выхода газов из плавательного пузыря, от распираания пузыря внутренности рыб выдавливаются наружу через глотку, что часто наблюдается у нашего северного морского окуня *Sebastes* (рис. 51).

Формы, живущие в других районах жизни, но больше предпочитающие глубину, называются батифильными; таковы, например, живущие в пресных водах глубинные варианты прибрежных легочных моллюсков *Limnaea* и др. в швейцарских озерах, а в глубинах субальпийских озер многие корненожки, *Turbellaria* и *Cladocera*. Однако здесь решающим фактором является не глубина сама по себе, а предпочтение всеми этими корненожками и пр. холодной воды, их стенотермия. Поэтому многие полагают, что за некоторыми исключениями настоящих глубоководных форм, батифонтов, в пресной воде не имеется вовсе, кроме Байкала и Танганьики.

В мировом океане преобладают вообще большие глубины, особенно в пределах 2000—5000 м; именно 78%, т. е. более  $\frac{3}{4}$  поверхности мирового океана, лежат над глубинами от 1820 до 5500 м. В пресных водах мы имеем обратное явление; в то время как средняя глубина океанов определяется в 4117 м, только два озера имеют глубину свыше 1000 м: Байкал (1741 м) и Танганьика (1435 м); очень немногие озера имеют глубину до 400 м, а обычно и 100 м является для пресноводных бассейнов большой и сравнительно редкой глубиной.

Поразительна способность водных организмов выдерживать в условиях опыта очень большие изменения в давлении воды и притом часто без всякого для себя ущерба. Основные опыты были произведены Реньяром с помощью гидравлического пресса. Он подвергал усиленному давлению целый ряд обычных водных животных, причем оказалось, что почти все они выдерживают без всякого для себя вреда в течение непродолжительного времени давления до 100—200 атмосфер; некоторые виды выдерживают даже еще более сильные давления вплоть до тысячи атмосфер, что соответствует глубинам до 10 км. При определенной степени давления каждое животное, подвергнутое опыту, становится неподвижным, впадая в своего рода анабиоз, и сильно набухает от проникающей в его тело воды; при прекращении давления оно постепенно приходит в свое прежнее нормальное состояние; если же определенное давление продолжается более известного срока, то наступает смерть животного. Туфельки (*Paramecium*), например, становятся неподвижными через 10 минут пребывания под давлением в 400—600 атмосфер; при тех же условиях сувойки (*Vorticella*) вытягиваются, и нужно более часа после прекращения давления, чтобы они пришли в свое обычное состояние (рис. 51).

У ряда карповых, сельдевых и некоторых других рыб существует связь между плавательным пузырем и статическим (слуховым) аппаратом. У карповых она осуществляется через так называемые веберовские косточки, которые идут от переднего конца пузыря к *utricle*; у сельдевых от плавательного пузыря направляется вперед канал, который перед лабиринтом разветвляется на два хода. По опытам Kokas (1932) над карповыми рыбами, веберовские косточки представляют собой часть воспринимающего органа, который дает рыбе возможность ощущать самые незначительные изменения давления окружающей среды и соответственным образом регулировать давление газов в плавательном пузыре. С этой точки зрения плавательный пузырь является периферическим органом чувств. Через лабиринт раздражение передается в центральную нервную систему, откуда по отводящему пути доводится до воздушного хода, соединяющего пузырь с кишечным каналом. Согласно опытам Kokas, рыбы при уменьшении наружного давления на 30 мм выпускают излишний воз-

дух из пузыря через 5 минут; у рыб же, лишенных веберовского аппарата, воздух выходит только при уменьшении давления на 120 мм и притом в силу чисто механического открытия воздушного хода.

Мелкие актинии (*Actinia plumosa*) оставались под давлением в тысячу атмосфер в течение часа; они делались неподвижными и увеличивались по объему и весу приблизительно вдвое, — и все же через 5—6 часов приходили в свое обычное нормальное состояние. Мелкие морские звезды выдерживают такое же громадное давление, как и актинии. Они также становятся неподвижными, их желудок выходит наружу, а ткани делаются похожими на какое-то расплывающееся желе, однако через 10—12 часов после прекращения давления они приходят в свое обычное состояние.

Подобные же явления наблюдаются и у ряда червей и моллюсков. Циклопы при повышении давления до 100 атмосфер обнаруживают только признаки беспокойства; при быстром повышении давления до 400 атмосфер они падают дождем на дно сосуда. Плавунец (*Dytiscus*) выдерживает давление в 600 атмосфер в течение 15 минут. Карп, освобожденный от газа в пузыре, не обнаруживает никаких признаков страдания при повышении давления до 100 атмосфер; при 200 атмосферах он засыпает, но при прекращении давления снова оживает; при 300 атмосферах он умирает; при 400 тело его взбухает и становится твердым, как дерево. Икра лосося без всякого вреда для себя выдерживает давление до 200 атмосфер; при 300 развитие идет нормально, и только срок развития удлиняется (вместо 21 дня требуется 31 день); при 400 атмосферах икра оказывается мертвой. При такой широкой способности водных организмов выносить изменения давления уже менее удивительным кажется то обстоятельство, что прибрежные организмы смогли постепенно заселить самые большие глубины океана и выработать специальную глубинную фауну, в общем лишенную специальных приспособлений против громадных давлений, которые господствуют на этих глубинах; только в отношении некоторых позвоночных мы можем говорить о приспособлениях для борьбы с давлением воды. Такими приспособлениями являются костные склеротикальные кольца из радиальных пластинок у ихтиозавров (рис. 51, 8), мощное развитие склеры у современных китов (рис. 51, 7) и снабжение их мозга кровью не через шейные каротиды, которые при погружении сдавливаются, а через сосуды, проходящие в защищенном от давления позвоночном канале (именно через необычайно расширенные *arteriae meningeae spinales*).

### III. ТОЛЩА ВОДЫ И ОРГАНИЗМЫ, ПЛАВАЮЩИЕ АКТИВНО И ПАССИВНО

#### 1. Удельный вес плазмы; планктонные и нектонные организмы; формулы пловучести; сопротивление воды движению тел различной формы

В главе второй мы говорили уже о том, что пелагическая область толщи свободной воды всех водоемов населена плавающими организмами, многие из которых всю свою жизнь проводят без всякой связи с твердым субстратом, ни разу не прикоснувшись ко дну и стенкам бассейна. Там же было указано, что характер плавания у разных организмов очень различен. Мы имеем гидробионтов, особенно среди растений, которые совершенно лишены каких бы то ни было органов движения, как, например, синезеленые водоросли, — к ним применяется термин *парящие* или *пассивно плавающие организмы*. У других имеются органы движения, то более, то менее мощные, — от ресниц и жгутиков простейших до хвостового плавника китобразных, — это организмы *активно*

плавающие. Если органы движения настолько сильны, что обладающий ими организм может противостоять движению волн и течений, как большинство крупных головоногих, рыб и водных млекопитающих, то мы имеем дело с так называемой нектонной жизненной формой, с нектонными организмами. Если же органов движения нет или они настолько слабы, как у веслоногих рачков, медуз и колорагов, что снабженный ими организм совершенно не в состоянии справиться с волнами и течениями и пассивно увлекается ими, мы имеем планктонную жизненную форму — планктонные организмы.<sup>1</sup>

Поскольку удельный вес голый плазмы без всяких наружных скелетных об азований в среднем равен 1.04 (1.02—1.06), то ясно, что ни один организм не может плавать, не имея специальных приспособлений, чтобы не утонуть, а потому в целом ряде весьма крупных систематических единиц плавающие взрослые животные или совершенно отсутствуют или встречаются только в отдельных, крайне малочисленных родах. Плавающие организмы прежде всего почти отсутствуют у таких типов, которые характеризуются вообще наличием тяжелых внутренних или наружных образований, как, например, иглокожие с их известковым скелетом и моллюски (кроме головоногих) с их раковинами. Из всех иглокожих мы имеем только один настоящий плавающий род — планктонную голотурию, *Pelagothuria*; из двустворчатых плавают *Planktomya*; из всей массы одностворчатых плавают только крылоногие (*Pteropoda*) и килевогие (*Heteropoda*) моллюски. Из червей, кроме сагитт, плавают только очень немногие роды среди сотен родов *Turbellaria*, *Nemertinae* и *Annelides*. Из полипов — немногие планктонные актинии. Совершенно нет плавающих губок, мшанок, плеченогих и асцидий. Речь идет, однако, только о взрослых организмах; плавающими личинками, как известно, обладают почти все вышеуказанные неплавающие животные.

Систематические группы животных только плавающих гораздо многочисленнее. Исключительно плавают все радиолярии, все высшие медузы, кроме немногих, как, например, *Lucernaria*, все сифонофоры, все гребневика, кроме *Tjalfiella*, все сагитты, все килевогие и крылоногие моллюски и наконец все аппендикулярии и сальпы. В море всего более встречаются планктонные ракообразные, именно *Copepoda*, которые в среднем составляют более 90% всех *Metazoa* морского планктона; в пресной воде господствуют те же *Copepoda*, затем *Cladocera* и *Rotatoria*.

Опытное изучение пловучести и плавания, особенно беспозвоночных, еще только начинается, и, собственно говоря, более точно изучено плавание одних *Cladocera*; при этом оказалось, что многие приспособления, которые считались приспособлениями для увеличения пассивной пловучести, имеют совершенно иную функцию. Поэтому господствующие и по настоящее время теоретически построенные формулы пловучести, вероятно, потребуют еще существенной переработки, поскольку все более выясняется, что наряду с пассивной пловучестью активные движения играют во всяком случае не малую роль; дело неясно даже в отношении пассивной пловучести водорослей. Они плавают в естественном бассейне, а перенесенные в лабораторию все опускаются на дно, кроме только синезеленых и зеленой *Botryococcus*; первые имеют газовые плавательные вакуоли, а *Botryococcus* отличаются обильным содержанием маслянистых веществ; условия же пловучести остальных далеко неясны.

Впервые «формула» пловучести была построена Вольфгангом Оствальдом (1902). Он рассматривает пловучесть как погружение с наименьшей

<sup>1</sup> Между нектонными и планктонными формами существуют иногда совершенно незаметные переходы, например переход планктонного малька в рыбу.

скоростью. Согласно его взглядам, скорость погружения ( $a$ ) прямо пропорциональна остаточному весу ( $b$ ) и обратно пропорциональна сопротивлению формы ( $c$ ) и вязкости среды ( $d$ ), т. е.  $a = \frac{b}{c \cdot d}$ . Роль так называемого остаточного веса выражается всем известным фактом, что более тяжелый предмет тонет скорее легкого. Физически в данном случае остаточный вес есть вес самого животного, из которого вычтен по закону Архимеда вес вытесненной им воды. Он зависит от температуры, газов и солей воды. Однако в пределах обычных условий водной жизни эти факторы существенного влияния не оказывают; так, например, температура в интервале первых  $30^\circ$  влияет на плотность воды в третьем десятичном знаке. Однако некоторые авторы доказывают влияние на организм даже четвертого десятичного знака. Сопротивление формы выражается в известном факте, что одно и то же количество, например, свинца в воздухе и в воде будет падать с разной скоростью, смотря по тому, придадим ли мы ему вид сплошного шара, который быстро опускается на дно, или, например, тонкого листка, который, лежа в воде горизонтально, будет медленно опускаться, описывая большие дуги то в ту, то в другую сторону.

Вязкость, или внутреннее трение воды есть известное свойство жидких тел, зависящее от их химического состава и совершенно не связанное с их удельным весом. Наибольшую вязкость, наибольшее трение при передвижении частиц обнаруживают такие тела, как расплавленная смола, воск, сурик, терпентин. Вязкость воды зависит от солености и температуры. При изменении температуры от  $0$  до  $25^\circ$  вязкость уменьшается вдвое; в насыщенный солевом растворе вязкость в два и более раза больше, чем в пресной воде.

В 1911 г. Иоргенсен в своей работе о *Ceratium* вывел новую формулу погружения; она сходна с формулой Оствальда с той, однако, разницей, что в ней сопротивление формы заменено «удельной поверхностью», т. е. отношением поверхности тела к его объему. Скорость погружения, конечно, обратно пропорциональна величине удельной поверхности, как обратно пропорциональна и сопротивлению формы. Чем организм меньше, тем удельная поверхность будет больше, тем легче организм будет плавать. Из помещенной табл. 4 ясно видно, как быстро уменьшается количество квадратных микронов, приходящихся на  $1 \mu^3$  по мере увеличения диаметра шара.

Таблица 4

Радиус шара	Поверхность шара	Объем шара	На $1 \mu^3$ приходится
1 $\mu$	3.14 $\mu^2$	0.52 $\mu^3$	6.04 $\mu^2$
2 $\mu$	12.60 $\mu^2$	4.15 $\mu^3$	3.03 $\mu^2$
4 $\mu$	50.40 $\mu^2$	33.20 $\mu^3$	1.52 $\mu^2$
10 $\mu$	315.00 $\mu^2$	520.00 $\mu^3$	0.61 $\mu^2$
100 $\mu$	31 500.00 $\mu^2$	520 000.00 $\mu^3$	0.091 $\mu^2$
1 000 $\mu$	3 150 000.00 $\mu^2$	520 000 000.00 $\mu^3$	0.000 1 $\mu^2$

Этим объясняется, почему в планктоне, говоря вообще преобладают микроскопические и мелкие формы, а не крупные организмы.

## 2. Пассивная пловучесть; пути приспособления

Попробуем проверить, как осуществляются фактически в природе формулы Оствальда и Иоргенсена.

Организмы плавают тем лучше, чем они легче, чем меньше их остаточный вес. Это облегчение в весе

достигается в природе путем целого ряда приспособлений; наиболее обычными являются: а) увеличение количества воды в составе тел, б) использование малых количеств Са и Si при постройке скелетов плавающих организмов, в) наличие газовых гидростатических аппаратов и образование в теле скоплений жира, г) наличие студенистых и слизистых образований, покрывающих тело, и наконец д) механическое удаление тяжелых привесок или тяжелых частей тела; нередко мы находим в организмах не только одно из этих приспособлений, но и ту или иную комбинацию их.

### Обилие воды

Об обилии воды в плавающих организмах мы уже говорили выше, в главе о количестве воды (стр. 57). Обилие воды делает плавающих животных, с одной стороны, крайне прозрачными и точно стеклянными или сделанными из прозрачного студня, с другой стороны, необычайно нежными по своей консистенции. Прозрачность медуз, сагитт, сальп, пирозом, а в пресной воде дафний, лептодор и др. всем известна. Имеются прозрачные рыбы, как *Crystallogobius*, *Aphya*, личинка угря *Leptocephalus*. Плавники *Grimaldotheris* (из головоногих моллюсков) настолько прозрачны, что сквозь них можно свободно читать. Другие головоногие, как *Alloporus mollis*, настолько нежны, что, если их взять сачком, они моментально выливаются сквозь него, так как при поднятии из воды они разрезаются ячейками сетки на кусочки. *Leptodora* и *Corethra* в воде положительно трудно увидеть. Подобного рода примерами можно было бы заполнить целые страницы.

### Уменьшение количества тяжелых веществ

В скелетах плавающих животных Са и Si гораздо меньше, чем у их ближайших сородичей, ведущих придонный образ жизни. В раковинах всех пелагических корненожек мы обнаруживаем увеличенные поры и большие входные отверстия; у *Heteropoda* и *Pteropoda* одни виды лишены раковин совершенно, у других они очень тонкие и нежные. Наружный скелет плавающих *Ostracoda*, *Isopoda* и *Decapoda* содержит очень мало извести.

Нижеследующая табличка показывает, как у ракообразных, расположенных в ряд по образу жизни — сначала донные, затем неритические и наконец голопелагические — уменьшается количество извести и одновременно увеличивается содержание жира.

	Са (в золе) в %	Жир в %
Морские ракообразные		
<i>Carcinus</i> . . . . .	41	2
<i>Crangon</i> . . . . .	19	3
<i>Mysis</i> . . . . .	13	3
<i>Anomalocera</i> (из <i>Copepoda</i> ) . . . . .	6	5
Пресноводные ракообразные		
<i>Copepoda</i> . . . . .	9	6

Скелет ряда пелагических рыб, как у сельдяного короля *Regalecus* — лентовидной рыбы длиной до 6 м и более — очень тонок, почти без Са; у других он вообще редуцирован. Раковина *Loliginidae* и других головоно-

гих, ведущих исключительно плавающий образ жизни, имеет вид тонкой полупрозрачной скорлупки.

### Газовые и жировые включения

Газовый гидростатический аппарат наиболее распространен у рыб в виде всем известного плавательного пузыря. Плавательный пузырь имеется у большинства рыб; его лишены только акулы и скаты и некоторые костистые, как камбалы, часть бычков, скумбрия *Scomber scombrus*, тунец; плавательного пузыря нет у двух биологически совершенно противоположных групп — у придонных рыб, мало плавающих, как камбалы, скаты и бычки, которым пузырь и ненужен, и у превосходных пловцов, как акулы, скумбрия и тунцы, форма тела и хвостовой плавник которых настолько совершенно приспособлены для плавания, что они не нуждаются уже в помощи добавочного гидростатического аппарата. Плавательный пузырь представляет собой мешок, который у одних рыб с помощью воздушного хода сообщается с передней кишкой, а у других является замкнутым. У обеих групп часть стенки плавательного пузыря богато снабжена кровеносными капиллярами, через которые кислород может выделяться из крови. Эти места плавательного пузыря играют у рыб почти ту же роль, что и сифон у головоногих моллюсков. Очень наглядно значение плавательного пузыря у рыб показывает следующий опыт: если посадить в замкнутый сосуд карпа, у которого имеется воздушный ход, окуня с пузырем без воздушного хода и бычка, не имеющего воздушного пузыря, и выкачать весь воздух над водой, то в силу изменившегося давления все эти рыбы будут вести себя совершенно по-разному: бычок не обнаружит никакой перемены в своем поведении, но обе другие рыбы раздуются и подымутся к поверхности воды. Карп выпустит здесь через рот несколько пузырьков газа и затем начнет снова спокойно плавать в новых условиях давления; окунь со своим раздутым пузырем будет лежать на боку у поверхности воды и при известной продолжительности такого уменьшенного давления в конце концов погибает. Если же спустя короткое время пустить снова воздух, то окунь начнет плавать, как и до опыта, а карп погрузится на дно, потому что он приспособился к плаванию при меньшем давлении.

Легкие у водных черепах и змей, у пингвинов, сирен, китов и тюленей тоже в известной степени играют роль газового гидростатического аппарата, подобного воздушному пузырю рыб.

Если обратимся к более низко стоящим организмам, то увидим, что и у них имеются газовые образования, облегчающие им плавание. Придонные пресноводные корненожки нередко всплывают, когда в их плазме образуются газовые вакуоли; у целого ряда сифонофор имеются специальные газовые плавательные пузыри. Аналогичными пузырями обладали и ископаемые колонии плавающих граптолитов. Быть может плавательные пузыри были и у некоторых трилобитов, по крайней мере так можно объяснить себе шарообразные выступы на голове силурийского *Staurocephalus*.

Специальный гидростатический аппарат мы находим еще у современных и ископаемых головоногих моллюсков. Раковина *Nautiloidea*, *Ammonoidea* и белемнитов, какую бы она ни имела форму у отдельных групп — прямую, изогнутую, спиральную, с заворотами, более или менее плотно прилегающими друг к другу, или с последними заворотами раковины, объемлющими все предыдущие, — всегда содержит или содержала внутри себя ряд так или иначе устроенных камер, заключающих газ (рис. 52, б). Все камеры, судя по *Nautilus*, сообщались между собой так называемым сифоном, снабженным большим количеством кровеносных сосудов, при посредстве которых количество газа в камерах могло изменяться.

Первичная прямая форма раковины головоногих оказалась, повидимому, удобной для плавания организмов только определенного размера.

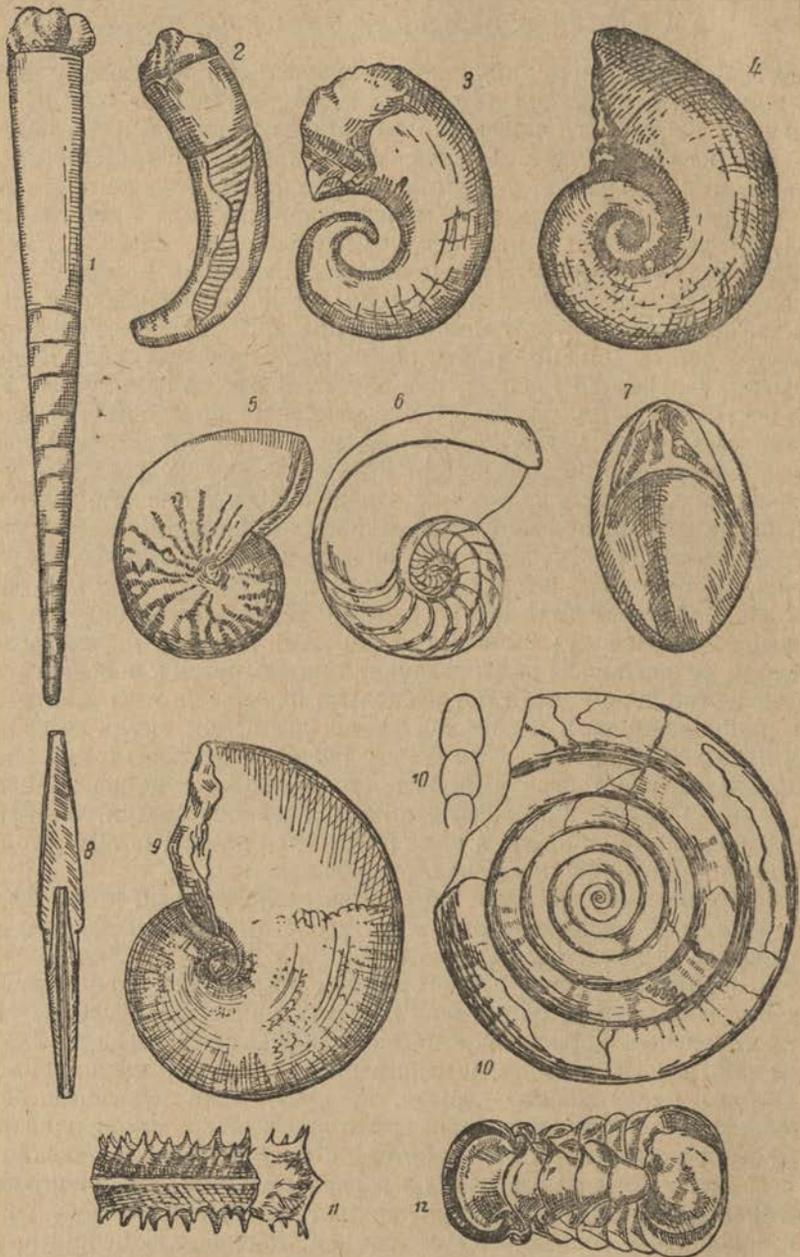


Рис. 52. Планктонные головоногие. Различные стадии закручивания раковины наutilus не представляют собой генетической линии.

1 — Orthoceras; 2 — Cyrtoceras; 3 — Alpaceras; 4 — Syringoceras (1—4 — ископаемые формы); 5 — современный Nautilus снаружи; 6 — он же в разрезе (видны воздушные камеры). Ископаемые аммониты: 7 — Arcestes inflatogaleatus, 8 и 9 — Sageceras waiteri (8 — спереди, 9 — сбоку); 10 — Psiloceras; 11 — Margarites; 12 — Lytoceras immane.

Этим обстоятельством мы должны объяснить себе то явление, что в ископаемом мире прямая раковина наutilus типа Orthoceras сменилась сначала

изогнутой *Cyrtoceras*, затем формой *Aipoceras*, напоминающей часовую пружину, затем типом *Syringoceras*, где обороты только прилегали друг к другу, и наконец типом *Nautilus*, где последний оборот прикрыл собой все остальные. Эта линия показывает, однако, только путь прогрессивного приспособления к условиям плавания, а не геологическую смену форм, так как одновременно существовали формы как низшего, так и высшего приспособления. Повидимому, такими разными путями организм пытался решить еще одну задачу, а именно — сохранить воздушные камеры, нужные для пловучести, обеспечить их от повреждений, которые грозили им, а вместе с тем и жизни организма при помещении камер одна за другой в виде длинного конуса, как у *Orthoceras* (рис. 52).

У личинок водных двукрылых группы *Corethrinae*, у *Corethra* и *Machilopus* имеются газовые гидростатические аппараты в виде двух пар пузырей, серебристых на вид. Сами пузыри представляют собой видоизменение трахейной системы. Одна пара помещается спереди, другая — сзади, благодаря чему личинка располагается в воде совершенно горизонтально. Как было указано выше, синезеленые водоросли, лишённые всяких органов движения, парят в свободной воде благодаря наличию специальных плавательных газовых вакуолей. Скопления спиригир и других водорослей, напоминающих комки ваты или пленки, часто всплывают благодаря тому, что пузырьки выделяемых ими газов застревают среди нитей этих растений.

Газовыеместилища имеются не только у гидрофитов, ведущих пелагический образ жизни но и у придонных. Известны плавательные пузыри у прикрепленных бурых водорослей *Fucus* и *Sargassum* и заполненная газами полость зеленой *Enteromorpha*, напоминающей своим общим видом надутую кишку. У высших болотных и водных растений широко развита для дыхания, независимо от растворенного в воде кислорода, система межклетных ходов; наличие этих газовыхместилищ обуславливает еще и то явление, что побеги и листья многих водных цветковых растений, будучи совершенно мягкими, держатся, однако, в воде более или менее вертикально.

Плавающие на поверхности воды листья прикрепленных цветковых растений имеют сильно развитую губчатую ткань; если корни рдеста освободить от грунта, все растение всплывает вверх. Плавающие листья водяного ореха (*Typha natans*) обладают специальными газовыми вздутиями, расположенными у листовых черешков. Совершенно подобные вздутия имеются и у тропической уже свободно плавающей *Eichornia*; если *Eichornia* укореняется, вздутия на черешках ее листьев не образуются. В наших широтах свободно плавающими растениями из цветковых являются: лягушечник (*Hydrocharis*), ряска (*Lemna*), из папоротников *Salvinia*, у которой корневидные выросты снизу есть не что иное, как рассеченные листья, и ряд других растений; у всех при плавании часть тела выставляется из воды.

Подобного рода формы имеются и среди плавающих животных. Так, у сифонофоры *Physalia* выставляется на воздух часть ее плавательного пузыря, а у *Velella* треугольная, играющая роль настоящего паруса, пластинка. *Velella* снабжена целым рядом удивительных приспособлений против высыхания паруса и для освобождения воздушных камер от излишков расширяющегося от нагревания воздуха. Принцип облегчения плавания путем образования газовыхместилищ достигает у подобного рода организмов своего апогея. Удельный вес их оказывается уже легче воды, и они отчасти из нее выскакивают; именно из них и составляет особый ряд жизненных форм, объединенных, как мы уже указывали, термином плейстон.

Вместо газа у многих организмов для уменьшения их остаточного веса служат жировые включения внутри тела и слизистые образования снаружи. Жир — одно из наиболее часто встречаю-

щихся образований у плавающих организмов, начиная от низших растений и животных, через ракообразных и рыб, вплоть до китов с их слоем подкожного жира толщиной, например у полосатика, до 30 см. Жир отлагается у входящих в состав планктона диатомей, синезеленых и зеленых водорослей вместо более тяжелого крахмала наземных растений. Жировые включения мы имеем у ряда плавающих простейших, в том числе у *Noctiluca*. Особенно отличаются богатством жира ракообразные *Cladocera*, *Sopropoda* и др. При разложении пресноводного планктона иногда образуются на поверхности воды большие масляные пятна и целые пленки планктонного масла, под которыми вода остается спокойной, несмотря на зыбь в окружающем, не покрытом маслом пространстве. Известны жировые капли в плавающих яйцах ряда рыб из сельдевых и камбал, затем у триглы и скумбрии; в объемистой печени селяхий и тресковых запасные вещества отлагаются не в виде углеводов, а в виде жира (всем известен продажный рыбий жир); благодаря обилию жира гигантская акула *Cetorhinus*, питающаяся планктоном, и луна-рыба (*Mola*) могут спокойно держаться у самой поверхности моря без всякого движения. Особенно жирны бывают летом пингвины, тюлени и киты.

#### Слизистые и студенистые образования

Ослизнение наружных оболочек типично вообще для водорослей и высших водных растений. У некоторых нимфей слой слизи бывает толще покрываемого ею органа. Бывает, она защищает растение от выщелачивания. С другой стороны, слизь предохраняет растение от разрыва при ударе волн, от высыхания во время отлива и вообще от неблагоприятных физических и химических факторов среды. Мелкие планктонные растительные формы слизи спасает от поедания их животными. Поэтому в настоящее время возникает вопрос о пересмотре давно господствующего взгляда, что слизистые образования ряда планктонных синезеленых, зеленых, протокочковых, десмидиевых и других представляют собой специальные приспособления для повышения их пловучести. Из плавающих животных студенистыми капсулами окружены коловратки *Gastropus*, *Conochilus* и др. и рачок *Holopedium*.

На этом мы можем окончить описание тех путей, которыми шли гидробионты для понижения своего остаточного веса, что требовалось для увеличения их пловучести и что выражено числителем в формуле Оствальда. Теперь переходим к знаменателю формулы — к роли сопротивления формы и удельной поверхности.

#### Размеры планктонтов; наннопланктонные организмы; удельная поверхность

Мы уже видели, что удельная поверхность, отношение поверхности тела к его объему, увеличивается по мере уменьшения организмов. Поэтому, поскольку для пассивно плавающего парящего организма выгодно увеличение трения его поверхности о воду, а следовательно, и большая удельная поверхность, в планктоне должны господствовать и действительно господствуют организмы сравнительно малого размера. В общем это так, но этим не исключается вхождение в состав планктона и более крупных организмов.

Обычно по размерам мы делим все планктонные организмы на три основных группы: мезопланктонные, микропланктонные и наннопланктонные. К мезопланктонным организмам относятся веслоногие и ветвистоусые раки и другие микроскопические мелкие

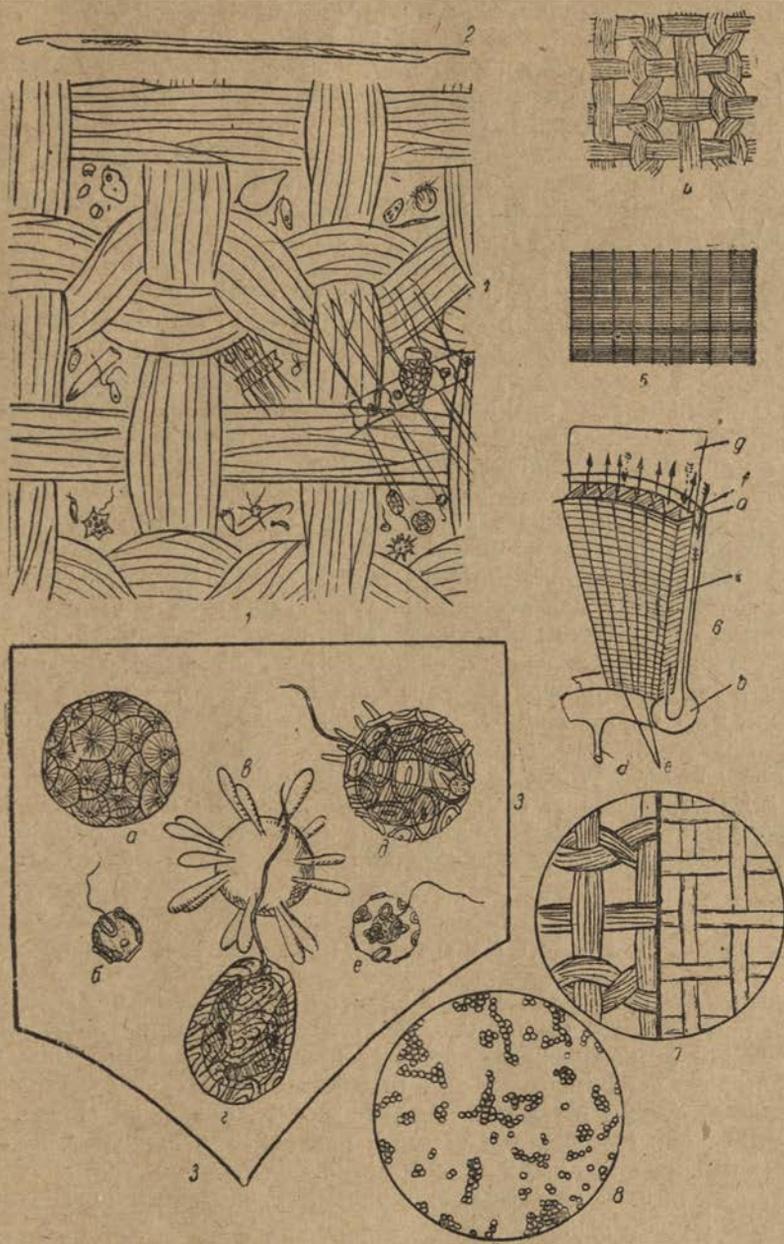


Рис. 53.

1 — ячея шелковой сети № 25 и планктонные организмы, задерживаемые и пропускаемые сеткой при одинаковом увеличении; 2 — *Rhizosolenia alata*, занимает три ячеи сети; 3 — ячея шелковой сети № 25 и различные виды кокколитофорид при одинаковом увеличении (а — *Coccolithophora leptopora*; б, в — *Pontosphaera huxleyi*; г — *Rhabdosphaera claviger*; д — *Coccolithophora wallichi*; е — *Syracosphaera pulchra*); 4 — шелковый газ № 25 (под микроскопом); 5 — фильтрующий аппарат (сеточка) аппендикулярий; б — схема строения фильтрующей воронки у аппендикулярий (а — входящий ток воды; б — место собирания планктона; в — фильтрующий аппарат; д — воронка, к которой животное присасывается ртом; е — вход в фильтрующий аппарат; ф — выход из фильтрующего аппарата; г — перегородка между водой, входящей для фильтрации и выходящей после фильтрации); 7 — слева шелковое сито № 25, справа медное сито из фосфористой бронзы № 260, употребляемые для лова планктона (увел. около 100 раз); 8 — нанопланктон из *Trachelomonas* (увел. около 100 раз).

организмы, однако различимые невооруженным глазом, с телом длиной приблизительно от 1 до 5 мм. К микропланктонным относится основная масса планктонных растений, а из животных часть более мелких ракообразных, все коловратки и простейшие. Все эти организмы меньше предыдущих, невооруженным глазом их отличить трудно, но все же они не проходят через мелкоячеистое шелковое сито № 25 или бронзовое № 260, ячеи которых имеют длину от  $\frac{1}{15}$  до  $\frac{1}{20}$  мм (около 60—50  $\mu$ ). Следовательно, в среднем величина микропланктонных организмов колеблется от 50 до 1000  $\mu$ .<sup>1</sup>

К наннопланктонным причисляются организмы, проходящие через вышеупомянутые сита, организмы менее 50  $\mu$  и улавливаемые только путем фильтрования воды через различные очень плотные фильтры, центрифугированием ее или методом ее отстаивания. При последнем способе к воде, взятой непосредственно из исследуемого бассейна, прибавляется обычно формалин; весь планктон, в том числе и наннопланктонные организмы, умирает и недели через две спокойного состояния пробы почти весь оседает на дно. Среди наннопланктонных организмов имеется всего более мельчайших растений, жгутиковых, силикофлагеллат, кокколитофорид, мелких перидиней, затем бактерий и разных спор. Относительные размеры различных планктонтов ясно видны на рис. 53, где они изображены все в одном масштабе вместе с ячеей шелкового сита № 25. Конечно, вышеуказанное деление планктонтов по величине на три группы является чисто условным для удобства обозначения; в природе таких границ не имеется.

Мезо-, микро- и наннопланктонные организмы живут и в пресной и в морской воде, но в море еще имеются и макропланктонные крупные организмы, измеряемые сантиметрами, как многие медузы, моллюски, сальпы, и наконец мегалопланктонные, доходящие до 1 м и более, как ктенофора венерин пояс (*Cestus veneris*) размером до 1.15 м, медуза *Cyanea arctica* — до 2 м и с щупальцами до 30 м, сифонофора *Pterophysa grandis* размером в 2 м и др. Но в общем эти гиганты планктонного мира — лишь исключение среди основной массы всего планктона.

### Конвергентные формы планктонных организмов

Планктонные организмы имеют на первый взгляд весьма разнообразный вид и форму. Но если несколько отвлечься от деталей строения, то можно все это разнообразие свести к нескольким основным обликам, многие из которых, повидимому, весьма пригодны для того, чтобы увеличивать сопротивление формы и тем замедлять падение. Эти облики являются конвергентными: они повторяются у самых различных организмов, не связанных никакими родственными отношениями.

Всего основных конвергентных обликов планктонных организмов насчитывается около пяти.

Шары и барабаны (рис. 55). Более или менее шарообразные и барабанные формы пользуются довольно большим распространением. Летом у берегов Англии и Средиземного моря вода усеивается зелеными мелкими точками, водорослью *Halosphaera viridis*, которая в иные годы нередка и у нас в Баренцовом море. Ее настолько много и она настолько господствует в планктоне, что по ней и всему планктону присваивается термин *sphaeroplankton*, т. е. сферический планктон. Пресные воды часто

<sup>1</sup> С этими отношениями интересно сопоставить рис. 54, на котором тюлени на льдинах в Белом море кажутся с высоты 800 м скоплением черных точек.

цветут от шаровидных колоний *Volvox* (рис. 57, 3), шаровидную форму имеют также колонии *Uroglena*, *Eudogina* и др. Далее шаровидная форма



Рис. 54. Льды и тюлени в Белом море. Заснятая с аэроплана с высоты 800 м площадь  $400 \times 600$  м. Тюлени представляются в виде черных точек.

характерна для ряда перидиней, инфузорий и *Noctiluca*, из коловраток для *Asplanchna*, из ракообразных для *Holopedium*, *Chydorus sphaericus*, округлой амфиподы *Mimopnectes*, для округлых домиков аппендикулярий и целого

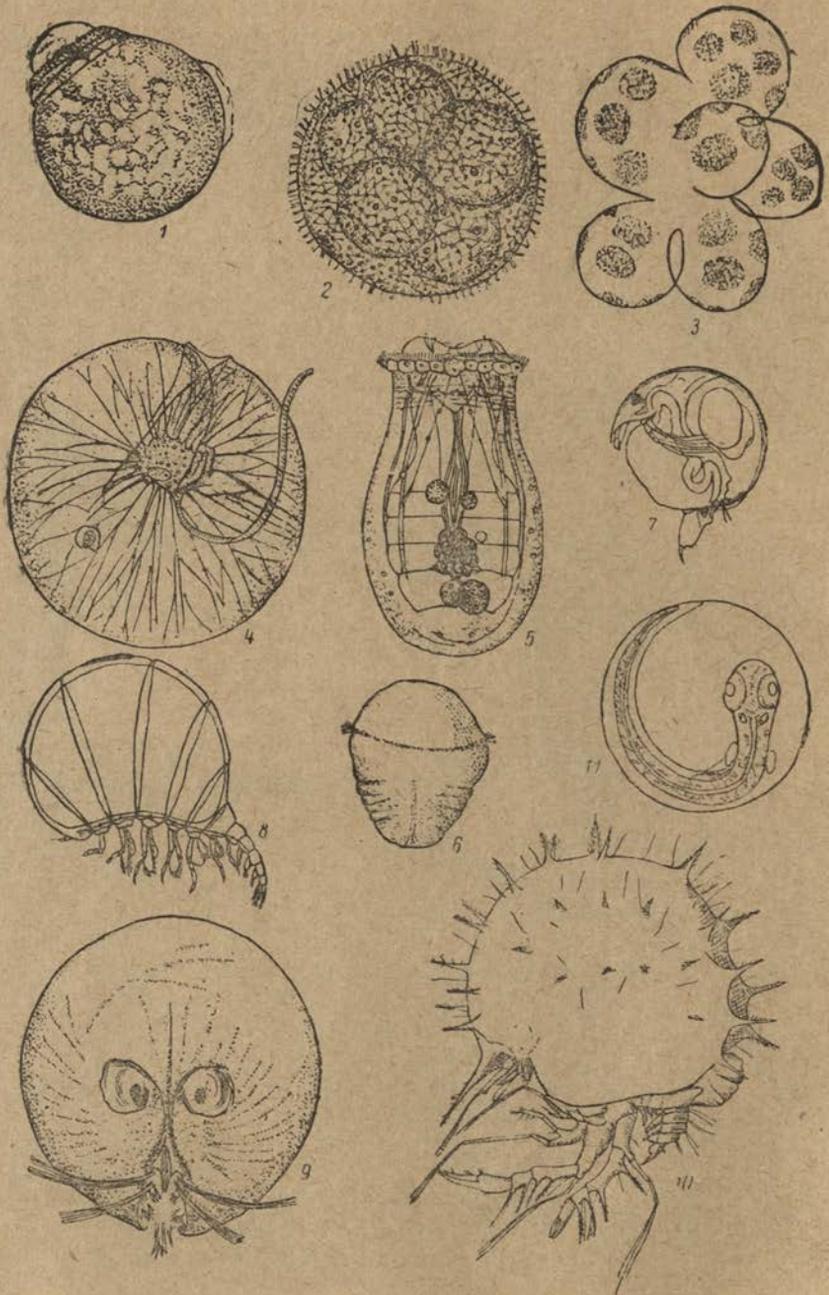


Рис. 55. Шаровидные планктонные организмы.

1 — зеленая водоросль *Halosphaera viridis* (из Heterocontae); 2 — *Volvox globator* с дочерними колониями внутри; 3 — водоросль *Phaeocystis poucheti* (из Cryptomonadinae); 4 — *Noctiluca miliaris*; 5 — *Asplanchna priodonta*; 6 — личинка (трохофора) червя; 7 — *Chydorus sphaericus*; 8 — *Mimonectes loveni* (из амфипод); 9 — остракода *Gigantocypris agassizii* (наподобие двух глаз выступают от светящиеся органы); 10 — личинка десятиногого рака *Polychaetes* (мизидная стадия); 11 — яйцо камбалы *Pleuronectes platessa*.

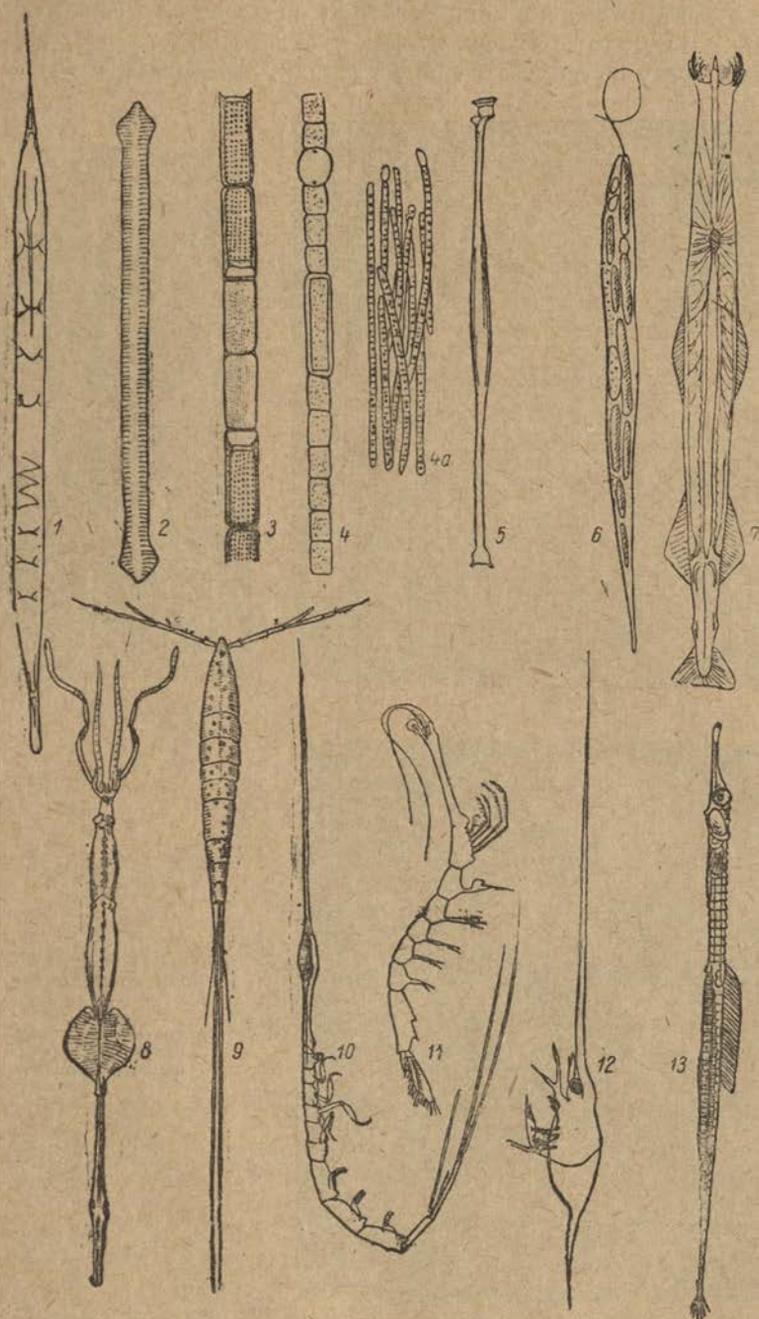
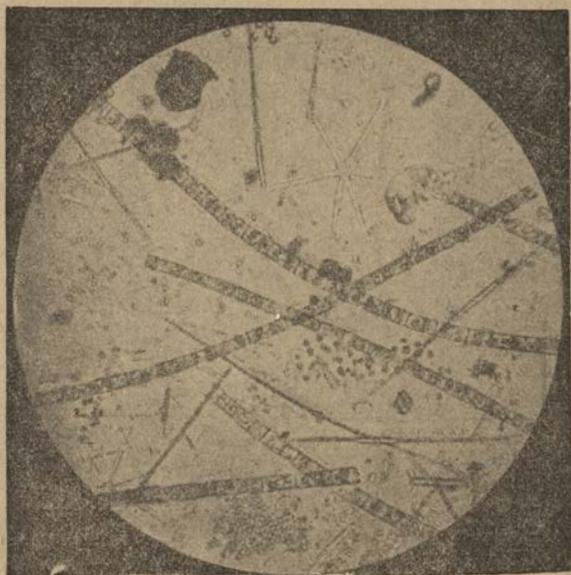


Рис. 56. Вытянутые палочковидные планктонные организмы.

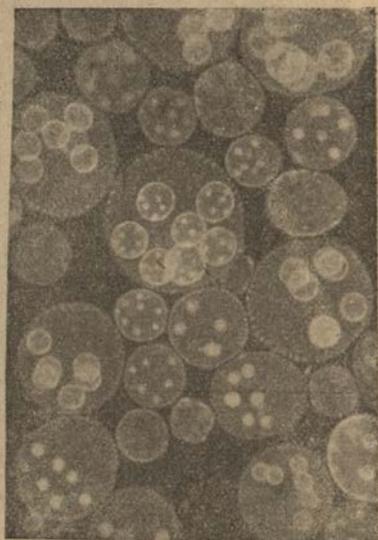
1 — диатомея *Rhizosolenia hebetata*; 2 — диатомея *Synedra*; 3 — диатомея *Melosira islandica*; 4 — синезеленая водоросль *Aphanizomenon flos aquae* (в верхней части нити видно круглое образование — пограничная клетка; ниже — удлинённый прямоугольник — спора); 5 — перидинеевая водоросль *Ampelisolenia tenella*; 6 — *Euglena acus*; 7 — *Sagitta hexaptera*; 8 — головоногий моллюск *Doratomyopsis vermicularis*; 9 — веслоногий рачок *Setella gracilis*; 10 — *Rhabdonectes armatus* (из Amphipoda); 11 — *Lucifer* sp. (из Decapoda); 12 — личинка *Porcellana* (из Decapoda); 13 — *Syngnathus schmidti*.

ряда других форм, особенно окруженных слизью. Масса планктонных яиц беспозвоночных и рыб тоже имеет шаровидную форму.

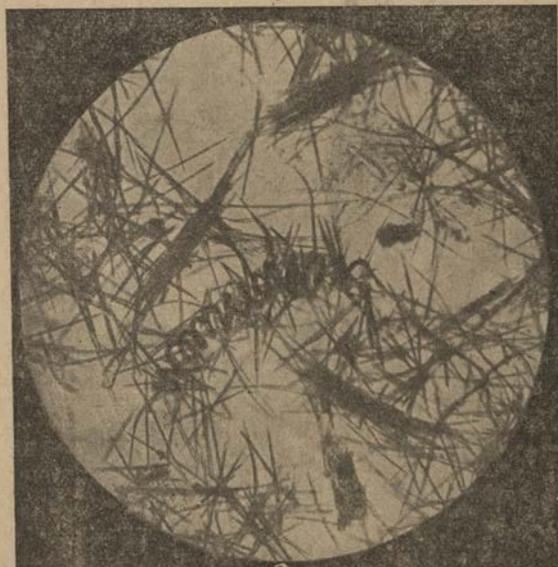
Лепешки и диски. Если мы возьмем легкую металлическую пластинку и пустим ее в воду, то, как уже говорилось выше, эта пластинка не упадет сразу на дно сосуда по вертикали, а начнет опускаться медленно,



1



3



2

Рис. 57. Микрофотографии пресноводного планктона. (По Рылову).

- 1 — диатомовые (озеро Ильмень);  
 2 — синезеленые (озеро Ильмень);  
 3 — вольвокс (плотателлевый пруд в Петродворце).

описывая дуги поочередно вправо и влево, стучаясь о стенки сосуда, наподобие маятника. В связи с этим явление сплюснутая, лепешковидная форма распространена у планктонных организмов весьма широко. Типичными дисками являются диатомеи рода *Coscinodiscus* и *Planctoniella*, ряд протококковых, как *Pediastrum* со всеми его многочисленными видами, *Discoidea* среди радиолярий, многие высшие и низшие медузы и медузо-

видное простейшее *Leptodiscus*, сифонофора *Porpita*, пелагическая немертина *Pelagonemertes*, полихета *Tomopteris* (рис. 58), плоская *Phyllosoma*, личинка *Palinurus*, из веслоногих *Sapphirina* и т. д. Сюда же относятся своеобразные парашюты, например, у перидинеи *Ornithoceras*. Планктон, в котором господствует *Coscinodiscus*, носит название дископланктона.

Палки, нити, пучки нитей, ленты (рис. 56). Сюда относятся прежде всего диатомеи родов *Synedra* и *Rhizosolenia*. Относящаяся

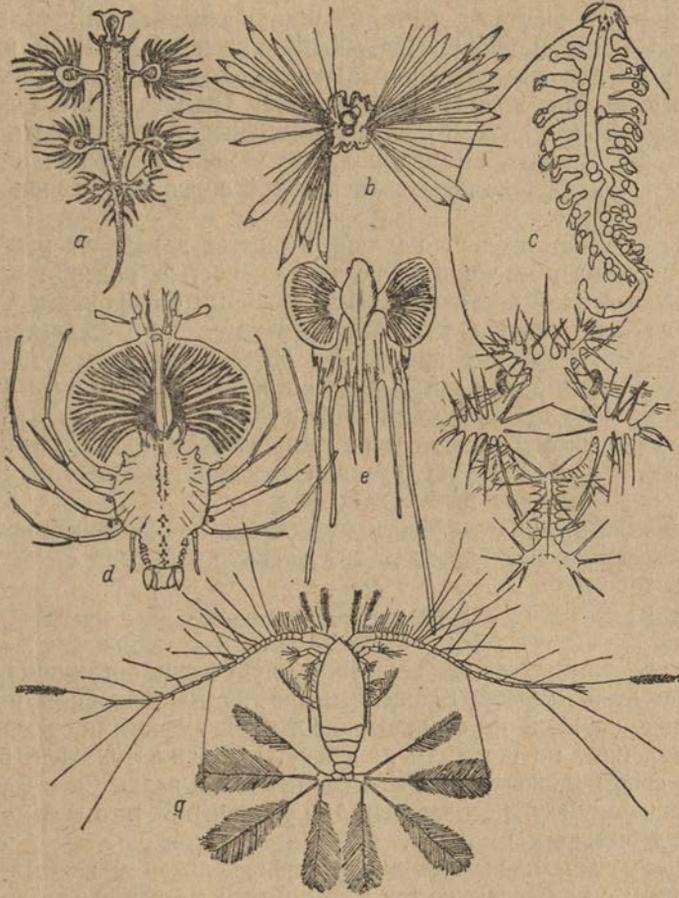


Рис. 58. Планктонные организмы ежевидной и дисковидной формы.

*a* — моллюск *Glaucus atlanticus*; *b* — личинка червя, так называемого *Mitraria mülleri*; *c* — червь *Tomopteris euchaeta*; *d* — личинка рака *Palinurus*; *e* — личинка рыбы — морского чорта *Lophius*; *f* — личинка десятиногого рака *Elaphocaris (Sergestes)*; *g* — веслоногий рачок *Calocalanus pavo*.

к последнему роду *R. styliformis* является руководящей формой умеренно атлантического стилипланктона. В пресной воде имеются нити и пучки нитей синезеленых *Oscillatoria* и *Anabaena* (рис. 57), вызывающих цветение воды, и нити диатомеи *Melosira*, заполняющей планктон многих рек и Байкала. Пучками синезеленой водоросли *Trichodesmium erythreum* красного цвета цветет Красное море, тот же род *Trichodesmium* господствует в планктоне Антильского и Бразильского течения — так называемый десмопланктон.

Типичные длинные ленты образуются рядами помещающихся одна около другой особой диатомей *Fragillaria* и цепей из *Ceratium*. Конвергентной лентовидной формой животного мира являются венерин пояс (*Cestus*

veneris) и цепи салп. Необычайно вытянутую форму тела имеют из перидиней *Amphisolenia*, из веслоногих *Setella*, из амфипод *Rhabdosoma*, *Xiphoscephalus* и байкальская *Constantia*, личинки крабов *Porcellana*, типично планктонные *Sagitta* и пр.

К о л ю ч и е, е ж е в и д н ы е ф о р м ы (рис. 58) снабжены лучами, шипами и всякого рода выростами. Планктонные организмы подобной формы являются, вероятно, наиболее обильными и количественно и качественно; сюда относятся диатомеи рода *Chaetoceras* — руководящей формы североатлантического хетопланктона. Хетопланктон господствует и в Черном море весной и осенью. Сотнями шипов снабжены планктонные корненожки *Hastigerina* и *Globigerina*. Сотни видов радиолярий имеют шипы, расположенные в определенном закономерном порядке. Причудливыми выростами снабжены планктонный моллюск *Glaucus* и личинки ракообразных *Sergestes*. К этому же циклу приспособлений относятся и несоразмерной длины щупальца и амбулакральные ножки, которыми обладают уже развившиеся, но ведущие пока пелагический образ жизни личинки морских звезд и ежей.

Насколько действительно наличие выростов замедляет падение в воде, показывает следующее наблюдение над скоростью падения планктонного клеща *Halacarus*: с нерастопыренными ножками он проходит  $\frac{1}{4}$  м в 34 секунды; если растопыривает ножки временами, то в 40 секунд, а с ножками, растопыренными все время, — в 53 секунды.

К у с т о в и д н а я, и л и д р е в о в и д н а я, ф о р м а т е л а о с у щ е с т в л я е т с я, н а п р и м е р, к о л о н и я м и *Dipobryon*.

Следует еще заметить, что признаки, характерные для вышеупомянутых обликов, могут встречаться и в виде тех или иных комбинаций у одного и того же вида планктонных организмов.

Этим можно закончить рассмотрение фактов, демонстрирующих правильность формулы Оствальда в том ее виде, как она была предложена самим ее автором.

### 3. Активное плавание

При более внимательном изучении пловучести организмов оказалось, что даже у очень мелких планктонтов активные движения имеют весьма существенное значение не только для их продвижения вперед в определенном направлении, но и просто для того, чтобы не тонуть и более прочно сохранить свое положение в том или ином слое воды. Собственные движения зоопланктонтов служат также и для увеличения того объема воды, в котором они добывают себе пищу.

Активные плавательные движения производятся у водных организмов двумя путями: с помощью жгутов и ресничек или с помощью мышц.

Споры водорослей, жгутиковые, ресничные инфузории, личинки губок, кишечнополостных, червей, моллюсков, гребневики и пр. несут органы своего движения — жгуты, реснички и пр. — на поверхности своего тела. У воздушных организмов ресничек и жгутиков на поверхности тела никогда не бывает, и движение в воздухе с помощью ресничек никогда не совершается; этот способ движения — специфическая особенность обитателей воды.

Движение с помощью мышц, которые в противоположность жгутам и ресничкам никогда не выходят свободно на поверхность тела животных, имеется как у водных, так и у воздушных организмов. При плавании с помощью мышц приводится в движение или все тело водного организма, которое при этом змеевидно изгибается, как, например, у угрей, или же только специальные его органы, как хвосты, плавники и ласты у самых разнообразных по происхождению водных животных. Часто встречается и комбинация движения всего тела с движением этих специальных орга-

нов плавания. Движение с помощью мышц оказалось гораздо производительнее ресничного движения. Самым крупным организмом, который плавает с помощью ресничек, является венерин пояс — ктенофора, достигающая иногда длины в 1,5 м; с помощью хвостового плавника плавают гиганты водного мира — киты, достигающие 16 и даже более метров в длину.

### Жгуты и реснички; методы и скорость плавания с их помощью

Сущность работы ресничек и жгутиков состоит или в гребле, т. е. в переменном сгибании, ударе о воду и затем выпрямлении, возвращении реснички в исходное положение, или же в так называемом вращательном движении того или иного рода. При всякого рода активном плавании организм пользуется тем сопротивлением, которое оказывает вода при поступательном движении всего тела водного организма или при движении органов плавания. Путем гребли работают реснички, покрывающие тело *Paramecium*, *Spirostomum* и др., и перистомные реснички, например у *Vorticella* и *Stylonichia*. Первые производят около 10 ударов в секунду, вторые — около 28 ударов. Также гребут и мерцательные пластинки ребровиков. Для того чтобы результатом ударного движения реснички явилось движение вперед, необходимо, чтобы ресничка при возвращении в исходное положение не ударяла по воде и не производила работы, обратной по направлению к той работе, которую она делала при ударе, иначе тело животного будет оставаться без движения. У мерцательных пластинок ктенофор это достигается тем путем, что в исходное положение пластинка возвращается медленно, у большинства же инфузорий — тем, что при ударе ресничка остается более или менее жесткой по всей длине и работает вся, а при возвращении в исходное положение свободный конец реснички становится менее жестким и увлекается пассивно движением только основания реснички.

Переходим к другому способу — к так называемому вращательному движению жгутов. Если *Uroglena* или *Mopas* движутся медленно, их жгут производит змеевидное движение почти в одной плоскости; при быстром плавании движение жгутов происходит в переменных плоскостях; отдельные движения, сливаясь вместе, дают нашему глазу впечатление конуса, более или менее сдавленного с боков. Струи воды бегут при этом спереди назад, а организм продвигается вперед.

Мерцательные реснички являются очень слабым органом движения; поэтому с помощью ресничек, говоря вообще, двигаются лишь очень мелкие организмы, длиной в среднем не более 2 мм. Для поддержки более крупных и более тяжелых тел мерцательные аппараты получают усиленное развитие; у личинок червей, например, развивается не один, а два и более поясов мерцательных ресничек; у личинки голотуррии синапты мерцательный шнур в 7,5 раза длиннее ее тела, у бицинарии (личинки) морской звезды *Luidia* длина тела около 7 мм, а длина мерцательного шнура 8,3 см. Еще большее отношение должно быть у личинки, носящей название *Auricularia nudibranchiata*, которая вся покрыта бесчисленными складками мерцательного шнура.

Скорость мерцательного движения крайне незначительна: парамеция пробегает в секунду 1—1,4 мм, или 3,5—5 м в час, в то время как ряд рыб и китообразных движется со скоростью от 6 до 8 м в секунду.

### Мышечное плавание

Плавание, основанное на сокращении мышц, совершается двумя путями: мышцы либо производят змеевидные изгибы всего тела или его частей, либо они приводят в движение специальные гребные рычаги. И тем и дру-

гим способом плавают не только мелкие организмы, способные плавать и с помощью ресничек, но и водные гиганты — крупные рыбы и млекопитающие.

**Торпедная форма тела.** При движении организма, как и всякого тела, в воде и воздухе среда оказывает движению известное сопротивление, которое: 1) прямо пропорционально плотности среды, в которой тело движется, 2) пропорционально квадрату скорости движения тела, 3) возрастает пропорционально площади сечения тела и наконец 4) в громадной степени зависит от формы самого тела. Если мы заставим двигаться в воде ряд тел различной формы — пластинку, шар и др., то,

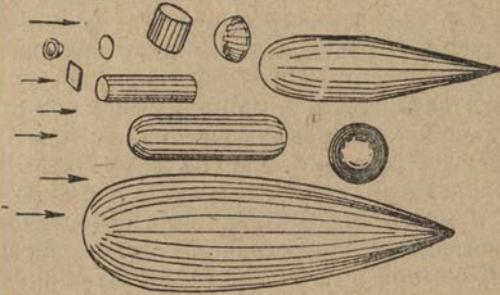


Рис. 59. Влияние формы тела на величину его сопротивления: плоская квадратная пластинка, диск, полые полушария, цилиндр, цилиндр с полушариями и тела хорошо обтекаемой формы (все в одном масштабе), дающие при одной и той же скорости и плотности одно и то же сопротивление, несмотря на различные их размеры.

прибавив к воде капли туши или порошка лycopодия, мы увидим, что в громадном большинстве случаев вода не обтекает этих тел спокойно, а образует, особенно позади движущихся тел, целый ряд различной формы водоворотов и завихрений, на образование которых тратится, конечно, известная работа; чем больше образуется таких завихрений, тем больше сопротивления оказывает вода движению тела данной формы и тем больше при прочих равных условиях будет замедляться движение этого тела.

На рис. 59 показаны в одинаковом масштабе тела различной формы, которые испытывают одинаковое сопротивление при

одной и той же плотности воды и одинаковой скорости движения. Величина тел оказывается весьма различной; самыми мелкими являются плоские пластинки и диски, большего размера шары и цилиндры с выпуклостью спереди и сзади и наконец самыми большими — тела так называемой торпедной или каплевидной формы с выпуклостью спереди и утончением к заднему концу; наибольший диаметр эти тела имеют в своей передней части.

Торпедная форма представляет наименьшее сопротивление воде при движении тела вперед; струи воды плавно обтекают такую форму, почти не образуя никаких вихрей.

Эта форма тела активных пловцов является полной противоположностью форме тела пассивно плавающих, взвешенных организмов, где развитие шло в сторону возможного увеличения удельной поверхности, увеличения вертикальной проекции и образования целого ряда шипов и выростов.

Торпедная форма — гладкая; при быстром плавании даже грудные и другие плавники у макрелевых рыб вкладываются в специальные углубления; головоногие моллюски обертывают свои плавники вокруг тела. Торпедную форму имеют не только позвоночные, но и беспозвоночные организмы: целый ряд планктонных Cephalopoda, Coepoda, как *Setella*, водные жуки и клопы и пр. На рис. 26 изображены конвергентные торпедные формы тела у головоногих, рыб, рептилий и водных млекопитающих. Однородность приспособлений у этого ряда самых различных по систематическому положению организмов выступает здесь с величайшей наглядностью.

При торпедной форме тела снаружи обычно нельзя различить никакой шеи, и действительно у многих китообразных шейные позвонки сильно уплощаются, а у ряда форм превращаются в одно слитное образование. Торпедную форму имеют и управляемые воздушные шары (дирижабли).

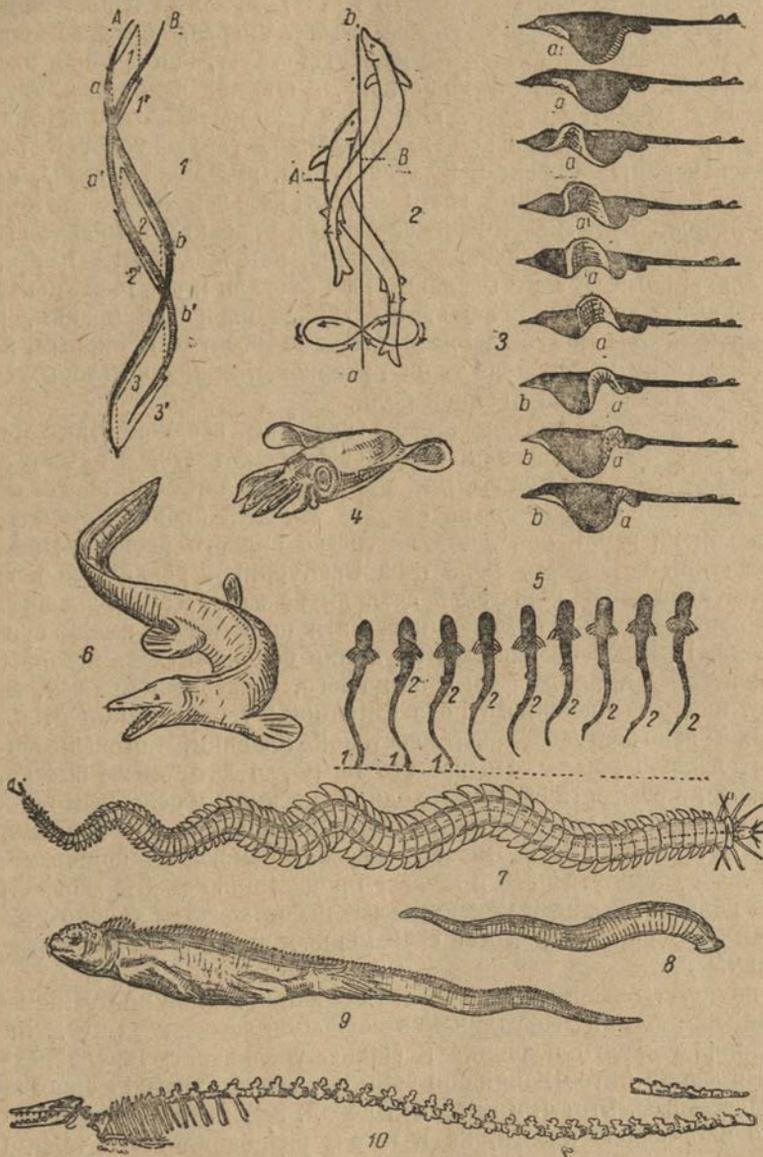


Рис. 60. Плавательные движения.

7 — схема действия сил при змеевидных изгибах; 2 — змеевидные изгибы рыб; 3 — движение плавников у ската (а — первая волна, б — вторая волна); 4 — плавание кальмара *Loligo vulgaris*; 5 — волнообразные изгибы тела у акулы (1 — первая, 2 — вторая волна); 6 — реставрация ископаемого плавающего ящера *Mosasaurus* мелового периода; 7 — волнообразные изгибы червя *Phyllococe*; 8 — волнообразные движения пиявки *Haemoris sanguisuga*; 9 — плавающая ящерица Галапагосских островов *Amblyrhynchus cristatus*; 10 — ископаемый кит *Zeuglodon cetoides*.

Плавание путем змеевидных изгибов тела и изгибания хвоста. На суше змеевидным способом движения пользуются почти только одни змеи. Напротив, в воде к чисто змеевидному

или сходному с ним способу плавания прибегает целый ряд совершенно различных животных. Именно таким способом плавают многие черви, моллюски, ряд личинок насекомых, личинок асцидий, аппендикулярии и наконец большинство водных позвоночных.

В простейшем случае змеевидного плавания, когда в движении участвует все тело животного и животное плывет вперед, волна изгибов бежит по его телу спереди назад; каждый изгиб действует, как гребная пластинка, высота которой равна высоте животного, а ширина равна амплитуде изгибов (рис. 60). При этом у одних животных тело изгибается в вертикальной, а у других в горизонтальной плоскости. В горизонтальной плоскости изгибаются черви, как *Nais* и гетеронерсиды, змеевидные рыбы, как угри и мурены, наконец водяные змеи; в вертикальной плоскости — пиявки. В горизонтальной плоскости извивались при плавании и многие вымершие ископаемые водные змееобразные ящерицы, как *Mosasaurus* и др., достигавшие длины более 12 м; в плавании им помогали и обе пары конечностей, превращенные в ласты. Вследствие больших площадей трения, которые возникают при этом способе движения, оно не может быть скорым, а потому и пользоваться им могут лишь такие организмы, в жизни которых скорость движения не играет существенной роли.

Особенно показательны в этом отношении неоднократные попытки, которые делали наземные змеи, стремясь завоевать себе в качестве нового района жизни море с его богатыми, пригодными для змей запасами пищи. Змеи обособились от ящериц не позднее меловой эпохи, и в настоящий период развития земли они достигли своего полного расцвета; за все это время, начиная с нижнего мела (род *Pachyophis*), различные в систематическом отношении группы змей сделали не менее семи разновременных попыток приспособиться к морю, и все эти попытки не имели существенного успеха. Приспособление шло по линии бокового сжатия задней части тела, причем она приняла форму округлого, с острыми краями, плоского плавника, как у современного рода *Laticauda*; у рода *Pelamnydrus* образовался даже ясно обособленный хвостовой плавник, который несет при плавании главную работу. Но все это не могло дать змеям быстрого движения в воде, а быстрота была необходима, поскольку основным источником добывания пищи все же оставалась охота за подвижными водными организмами. Это противоречие между способом движения водяных змей и способом лова добычи мешало и мешает процветанию змей в морской среде; и сейчас количество видов морских змей насчитывается только десятками, в то время как общее количество современных видов змей доходит до полутора тысяч.

Одна из ветвей ископаемых китов, *Zeuglodon*, пошла по пути змееобразного удлинения тела. Это удлинение осуществилось двумя путями: увеличением длины каждого позвонка и общим увеличением числа позвонков; получилась форма китов *Zeuglodon cetoides*, очень напоминающая водяных ящеров *Mosasaurus*. Этот тип китов и плавал, вероятно, как ящеры и змеи, не только с помощью хвоста, но и путем извивания всего тела. Однако дальнейшего развития эта форма тела у китообразных не получила, вероятно, по той же причине, как и у водяных змей, — из-за недостаточной быстроты движения.

Если у угрей, мурен и сходно с ними устроенных рыб змеевидные движения производятся всем телом, то у других, как акулы, карпы и форели, эти движения ограничены почти только хвостом и хвостовым отсеком, а передний конец тела лишь немного колеблется слева направо и обратно. Хвостовой плавник и представляет собой основной орган движения у большинства рыб. Он является полным аналогом парового винта или воздушного винта (пропеллера),

который помещается позади наших судов или аэропланов, дирижаблей и т. п. и приводит их в движение. Только у некоторых рыб, как *Balistes*, *Zeus faber*, морских коньков и др., органом плавания являются спинные плавники и даже анальный, поддерживаемые еще работой грудных плавников; у таких рыб непарные плавники имеют сильно развитую мускулатуру, и их скелетные части связаны с выростами позвоночника. Скорость движения таких рыб незначительна. При быстром плавании с помощью грудных плавников движутся и скаты, у которых эти плавники непосредственно срастаются с телом; ход волны по таким плавникам и их змееобразные изгибы в вертикальной плоскости показаны на рис. 60. Некоторые обычные рыбы работают грудными плавниками при обратном плавании задом наперед.

Что касается наружной формы хвоста у рыб, то различаются три основные формы (рис. 61): эпитатные хвосты, у которых верхняя лопасть больше, нижней, изобатные, у которых обе лопасти одинаковы, и гипобатные, у которых в противоположность эпитатным нижняя лопасть больше верхней. Наилучшие пловцы, как скумбрия и тунцы, имеют изобатные хвосты с глубокой, полулунной вырезкой; хвосты эпитатные облегчают движение вниз, гипобатные — вверх.

На рис. 61, 10 изображено положение укороченных лопастей эпитатного (сверху) и гипобатного хвоста (снизу); при движении удлиненных лопастей вправо и влево укороченные лопасти пассивно увлекаются вслед за движением удлиненных, и если мы разложим то сопротивление (2), которое вода оказывает укороченным лопастям, то в случае эпитатного хвоста

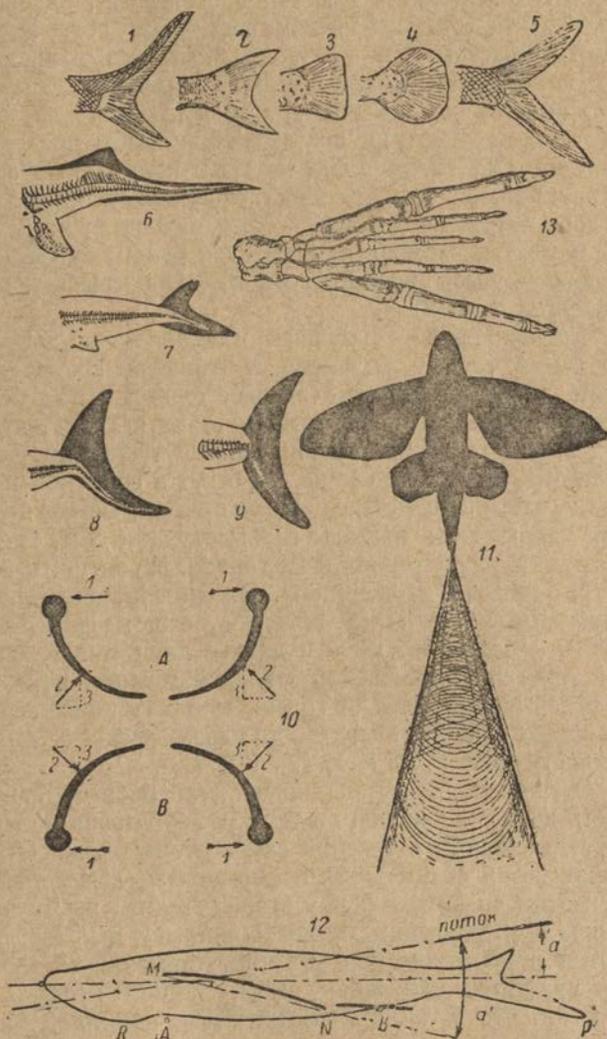


Рис. 61. Типы хвостовых плавников рыб.

1 — эпитатный; 2—4 — изобатный; 5 — гипобатный; 6—9 — филогенетическое развитие хвостового плавника у ихтиозавров (6 — *Mioxosaurus*; 7 — молодой *Stenopterygius*; 8 — то же взрослый; 9 — *Ichthyosaurus*); 10 — разложение сопротивления, оказываемого водой на укороченные лопасти эпитатного (А) и гипобатного (В) хвоста (подробнее см. в тексте); 11 — схема следа летучей рыбы на поверхности воды; 12 — опыт с чучелом летучей рыбы в аэродинамической трубе (р — нижняя лопасть хвостового плавника, служащая пропеллером; R — выступ на нижней части головы, служащий среданом и облегчающий скольжение по поверхности воды); 13 — правая задняя нога морского слона (*Macrorhinus leoninus*).

получим вертикальную слагаемую (3), т. е. поднятие хвоста и опускание головы, а в случае гипобатного хвоста — обратную картину: опускание хвоста и поднятие головы — облегчение плавания вверх.

Эпибатный хвост имеется у осетровых, которые ищут свою добычу на дне водоемов. Гипобатный хвост часто встречается у ископаемых ихтиозавров, которые должны были подниматься вверх для дыхания атмосферным воздухом. Гипобатный хвост имеют и летучие рыбы, которые могут подниматься до 4 м над ур. м. и пролетать в течение 10 секунд до 100 м параллельно поверхности воды. Эти рыбы представляют собой (В. В. Шулейкин, 1928) гидроплан, который получает начальную скорость благодаря работе нижней лопасти хвоста, служащей пропеллером; на нижней стороне головы они имеют выступ — «редан» глоссеров, который облегчает им скольжение по поверхности воды; достигнув путем скольжения определенной скорости, рыбы меняют угол наклона крыльев и поднимаются на воздух (рис. 61, 11—12).

Подобно работе грудных плавников у скатов, работают и плавники по бокам тела у *Decapoda* из головоногих моллюсков. Если, например, *Sepia* парит неподвижно в воде, то волна по одному плавнику идет у нее спереди назад, а по другому — сзади наперед; при плавании головой вперед волны по обоим плавникам бегут спереди назад, при плавании вперед задним концом тела обе волны бегут в обратном направлении. Работа плавников настолько сильна, что, например, *Loligo* подобно летучим рыбам могут выпрыгивать из воды на высоту до 0.5 м. Подобным образом работают плавники у *Heteropoda* и *Pteropoda*, вероятно, у *Sagitta* и др.

По способу движения В. В. Шулейкин различает те же две основные группы рыб, о которых шла речь выше: угри, с одной стороны, остальные рыбы, — с другой. И те и другие движутся благодаря отталкивательному действию так называемой «твердой волны», которая бежит по телу рыбы. У угрей волна бежит от головы к хвосту почти все время с постоянной амплитудой (рис. 62, а); у остальных рыб — с амплитудой, возрастающей к хвосту (рис. 62, б и I, IV, VI, IX).

Отталкивание рыбы (движение ее вперед) происходит потому, что скорость движения волны по телу рыбы (справа налево) превосходит скорость поступательного движения самого тела рыбы. Отношения этих скоростей выражаются специальными формулами, выведенными В. В. Шулейкиным. При этом оказалось, что у второй группы рыб с возрастающей амплитудой волны в определенные моменты времени некоторые участки тела рыбы движутся в обратном направлении, тормозящем движение рыбы вперед. На фотোগрафии движущейся рыбы, данной Греем (1933), В. В. Шулейкин заметил, что в такие моменты рыбы, например макрель, кладут свой хвост плашмя.

Для каждой рыбы можно установить ее шаг ( $x$ ), т. е. расстояние, на которое она продвигается вперед за время одного периода волны. Шаг оказался связанным с длиной волны  $\lambda$  и фактором  $\beta$ , характеризующим быстроту нарастания волны; он выражается формулой:  $\frac{1}{x} = \frac{1}{\lambda} + \frac{\beta}{2\pi}$ . У рыб второй группы по телу проходит обыкновенно одна волна, у угрей — две.

Под термином «приведенный шаг» В. В. Шулейкин подразумевает частное от деления пути, проходимого за период одной волны ( $vT$ ), на длину тела рыбы  $L$ , т. е.  $\frac{vT}{L}$  ( $v$  — скорость,  $T$  — время). Этот приведенный шаг у большинства рыб оказался лежащим в пределах от 0.45 до 0.57 и наибольшим у угрей.

За период прохождения нарастающей волны меняются и сила, толкающая рыбу вперед, и вредные силы, действующие на тело рыбы, заставляю-

щие ее рыскать сверху вниз (дрейф) и справа налево от прямой линии курса. Все это оказалось возможным вычислить и изобразить графически с помощью так называемой полярной диаграммы Лилянталя. Наиболее выгодным для движения оказалось положение, близкое к тому, когда хвостовой конец тела рыбы круто загнут влево или вправо (рис. 62, IV и IX), а голова соответственно вправо или влево; наименее выгодными — моменты, когда хвостовая часть тела почти выпрямлена влево, либо вправо (рис. 62, I и VI).

Далее В. В. Шулейкин вычислил величину работы мышц, приходящуюся за один период волны на каждый погонный сантиметр тела. Оказалось, что максимум работы приходится на долю той части корпуса, где имеется как раз всего более мышц, т. е. в задней половине тела рыбы, где кончается полость тела.

Вычислив положительную работу всех мышц и разделив ее на полезную работу, которая равна произведению средней движущей силы на шаг ( $vT$ ), получаем коэффициент полезного действия. Этот коэффициент оказался в пределах от 0.65 до 0.83. У рыб с хорошо обтекаемой формой тела (как макрель) коэффициент меньше, а у рыб с плохо обтекаемой формой, как угри, — наибольший. Угорь работает своим двигателем наиболее рационально. С этим можно связать громадные переходы угрей из глубин середины Атлантического океана к берегам Европы.

Что касается птиц, то их приспособление к водному образу жизни шло тремя путями, главным образом — в связи с той или иной работой крыльев в воде. Один путь осуществлен чистиками (Alcidae) и некоторыми другими птицами, которые, не потеряв способности летать по воздуху, употребляют свои крылья и для гребли в воде. В таких случаях крылья не подвергаются существенным видоизменениям.

Второй путь осуществили пингвины (Sphaeniscidae), — они потеряли способность летать, и их крылья превратились в род ластов, совершенно сходных по общему виду с лапами хотя бы плавающих черепах. Ласты пингвинов покрыты очень мелкими, своеобразно измененными перьями, похожими на чешую. При гребле пингвины двигают свои крылья в воде назад и вниз, а не вперед и вниз, как делают это птицы при полете. Лапки у пингвинов служат почти исключительно рулями (рис. 63, 64).

Третьим путем пошли поганки (Podicipidae), гагары (Colymbidae) и ископаемая птица меловой эпохи *Hesperornis*. У всех этих птиц главным органом плавания являются лапки, отнесенные на задний конец тела,

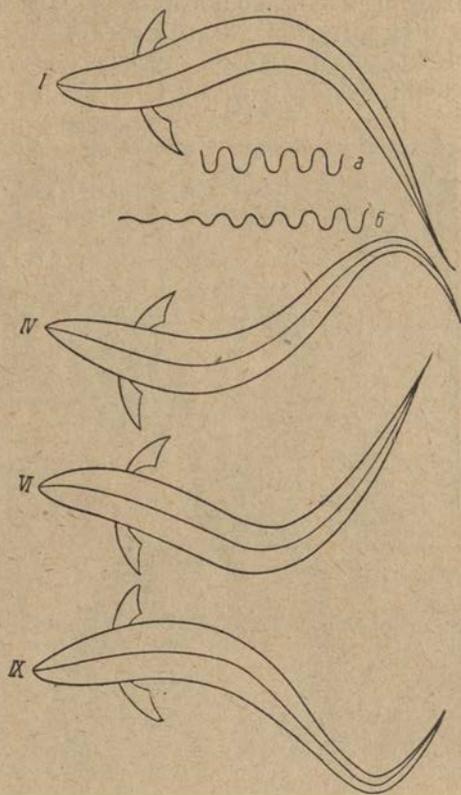


Рис. 62. Движение рыбы. (По Шулейкину.)

*a* — волна с постоянной амплитудой; *b* — волна с возрастающей амплитудой; I и VI — положения тела рыбы в наименее рациональные моменты работы; IV и IX — положения тела рыбы в моменты, близкие к наиболее рациональным моментам работы.

как у многих плавающих птиц; что же касается крыльев, то они в воде или совершенно не работают, как у поганок и гагар, сохранивших однако полную способность летать по воздуху, или же, как у *Hesperornis*, редуцированы почти целиком, так что от всей передней конечности у них остался рудимент только одного плеча в виде тонкой длинной косточки (рис. 65). С плаванием связано и необычайное развитие надколенной чашечки (*patella*) как у *Hesperornis*, так и у гагар.

Киты, являющиеся замечательными пловцами, произошли от хищных млекопитающих в эпоху среднего миоцена (*Protocetus*). В связи с пита-

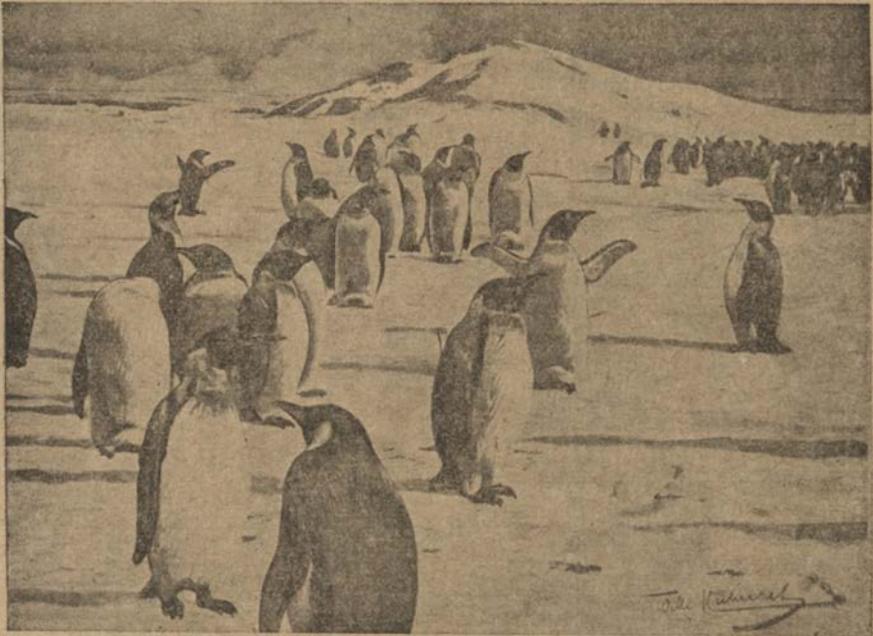


Рис. 63. Гнездовая колония пингвинов *Aptenodytes forsteri* на берегу Антарктики.

нием рыбой, за которой надо быстро гоняться, и выработались, с одной стороны, торпедная форма тела, а с другой, — большое количество, у некоторых видов до 240, одинаковых острых с одной вершиной зубов, в совершенстве приспособленных для захватывания рыбы. Основным органом движения у китообразных, как и у большинства рыб, является хвостовой плавник, лежащий в горизонтальной плоскости, а не в вертикальной, как у рыб. Изгибаются не только основание хвоста, но и самостоятельно его лопасти, причем с каждым вторым ударом голова у ряда китообразных поднимается вверх, и животное получает возможность захватывать атмосферный воздух. В таких условиях путь движения оказывается волнообразным в вертикальной плоскости. Замечательное распределение сухожилий в хвосте дельфинов изображено на рис. 66. Математическая правильность их распределения несомненно связана с функцией этого органа как пропеллера.

Что касается всех ластоногих (*Pinnipedia*), как обыкновенных тюленей (*Phocidae*), так ушастых (*Otariidae*) и моржей (*Odoboenidae*), то они произошли подобно китам от наземных хищников. Однако прародичи этих групп водных млекопитающих, вероятно, еще на суше, до перехода

к водному образу жизни, имели укороченный хвост. Поэтому он у них остался коротким и при водной жизни; их задний конец тела не смог уже дать начала хвостовому плавнику — основному органу движения у китов и сирен. Все ластоногие пользуются при плавании или передними конечностями, или задними, или теми и другими вместе, а хвост в движении не играет у них никакой роли (совершенно те же три основных пути приспособления мы видели уже у водных птиц). Ушастые тюлени в качестве основного органа движения употребляют передние конечности, а задние служат у них рулями. Умение их держаться в воде поразительно — они даже спят на воде (рис. 67).

Настоящие тюлени плавают, наоборот, с помощью задних конечностей, которые при этом находятся у них в вертикальном положении, как рыбий хвост, и работают совершенно подобно последнему; задние лапы тюленей сходны с рыбьим хвостом не столько функционально, но еще и по своей форме; у многих тюленей 2-й палец задних конечностей является самым

малым, а 1-й и 5-й — самыми большими; благодаря тому, что все пальцы соединены плавательной перепонкой, на свободном крае лапы образуется

серповидный вырез, совершенно как у рыбьего хвоста. На основании вышесказанного мы должны сравнить задние лапы тюленей именно с вертикальным хвостом рыб, а не с горизонтальными хвостовыми плавниками китов и сирен. Передние конечности у тюленей служат рулями. Моржи при плавании пользуются и передними и задними конечностями.

Таким образом, ушастых тюленей в отношении способа плавания мы можем сравнить с пингвинами; все они вместе с плезиозаврами и морскими черепахами построены по типу гребных судов. Настоящие тюлени по способу плавания сходны с гесперорнисом и га-



Рис. 65. *Hesperornis regalis* Marsh.

1 — плечевой пояс и зачаток плечевой кости — K (Sc — scapula, Co — coracoid, St — sternum, Cl — clavicula); 2 — задние конечности (a — необычайно развитая patella); 3 — реставрация *Hesperornis*.

гарами; эти организмы осуществляют совершенно другой принцип — принцип торпеды с двигателем на заднем конце.



Рис. 64. Пингвин и черепаха во время плавания.

1 — *Aptenodytes longirostris* и 2 — *Chelone imbricata*.

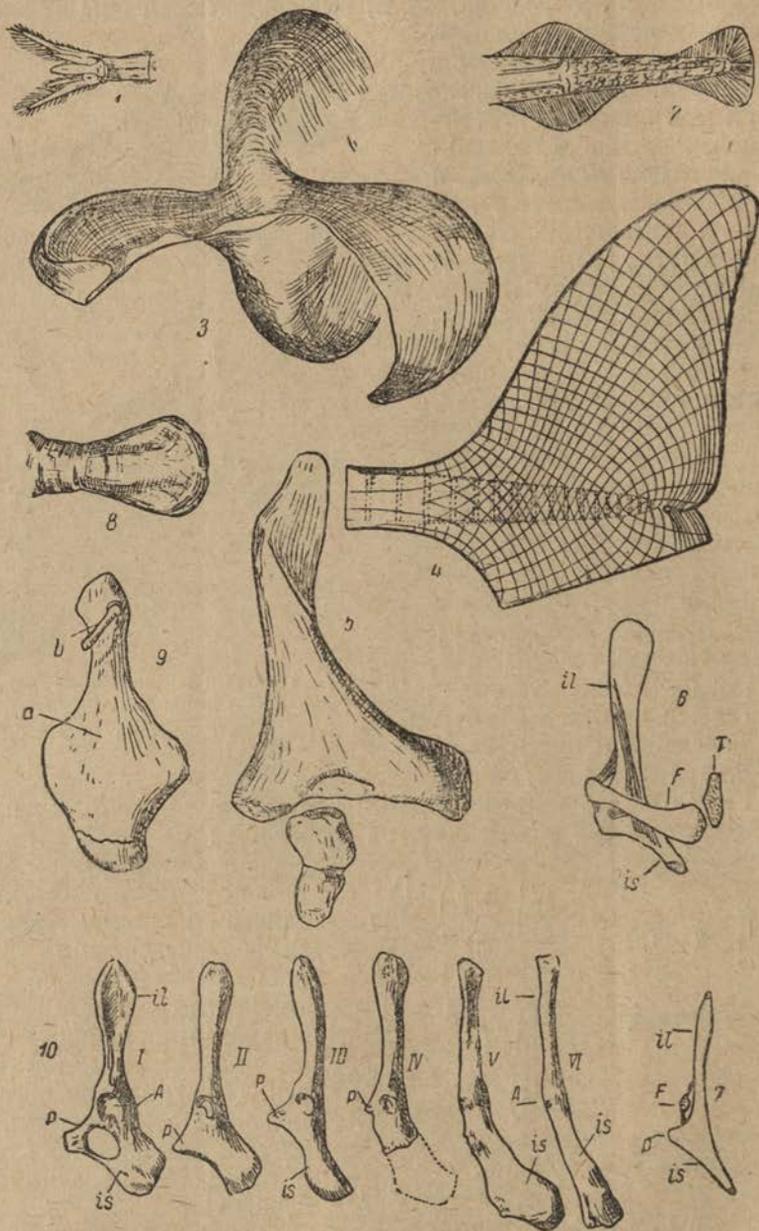


Рис. 66.

1 — хвостовой веер (telson) мизид; 2 — хвостовой плавник сагитты; 3 — хвостовой плавник зародыша дельфина *Platanista gangetica*, вид сверху; 4 — хвостовой плавник дельфина с указанием путей сухожилий в среднем и наружном слоях; 5 — правая тазовая кость и рудимент бедра у кашалота (*Physter macrocephalus*); 6 — левая тазовая кость гренландского кита (*Balaena mysticetus*) вид снизу (il — ilium, is — ischium, F — femur, T — хрящевая tibia); 7 — то же у *Balaenoptera physalus*; 8 — хвостовой плавник сирены *Manatus latirostris*; 9 — левая тазовая кость *Manatus* (a — рудимент ischium; d — рудимент бедра, femur); 10 — I—VI — редукция тазовых костей у сирен (A — вертлужная впадина, P — pubis, остальные обозначения, как на 6 и 7); I — *Eotherium* из среднего эоцена; II — *Eosiren* из верхнего эоцена; III — *Halitherium* из среднего олигоцена; IV — *Metaxytherium* из среднего миоцена; V — *Halicore dugong* современный, берега Австралии; VI — *Halicore tuberculata*, современный, Красное море.

Сиреновые (Sirenia) в противоположность китам — потомкам наземных хищников — произошли от наземных копытных, перешедших к водному образу жизни в середине эоцена. Подобно китам они не имеют задних конечностей, а передние конечности превращены у них в ласты с необособленными снаружи пальцами, но иногда с заметными ногтями. Подобно китам они имеют и прекрасно развитый горизонтальный хвостовой плавник, округлый по свободному краю у ламантина и с полулунным вырезом, совершенно сходным с плавником китов — у дюгонга. От задних конечностей сохранились среди мышц лишь рудименты тазовых костей и иногда

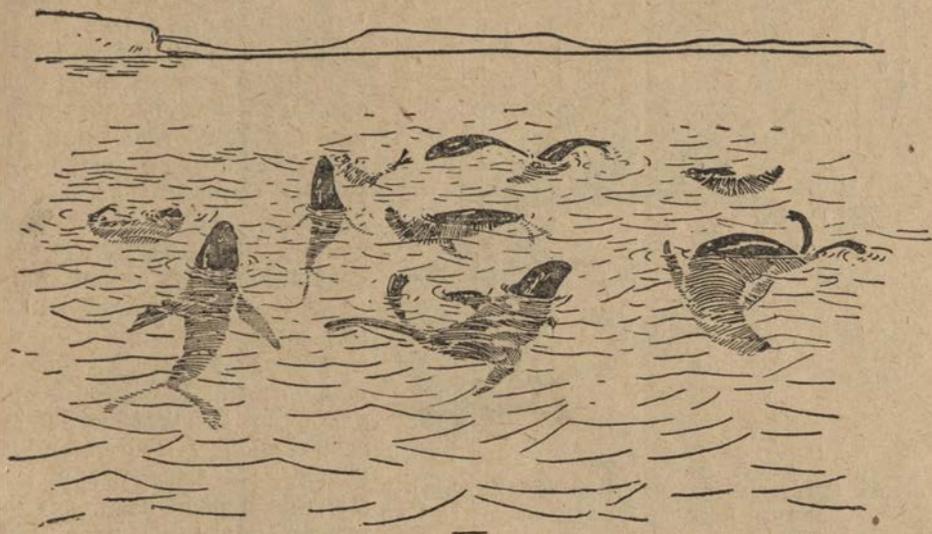


Рис. 67. Положения, принимаемые котиками в воде.

еще зачатки бедра. Филогенезис редукции тазовых костей (рис. 66) у сиреновых от *Eotherium* до *Haliscora* через целый ряд родов вымерших сиреновых является одним из немногих по своей полноте и наглядности. Это можно объяснить себе тем обстоятельством, что, по всей видимости, эволюция сиреновых от эоцена вплоть до угасания их в современную эпоху протекала в однородных, мало менявшихся условиях, — у поросших растительностью берегов рек и морей. Последовательно и постепенно увеличивались и улучшались их приспособления к окружающим условиям. В противоположность передним ластам китов, ихтиозавров и морских ящериц ласты сиреновых сохранили подвижность локтевого сустава, который имеется и в ластообразном крыле пингвинов.

Хвостовые плавники в виде широких пластинок имеют также: из червей — *Sagitta*, из ракообразных — личинки *Zoëa* и вымершие *Gigantostaca*, как, например, *Pterygotus*. У последних хвост служил, вероятно, рулем высоты. Расширенную пластинку в общей сложности образует у *Thoracostraca* пятилопастный хвостовой плавник, составленный из *telson* и пары двойных ножек. Все эти конвергентные образования изображены на рис. 66.

У ряда водных позвоночных задний конец тела и хвост или один хвост представляется в виде сдавленной справа налево, более или менее длинной, заостренной к концу пластинки. Такие хвосты имеются из рыб у *Lepidosiren* и мурен; далее у аксолотлей, крокодилов, водяных змей, наконец у вухухолей и других водных млекопитающих.

Определенные животные, как, например, аллигаторы, пользуются разными способами плавания, которые в общей эволюции животного мира

оказываются закрепленными за отдельными родами и видами. Аллигаторы могут медленно прогуливаться в воде, работая всеми четырьмя ногами, могут двигаться в воде, плавая с помощью только задних ног, и наконец могут быстро плавать с помощью изгибов хвоста, прижав все конечности плотно к телу.

Плавание с помощью рычагов. Движение с помощью рычагов, которое можно приравнять к нашей обычной весельной гребле, среди водных животных особенно распространено у водных членистоногих

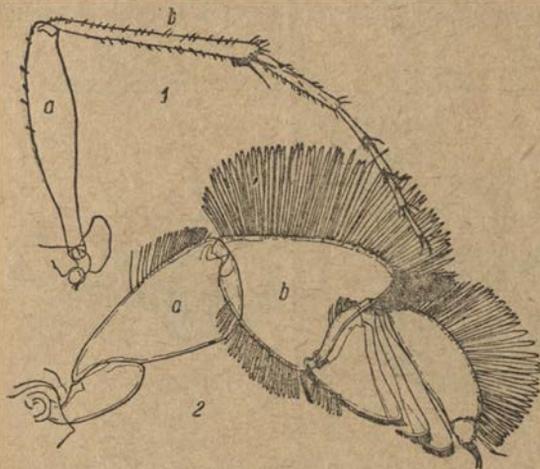


Рис. 68. Сравнение задних конечностей бегающего и плавающего жуков.

1 — *Omophron tessellatus*, бегающий; 2 — *Gyrynus natator*, вертячка, плавающий (a — femur, b — tibia).

и у позвоночных и частично уже описано выше. Что касается *Soropoda* и *Cladocera*, то, как будет указано ниже (в главе о роли света), они отличаются друг от друга в том отношении, что свет, не влияя на плавание *Soropoda*, очень сильно влияет на плавание *Cladocera*. Основным органом плавания у *Cladocera* является вторая пара антенн, у *Soropoda* — первая пара, челюстной орган и челюстные ножки; настоящие ножки у *Soropoda* при плавании неподвижно обращены вперед и приложены к телу. Из *Soropoda* у *Cyclopoidea* первая пара антенн играет большую роль при плавании, у *Calanoida* (по данным Storch и Pfisterer)

прыжок обуславливается ударами ног и брюшка, первая же пара антенн служит только для «парения». По способу плавания отличаются две группы: первая — пловцы, к которой относится основная масса *Cladocera*, и вторая — прыгуны, куда входит основная масса *Soropoda*.

Типичные гребные образования в виде весел имеются у очень многих водных насекомых; идеалом в этом отношении является широкая сплюснутая, отороченная волосками третья пара ног жуков вертячек (*Gyrynus*, рис. 68). Интересно, что ноги всех плавающих насекомых, как жуков, так и клопов, изменяются по одному совершенно определенному пути. Во-первых, общая длина всех конечностей в процентном отношении к длине тела сокращается, падая, например у вертячки (*Gyrynus*), до 35—40%, в то время как у сухопутных *Carabus* (жужелиц) и наземных клопов она доходит до 123—124%. Во-вторых, у плавающих насекомых в каждой конечности лапка удлиняется за счет голени; голень наземных клопов и жуков доходит до 35 и 50% длины конечностей, а у водных — падает до 17—18%. Наоборот, лапка (*tarsus*) падает у сухопутных до 13% и поднимается у водных до 42—48%. В-третьих, бедро, голень и лапка у водных насекомых сплющиваются; вместо неправильно рассеянных иголок у них появляются правильные ряды, и на спинной и на брюшной стороне развиваются сплошные гребешки. Подобные же плавательные конечности, напоминающие весла, были у всех плавающих типов вымерших *Gigantostrea*.

Веслами же являются и плавательные ножки многих высших ракообразных. Замечательно устроена пятая пара ног плавающего краба *Portunus*; сустав последнего, расширенного в виде весла, членика работает

так, что при заносе ноги вперед членик сгибается, уничтожая сопротивление пластинки воде; при обратном движении пластинка выпрямляется, и нога работает. Это напоминает известный способ гребли, когда весло заносится вперед в воздухе плашмя, а затем при опускании весла в воду его гребущая поверхность ставится вертикально.

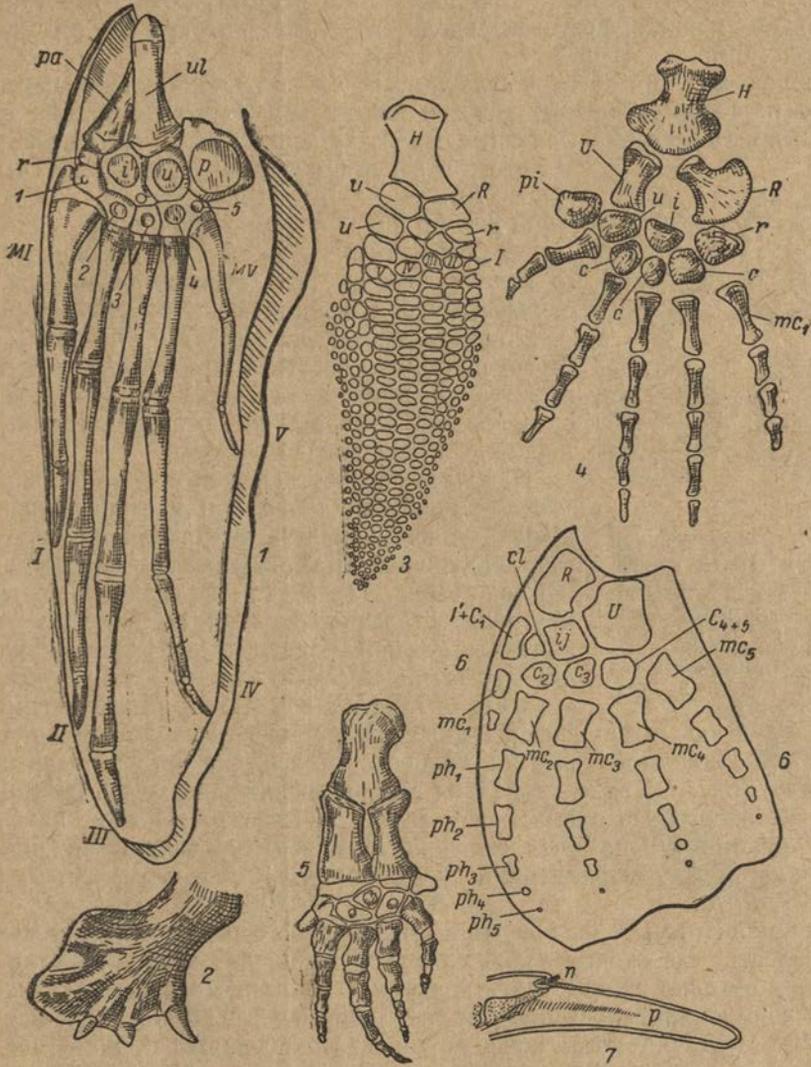


Рис. 69. Ласты и плавники рептилий, ластоногих и китов.

1 — левая передняя конечность черепахи *Dermochelis coriacea*; 2 — правая передняя конечность черепахи *Trionyx* (передняя часть приспособлена для копания, задняя — для плавания); 3 — правый передний плавник ихтиозавра *Eurypterygius*; 4 — передний плавник верхнемелового мозазавра *Caudastyles*; 5 — левая передняя конечность ирландского кита (*Balena mysticetus*); 6 — передний правый плавник дельфина *Platanista gangetica*; 7 — продольный разрез через конец пальца морского котика *Otaria* (n — ноготь, p — удлиненный кончик пальца).

Как было указано выше, у некоторых водных птиц, например у пингвинов, у рептилий, как у ихтиозавров и плавающих черепах, у китов и сирен конечности превратились в более или менее широкие гребные пластинки, плавники или ласты, сходные, как видно на рис. 69, по общему облику с грудными плавниками ряда рыб. Преобразование в ласты передних ко-

нечностей шло одинаково у ихтиозавров и китов; общим признаком является уничтожение локтевого сустава, укорочение и плотное прилегание друг к другу всех костей, в том числе и основных — плечевой, локтевой и лучевой — и сильное увеличение числа фаланг. У некоторых ихтиозавров увеличилось и число пальцев; так, у *Eurypterygius communis* var. *hyperdactyla* в лапу после *ulna* и *radius* можно насчитать до 27 рядов мелких косточек вдоль по лапу и до 10 рядов поперек (рис. 69).

Для увеличения гребной поверхности служат плавательные перепонки между пальцами у водных птиц и водных млекопитающих, как выдра, бобр и др. Облегчению плавания содействует и легкость костей, например у китов, и редукция костного панцыря у черепах (рис. 70).

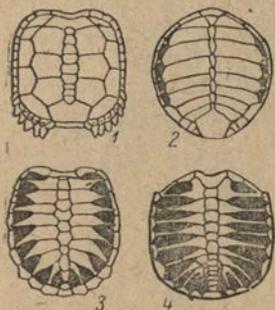


Рис. 70. Прогрессивная редукция костей панцыря у плавающих черепах.

1 — *Proganochelys* из верхнего триаса; 2 — *Thalassemys* из верхней юры; 3 — *Toxochelys* из верхнего мела; 4 — *Archelon* из верхнего мела.

Принцип реактивного движения. Среди самых различных водных животных — от жгутиковых до рыб включительно — распространен способ плавания, основанный на принципе реактивного движения. Известно, что на основе этого принципа работают и обычный небольшой физический прибор — сегнерово колесо, и гигантские водяные турбины на гидравлических установках, и летающие ракеты.

Наиболее распространен этот способ движения у медуз, как у акалеф, так и у гидроидных; сокращая колокол, медуза выталкивает из-под него воду в одном направлении и сама плывет в противоположном (рис. 71, 3, 4). У гидроидных медуз круговая оторочка, идущая по нижнему краю колокола (*velum*), наподобие диафрагмы суживает диаметр выталкиваемой струи и увеличивает ее скорость, а вместе с тем и скорость движения медузы. Удивительными конвергентными формами с медузами являются из простейших животных одна жгутиковая форма и *Craspedo tella* из цистофлагеллат (рис. 71, 1, 2); последняя воспроизводит даже *velum* гидроидных медуз. Конвергентно с колоколом медуз работают перепонка, натянутая между руками у некоторых головоногих с редуцированной воронкой, и перепонка между щупальцами у планктонной голотурии *Pelagothuria* (рис. 71, 8, 5).

Восьминоги имеют на брюшной стороне своего рода карман — мантийную полость, где расположены жабры; вода входит в широко открытую полость и омывает жабры; животное может закрывать эту полость и выталкивать воду из мантийной полости узкой струей через специальную воронку (рис. 71, 7); обычно, когда конец воронки направлен вперед, животное движется назад, но оно может двигаться и в другие стороны, в том числе и вперед, изменяя направление свободного конца воронки.

Подобно головоногим реактивное движение связано с органами дыхания и у совершенно других животных, именно у личинок стрекоз родов *Aes hna* и *Libellula*, у сальп, у пирозом и у рыб. Личинки стрекоз, кроме обычного передвижения с помощью ног, обладают способностью плавать, выпрыскивая воду из задней кишки, где у них помещаются так называемые трахейные жабры (рис. 71, 6). Целый ряд авторов указывает, что и у рыб струя воды, выпрыскиваемая из-под жаберной крышки при выдыхании, играет немалую роль в процессе плавания. У сальп и пирозом выталкивание воды, служившей для дыхания, является единственным способом активного передвижения. Некоторые гребешки, моллюски рода *Pecten*,

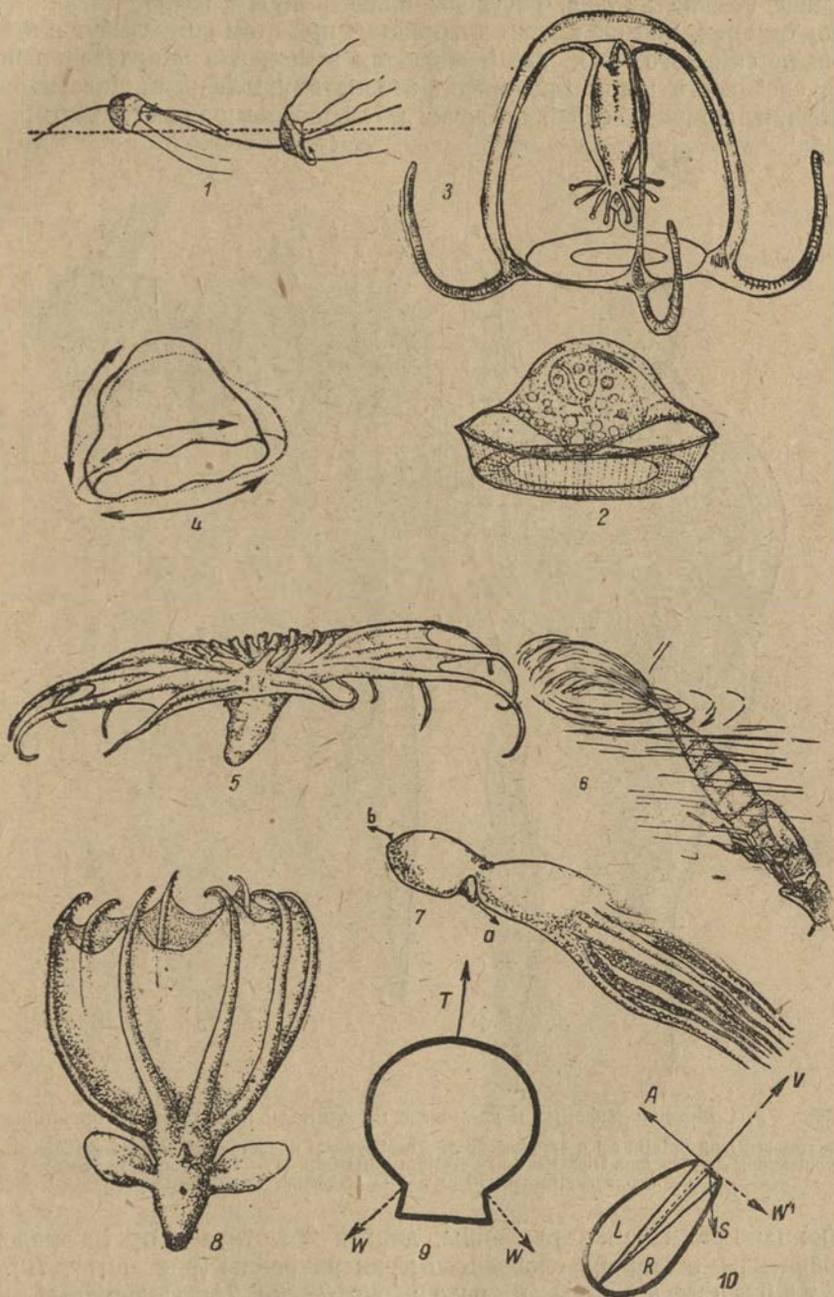


Рис. 71. Движение водных животных реакцией вытекающей жидкости (реверсивный удар).

1 — жгутиковое *Medusochloris phiale*; 2 — инфузория *Craspedotella pileolus*; 3 — медуза *Cytasis flavilabris*; 4 — сокращение колокола медузы *Tima flavilabris*; 5 — пелагическая голотурия *Pelagothuria*; 6 — личинка стрекоты, выбрасывающая воду из задней кишки; 7 — плавание осьминога *Octopus vulgaris* (а — направление струи воды; б — направление движения животного); 8 — медузовидное головоногое *Cirrothauma*; 9—10 — плавание морского гребешка *Pecten* (9 — вид сверху; W — направление токов воды, T — направление движения животного); 10 — вид сбоку; V — косое восходящее движение гребешка, являющееся результатом того, что не вся вода, выгискиваемая животным, идет по направлению W (см. 9); часть ее выходит между оторочками по направлению W<sup>1</sup>, сообщающая животному направление по A; S — действие силы тяжести.

лежащие обычно на дне, способны плавать путем выпрыскивания воды из-под створок, как бы хлопая створками; при этом они плывут в направлении не спинного края, где помещается замок, а в направлении брюшного, свободного края; происходит это потому, что выталкиваемая вода благодаря наличию особой оторочки по свободному краю мантии стекает

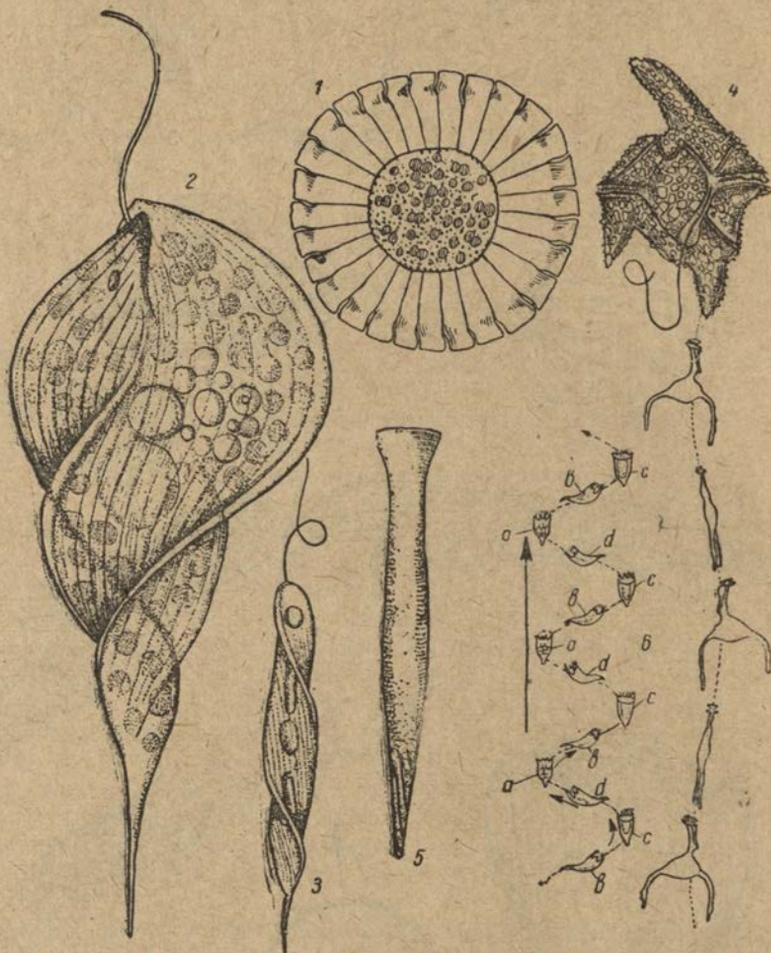


Рис. 72. Спиральная форма и движение по спирали планктонных организмов.

7 — диатомея *Planktoniella sol* с спиралеобразно изогнутыми плавательными пластинками; 2 — *Phacus longicauda*; 3 — *Euglena tripteris*; 4 — *Ceratium cornutum*; 5 — *Tintinnus acuminatus*; 6 — движение *Anuraea cochlearis*; 7 — движение *Triposolenta*.

только по краям замка раковины, двигая животное в противоположном направлении, в сторону свободного края раковины (рис. 71, 9, 10).

Стабилизаторы и рули (рис. 72, 73, 74). Подвижные или неподвижные придатки тела животных, которые изменяют направление движения и плоскость которых обычно не совпадает со срединной плоскостью организма, являются рулями. Такие же придатки, плоскость которых совпадает или параллельна со срединной плоскостью организма и с направлением его движения, являются киями или стабилизаторами: они содействуют сохранению данного направления движения.

Парные грудные и брюшные плавники у рыб являются рулями высоты и, кроме того, служат для поддержания равновесия тела таких рыб, у кото-

рых, как, например, у плотвы (*Rutilus rutilus*), центр тяжести их воздушного пузыря лежит ниже центра тяжести их тела. Лишенные парных плавников такие рыбы перевертываются брюхом вверх. Спинной и анальный плавники у рыб с змеевидным движением всего тела служат для увеличения вертикальной поверхности, у остальных являются киями, стабилизаторами, содействующими сохранению направления движения; при по-

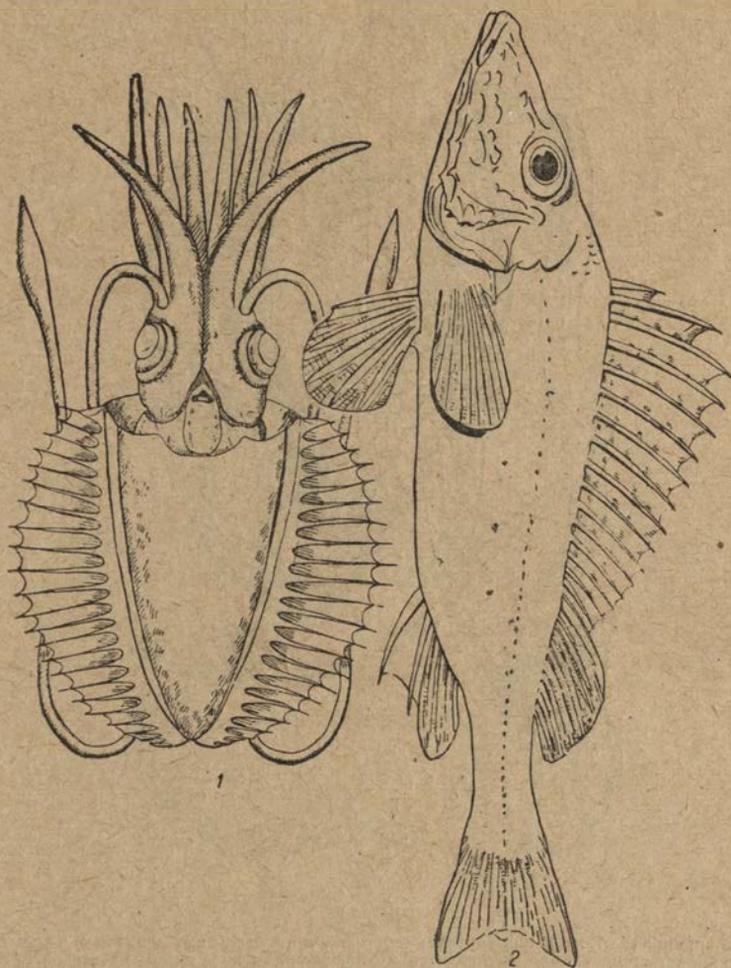


Рис. 73. Конвергентные формы плавников у рыбы и головоногого моллюска.

1 — *Stenopteryx cyprinoides*; 2 — *Acerina acerina*.

воротах эти плавники нередко складываются. Килем служат спинной плавник и задняя, сильно сдвоенная предхвостовая часть тела у многих китообразных. Ряд рыб, как, например, тунец, скумбрия, акула *Lamna* и др., имеет по бокам хвоста с каждой стороны иногда очень сильно развитые продольные горизонтальные кили. Подобного же рода стабилизаторами или рулями являются головные и хвостовые выросты у планктонных пресноводных ракообразных, у *Daphnia* и *Bosmina*; эти выросты считались прежде или балансирами или приспособлениями для увеличения поверхности трения. Об их работе как рулей и стабилизаторов будет сказано ниже, в главе о температуре.

Ряд жгутиковых имеет такую форму тела, что при плавании они описывают более или менее удлиненную спираль (рис. 72). При этом они и сами вращаются вокруг оси своего тела. Такие приспособления содействуют, вероятно, сохранению животным направления его пути подобно движению

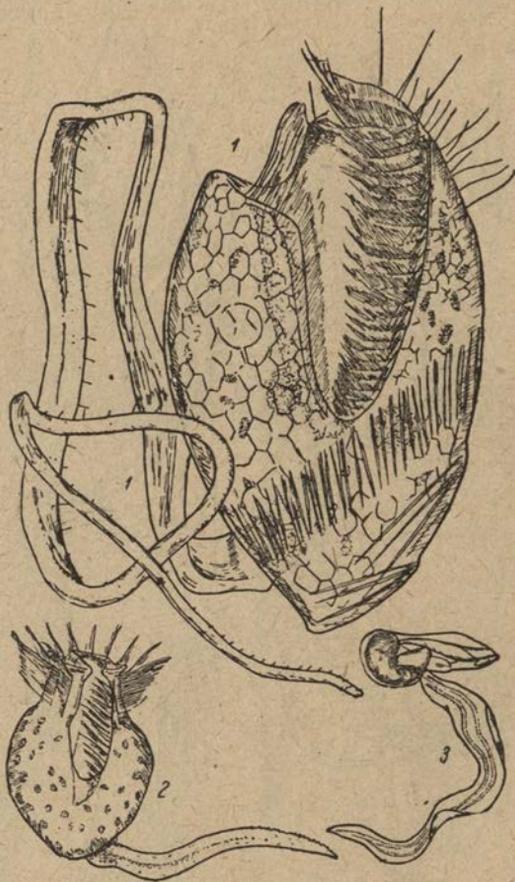


Рис. 74.

1 — *Tortonia appendiculariformis* с вытянутым хвостовым придатком, изображенным в сложенном виде; это — высокодифференцированная, исключительно планктонная инфузория; хвостовой придаток производит волнообразные движения и, повидимому, играет роль в поступательном движении; 2 — *Tortonia gracillima*; хвостовой придаток, вероятно, играет роль стабилизатора; 3 — *Appendicularia*.

снаряда при выстреле из нарезных орудий. По спирали плавают также многие инфузории, коловратки и личинки некоторых рыб.

#### IV. ПОВЕРХНОСТНАЯ ПЛЕНКА ВОДЫ

(Связанные с поверхностной пленкой приспособления и явления в жизни водных насекомых, ракообразных, червей и моллюсков; нейстон)

Свободная поверхность воды, как и всякой жидкости, представляет собой нечто вроде натянутой пленки, которая стремится сократить свою площадь до возможно крайних пределов. Объясняется это действием молекулярных сил. От тех же сил зависит еще ряд следующих обстоятельств. Если мы будем опускать в воду вертикально гладкую пластинку из ве-

щества, которое смачивается водой, то последняя поднимется у места своего соприкосновения с пластинкой и, действуя как растянутая пленка, прикрепленная к стенкам сосуда и к пластинке, будет стремиться эту пластинку утопить; напротив, если пластинка сделана из вещества, которое водой не смачивается, поверхность воды опустится около стенки пластинки

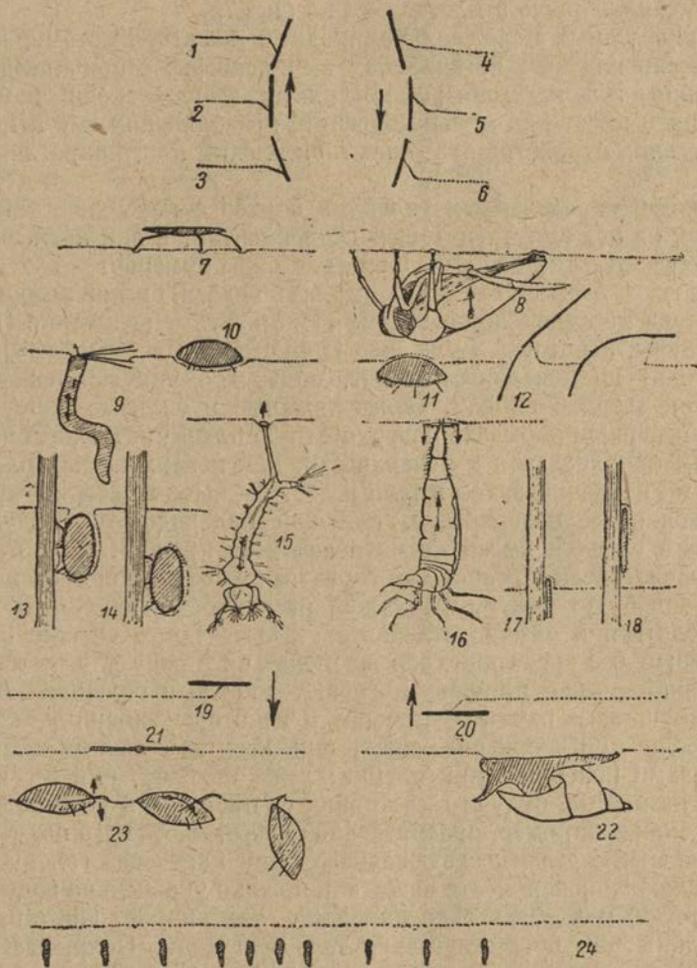


Рис. 75. Роль поверхностного натяжения воды. Слева — несмачивающиеся поверхности и животные, справа — смачивающиеся поверхности и животные.

1, 2, 3 — несмачивающиеся поверхности в различных положениях; вода их поднимает; 4, 5 и 6 — смачивающиеся поверхности; вода их топит; 7 — водомерка (*Hydrometra*); 8 — гладыш (*Notonecta*); 9 — личинка *Stratiomys*; 10 — жук вертячка (*Gyrinus*); 11 — мелкие жуки *Hv drophilidae*; 12 — смачивающиеся гибкие волоски; 13 и 14 — ухозящий под воду жук *Amalus*; 15 — личинка комара *Culex*; 16 — личинка жука *Dytiscus*; 17 и 18 — вылезавшие из воды личинки *Tipulidae*; 19 — случай утопления несмачивающейся пластинки; 20 — случай подъема смачивающейся пластинки; 21 — упавшая на воду бабочка; 22 — моллюск *Limnaea*; 23 — процесс ухода под воду жука *Haliphus*; 24 — подвесившиеся к поверхности воды на невидимых нитях личинки воблы *Rutilus rutilus caspicus*.

и, продолжая оставаться попрежнему растянутой пленкой, будет стремиться такую пластинку поднять из воды. Угол соприкосновения между жидкостью и данным веществом есть, говоря вообще, величина постоянная, каков бы ни был угол наклона пластинки.

Вследствие этого при некоторых, правда ограниченных, условиях молекулярные силы будут в противоположность обычным случаям топить

несмачиваемую поверхность, поднимать из воды смачиваемую. Первое происходит, если несмачиваемая поверхность попадает на воду сверху почти горизонтально или под очень острым углом, второе — если смачиваемая пластинка подходит снизу к поверхности почти горизонтально или тоже под острым углом. В других же случаях капиллярные силы, поднимающие и опускающие, будут изменяться в зависимости от наклона пластинки. Все эти случаи наглядно представлены на рис. 75.

Вышеприведенных положений приходится касаться потому, что целый ряд как первичноводных организмов, так и особенно вторичноводных, преимущественно насекомых, связан с поверхностью воды основными условиями своей жизни и имеет ряд приспособлений, позволяющих ему использовать вышеприведенные свойства поверхностной пленки или, напротив, бороться с ними.

Однако при определенных условиях борьба с поверхностной пленкой оказывается не под силу некоторым гидробионтам, и они погибают, падая жертвой ее физических свойств. Приведем ряд примеров.

Прежде всего возьмем случаи, когда весь водный организм или большая часть его тела не смачивается водой. Такими будут водомерки (*Hydrometridae*), подуры, некоторые мухи, как *Ephydra*. Это все легкие организмы, которые ходят по поверхности воды, пользуясь упругой поверхностной пленкой как твердой опорой. Более тяжелые и сильные жуки-вертячки (*Gyrinus*) способны прорывать поверхностную пленку и плавать под водой, но стоит им приблизиться к поверхности, как поверхностная пленка подхватывает их несмачивающееся тело и дает им возможность легко плавать и кружиться по ее поверхности. Летающие над водой по воздуху мухи, однодневки и бабочки имеют несмачивающиеся крылья; если эти крылья коснутся воды своей плоскостью горизонтально или под очень острым углом, то они будут притянуты водой, насекомое окажется не в состоянии освободиться и обычно становится добычей рыб. Однако некоторые стрекозы могут без вреда для себя погружаться в воду для откладки яиц. По указанной выше причине погибают иногда в большом количестве дафнии, ракушковые рачки (*Ostracoda*) и некоторые личинки, как *Chironomidae*, если при движении вверх они коснутся своими несмачивающимися телами поверхностной пленки; лежа на боку, они бессильно барахтаются на ней, не будучи в состоянии ее прорвать и уйти под воду.

Другие, как, например, сравнительно слабый жук *Halipus*, чтобы нырнуть, должны закидывать свою заднюю пару ног через голову наперед, ноги прилипают к поверхности воды, как крылья упавшей на воду бабочки, и только тогда, пользуясь этой парой ног как опорой, *Halipus* работой двух передних пар погружает свое тело под воду. Покрытые несмачивающимися волосками или другими образованиями жуки, как *Ragnus*, клопы, как *Notonecta*, и др., уносят с собой из воздуха в воду залегающий между волосками слой воздуха; этого воздуха бывает иногда так много, что животное, чтобы уйти под воду, или должно спускаться, придерживаясь за подводные предметы, или должно быть очень сильным, чтобы активно нырять в глубину. Такие организмы движутся под водой, будучи одеты в серебристый, воздушный панцирь, облегающий все их тело. Сюда же относится и известный водяной паук (*Argyroneta*), у которого, однако, не все тело способно захватывать воздух, а только брюшко и нижняя поверхность головогруды; многие водяные клопы и другие насекомые ночью вылетают и выходят из воды совершенно сухими благодаря несмачиваемой поверхности своего тела.

Другую группу явлений представляют организмы, большая часть тела которых с м а ч и в а е т с я водой. Многие мелкие жуки из *Hydrophilidae* оказываются, особенно с захваченным воздухом, легче воды и должны были

бы из нее вынырнуть, но их спина и ноги смачиваются водой; благодаря этому, если они плавают спиной вверх, поверхностная пленка не дает им возможности вынырнуть; наличие пленки ясно доказывается тем, что их спина иризирует совершенно подобно иризации мыльных пузырей; если же они повернутся спиной вниз и упрутся в пленку ногами, то могут ходить по ней снизу, подобно тому как несмачиваемые водомерки ходят по ней сверху.

Личинки плавунцов (*Dytiscidae*) имеют две дыхательные стигмы на конце тела между двумя выростами, так называемыми *сегси*; все тело и *сегси* смачиваются водой. Будучи обычно легче воды, плавающие личинки достигают ее поверхности задним концом тела и прежде всего своими выростами; поверхностное натяжение подхватывает эти выросты и расплывает их по поверхности воды, не давая возможности насекомому вынырнуть далее и в то же время держа его дыхательные стигмы в удобном, раскрытом для приема воздуха положении. Личинки других жуков ползают по поверхности различных водных предметов; их тяжелое тело может находиться под водой в каком угодно положении, но распластанные по воде, как у плавунцов, *сегси* всегда обеспечивают им удобное получение воздуха.

Аналогично этим выростам работают розетки у личинки *Stratiotopus*, султаны личинок *Tipulidae*. У личинки комара (рис. 76) все тело смачивается, но на конце дыхательной трубки имеется специальное образование вроде вогнутой чашечки, которая не смачивается; при плавании она первая достигает поверхности воды, капиллярные силы поднимают ее вверх и поддерживают вместе с ней и все животное, которое тяжелее воды. Керосин в противоположность воде смачивает эти чашечки, и личинки комаров умирают от задушения вследствие потери возможности сообщаться с воздухом. На этом и основано истребление личинок комаров путем поливки луж и прудов керосином или нефтью — так называемая петролизация.

Некоторые моллюски, как *Limnaea*, *Cyclas*, некоторые турбеллярии, немертины, пиявки и гидры, будучи подобно личинкам комаров, хотя и немного, но все же тяжелее воды, могут подвешиваться к поверхностной пленке снизу; все тело их смачивается, но они достигают поверхности воды снизу почти горизонтальными плоскостями, как, например, *Limnaea* своей плоской ногой, и в таких случаях молекулярные силы тянут эту поверхность, а с ней и все животное вверх. Многие организмы, как немертины, личинки *Dixa* и другие, часто вылезают из воды, но они выходят из воды не сухими, а наоборот — окруженными водной оболочкой. Если животное поднялось из воды невысоко, его оболочка сохраняет все время связь с поверхностной пленкой воды; при дальнейшем движении вверх связь с поверхностной пленкой воды прерывается; однако в таких случаях

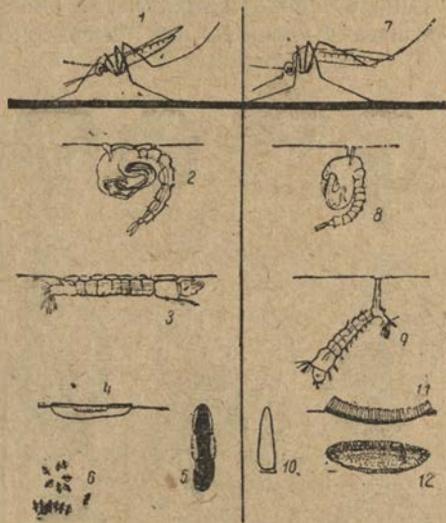


Рис. 76. Малярийный (*Anopheles*) и обыкновенный комар (*Culex*).

1—6 — *Anopheles* (1 — имаго, 2 — куколка, 3 — личинка, 4—6 — яйца); 7—12 — *Culex* (7 — имаго, 8 — куколка, 9 — личинка, 10—12 — яйца).

организмы выходят из воды обыкновенно ночью, когда скорость испарения сильно ослабляется.

Личинки целого ряда рыб, в том числе 14 видов карповых, проходят стадию покоя, подвешиваясь к водной поверхности или к подводным предметам. С поверхностной пленкой непосредственно связан специальный класс сообществ из микроскопически мелких организмов — нейстон, описанный выше.

#### V. ДНО БАСЕЙНА И СВЯЗАННЫЕ С НИМ ОРГАНИЗМЫ

Дно бассейна является тем биотопом, в условиях которого живут так называемые донные или бентические организмы. В противоположность



Рис. 77. Моллюск *Purpura lapillus* — локальные формы британских островов (по Куку).

организмам планктонным, основное приспособление которых шло по линии облегчения веса тела, организмы бентические, имеющие в качестве опоры дно бассейна, могут быть и часто бывают очень тяжелыми. В качестве примера можно привести хотя бы тяжелые раковины ряда *Gastropoda* и *Lamellibranchiata*. Раковина двустворчатой *Tridacna* достигает в длину 2 м при весе в 200 кг. Известковые водоросли *Corallinaceae* имеют в своих наружных стенках такие мощные отложения извести, что кажутся настоящими окаменелостями. Той же известью пропитаны панцири иглокожих и многих ракообразных. Клешни омаров и краба *Eriphia spinifrons* можно разбить только с помощью молотка. Вообще крепкая наружная оболочка свойственна очень многим бентическим организмам, особенно живущим в области литорали и сублиторали, где часто господствуют бури и волны и где нет покоя, царящего, например, в области абиссали.

В условиях донной жизни даже на небольшом протяжении одного биотопа, например одной скалы, встречаются существенные местные различия: освещенный солнцем выступ, его теневая сторона, выставленная на прибой скала и ее противоположный бок, защищенный от волн, и т. д.

Поэтому неудивительно, что у многих бентических организмов обнаруживается гораздо большая флюктуирующая изменчивость, чем у планктонных. На рис. 77 дано изображение замечательной, очень широкой и разнообразной изменчивости у литорального моллюска *Purpura lapillus* из Северного моря.

В условиях бентической жизни личинки прикрепленных организмов садятся нередко настолько близко одна около другой, что выросшие из них организмы, как, например, устрицы или баланусы, сталкиваются сво-

ими раковинами, и последние под давлением соседей получают особую форму. — сильно сжатую и вытянутую вверх. Таких явлений в условиях планктонной жизни не наблюдается, и поэтому следует признать вполне справедливым положение Дедерлейна, гласящее, что «чем менее подвижным и чем более сидячим является какой-либо организм, тем более изменчивым оказывается его наружный вид».

С биотопом бентали связан целый ряд разнообразных жизненных форм как среди животных, так и среди растений. Всего таких жизненных форм бентали можно насчитать до шести: формы прикрепленные (подвижно и неподвижно), сверлящие, закапывающиеся, свободно лежащие на дне бассейна, свободно двигающиеся по дну и наконец могущие вести нектонный образ жизни (иначе нектобентические, или донно-плавающие).

### 1. Прикрепленные формы (сидячие, сессильные)

#### Влияние сидячего образа жизни на организацию водных животных

Прикрепленные к субстрату животные организмы имеются среди всех типов животного мира, кроме позвоночных. Мы находим сидячие формы у простейших — среди корненожек, жгутиковых и инфузорий; сидячими являются все губки; среди кишечноротовых — гидроиды и кораллы; лилии и ряд ископаемых форм среди иглокожих; сидячие черви; сидячие руконогие и мшанки; среди моллюсков — часть брюхоногих и много двустворчатых; Cirripedia среди ракообразных и часть оболочников.

Вся организация у сидячих форм упрощается. Прежде всего, конечно, уничтожаются или получают другую функцию органы движения; так, например, ножки Cirripedia стали орудием для лова пищи. У неподвижных двустворчаток, как устрицы и другие, нога исчезает почти совершенно. Многие сидячие формы, как доказывают их организация и история развития, произошли от подвижных, вероятно, в литоральной области, где последним грозила постоянная опасность быть выброшенными на берег. Прикрепленные животные, если не считать паразитов, могли образоваться и могут существовать только в водной стихии, а не на суше, потому что только в воде можно, не передвигаясь, добыть даже очень большое количество органической пищи в виде планктона или органического детрита. О своеобразных способах добывания пищи прикрепленными животными речь будет идти ниже, в главе 10. Поскольку прикрепленные организмы не передвигаются и не ищут добычи, глаза у них часто отсутствуют или редуцированы. Вследствие выпадения ряда функций общий обмен веществ у сидячих животных сравнительно с свободно двигающимися можно считать пониженным. На воздухе прикрепленными животными являются, по видимому, только одни коциды, или червецы (из хоботных насекомых).

Вода существенно облегчает перенос и встречу половых продуктов сидячих животных, что было бы крайне затруднительно на воздухе. Свободно плавающие личинки, которые имеются у прикрепленных губок, кораллов, червей, мшанок, моллюсков, брахиопод и оболочников, дают возможность сидячим организмам занимать все новые места, лежащие иногда очень далеко от местопребывания родительских особей.

#### Термины «перифитон», «оброст» и «нараст»

Сидячие формы прикрепляются не только ко дну и стенкам бассейна, но и к плавающим предметам. Много сидячих форм живет на плавающих фукусах Саргассова моря; на так называемом «плавнике» — носимых в море

стволах деревьев — сидят разные Cirripedia (*Lepas*, *Balanus*) и моллюски мидии; Cirripedia прикрепляются и к коже китов; еще в мезозойскую эру к плавнику прикреплялись морские лилии.

Оброст введенных в реку человеком предметов — судов, бакенов, свай и пр., — состоящий как из прикрепленных организмов (водорослей, грибов, мшанок, *Dreissena*), так и из живущих в трубках и ходах (*Sorophium* и ручейник *Hydropsyche*), А. Л. Бенинг выделяет под особым термином «перифитон». Многие отличают термин «оброст» от наростов на живых организмах.

### Колониальные организмы

Сидячие организмы очень часто являются колониальными, образуясь благодаря неполному делению и почкованию одной особи. Граница между отдельными особями то совершенно стирается, как у ряда губок, то остается более ясной, как у многих кораллов. У колониальных мшанок и гидроидов отдельные особи дифференцируются как бы в органы такого колониального организма, например стрекательные, защитные особи гидроидов, авикулярии мшанок и т. д. Но почти всегда все особи колониального организма тесно связаны одна с другой мягкими частями их тела; поэтому плотно сросшиеся друг с другом раковины, например многих устриц, нельзя рассматривать как колониальные организмы. Колониальные особи бывают не только сидячими, но и плавающими, как колонии сифонофор и граптолитов, о приспособлениях которых было сказано выше. Рифы и банки образуют не только колониальные, но и одиночные организмы, чему примером служат устричные банки. В настоящую эпоху организмами, наиболее приспособленными к сидячему образу жизни и занимающими большие площади береговых и барьерных рифов и коралловых островов, являются гексакораллы рода *Madrepora*, массивные, сильно ветвящиеся, быстро растущие полипняки, развившиеся с неогена. Их сопровождают роды *Porites* и *Pocillopora*. Для всех трех родов характерны более мелкие размеры чашечек у отдельных особей сравнительно с более крупными особями более древних кораллов.

Самые древние рифы известны нам из докембрийских слоев. Они не имели большой мощности, представляя собой скорее плиты, и состояли в основе из известковых водорослей *Cyrtozoon* и каменистых губок *Atikokania*.

Из кембрийских слоев известны уже мощные рифы, толщиной до 15 м, в основе образующие вымершей группой *Archoeocyathidae* (вероятно, губки). В нижнем силуре появляются *Tetracoralla* и известковые гидроиды, а с верхнего силура развиваются *Tabulata* из *Octocoralla*. С девона господствуют *Tetracoralla*, развитие которых прекращается в пермское время, когда основную массу рифов стали образовывать мшанки. В среднем триасе и кораллы и мшанки отступают совершенно на задний план, и построение рифов снова, как было, вероятно, и в докембрийскую эпоху, перешло к известковым водорослям и гидроидам.

Рифы из *Hexacoralla*, господствующие теперь, появились только с начала юрского периода, а процветающие в настоящее время рифовые *Hexacoralla* — *Madrepora* и другие — известны только с неогена, с конца третичной эры. Однако наряду с ними еще продолжают существовать и теперь *Astroideae* и *Maecandrinae*, развившиеся с юры; вместе с ними принимают участие в построении рифов гидроиды *Millepora*, мшанки и известковые водоросли. Эта интересная смена разных, но одинаково приспособленных форм в составе одного и того же биоценоза рифовых образований необычайно поучительна: она показывает нам эволюцию одного из наиболее ясно очерченных биоценозов. Таких примеров эволюции биоценозов имеется в настоящее время в нашем распоряжении еще очень мало.

Принцип подъема прикрепленных форм вверх и конвергентные формы; подвижное и неподвижное прикрепление

При всем различии и разнообразии прикрепления прикрепленные организмы, по крайней мере в области спокойной воды, обнаруживают одно общее свойство — именно вытягивание вверх. Это вытяги-

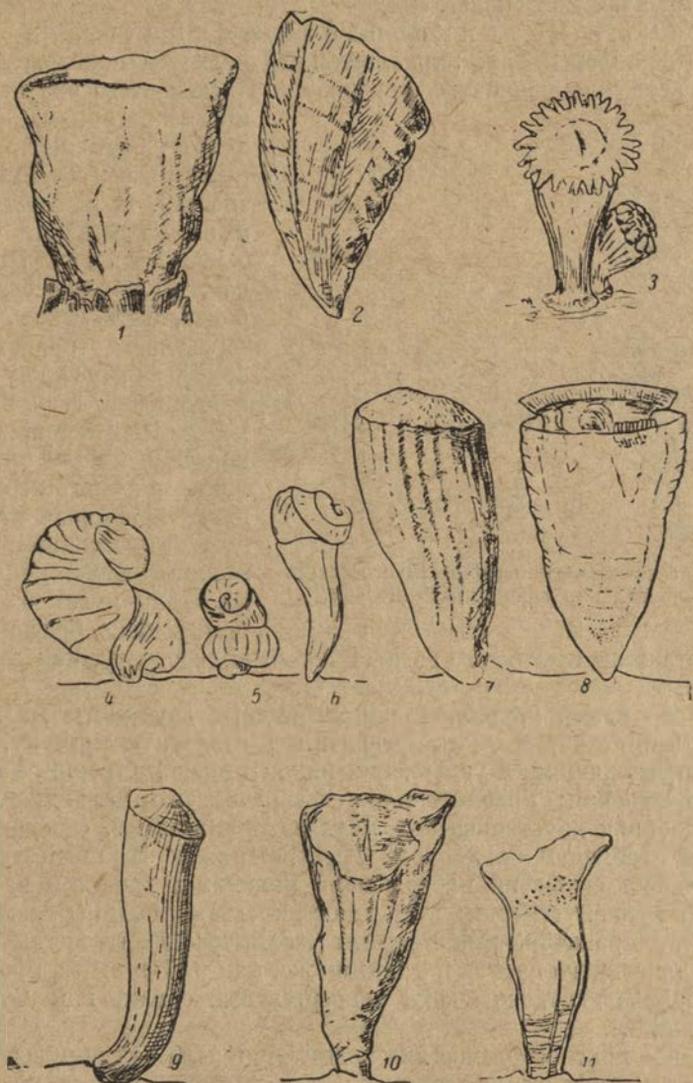


Рис. 78. Воронковидная или коралловидная (кораллиоидная) форма прикрепленных организмов.

1 — роговая губка *Euspongia*; 2 — силурийский коралл *Streptelasma*; 3 — современный коралл *Sagorphyllia*; 4, 5, 6 — прикрепленные двустворчатые моллюски *Diceras*, *Requenaia* и *Caprinula*; 7, 8 — наружный и внутренний вид двустворчатого мелового моллюска *Hippurites*; 9 — третичный усоногий рак *Richthofenia*; 10, 11 — наружный и внутренний вид пермской брахиоподы *Richthofenia*.

вание развилось под влиянием грозящей всем сидячим организмам опасности быть занесенными осадками, которые непрерывно образуются на дне водных бассейнов. Поэтому в противоположность большинству опи-

санных ниже свободно лежащих организмов, приплюснутых и растущих в горизонтальном направлении, прикрепленные организмы растут в вертикальном направлении (рис. 78).

Наиболее обычным является вытягивание самого организма, причем если он имеет раковину или скелет, то на днище как у кораллов, так и у моллюсков образуется ряд поднимающихся одна над другой перегородок, или дниц; при невозможности строить перегородки образуется аналогичный им ячеистый скелет.

Конус или воронковидная форма (рис. 78) одиночных кораллов (кораллопсидная, каралловидная) является конвергентно формой для совершенно различных организмов. Прежде всего она повторяется

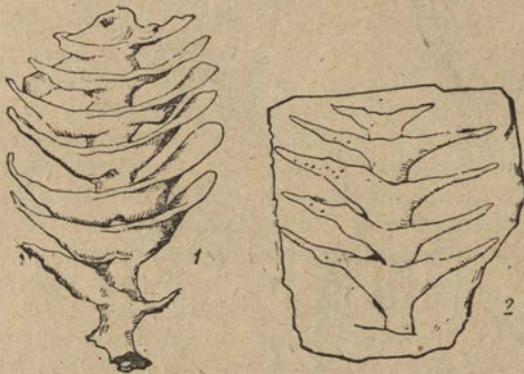


Рис. 79. Меловая кремневая губка *Pleurochorum* (1) и каменноугольная мшанка *Archimedes* (2).

многими губками, например юрской *Craticularia* и некоторыми видами современной *Euspongia*. В верхнекарбонное и пермское время развилось сем. плеченогих *Richthofeniidae*, заключающее в себе ряд родов, быть может, очень гетерогенного происхождения, но связанных между собой коралловидной формой тела; у рода *Richthofenia* нижняя брюшная створка приняла вид прикрепленного вершиной конуса, а спинная стала почти ровной пластинкой, крышкой, прикрывающей конус; такой же облик имеет и *Productus proboscideus*, брюшная створка

которого в виде изогнутого рога стелется по субстрату, как трубка сидячих червей.

В меловое время появились коралловидные двустворчатые моллюски *Rudistae*. Левая створка у них превратилась в плоскую крышку, снабженную зубами, входящими в углубления нижней правой створки, но без шарнирного сочленения; правая створка превратилась в цилиндр или конус; получается облик двустворчатого моллюска *Hippurites*, совершенно тождественный с обликом брахиоподы *Richthofenia*. У *Hippurites gosaviensis* правая створка снабжена продольными валиками, идущими вдоль своей роговидной правой створки; этот гипшурит своим обликом замечательно конвергирует с ракообразным *Purgoma* (из *Cirripedia*), также имеющей вид рога или удлиненного конуса и с такими же, как у *Hippurites*, продольными валиками. Даже иглокожие дают конвергентный облик, как *Syathocystis* среди *Blastoidea*.

Интересное приспособление для поднимания тела над окружающим субстратом встречается среди двустворчатых *Carpinulidae*: у рода *Diceras* завернуты спирально вершины обеих створок, совершенно как у брюхоногих моллюсков, причем прикрепленная спираль часто бывает более растянутой, у рода *Carpinula* она стала даже конусной, как у кораллов и рудистов, а другая створка, или крышка, сохранила еще свой спиральный завиток (рис. 78).

Наиболее экономным является подъем морских лилий на стебельке. У других организмов вместо гибкого стебелька имеется неподвижный столб, и на нем уже расширенное, как ваза или шапочка гриба, остальное тело животного, например у губки *Coeloptychium*. Подобные грибовидные

формы имеются у мшанок Карского и Баренцова морей *Alcyonidium disciforme* и у ископаемой лилии *Petalocrinus*.

Многоэтажные постройкы совершенно конвергентного характера в виде ряда грибов, поставленных друг на друга, дает, с одной стороны, меловая кремневая губка *Pleurochogum*, а с другой, — каменноугольная мшанка *Archimedes* (рис. 79). Сюда же относится и облик губки нептунова чаша.

Другие животные сами превращаются в столб, вернее — в трубу, как стеклянные губки *Euplectella*. Труба вообще представляет собой образование, соединяющее большую крепость с наименьшей затратой материала. Скелет *Euplectella*, кроме продольных вертикальных и круговых

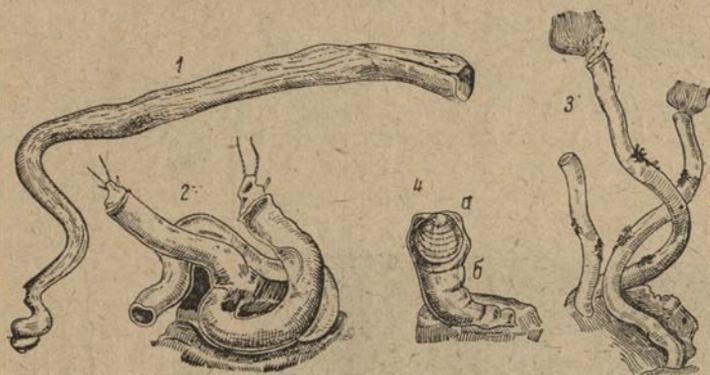


Рис. 80. Трубчатые образования у неподвижно прикрепленных организмов.

1 — развернутый брюхоногий моллюск *Siliquaria* из эоцена; 2 — брюхоногий моллюск *Vermetus gigas*; 3 — сидячий червь *Protula intestinum*; 4 — брахиопода *Productus proboscideus* каменноугольного периода (а — спинная, б — брюшная раковина).

горизонтальных скелетных образований, имеет еще и ребра в виде идущих вдоль цилиндра навстречу друг другу спиральных линий, пересекающихся под прямым углом и соответствующих линиям сжатия и натяжения при наличии давления, перпендикулярного к продольной оси полого цилиндра. У прикрепленных брюхоногих, как, например, у *Vermetidae* и у свободно лежащих *Siliquaria*, раковинная спираль разворачивается, а сама раковина непомерно удлиняется и становится длинной, постепенно увеличивающей свой диаметр трубкой. Подобные трубки свойственны массе сидячих червей, например роду *Protula* (рис. 80); однако вершина у них все же бывает часто заворота спирально. Трубки служат как органами защиты, так и опоры. Кроме червей, они имеются еще у современных трубчатых кораллов, например у красного органного коралла, и у ископаемых *Tabulata*.

Отношение мягкого тела разных животных к их трубкам, устройство и материал трубок бесконечно разнообразны. Известковые трубки нижнемеловых червей *Serpula* образуют в северной Германии толщи, мощностью до 50 м. В настоящее время в Кольском заливе часто попадают в драгу очень крупные, величиной с человеческую голову, комки, сплошь составленные из трубок *Filigrana*; большие толщи образуют и сейчас спирально завитые наподобие раковин брюхоногих мелкие трубочки червей *Spirorbis*.

Способы прикрепления. Наиболее простым и наименее изысканным является прямое прикрепление, как бы приклеивание известкового или другого наружного скелета животного к служащей ему опорой скале; в пункте прикрепления скелет заполняет все ямки и углубления своей опоры, непосредственно с ней сливаясь. Так прикрепляются, например, одиночные кораллы; таков же по существу, только осуществленный

с помощью другого материала, способ прикрепления у бурых водорослей посредством прикрепительных дисков в молодом состоянии или сменяющих их впоследствии корневидных выростов (рис. 81).

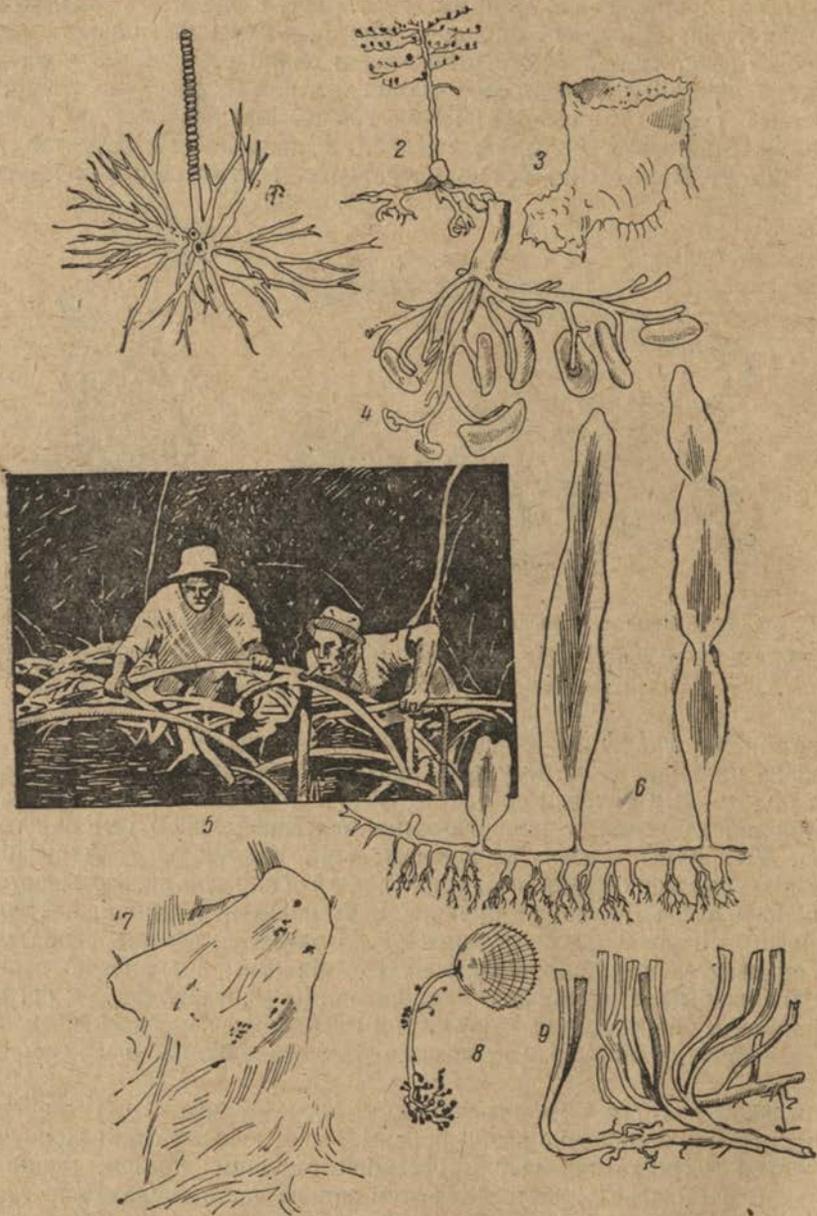


Рис. 81. Корневидные выросты.

1 — силурийская морская лилия *Eucalyptocrinus*; 2 — глубоководный коралл хризогория; 3 — корне-видное образование у силурийского коралла *Polysporus*; 4 — прикрепление *Laminaria* к мелкому га-лечнику; 5 — мангровые заросли; 6 — одноклеточная водоросль *Sargassum proliferum*; 7 — глубоковод-ная губка *Phoronema garhani*; 8 — брахиопода с разветвленной ножкой; 9 — корневище зостеры.

Прирастание у кораллов осуществляется двумя путями. У *Rugosa* из тетракораллов (*Tetracoralla*) способностью прикрепления обладала вся бо-ковая стенка тела (боковое прирастание); у гексакораллов (*Hexacoralla*) —

только самая подошва (осевое прирастание). Поэтому *Rugosa* обладали еще способностью давать боковые корневидные выросты; благодаря такому усиленному прикреплению они могли держаться в прибойной зоне, в палеозойских рифах; однако, будучи лишены способности размножаться делением и образовывать массивные полипняки, они с эпохи среднего триаса уступили свое место в природе гексакораллам. Антитезой грубому и неподвижному прикреплению одиночных кораллов является приращение морских лилий. Благодаря наличию членистого стебелька они, будучи прикрепленными, все же сохраняют некоторую подвижность, а стебелек высоко поднимает их тело при относительно малой затрате строительного материала. Аналогичные стебельки имеются еще у многих инфузорий, гидроидов и ряда плеченогих. Еще более развитым приспособлением можно считать сокращающийся стебелек ресничных инфузорий.

Очень древним способом прикрепления, сохранившимся, однако, до настоящего времени, является постоянное или временное прикрепление посредством биссусных нитей у двустворчатых моллюсков. У некоторых родов сем. *Apomiidae* биссус становится очень коротким, пропитывается известью и плотно прикрепляет моллюска к его опоре наподобие кораллов. То же бывает со стебельком и у плеченогих; у многих видов он имеется в молодости и исчезает в более зрелом возрасте (*Cranidae*); животное становится либо свободно лежащим, либо прирастает к опоре всей нижней раковиной или только ее макушкой. Так же прикрепляются и многие моллюски.

Миоценовый брюхоногий моллюск *Crepidula* прирастал не раковиной, а крышечкой (*operculum*), имеющейся на ноге у многих брюхоногих. У рода *Rothpletzia* из третичных *Capulidae* такая же крышечка образует совершенный аналог нижней раковины рудистов, а настоящая раковина образует как бы вторую створку, крышечку этой раковины; одностворчатый брюхоногий моллюск принимает облик двустворчатого.

Своеобразным способом прикрепления являются корневидные выросты сидячих животных, конвергентные корням наземных растений. Уже выше мы указывали на корневидные выросты у одиночных кораллов и ризоиды водорослей. На рис. 81 изображены корневидные выросты у морской лилии *Eucalyptocrinus* из силура и у современных гидроидов *Antennularia*. Корневидные выросты в виде беспорядочно расположенных иголок имеются при основании у многих стеклянных губок. В пресной воде корнями и корневищами прикрепляется вся основная масса цветковых водных растений. Как увидим ниже, первая задача корней в пресной воде — это прикрепление, а затем уже подача зольных элементов; оторванные бескорневые побеги многих водных растений не погибают, как лишенные корня воздушные растения, а развиваются далее; и в тихой воде, где прикрепление не так существенно, некоторые цветковые растения, как роголист (*Ceratophyllum*), пузырчатка (*Utricularia*) и ряд других, вообще совсем не развивают корней. В море на рыхлых, особенно илистых, грунтах при отсутствии сильного волнения на небольшой глубине развиваются целые подводные луга цветковых растений — так называемых морских трав (энелид), относящихся к двум семействам — *Potamogetonaceae* (*Zostera*, *Posidonia*, *Cymodocea*) и *Hydrocharitaceae* (*Halophila*, *Thalassia*). Так, в северноевропейских морях и в Черном море распространены луга zostеры — ассоциация *Zosteretum marinae* (по терминологии ботаников). В Ледовитом океане эти луга почти совершенно отсутствуют. В Средиземном море роль zostеры играют заросли *Posidonia oceanica* и *Cymodocea nodosa*. В лагунах Вест-Индии заросли образуются пятью видами, из которых упомянем *Thalassia testudinum*, служащую пищей черепахам. У берегов Дании заросли zostеры и ее детрит играют основную роль во всем круго-

вороте жизни тамошних вод (подробнее об этом см. ниже — в главе о пище).

В солоноватых водах северной Европы и в Черном море имеются заросли рдеста (*Potamogeton*), — ассоциация ботаников *Potamogetonetum pectinatifolii*. Зостера и другие энелиды держатся в рыхлом грунте помощью сильно

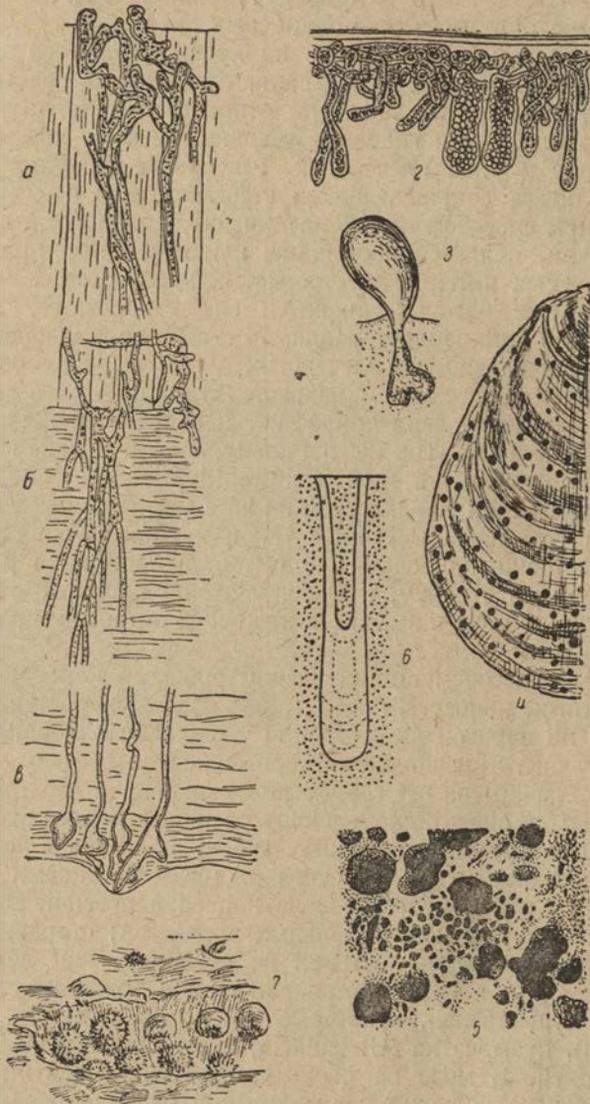


Рис. 82. Сверлящие организмы.

1 — сверлящая водоросль *Foreliella perforans*, пронизывающая все три слоя (а, б, в) раковины живых беззубок в Женевском озере; 2 — красная водоросль *Gomontia polyrrhiza*, сверлящая пустые раковины моллюсков; 3 — водоросль *Halicystis* из *Siphonocladiales*, сверлящая живые литотамниевые водоросли; 4 — раковина устрицы, источенная губкой *Vioa*; 5 — источенные губками сарматские скалы у Севастополя; 6 — скалы, источенные червем *Polydora*; 7 — норы, высверленные морскими ежами в береговых скалах.

развитых корневищ, которые и способствуют образованию сплошных лугов зарослей. Аналогичное корневищам образование в виде горизонтального стебля имеет и водоросль *Caulerpa*, живущая в сходных с зостерой условиях.

В тропиках по краям лагун, бухт и в устьях рек имеются так называемые мангровые заросли, мангровые болота (рис. 81) из вечнозеленых кустов и деревьев; флора эта не богата — всего около 26 видов из 9 семейств, причем некоторые из них распространены очень широко; особенно развито

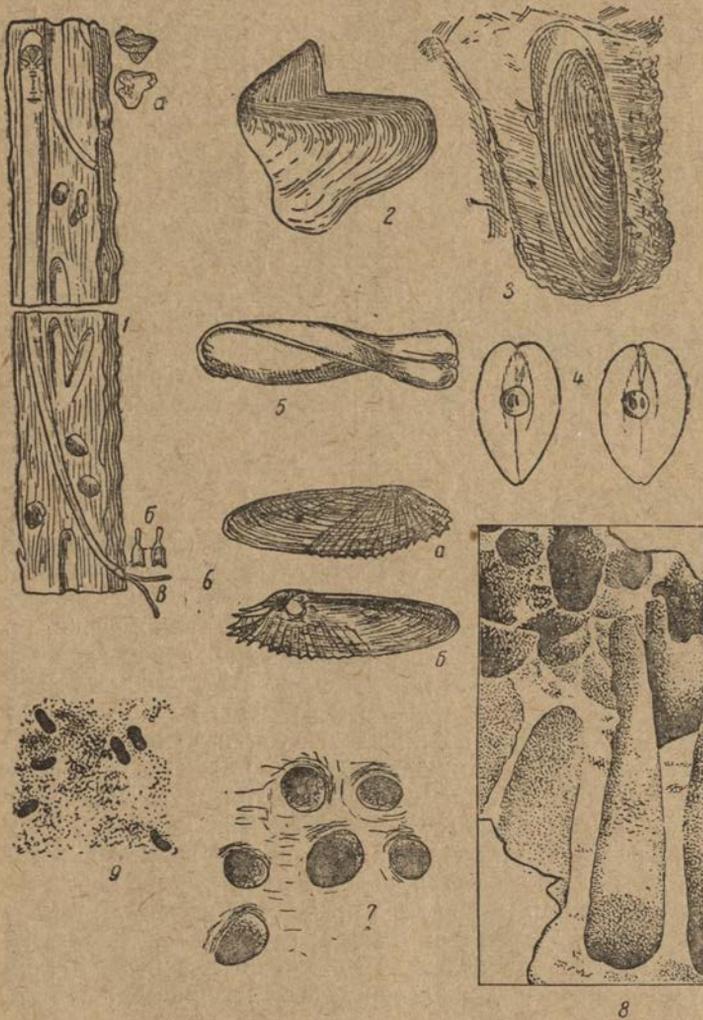


Рис. 83. Сверлящие организмы.

1 — двустворчатый моллюск *Teredo navalis*, сверлящий дерево (а — створки раковины, б — дополнительные пластинки, в — вводной и выводной сифоны); 2 — раковина *Teredo* при большом увеличении; 3 — морской финик (*Lithodomus*); 4 — раковина двустворчатых моллюсков с дырами, проточенными брюхоногим моллюском *Natica*; 5 — каменноугольный сверлящий моллюск *Spirodomus*; 6 — *Pholas* (а — вид раковины снаружи, б — изнутри); 7 — наружное отверстие нор *Pholas dactylus*; 8 — норы тех же моллюсков; 9 — наружное отверстие нор *Petricola*.

сем. *Rhizophoraceae*; наиболее глубоко уходит в воду род *Rhizophora*. В жидком, вонючем, переполненном органическими остатками илу они держатся с помощью большого количества воздушных корней, которые отходят от ствола и дугообразно опускаются в ил; таким образом, дерево поддерживается в своем зыбком грунте целым рядом дугообразных подпорок, своего рода ходуль, благодаря чему ризофоры с успехом могут сопротивляться действию волн и ветра. Среди корней находит себе приют

специальная фауна: она особенно обильна ракообразными и характерна наличием рыбы-прыгуна (*Periophthalmus*). Масса воздушных корней образует очень частое сплетение, которое способствует завоеванию моря сушей.

## 2. Сверлящие формы

Моллюски, сверлящие скалы, работают или механически, употребляя раковины как напильники (например фолადы с зубчатыми выростами на переднем краю раковины), или химически за счет угольной или другой кислоты (например современный гладкий морской финик *Lithodomus*). Работающие механически могут и должны при работе ворочаться в своей норе, а работающие химически в своей норе могут и не ворочаться; поэтому у многих из них, как у *Petricola*, нора имеет в поперечном разрезе не круглую, а овальную, довольно вытянутую форму. У активно сверлящих моллюсков раковина бывает часто настолько закручена, а у каменноугольного *Spirodomus* закручивание ушло настолько далеко, что вся раковина превратилась в настоящее сверло (рис. 82, 83, 84).

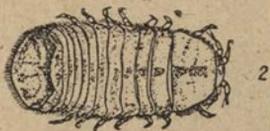


Рис. 84. Сверлящие ракообразные.  
1 — *Chaelura terebrans* (Amphipoda); 2 —  
*Limnoria lignorum* (Isopoda).

## 3. Закапывающиеся формы

Ряд организмов из разных классов в поисках защиты или пищи или за тем и за другим уходит в самый грунт бассейна (рис. 85). Закапывающиеся виды имеются и на суше: черви, кроты и пр. Поэтому само закапывание подвижной формы не представляет собой чего-либо специфического для водных организмов,

в силу чего наше внимание привлечет закапывание лишь тех классов, которых нет на суше и приспособления которых уже поэтому будут своеобразны, а также жизнь тех форм, которые играют большую роль в круговороте водной жизни. Среди животных, которые закапываются в грунт, можно различить три группы: 1) формы, которые закапываются только временно, как камбалы, сепии, иглокожие (например звезда *Astropecten*), крабы; 2) формы, которые все время проводят в песке или в илу, но сохранили способность передвигаться в самом грунте, — таковы многие морские ежи, брюхоногие и двустворчатые моллюски, брахиоподы; 3) формы, строящие себе постоянный домик, который обыкновенно не оставляют, а лишь надстраивают, — черви.

О формах, закапывающихся только временно, об интересной конвергенции плавников у донных камбал и моллюсков будет сказано ниже — при описании свободно лежащих форм бентоса.

Из форм, которые живут всегда закопавшись, наиболее интересны и детально изучены морские ежи. Класс морских ежей (*Echinoidea*), объединяя в себе формы, которые могут приспособляться к самым различным биотопам, включает между прочим и отряд спатангид (*Spatangoidea*), почти сплошь приспособленный к закапыванию в песок или ил. Обычно спатангиды описываются как сердцевидные морские ежи с эксцентрично расположенными ртом и заднепроходным отверстием; аристотелева фонаря нет. Биологический анализ их формы дает нам следующее: сердцевидная форма, двусторонне-симметричная, с ясно обособленными спинной и брюшной сторонами, обуславливается все же подвижностью этих форм; малопо-

движные формы ежей прибойной зоны, прячущиеся в норы, сохраняют радиальную симметрию. Рот при наличии определенного движения организма передвинутся вперед, что повлекло за собой перемещение и заднепроходного отверстия к заднему и нижнему концу тела. Выемка на передней стороне овального тела, придающая ему сходство с сердцем игральных карт, образуется углубленным каналом, идущим от рта к верхнему полюсу; канал прикрывается находящимися по его краям иглами, которые наклонены к оси

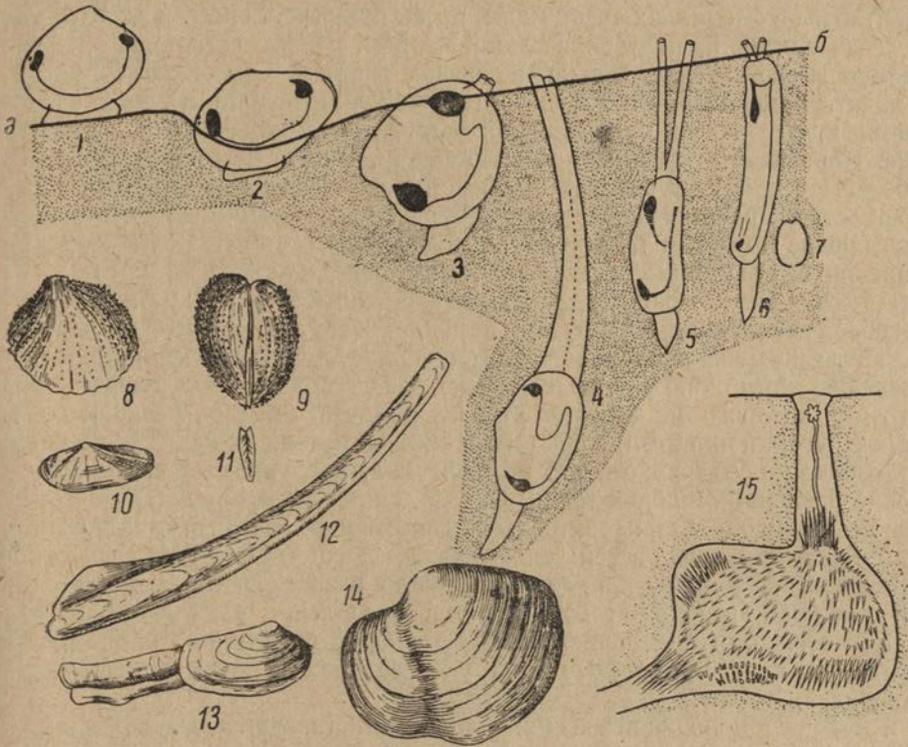


Рис. 85. Закапывающиеся животные.

1—7 — разные степени закапывания у моллюсков (1 — *Nucula*, 2 — *Crassatellites*, 3 — *Venus*, 4 — *Mya*, 5 — *Tagelus*, 6 — *Solen*, 7 — поперечный разрез раковины *Solen*); 8 и 9 — *Cardium aculeatum* (закапывается неглубоко); 10 и 11 — *Psammobia tellinella* (закапывается глубоко); 12 — юрская *Ensigerylliea* (вытянулась сама раковина); 13 — верхнемеловая *Raporaea* с обихвестившими сифонами; 14 — девонская *Grammisia* (передняя часть раковины меньше задней); 15 — закопавшийся в песок морской еж *Echinocardium cordatum* из спатангид.

канала и превращают его в трубу, защищенную от окружающего песка и ила. На верхнем полюсе этот канал сходится, как один из лучей звезды, с четырьмя другими каналами (амбулакральные ряды), со дна которых поднимаются амбулакральные ножки, служащие здесь лишь для целей дыхания, как жабры; на брюшную сторону амбулакральные ножки не заходят.

Вокруг центра схождения всех амбулакральных полей стоят высокие иглы, обуславливающие сообщение дыхательных органов всего животного с окружающей водой. Когда еж, например *Echinocardium*, закапывается на глубину 10—15 см, длины самих игол уже не хватает; зато около игол имеются подвижные колбочки, которые выделяют клейкую слизь. Эту слизь иглы прижимают к окружающему песку; он проклеивается, и по мере углубления животного в песке образуется специальная дыхательная трубка наподобие каминной трубы. Чистота в этом канале поддерживается особым органом, который можно сравнить с гирей и венником у трубочистов. Слизь

скрепляет стенки у пещеры и ходов, устраиваемых спатангидами. При питании этих ежей путем заглатывания больших количеств песка и ила аристотелев фонарь становится излишним, — специальным приспособлением является ложкообразное, в виде черпака, устройство нижней губы. При высокой потребности в дыхании и чистой воде у иглокожих движение воды в пещере поддерживается, кроме движения игол, еще наличием так называемых фасциол — узких дорожек, ленточек, пересекающих в различных, более или менее горизонтальных, направлениях всю скорлупу сердцевидных ежей; иглы в фасциолах очень малы, но их покрывает сильно развитый ресничатый эпителий, поддерживающий по всей поверхности тела ток воды. Фасциолы свойственны только копающим формам. Самозакапывание происходит с помощью игол. У всех спатангид иглы невелики, и у них не встречаются иглы тяжелой булавовидной формы, как у живущих в прибойной зоне. Копающие иглы имеют разную форму, смотря по производимой ими работе. Передние в направлении движения и закапывания иглы представляют собой острия, работающие наподобие буравов круговыми движениями; идущие дальше по бокам тела иглы, производящие все вместе волнообразные движения от рта к спине, откидывают песок вперед и в стороны; для такой работы эти иглы имеют форму удлиненных черпаков или ложек; у *Anaulocidaris* из триаса все иглы приняли форму круглой, вогнутой как черпак, пластинки. Иглы на нижней стороне тела, служащие для передвижения, работают наподобие маятника. Если мы имеем ежа, как, например, эоценового *Plagiopotus*, у которого на спинной стороне панциря имеются большие сочленовные бугорки для игол, а бока и нижняя часть тела их лишены, то можем категорически утверждать, что этот еж жил, погружаясь в песок или ил только брюшной стороной тела и боками, спина же оставалась у него свободной. Таким образом, характерными чертами морфологии закапывающихся ежей *Spatangidae* являются: сплющенное, сердцевидное тело, различной формы и назначения иглы, наличие фасциол и разное строение верхней спинной и нижней брюшной сторон. Эти приспособления появляются не сразу, а развиваются постепенно, начиная с юры, особенно с нижнего мела: в верхнем мелу *Spatangidae* дали уже большое количество форм разных рядов.

Живущие в прибойной зоне *Paracentrotus* и другие ежи спасаются в круглых норах, которые они устраивают не только в осадочных, но и в изверженных породах; рабочим орудием им, по всей вероятности, служат иглы на теле и зубы аристотелева фонаря, так как в их кишечнике находят нередко кусочки окружающей их породы и притом в очень большом количестве.

Иглы, служащие для движения и копания, надо отличать от игол у планктонных организмов, которые часто напоминают своей формой иглы ежей; однако иглы планктонных организмов в общем являются более тонкими, длинными и легкими. Имеются еще иглы специально для вскапывания дна в поисках за добычей (о них см. в главе о пище).

#### Приспособления закапывающихся моллюсков

Довольно много закапывающихся форм имеется среди двустворчатых. Общими их чертами, общей «биоморфологической одеждой» является удлиненная, обычно тонкая, раковина, нередко с параллельными спинным и брюшным краями соответственно длинному ходу в илу или песке, где животное помещается. Замок чаще десмодонтный, при котором хорошо развита лишь внутренняя связка, а вместо зубов имеются только ложкообразные выступы, поддерживающие связку; запирается раковина неплотно; одна створка часто

бывает больше другой; плотное запираение излишне, раз животное с боков защищено стенками ходов. Для сообщения со свободной водой служат обыкновенно очень длинные сифоны, из-за которых раковина часто зияет назад; зияние иногда имеется и спереди. Задний конец раковины удлиняется или сам или за счет обизвествления сифонов. Закапывались и очень древние вымершие формы, закапываются и современные. Поэтому и конвергентных форм можно указать немало: *Paleosolen* из девона, третичный и современный *Solen* и юрская *Ensigervilleia* (из дисодонтных форм, т. е. раковина без зубов); нижнесилурийская *Endodesma*, каменноугольная *Anthracosia*, один меловой *Tapes*, современные наяды, *Unio* и *Anodonta*, имеют совершенно сходные

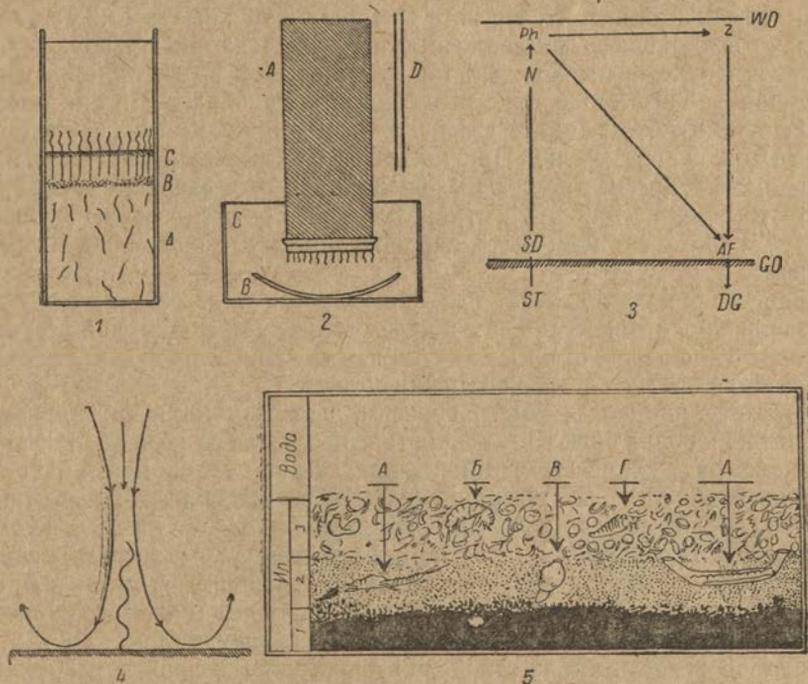


Рис. 86.

1 — система ходов *Tubificidae* в илу (в сосуде): А — слой с более грубыми ходами, через которые *Tubificidae* пробираются ближе к поверхности ила, В — пищевый слой, С — слой с более тонкими ходами, в которых сидят передние концы *Tubificidae*; 2 — перенос ила тубифицидами в экспериментальных условиях: А — опрокинутый цилиндр, В — чашка для собирания детрита, С — внешний сосуд, D — водопроводный кран; 3 — схема циркуляции пищи в водоемах, на дне которых образуется гиттия: WO — поверхность воды, GO — поверхность гиттии, Ph — фитопланктон, Z — зоопланктон, AF — организмы, питающиеся крупными растительными остатками, SD — организмы, разрушающие донные отложения, ST — переносчики отложений, N — питательные соли, DG — окончательно сформировавшаяся гиттия; 4 — схема токов воды, образующихся под влиянием волнообразных (ундулирующих) ритмических движений *Tubificidae*; 5 — схема распределения животных в различных зонах ила: А — личинка поденки (*Ephemera*), Б — гаммарус (*Gammarus*), В — двустворчатый моллюск *Pisidium*, Г — личинка ручейника (*Trichoptera*), Д — мотыль (*Chironomus*).

облики; у некоторых ископаемых форм, как у девонской формы типа *Grampisia*, поперек и наискось раковину пересекают два гребня; их можно объяснить как приспособление, поддерживавшее задний конец раковины над илом, в то время как передний уходил в ил. Закапывающиеся формы, например *Solen*, работают ногой, как клином, а створками прижимают грунт к стенкам хода. Брюхоногая *Natica* втыкает ногу в ил, а затем раздувает ее, имбибрируя водой.

Рачки *Corophium* в области так называемых ваттов — мелководных береговых отложений Северного моря — строят в илу ходы и скрепляют их слизистыми выделениями; своими трубками они задерживают унос в море

илистых частей и содействуют образованию маршей. В пресноводных бассейнах закапываются в ил черви Tubificidae и личинки двукрылых, относящиеся к группам Chironomus, Tanypus и др. Tubificidae закапываются головой вниз, а задний конец торчит наружу, личинки Chironomus строят себе в верхних слоях ила трубки, а личинки Tanypus ходы. Передний конец Tubificidae доходит до глубины 3—6 см. Заглатывая ил с этой глубины (их пищевой слой), они затем выбрасывают его в виде своих испражнений на поверхность ила; в этом отношении они работают в воде так же, как дождевые черви на земле, только эти последние уходят гораздо глубже, до 3—4 и даже 6 м.

Личинки двукрылых живут не глубже 10—12 см и особых изменений в структуру ила не вносят. Но зато они изменяют химический состав ила, поскольку волнообразными движениями своего тела они пропускают через свои трубки и ходы постоянный ток более свежей воды, окисляющей ил. Задние концы Tubificidae тоже извиваются волнообразно, и они образуют около себя токи, но эти токи в самый ил не проникают, и содержание  $O_2$  в нем остается равным нулю. При массовом распространении Tubificidae и Chironomidae в пресных водах их образ жизни оказывает на окружающий биотоп существенное влияние. Ил нередко бывает сплошь заселен тубифицидами; тогда под водой получается картина как бы хлебного поля, волнуемого ветром.

Вполне точно установлено, что Tubificidae в ряде озер выносят путем своих испражнений ежегодно до 3 и даже свыше 12 кг ила (сухой вес) на 1 м<sup>2</sup> поверхности дна озера, причем за сутки каждая особь пропускает через себя ила в 4—6 раз более своего собственного веса.

Tubificidae являются, таким образом, переносчиками (носильщиками) отложений; их роль в общем круговороте веществ изображена на приведенной выше схеме (рис. 86), на которой показано, как за счет растворенных в воде питательных солей и энергии солнца (автотрофно) развивается растительный планктон (*Ph*); часть его нормально отмирает и попадает на дно, часть служит пищей (гетеротрофному) животному планктону (*Z*); животный планктон, отмирая, тоже падает на дно, где вместе с отмершим растительным планктоном образует так называемую *ävuа*; она служит пищей *ävuа*-пожирателям (*AF*) — вышеуказанным личинкам двукрылых, моллюскам и другим животным. В этих же слоях отложений работают и основные разрушители, деструкторы осадков (*SD*) — бактерии, разлагающие при наличии  $O_2$  отмершие организмы до солей и газов (*N*), которые снова вступают в круговорот веществ бассейна. Работе деструкторов существенно помогают Tubificidae — переносчики отложений (*ST*), — они переносят на поверхность грунта более глубокие слои отложений из области анаэробного распада органического вещества в область, где этот распад может происходить при участии кислорода.

#### 4. Формы, свободно лежащие на дне бассейна; принцип уплощения тела и конвергентные формы

Чтобы лежать на одном месте возможно устойчивее, необходимы возможно более широкий базис, широкое основание при возможно низкой высоте тела (рис. 87). Этим требованиям прекрасно удовлетворяют плоские тела камбал и скатов. Камбалы сплющены справа налево и лежат на одном боку, причем оба глаза помещаются на свободной, не прилегающей ко дну бассейна стороне; скаты сплющены от спины к брюху, причем расширение базиса достигнуто срастанием с телом передних и задних плавников. Будущими формами, они лишены и гидростатического аппарата — плавательного пузыря. Та же форма тела появляется и у лежащих на дне головоногих.

моллюсков — сепий — *Sepia* и *Opisthoteuthis*. У камбал, особенно у морского языка, *Solen* и сепий края тела совершенно одинаковым образом ото-

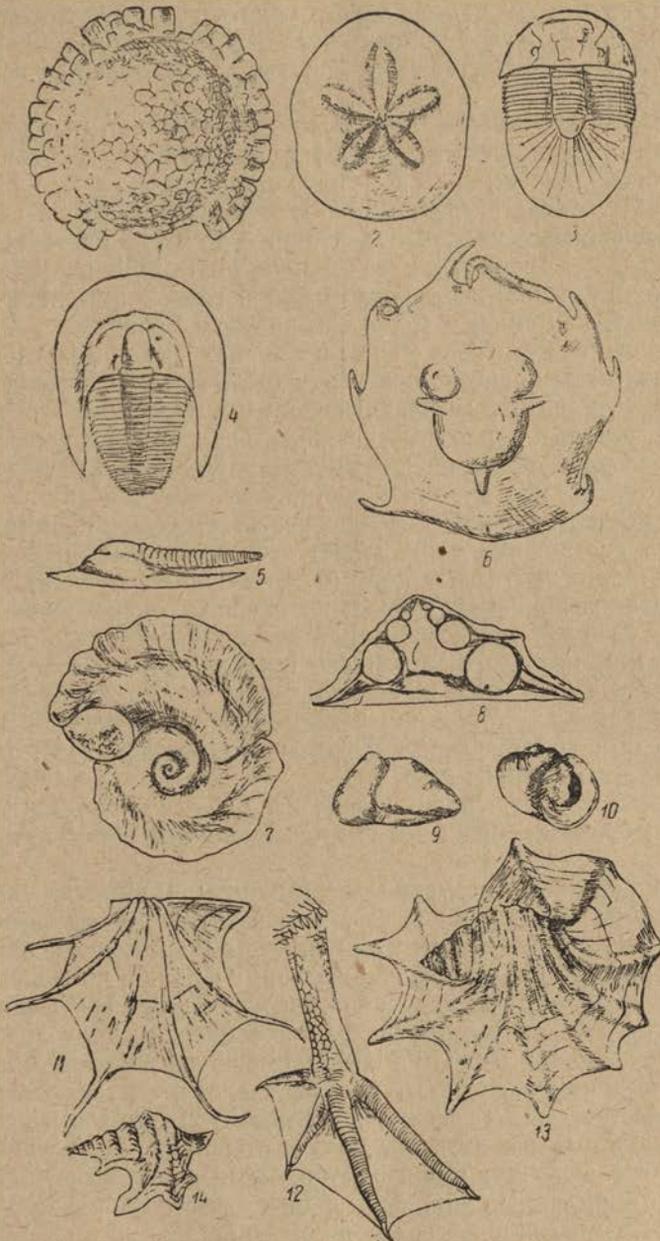


Рис. 87. Уплощенные прибрежные и придонные организмы.

1 — *Colobocentrotus atratus* с прибойной зоны берегов Перу; 2 — миоценовый *Slypeaster*; 3 — силурийский трилобит *Harpes unguia* (4 — сверху, 5 — сбоку); 6 — головоногий моллюск *Opisthoteuthis*; 7 и 8 — силурийская *Pleurotomaria alata*; 9 — эоценовый *Velates*; 10 — юрская *Nerita*; 11 — юрская *Avicula cygnipes*; 12 — нога баклана; 13 — брюхоногий моллюск *Malaptera*; 14 — *Aporrhais pes persicani*.

рочены плавниками; при всей разнице своего происхождения плавник рыбы и плавник моллюска не только сходны наружно, но и работают одинаково:

у обоих они служат между прочим для насыпания песка на тело, чтобы лучше маскировать свое местонахождение. Максимального приспособления достигает среди головоногих моллюсков *Opisthoteuthis*, у которого расширение базиса достигается путем почти полного слияния всех рук в один сплошной диск. Такой же вид округлой лепешки имеет и силурийский трилобит *Ogygia* (*Bronteus*); у трилобита *Harpes* был расширен во все стороны и особенно назад головной щит.

Из ракообразных наиболее пригодными формами для передвижения по дну являются округлоплоские крабы с подогнутым хвостом; они же обладают способностью легко и скоро закапываться. У речного рака, омара и лангуста хвост служит для гребли. Блюдцевидная форма свойственна многим малоподвижным моллюскам. Типично донными обитателями являются двустворчатые, у которых одна створка, нижняя, является большой и выпуклой, другая, верхняя, — ровной или вогнутой крышкой (выпукло-вогнутая форма), например у *Gryphaea*, то же у *Spondylus*.

Выпукло-вогнутый вид *Vola* из сем. гребешков (*Pectinidae*) повторяется в истории развития земли несколько раз. Он встречается прерывисто в слоях лейаса, верхнего мела и в миоцене, потому и думали, что все *Vola* — это одна родовая линия, а перерывы случайны. Однако более верным следует считать то объяснение, согласно которому облик *Vola* образовывался каждый раз самостоятельно, под влиянием соответствующих условий. У тех представителей сем. *Pectinidae* (как обыкновенный гребешок — *Pecten*), который лежит на дне, но иногда оставляет его, чтобы некоторое время проплавать, обе створки почти одинаковы (биконвексная раковина). На мягком грунте, где расширение базиса должно сопровождаться возможно меньшим утяжелением, удобным приспособлением являются расходящиеся в разные стороны отростки, как у лейасской *Avicula cugnipes*. Она действительно является конвергентной, если не специально с «*cugnipes*» (ногой лебедя), то во всяком случае с типом ног болотных и плавающих птиц. Подобные отростки, штанги, образуются у разных моллюсков насчет самых различных частей их раковины (рис. 87).

У одностворчатых брюхоногих моллюсков наблюдается тот же путь приспособления: расширение базиса и уменьшение общей высоты тела и раковины.

Для этого оказались возможными три пути: 1) спираль уплощается, сохраняя, однако, вертикальную ось, а ее базис — последние обороты — расходятся книзу все шире, как у силурийской *Pleurotomaria alata*. Получается форма низкого конуса. Такую же форму имеют и прибойные брюхоногие, например *Patella*, но основание конуса у них совершенно различное: у *Pleurotomaria* мы имеем как бы дно основания конуса, сложенное из оборотов раковины, и в одном пункте по краю дна имеется выходное отверстие; у *Patella* никакого дна нет; все основание представляет собой одно сплошное отверстие, занятое мускулистой ногой; 2) спираль редуцируется, ось ее наклоняется к плоскости выходного отверстия, а последний оборот расширяется, растягивается и уплощается, — тип юрской *Nerita*, современной *Neritina*; 3) крыловидные и пальцевидные отростки наружного края выходного отверстия расширяются, раковины типа алярий и стромбусов, например *Malaptera ponti*; спираль при этом не уничтожается, но ложится горизонтально, параллельно продольной оси выходного отверстия.

Такими разными путями разные организмы были приведены в конце концов к одинаковому приспособлению. Однако в истории развития земли не все три пути проявились сразу. Самым древним был первый путь: расширение базиса у плевротомарий и трохусов; только с триаса развился второй путь: с наклоном оси раковины; и только с юры — третий. Конвергентные блюдцеобразные формы и раковины со штангами повторяются и у брахиопод.

Форму уплощенных дисков имеют многие иглокожие, как современные, так и ископаемые морские звезды и морские ежи, например *Clupeaster*, и корненожки, как *Orbitolites*. Среди животных, лишенных панцыря, вспомним лепешкообразных ресничных червей как мелких, так и громадных, например байкальского *Dicotylus pulvinar*, широких, низких полихет, например афродит, и т. д. Подобные облики встречаются почти среди всех типов водных беспозвоночных, и доказательств этому можно было бы привести еще сколько угодно.

### 5. Формы, свободно двигающиеся по дну бассейна

Мы не имеем еще выработанной сводки конвергентных форм водных организмов, свободно двигающихся по дну, и их способов передвижения. Несомненно, однако, что весьма типичными для донных водных организмов являются три способа передвижения, а именно: амёбoidное (текущее), ресничное и так называемое скользящее.

Известно, что при передвижении амёб тело их не перемещается как нечто целое, с постоянными и строго определенными контурами; облик его постоянно меняется, но характер и тип облика остаются строго определенными. На рис. 88 представлены основные формы и типы псевдоподий у амёб.

Псевдоподии определенной формы появляются и исчезают в любом месте тела животного. У одних видов псевдоподии имеют, так сказать, «бесконечный», у других «конечный», ограниченный рост. В первом случае, как, например, у *Amoeba limax*, вся передняя часть представляет собой псевдоподию, в которую постоянно и переливается все тело, или же, как у других амёб, образуется не одна, а целый ряд псевдоподий; тело переливается, однако, в одну или несколько псевдоподий, направленных в сторону движения, а остальные втягиваются. Псевдоподии с ограниченным ростом, как, например, у *Amoeba vespertilio*, в самом движении не участвуют; переливается край амёбы, а псевдоподии почти не изменяют своей формы.

Образование псевдоподий находится под влиянием как внешней, так и внутренней среды и происходит, по взгляду ряда авторов, вследствие понижения поверхностного натяжения в определенном месте тела амёбы; плазма течет к месту пониженного натяжения, и таким путем образуется псевдоподия. На переднем конце энтоплазма выступает наподобие фонтана и превращается в эктоплазму; эктоплазма стекает как поверхностный слой тела амёбы спереди назад и сзади переходит в энтоплазму. Это движение эктоплазмы можно проследить по движению песчинок и других образований, приставших к ее поверхности. По мнению других (Pantin), в протоплазме происходит местное образование кислой реакции, следствием чего является местное восприятие воды, взбухание протоплазмы и выступание псевдоподий. Псевдоподии несомненно находятся под влиянием химизма окружающей воды. Если *Amoeba limax* посадить в воду, в которой растворены калиевые квасцы, то она начинает давать псевдоподии типа *Amoeba radiosa* (рис. 88). Некоторые амёбы, как *Amoeba verrucosa*, движутся перекатываясь, как каток (рис. 88); наконец *Hyperamoeba flagellata*, двигаясь по типу *Amoeba verrucosa*, может затем принять тип *radiosa*, затем *limax* и наконец образовать жгутик.

Жгутики и реснички служат у простейших и ктенофор, как было описано выше, главным образом для свободного плавания. Однако образованные из комплексов ресничек так называемые *cirri* служат, например у *Stylonichia*, для ползания по субстрату (рис. 88). Из более крупных организмов с помощью ресничного покрова двигаются по субстрату ресничные пло-

ские черви (рис. 88) и молодые немертины; у тех и других ресницы работают в слизи, которую выделяют эти животные.

Ползающие организмы, как пиявки, щетинконогие черви, одно- и двустворчатые моллюски, при движении вытягивают так или иначе передний конец своего тела или части тела, служащей для движения, как нога у мол-

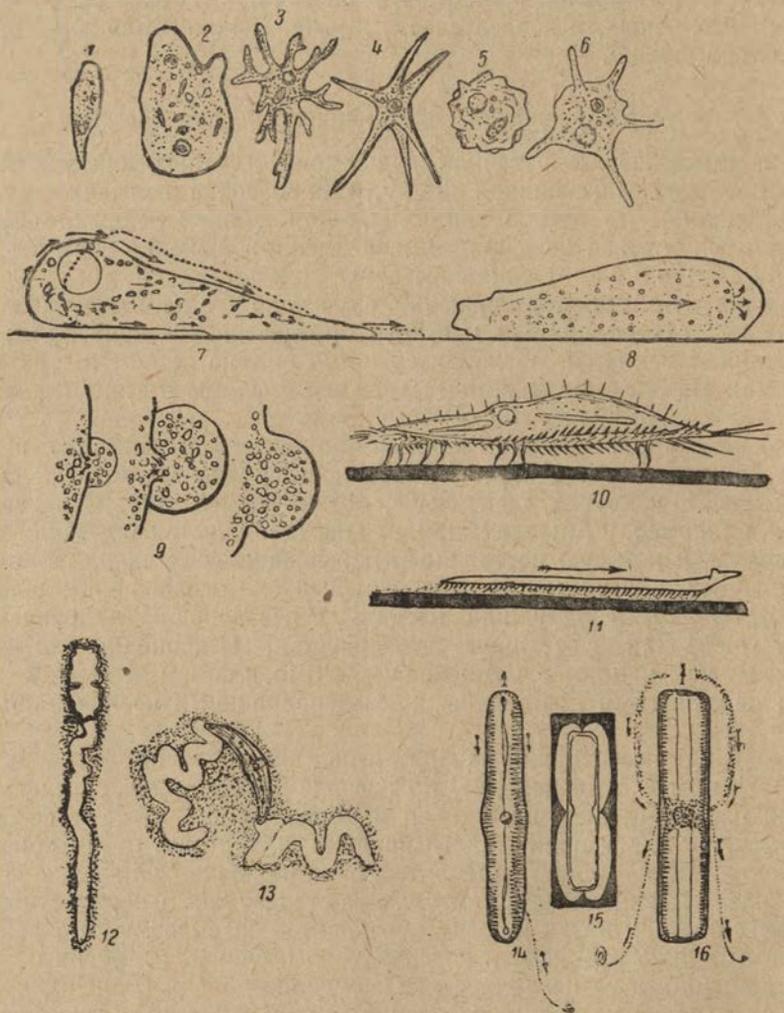


Рис. 88. Формы, ползающие по дну.

1 — *Amoeba limax*; 2 — *Pelomyxa binucleata*; 3 — *Amoeba proteus*; 4 — *Amoeba radiosa*; 5 — *Amoeba verrucosa*; 6 — *Amoeba polyopodia*; 7—8 — два типа передвижения у *A. verrucosa* (направление движения указано стрелками); 9 — три стадии образования псевдоподий у *A. blattae*; 10 — ползающая по субстрату *Stylonichia mytilus*; 11 — ползающий по субстрату плоский ресничный червь; 12, 13 — движение конъюгата; 14, 15, 16 — движение диатомовой водоросли *Pinnularia*.

люсков, и затем подтягивают к нему остальное тело; характерно в этом отношении движение пиявок. У двустворчатых моллюсков нога заполняется кровью и выставляется из створок наподобие языка; передний конец ее так или иначе фиксируется на месте, и затем путем сокращения мышц все тело и створки раковины подтягиваются вперед. У одностворчатых моллюсков по ноге при ползании идет поперечная волна сокращений, вследствие чего задний конец ноги сокращается, а передний вытягивается.

При отсутствии или малой подвижности панциря у иглокожих имеется большое количество амбулакральных ножек, которые вытягиваются в определенном направлении и затем при сокращении подтягивают все тело; у одних форм, как *Asterias glacialis*, которые ползают и карабкаются по скалам, на конце ножек имеются сильные присоски; у других, как *Astropecten*, которые ползают по песку, таких присосок нет, и концы ножек являются приостренными.

Покрытые сплошным панцирем крабы, как известно, при движении вперед идут обычно не по прямой линии, а косыми зигзагами, сначала косо вправо, затем косо влево, затем снова вправо и т. д. При этом при движении, например, направо левая согнутая нога выпрямляется, а правая вытянутая — сгибается.

Способностью передвигаться по субстрату обладают не только водные животные, но и растения. Из водорослей наиболее быстро двигаются диатомеи. Способ их движения окончательно, повидимому, еще не выяснен. В общем предполагают, что из так называемой щели створки выходит ток протоплазмы (по другим мнениям — слизи). Трение такой протоплазмы о воду и вызывает движение диатомеи в сторону, противоположную направлению движения токов плазмы. Однако увидеть вполне ясно именно токи плазмы еще не удалось. Если положить *Pinnularia* в раствор туши (рис. 88), то вокруг нее оказывается светлый ореол, повидимому, слизи, зернышки же туши на определенном расстоянии от створок приходят в движение спереди назад, причем зернышки приближаются к середине створки, к так называемому центральному узелку створки, там сходятся и идут далее вдоль заднего конца клетки уже в виде нитей. Десмидиевые водоросли, как *Closterium* и *Euastrum*, так же, как диатомеи, обладают активным движением; они несомненно выделяют, так сказать, «двигательную слизь». Слизь, выделяемая десмидиевой водорослью в одном направлении, двигает самую водоросль в противоположном.

## 6. Стереотропизм

Ряд бентических форм обладает тропизмом, связанным с чувством осязания и носящим название стереотропизма.

Явление состоит в том, что многие придонные организмы только тогда чувствуют себя совершенно нормально, когда все их тело или только определенные его части приведены в соприкосновение с твердыми телами. Так, опрокинутые на спину морские звезды не успокаиваются до тех пор, пока не прикрепятся ножками к какой-либо твердой опоре. Это не есть явление геотропизма, потому что опора может лежать под любым углом к горизонту. Нереиды обычно закапываются в песок; если их лишить песка и дать им стеклянные трубки, они все залезут в трубки; будучи выставлены на свет, погибают, но не бросают своих трубок. Звезды и нереиды являются организмами с положительным стереотропизмом. Планктонные организмы обладают, напротив, отрицательным стереотропизмом: они избегают соприкосновения с твердыми предметами. *Daphnia*, дотронувшись шипом до дна бассейна, моментально начинает грести так, чтобы избавиться от этого соприкосновения.

## 7. Закономерные связи между весом и количеством бентических организмов, с одной стороны, и качеством грунта — с другой

Л. А. Зенкевич, изучая донную производительность Приканинского района Баренцова моря, сопоставил три различных грунта — гравий, песок и ил — с общим весом бентических организмов, приходящихся на 1 м<sup>2</sup> поверхности каждого грунта (рис. 89). Оказалось, что общий вес бентоса

правильно возрастает по линии гравий — песок — ил. Так же правильно и еще более резко возрастает так называемая и н ф а у н а, т. е. животные, обитающие в грунте, но вес э п и ф а у н ы по линии гравий — песок — ил падает; это понятно, поскольку животным держаться на жидком грунте трудно, а закапываться в него легко.

Далее Л. А. Зенкевич сопоставил количество организмов, приходящихся на 1 м<sup>2</sup> поверхности каждого из вышеуказанных грунтов; оказалось, что как количество экземпляров всех бентических организмов, так и количество эпифауны и инфауны растет по линии гравий — песок — ил (рис. 89).

Напротив того, средний вес одного организма как всего бентоса, так и

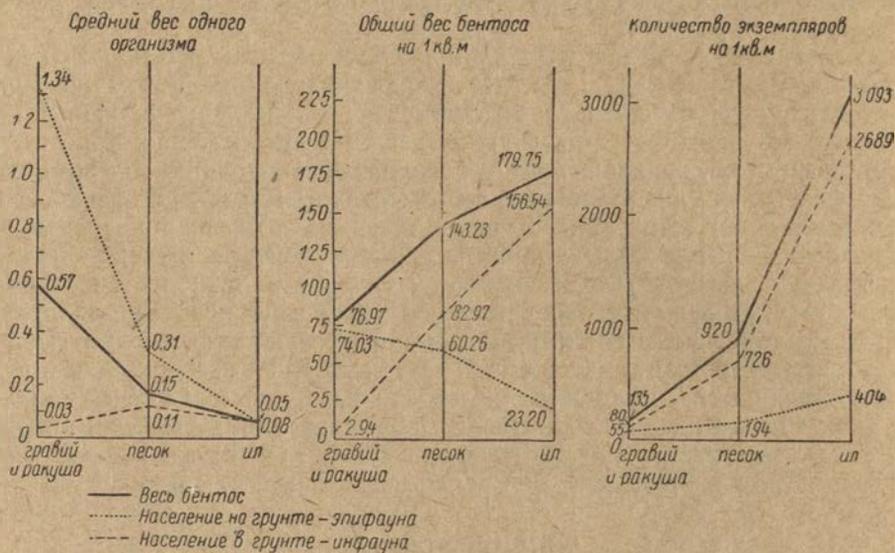


Рис. 89. Соотношение между весом и количеством бентических организмов и качеством грунта. (По данным Л. А. Зенкевича.)

эпифауны падает по линии грунтов гравий — песок — ил. Это понятно: на более рыхлом грунте (песок) или на более жидком (ил) могут держаться только более легкие организмы (рис. 89). Мы не приводим здесь цифровых данных, они даны на рисунке. Все эти данные Л. А. Зенкевича впервые подводят объективный, цифровой материал под наши наблюдения о связи веса и количества водных организмов с тем грунтом, на котором они живут.

Даже один и тот же организм, живущий на разных грунтах, может иметь различные размеры и вес, соответствующие условиям жизни в данном грунте. Двустворчатый моллюск *Synedusma ovata* живет в Азовском море как в более твердых грунтах — песке и ракушке, так и в более жидком — илу. В первом случае он имеет крупную, до 25 мм, и толстую раковину. В илу раковина *Synedusma* уменьшается до 20 мм, становится тонкой и прозрачной.

## VI. ДВИЖЕНИЕ ВОДЫ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ЖИЗНИ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

### 1. Реки, течения, стоны и нагоны воды, прибой, прилив и отлив и пр. Диапазон скорости движения

Хотя и можно проводить различия между текучими и стоячими водами, между родниками, ручьями и реками, с одной стороны, и болотами, прудами, озерами и морями — с другой, однако по существу дела и так называемые стоячие воды вовсе не являются неподвижными. Дело только в том,

что постоянное движение воды в типично текучих бассейнах обусловлено наклоном их дна или прямо обрывами, как в водопадах, а движение воды в так называемых стоячих водоемах зависит преимущественно от ветров и температуры. Так, в морях и океанах мы имеем всем известные поверхностные теплые и холодные течения, которые в определенных районах являются настолько обособленными, что невольно напрашивается сравнение их с реками; эти течения обусловлены работой ветра, разницей в плотности воды и разницей в давлении атмосферы.

Поверхностные течения вызывают и вертикальный круговорот воды, состоящий в восходящем движении воды в экваториальной области и нисходящем — в умеренных поясах (рис. 90). Вертикальные течения обра-

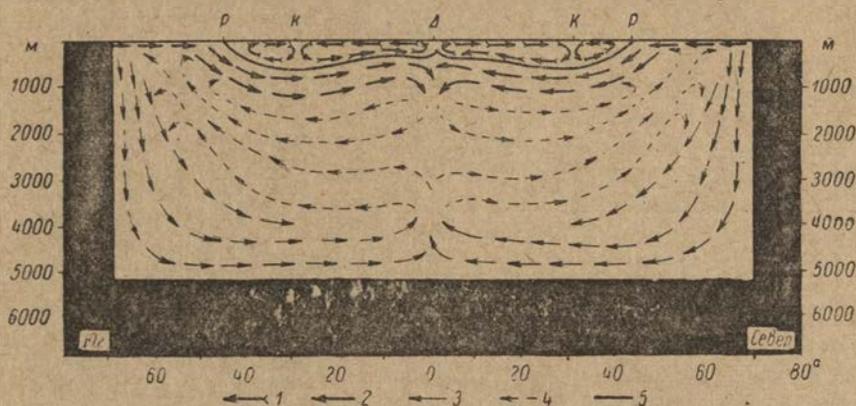


Рис. 90. Схема меридианных компонентов глубинной циркуляции в океане.

1 — циркуляция вод тропосферы; 2 — полярное промежуточное течение стратосферы; 3 — полярное придонное течение стратосферы; 4 — глубинное течение стратосферы; 5 — граница между тропосферой и стратосферой; Р — полярный фронт; К — субтропические конвергентные точки; А — экваториальное противотечение.

зуются и там, где сходятся близко теплые и холодные течения, как, например, Лабрадорское и Гольфштрим около Нью-Фаундленда, или теплое Куро-шио и холодное Ойа-шио около берегов Японии.

Согласно сводке Вюста 1930 г., глубинная вертикальная (по меридианам) циркуляция воды в океанах представляется сейчас, благодаря работам Мерца, Дефанта и Вюста, совершенно иначе, чем думали, согласно вышеуказанной долго господствовавшей теории Ленца об опускании холодной воды у полюсов и подъеме ее у экватора. По Дефанту, схема которого изображена на рис. 90, в океанах по меридианам глубинные воды ни в коем случае не выходят в области экватора прямо на поверхность. Дефант различает в океанах две области, два слоя: поверхностный более теплый и более соленый — океаническую тропосферу, и глубинный холодный и менее соленый — океаническую стратосферу. В каждой области имеется своя циркуляция воды, детали которой изображены на рис. 90. Граница между областями идет по средней годовой изотерме воды в  $10^{\circ}$  и по изогалине в  $34.8-35\text{‰}$ . Биологически очень важна линия Р на рис. 90 — полярный фронт, место соприкосновения вод тропосферы с водами стратосферы, которые ближе к полюсам выходят на поверхность океана.

И в морских и в пресноводных бассейнах большую роль играют так называемые сгоны и нагоны воды, когда под влиянием долго дующего в одном направлении ветра вода от подветренного берега переходит к наветренному, где уровень воды повышается, а у подветренного берега на место ушедшей воды поднимаются нижние ее слои, обычно с другими физико-

химическими свойствами и с другим населением. Такие пункты подъема нижних слоев воды наверх в морях и океанах отмечены на приведенной ниже карте (рис. 128); это будут в Средиземном море — берега Африки, в Атлантическом океане — западные берега Южной Африки, в Великом —

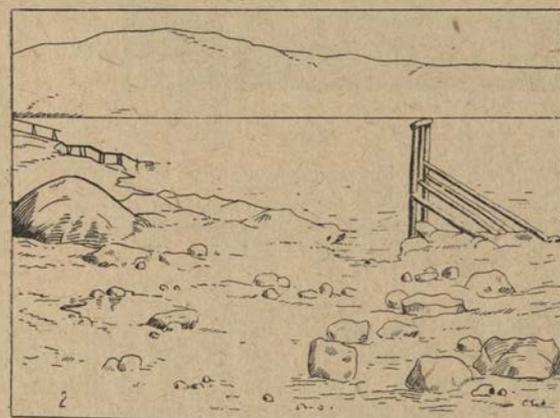
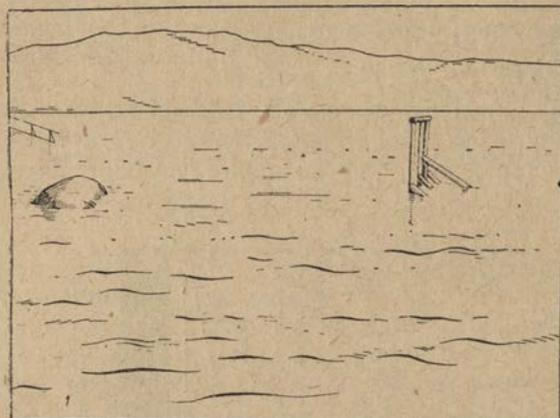


Рис. 91. Прилив (1) и отлив (2) в Кольском заливе. Село Полярное, у Мурманской биологической станции.

0.8—1.2 м в секунду в верхнем течении, максимум при разливе — от 2.35 до 3.20, а у Астрахани в межень она падает до 0.34 м. Движение частиц воды в реках крайне сложно, причем на поперечном разрезе наибольшая скорость имеется не на поверхности, а несколько глубже, а минимальная около дна.

Известно, что волнение по мере увеличения глубины затухает сравнительно очень быстро. Штормовая волна 5 м высотой и 100 м длиной мало ощутима на глубине 100 м и почти угасает на глубине 200 м. Однако на вертикальное послойное распределение температур и других факторов в верхних слоях оно оказывает мощное влияние. На табл. 5 можно видеть, каково было вертикальное распределение температуры и кислорода в Азовском море до наступления бури и каким оно стало после ее окончания.

В отношении температуры вместо анатермии получилась гомотермия; слой воды на глубине 12.5 м, почти лишенной кислорода, получили его в значительном количестве (73.10% насыщения); замор сменился нормальными условиями жизни.

берега Чили, в Индийском — берега Омана в Аравии и др. У нас в Черном море обычны сгоны воды у Южного берега Крыма, поднимающие наверх воду с глубин 25—30 м и более. Волны и прибой, вызываемые ветром, явления прилива и отлива (рис. 91), ночное и сезонное охлаждение и опускание поверхностных слоев воды, — все это обуславливает и в стоячих водоемах движение воды того или иного вида и размаха.

Скорость вышеуказанных движений воды крайне разнообразна; она начинается от самых ничтожных скоростей размера сотых долей миллиметра в секунду у глубинных (на глубине 2000 м) горизонтальных океанических течений и доходит до шести и более метров в секунду у горных потоков, не говоря уже о скорости падения воды в нижней части высоких водопадов. Скорость рек, например 3.42 м в секунду у Рейна около Майнца, не так далека от наибольшей скорости Гольфштрёма—2.8 м; скорость Волги в среднем

Таблица 5

Глубина (в м)	После тихой погоды			После бурной погоды		
	температура	кислород (в куб. см)	в процентах насыщения	температура	кислород (в куб. см)	в процентах насыщения
0	24.96	6.845	120.09	21.76	4.34	73.43
5	24.96	6.55	114.91	21.76	4.32	73.10
10	22.56	1.09	18.41	—	—	—
12.5	21.96	0.0185	0.31	21.76	4.32	73.10

## 2. Роль движения воды в распространении водных организмов

В планктоне рек и ручьев часто встречается большое количество придонных диатомей, как *Navicula*, *Pleurosigma* и др., которые отрываются от дна течением и несутся далее текучей водой, часто далеко вниз по течению на очень большие расстояния. Да и весь планктон рек, включая чисто планктонные формы, почти целиком зависит от тех бассейнов — озер, болот и пр., из которых и через которые данная река вытекает и протекает; каждый приток может вносить в состав планктона основной реки нечто свое. В речном планктоне (потамопланктоне) почти нет специфических, ему одному свойственных форм. Нева имеет типичный озерный планктон; в планктоне Припяти много форм болотного типа. Волга в начале имеет озерный планктон, который она потом на длинном своем пути сильно перерабатывает. Реки, текущие с севера на юг, уносят далеко к югу типичные северные формы; так, в низовьях Волги были найдены *Notholca longispina*, *Bythotrephes* и др. Конечно, эти северные формы спускаются только по самым рекам и дают на картах своего распространения длинные узкие языки к югу. При исследовании реки Салата, притока реки Васюган, впадающей в Обь, было обнаружено, что осенью планктон Салата есть не что иное, как население его донной «биологической» пленки, состоящей из придонных водорослей, червей, коловраток и ракообразных; при солнечном свете эта пленка под влиянием выделяемого водорослями кислорода отделяется от дна и всплывает; волны и течение более или менее разбивают ее, — отсюда и получается планктон реки Салата.

При исследовании распределения моллюска *Physa fontinalis* по ручьям было установлено, что этот моллюск, часто встречающийся в стоячих водоемах, совершенно закономерно живет в ручьях с малым углом падения; в типичных же горных ручьях с большим падением он отсутствует. Не менее классическим примером может служить распределение по ручьям в Западной Европе трех видов планарий: *Planaria alpina*, *Polycelis cornuta* и *Planaria gonosperhala*. Однако здесь зависимость распределения планарий от течения не прямая, а косвенная. Различные виды планарий выносят различную амплитуду температурных колебаний; в верховьях ручьев с наименьшей амплитудой колебаний 10—11° живет *Planaria alpina*; ниже по течению при амплитуде в 14—15° — *Polycelis cornuta* и наконец в нижнем течении — *Planaria gonosperhala*, которая выносит колебание температуры воды в 23—24°.

Особенно яркие примеры роли текучей воды можно привести из области биологического анализа питьевых и сточных вод. Сапробный (гнилостный) микроб *Sphaerotilus* (рис. 98, 7), образующий пушистые налеты на подводных предметах, является одним из типичных показателей органического загрязнения пресных вод. Однако роскошного, видимого на-глаз развития он достигает только при условии текучести загрязненных вод. Из двух каналов,

одинаково загрязненных органическими веществами, *Sphaerotilus* разовьется лишь в том, в котором вода будет течь; в канале со стоячей водой мы этого микроба почти совершенно не найдем. В загрязненном непроточном канале он все же появляется в заметном на-глаз количестве, но лишь у мест впадения в этот канал других каналов даже с более чистой водой, а также у мест впадения свежих ручьев. Это связано не с тем, что развитие его протекает лучше в более чистой воде, а с тем, что в этих условиях усиливается необходимое для него течение хотя бы очень загрязненной воды. Но если не принять во внимание этих свойств *Sphaerotilus*, можно вынести совершенно ложное, обратное заключение о различной степени загрязнения двух вышеуказанных каналов, которые фактически, как показывает химический анализ, загрязнены одинаково. Если мы пустим сточную воду с полей орошения в рыбоводный пруд по наклонному каналу, где вода будет течь

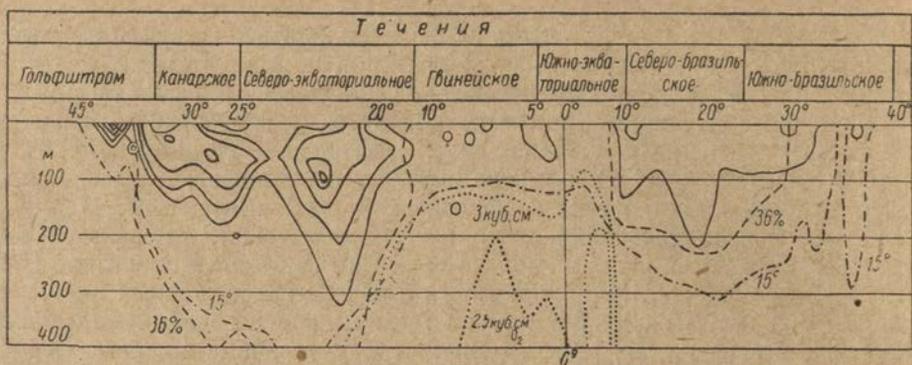


Рис. 92. Плотность распределения (изопланкты) кокколитофоры *Calyptosphaera oblonga* от Ламанша до устьев Лаплаты.

Толщина изопланкт соответствует плотности распределения кокколитофор. Распределение обусловлено соленостью 36‰ (прерывистая линия), температурой 15° (тире-точка-тире) и количеством кислорода более 3 см<sup>3</sup> на 1 л (пунктир).

то разовьется масса *Sphaerotilus*, которые могут сильно мешать прудовому хозяйству; при наличии горизонтального непроточного канала *Sphaerotilus* не появляется.

Личинки малярийного комара и личинки мушек *Simuliidae*, в частности *Simulium columbaczense*, вызывающей своими укусами опухоли и судороги у скота в низовьях Дуная, одинаково живут в воде; но первые предпочитают стоячую, а последние текучую воду. Поэтому для истребления комаров обитаемые ими бассейны надо делать проточными, а для истребления симулиид, наоборот, надо бассейны запруживать, ослабляя скорость течения так, чтобы она была менее 0.3 м в секунду. Такова, как показали опыты, минимальная скорость течения воды, необходимая для существования *Simuliidae*; обуславливается это наличием в воде при такой скорости течения пузырьков воздуха, с помощью которых *Simuliidae* дышат.

Планктон открытого моря тоже в высокой степени зависит от течений. Известно, что отдельные течения имеют своих представителей; и у холодных течений, идущих с севера, почти нет общих видов с формами теплых экваториальных течений. В холодных течениях господствуют диатомеи: *Chaetoceras*, *Synedra* и *Thalassiosira*, а *Coccolithophoridae* встречаются в очень небольших количествах; для теплых, северного и южного, экваториальных течений характерно, наоборот, именно обилие *Coccolithophoridae* и *Peridinea*.

Роль течений в распределении океанического планктона различна, смотря по тому, имеем ли мы дело с круговыми замкнутыми течениями или

с течениями конечными, которые распадаются на своем конце на ряд отдельных веток и приносят или теплую воду в холодные области, как ветви Гольфштрёма (Нордкапское течение) в Баренцово и даже Карское море, или холодную воду в теплые области, как Лабрадорское.

Население распределяется в толще течений не равномерно, а, как видно по прилагаемому поперечному разрезу (рис. 92), имеет плотное ядро, расположенное то ближе к поверхности воды, то ниже; от этого ядра плотность населения (изопланкты) убывает по всем направлениям. Так по крайней



Рис. 93. Карта течений в Баренцовом море.

мере распределяется наннопланктон. Это распределение планктонты сохраняют на протяжении очень длинных путей, и известны случаи совершенно одинакового распределения планктонного населения в двух пунктах течения, отстоящих один от другого на 2 700 км.

Что касается круговых течений, то, например, в северной части Атлантического океана мы имеем большой круговорот воды, круговое течение, образованное Гольфштрёмом, Канарским течением и Северным экваториальным; вода совершает этот круговорот в 16 месяцев. Температура этого круговорота не везде одинакова, и населяющие его организмы подвергаются благодаря течению то одной, то другой температуре. Так, мелкая *Pontosphaera Nuxleyi* из *Coccolithophoridae* процветает при 15—20°, попадая в Северное экваториальное течение, она переходит в среду, более нагретую, именно в температуру около 23°; количество ее при этом сильно уменьшается, и по-

является масса пустых скорлупок; затем она постепенно приучается к высокой температуре; однако при этой температуре никогда не достигает такого расцвета, как в более холодной.

Организмы, подверженные благодаря круговым течениям такой смене разных температур, дают, вероятно, в каждом течении специальные варианты, аналогичные сезонным вариациям (циклomorфозу) пресноводных планктонтов.

С течениями бывают связаны не только мелкие планктонные формы, но и крупные нектонные; так, гигантская акула *Cetorhinus maximus* почти не выходит из большого круговорота Североатлантического течения.



Рис. 94. Карта течений в Норвежском море.

систему многочисленных более мелких циклонических круговоротов (рис. 93). В результате такой системы вод Баренцова моря изливается обратно в северную Атлантику; обмен же водами на север и на восток с остальным Полярным бассейном большого значения не имеет.

Атлантическое течение несет далеко на север более южные формы. Так, тепловодная сифонофора *Physophora hydrostatica* доходит до Лофотенских островов, а в иные годы (например в 1921 г.) встречается и у Новой Земли. Наоборот, Восточноисландское полярное течение приносит арктические виды, как *Seratium arcticum* и *Clione borealis*, к самым берегам Норвегии. Вышеуказанная ветвь Нордкапского течения, огибая Новую землю, приносит тепловодную зеленую водоросль *Halosphaera viridis* даже в Карское море. Вся основная масса трески и пикши у наших берегов Мурмана не является оседлой, а приходит с запада в теплое время года вместе с водой Нордкапского течения и его мурманских ветвей; лишь небольшая часть трески и пикши представляют собой местные оседлые формы. Подобного рода примеров можно привести немало. Клевые полагают даже, что все годовые изменения в составе

Примером конечных течений может служить течение, отходящее от северной части североатлантического круговорота и идущее на северо-восток. Это течение давно известно и носило прежде название норд-остовой ветви Гольфштрёма; теперь оно называется Атлантическим, или Европейским. Основная ветвь его проходит у западных берегов Норвегии, это Норвежское течение, которое дает ветвь к Шпицбергену. Само Норвежское течение между Нордкапом и Медвежьим островом переходит в Нордкапское. Войдя в Баренцево море, атлантические воды, как предполагал еще Ф. Нансен, а затем установлено работами Государственного Океанографического института, обуславливают собой большое циклоническое вращение вод, образующее

циклонических круговоротов

планктона какого-нибудь пункта (например в Скагерраке) происходят благодаря смене течений, приносящих с собой воду, и местного, так сказать, оседлого планктона здесь не существует. Это, однако, оспаривается рядом исследователей (Гран и др.), которые полагают, что в каждом районе, например в Норвежском море, кроме приносимых течениями форм имеется и свое сообщество планктонтов, развитие, смена и процветание которых в данном месте зависят от ряда местных факторов, в том числе и от «непрямого» в данном случае действия течений. Благодаря этим течениям в Норвежском море могут жить постоянно и южные и северные формы; благодаря тем же течениям в Норвежском море лето длиннее там, где господствуют теплые течения, и короче, где господствуют холодные. Под «прямым» действием течений можно понимать фактический перенос планктонных форм из одной области в другую и передвижение границ между областями в силу временного усиления того или иного течения. В южной части Норвежского моря, расположенной к северу от вышеуказанного большого круговорота, имеется малый круговорот (тоже с разными температурами), с которым связана жизнь *Calanus finmarchicus* (рис. 94). Весной среди массы планктонных диатомей у Фарёвских и Шетландских островов появляются в большом количестве половозрелые *Calanus finmarchicus* с яйцами; вылупившиеся из яиц личинки уносятся Норвежским течением к северу и растут, причем количество старых поколений все уменьшается, и они отмирают; на высоте Ян-Майена часть Норвежского течения поворачивает на запад, а затем от Ян-Майена на юго-запад, причем вода становится более холодной. В этих частях течения молодые особи вырастают и перезимовывают, вероятно, в глубине. Весной под влиянием теплой воды Норвежского течения они становятся половозрелыми, и потомство начинает новый круговорот.

Если течения по своей температуре и плотности не отличаются сильно от прилегающих к ним частей моря, что имеет место, например, в Индийском океане, то и население течений, как это хорошо изучено для растительного планктона, не представляет никаких особенностей, и вся область (Индийский океан) является в этом отношении единой.

Многие прибрежные планктонные водоросли имеют споры и цисты, падающие на дно. Эти неритические водоросли живут поэтому нормально только в мелкой воде у берегов. Однако благодаря течениям они заносятся далеко в открытое море, часто за 200—300 миль от их родины. Диатомея *Biddulphia mobilensis*, являющаяся литоральным видом, течением реки Амазонки вносится в Атлантику, где обнаруживается даже у Азорских островов (на расстоянии более 4000 км). Гвинейское течение, идущее на восток вдоль берегов Гвинеи, богато неритическими формами. Напротив, Канарское течение, идущее к берегам с открытого океана, ими бедно. По примеси неритических форм к планктону открытого моря часто бывает возможно за-долго предсказывать близость земли.

### 3. Роль движения воды в распределении пищевых веществ

Всякого рода движения воды, как то вертикальные и горизонтальные течения, волны и прибой и пр., играют весьма существенную роль не только в распределении животных и растений, но, что еще важнее, в распределении основных пищевых веществ, необходимых растениям, а через них и животным.

Текучая вода является мощным растворителем; реки приносят в море громадное количество солей и газов, их ежегодное поступление выражается приблизительно цифрами, приведенными на следующей странице.

К этому надо прибавить еще принос органического вещества, которое в солевом составе речной воды составляет около 11%. Как увидим ниже (в главе о солях), без ежегодного приноса этих веществ реками морские

\*

	Приносится еже- годно реками метр. тонн $\times 10^3$	Находится в океане метр. тонн $\times 10^{12}$
CO <sub>2</sub> . . . . .	961 370	95.6
SO <sub>4</sub> . . . . .	332 030	3 553.0
Cl . . . . .	155 350	25 538.0
Br . . . . .		86.8
NO <sub>3</sub> . . . . .	24 614	
Na . . . . .	258 357	14 130.0
K . . . . .	57 982	510.8
Ca . . . . .	557 670	552.8
Mg . . . . .	93 264	1 721.0
R <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	75 213	
SiO <sub>2</sub> . . . . .	319 170	
Всего . . . . .	2 735 000 $\times 10^3$	46 188.0 $\times 10^{12}$

организмы в их современном виде не могли бы существовать. Поэтому те районы мирового океана, где приток речной воды слаб, при прочих равных условиях являются наиболее слабо населенными; так, например, бедностью своей жизни отличается восточная часть Тихого океана с наименьшим притоком пресных вод с западных берегов Америки, где совершенно не имеется значительных рек. Напротив, богата жизнью атлантическая область, которая при сравнительно небольшой поверхности в 103 млн. км<sup>2</sup> (вместе с Арктикой) получает сток рек с 51% всей земной поверхности.

Работами в Северном море установлено, что планктонные растения, населяющие верхние слои воды, испытывают недостаток в азотистых и фосфорных соединениях, которые в этих слоях воды находятся в минимуме. Значительные количества нитратов и фосфатов, а также и углекислоты образуются на дне бассейнов вследствие отмирания и гниения животных и растений. Эти столь нужные растениям вещества достигают более поверхностных слоев, где их только и могут утилизировать растения, преимущественно лишь путем восходящих токов и течений или перемешивания воды бурями.

Точными наблюдениями установлено, что в Кильской бухте осенний максимум планктона образуется в одни годы преимущественно диатомеями, в другие — перидинеями, особенно родом *Ceratium*. Диатомеи требуют большего количества питательных веществ, чем перидинеи; поэтому в те годы, когда дуют сильные западные и юго-западные ветры, которые для Кильской бухты являются сгонными и, следовательно, поднимающими нижние, богатые питательными веществами слои воды, процветают диатомеи; в годы господства северных и восточных нагонных ветров процветают перидинеи.

По той же причине богаты растениями, а через них и животными, указанные в начале этой главы области мирового океана, где имеются подъемы придонных слоев, а также те области, где вообще существует сильная вертикальная циркуляция и сильное перемешивание слоев. Всякого рода перемешивание легче совершается в более мелких местах. Отсюда общее богатство жизнью прибрежной полосы сравнительно с глубинными областями и особое богатство рыбой так называемых банок — Доггер-банка в Северном море, Ньюфаундлендская — у берегов Северной Америки, где происходит еще столкновение холодных вод Лабрадорского течения с теплыми водами Гольфштрёма (рис. 95), Лофотены и наше Мурманское мелководие (Канинские банки). Все рыбные богатства Каспия относятся к глубинам не более 50, в крайнем случае 100 м.

Сардиночные промыслы у берегов Алжира, богатые рыбные промыслы у берегов Омана в Аравии, богатые водной жизнью берега Чили с их гигантскими отложениями гуано — громадными, до 30 м толщиной, скоплениями испражнений морских птиц, питающихся морской фауной, — водяные леса

громadных водорослей *Macrocystis* у западных берегов Патагонии и т. д., — все это обилие обязано своим происхождением подъему нижних вод, имеющему место в этих районах и описанному в начале настоящей главы.

Богатые рыбные промыслы имеются и в области столкновения теплых и холодных течений, как, например, у Ньюфаундленда и у берегов Японии. Масса рыбы и богатое водное население рыбной бухты (Фишбай) на западном берегу Южной Африки под 17° южной широты объясняется подходом с юга холодных вод Бенгуэльского течения. При столкновении холодных и

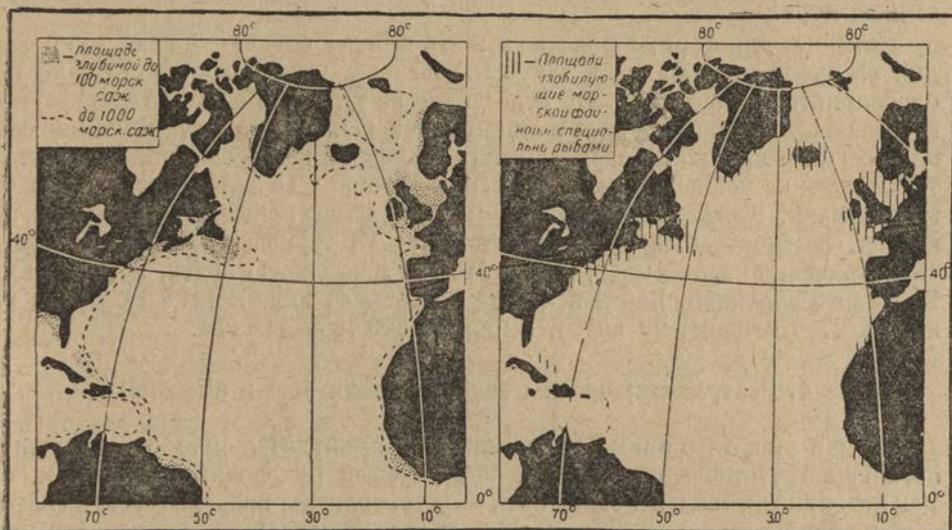


Рис. 95. Распределение наиболее богатых промыслов в Атлантическом океане в районах глубин до 100 м.

теплых вод часть населения, конечно, погибает; зато виды, оставшиеся и специально приспособленные к жизни в таких условиях, получают возможность богатого развития в удобренной воде.

Одним из доказательств отмирания может служить нахождение в таких районах на дне массовых скоплений раковин планктонных корненожек.

При вертикальной циркуляции имеются не только восходящие токи, поднимающие вверх удобренные слои воды, но и нисходящие; роль нисходящих токов тоже крайне важна, поскольку они несут в глубину слои поверхностной воды, богатые кислородом, полученным из атмосферы или выделенным планктонными и другими растениями. В большие глубины мирового океана кислород доставляется холодными нисходящими токами воды, идущими с обоих полюсов; где нет нисходящих токов, там или наступает обеднение водной жизни, как в некоторых глубинных районах восточной части Средиземного моря, или даже появляется так называемое сероводородное брожение, как в глубинах Черного и Каспийского морей.

Таким образом, движение воды, благодаря которому осуществляется перенос основных питательных веществ и кислорода, играет существенную роль в развитии водной жизни. Там, где нет движения или где оно слабо, интенсивность жизни значительно падает даже и в поверхностных слоях; так происходит, например, в Саргассовом море, — спокойной, без определенных течений, так называемой галостатической области внутри большого круговорота северной части Атлантического океана. Саргассово море получило, как известно, свое название по массе плавающих в нем оторван-

ных ветвей прибрежной водоросли *Sargassum bacciferum*; это скопление водорослей было открыто Колумбом во время его первого плавания. Планктон, а также и все остальное население Саргассова моря отличаются своей бедностью. На ветках саргассума ютится специфическая фауна, состоящая частью из прикрепленных (16 видов), частью из свободных форм литорального происхождения (рыб *Antennarius*, крабов *Planes* и креветок). Хотя Саргассово море и не имеет земных берегов, а замкнуто только круговым течением, оно по ряду биологических особенностей сходно с водоемами, имеющими замкнутые земные берега, как, например, изолированное Средиземное море.

Конечно, для форм, привыкших жить в более спокойной воде, например для озерных, пребывание в текучей воде рек, говоря вообще, не является благоприятным фактором. Это ясно видно из того, что одни и те же формы, встречаясь в небольшом количестве в самой реке, одновременно развиваются массами в лежащих рядом с рекой и хорошо с ней соединенных заливах; такое явление наблюдается, например, в Печоре и ее заливах, так называемых курьях. Количество видов рыб значительно уменьшается вверх по течению, где скорость течения увеличивается. В верховьях Рейна на высоте 1900 м живет только 3 вида; на высоте 700 м — уже 11 видов, а в низовьях Рейна, в Голландии, почти в 4 раза более — 41 вид. В реке Колорадо на высоте 2750 м живет 13 видов, а ниже 1 500 м — 44 вида.

#### 4. Реотропизм; органы боковой линии рыб и амфибий

Термин реотропизм обозначает принудительную ориентировку организмов в отношении текучей воды. Целый ряд водных животных, — как подвижных, так и неподвижных, — устанавливает продольную ось своего тела по направлению течения, причем голова может быть направлена или против течения — положительный реотропизм, или обратно, по течению — отрицательный реотропизм. Положительно реотропическими являются планарии, многие личинки ручейников, особенно строящие свои домики из песчинок; они часто массами укрепляют свои домики сплошной стеной и все одинаково в одну сторону, навстречу течению. Личинка мухи *Simulium* прикрепляется своим задним концом, и течение наклоняет ее передний конец вниз по течению; так же прикреплены и туфлеобразные домики их куколок; многие рыбы устанавливаются и движутся преимущественно вверх против течения, особенно, например, лососевые.

Только рыбы и личинки амфибий и взрослые амфибии, не покидающие воды (*Perennibranchiata*), снабжены хорошо развитыми органами боковой линии, названными так потому, что у рыб их наружные отверстия образуют ясную линию, идущую по бокам тела справа и слева от головы к хвосту. Боковые органы рыб в простейшем случае представляют собой свободные чувствующие бугорки, более или менее погруженные в эпидермис. Дальнейшее усложнение состоит в том, что бугорки погружаются в общий открытый эпидермический канал, как, например, у химер; у других рыб канал замыкается, заполняется слизью и открывается наружу через посредство пор или трубочек; наконец канал может переместиться в глубокие слои кожи (*corium*), и тогда он пронизывает чешуи боковой линии и покровные кости черепа.

По всей видимости, у речных организмов эти органы существуют для того, чтобы воспринимать направление и давление текучей воды, будет ли это течение самой реки или волны или отраженные течения от подводных предметов. Боковые органы у морских костистых рыб и селажий оказались, однако, нечувствительными к течению и давлению воды, а также и к звуковым волнам, но очень восприимчивыми к волнам, производимым ветром и

падающими на воду предметами; и то и другое (в условиях опыта) заставляло рыб уходить в более глубокие слои воды; отсюда делается общий вывод, что органы боковой линии служат для восприятия редких волн малой частоты колебания (6 волн в секунду).

Интересно, что у личинок саламандр при переходе их на сушу чувствительные клетки боковых органов более или менее редуцируются, а затем восстанавливаются опять, когда взрослая саламандра снова входит в воду для размножения. У головастика лягушек при их превращении во взрослую особь, много времени проводящую на суше, чувствительные и опорные клетки боковых органов сбрасываются и заменяются ороговелыми эпидермическими клетками; все эти факты доказывают неразрывную и глубокую связь боковых органов именно с водным образом жизни.

### 5. Приспособление подвижных и неподвижных животных и растений к движению воды

Приспособление водных организмов к условиям жизни в текучей воде и в области прибоя идет двумя путями. Первый путь — сопротивление движущим силам воды: у организмов вырабатывается такая форма тела, и они сами так крепки и так крепко держатся на месте, что движущие силы воды оказываются как бы совершенно бессильными перед организмом, — они не могут ни убить его, ни сдвинуть, ни оторвать от места; игралищем волн и течений такие организмы ни в каком отношении не служат. Другим путем шли организмы, тоже крепко устроенные и сильно прикрепленные, но которые, так сказать, отдают свое тело на волю волн и течений, — это сидячие водоросли; они извиваются вместе с течением и бьются вместе с прибойной волной.

#### Организмы, сопротивляющиеся течению

Эволюция организмов, приспособлявшихся первым путем, привела к уплощению тела самых разнообразных животных и растений. Вся так называемая реофильная (т. е. «любящая» течение) фауна рек и ручьев (рис. 96), несмотря на все разнообразие своего родового и видового состава из губок, мшанок, планарий, однодневок, веснянок, ручейников, клещей и т. д., оказывается в значительной степени сплюснутой от спины к брюху, в спинно-брюшном (дорзо-вентральном) направлении. Сплюснутость заходит иногда так далеко, что про целый ряд форм, как, например, про клопа *Aphelochirus*, поденку *Prosopistoma* и других, трудно бывает сказать сразу, к какому отряду животных они относятся, так сильно изменился их облик сравнительно с обычным обликом их сородичей. Действительно, уже в силу одного того обстоятельства, что скорость текучей воды у самого дна значительно уменьшается, теоретически доходя до нуля, придонные животные, конечно, тем менее будут сноситься течением, чем ниже будет их тело. Можно привести еще и такое доказательство.

Изобразим величиной  $d$  силу давления текучей воды на единицу поверхности более пологой и более крутой стенки тела животного (рис. 96, 1). Эту силу мы можем разложить на две: на вертикальную —  $a$ , придавливающую организм, и на горизонтальную —  $b$ , его сносящую в направлении течения и для него, следовательно, крайне невыгодную. Разложение показывает, что чем положе стенка организма, тем менее будет сносящая и тем более придавливающая сила; и то и другое наиболее выгодно для реофильного организма. Кроме вышеупомянутых *Aphelochirus* и *Prosopistoma*, типично сплюснутыми организмами текучей воды являются однодневки

*Ereorus* и *Ecdyurus volitans*: у последней сильно сплюснуты и конечности, отороченные еще волосками. Реофильные поденки и веснянки двигаются, не приподнимая своего тела над опорой, чтобы не быть снесенными; своим

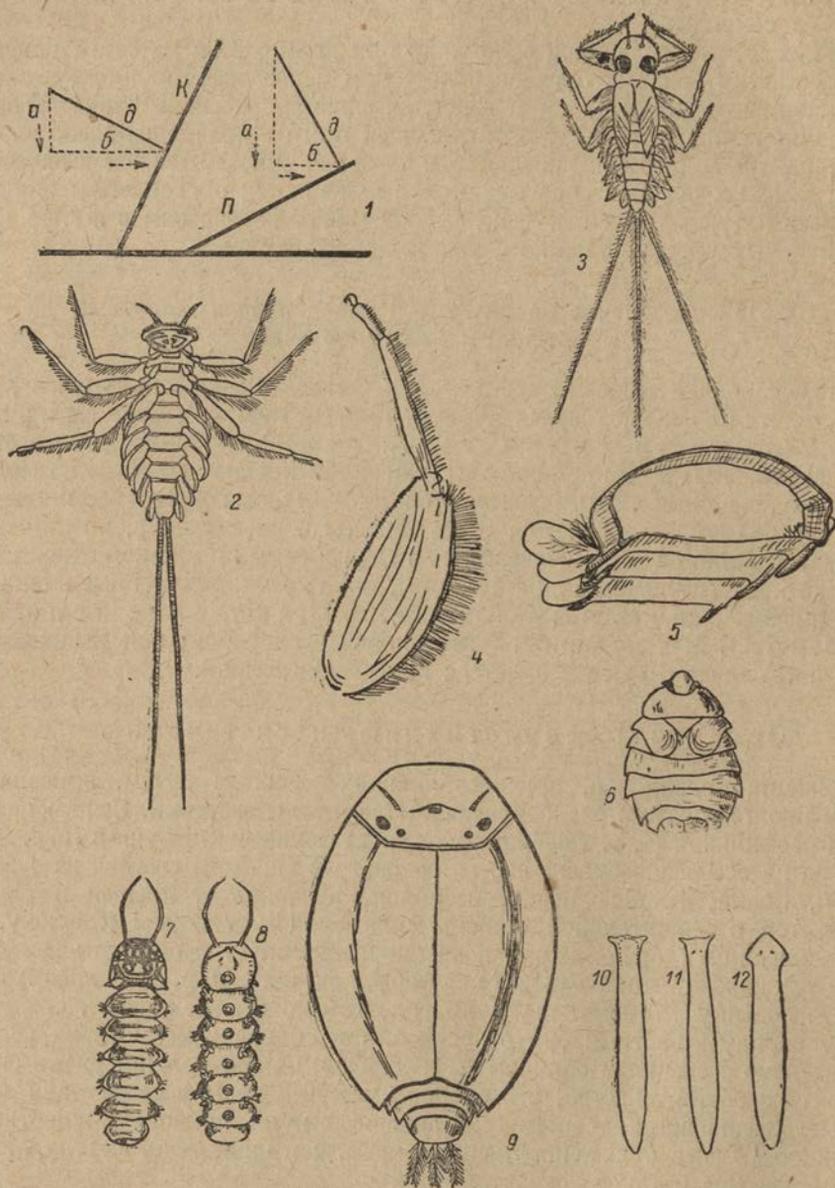


Рис. 96. Сопротивление организмов течению воды.

1 — разложение силы давления текущей воды на тело с крутой поверхностью (*К*) и с более пологой (*П*); 2 — личинка *Ereorus* (Ephemeroidea) с брюшной стороны; 3 — личинка *Ecdyurus volitans* (Ephemeroidea); 4 — задняя нога личинки *Ecdyurus*; 5 — три кольца брюшка личинки *Ecdyurus*; 6 — *Arheochirus* (Rhynchota); 7 и 8 — личинка *Liponeura brevisrostris* (Diptera) (7 — со спины, 8 — с брюха); 9 — *Prosopistoma foliaceum* (Ephemeroidea); 10, 11 и 12 — планарии горных ручьев (10 — *Polycelis cornuta*, 11 — *P. varia alpina*, 12 — *Planaria gonoccephala*).

поведением они напоминают крабов прибойной зоны. У многих реофильных организмов нижняя поверхность тела является совершенно плоской, прилегающей к субстрату, чтобы увеличить трение и ослабить снос. При том же

объеме само дорзо-вентральное сплющивание вызывает расширение основания, которое еще увеличивается специальными приспособлениями; такими приспособлениями можно считать длинные хвостовые нити однодневок и веснянок; у поденки *Rhitrogena* первая пара жаберных листочков сходитя на брюхе, образуя своеобразную трущуюся пластинку, которая при всех движениях личинки остается в соприкосновении с субстратом. Во избежание подмывания и уноса края тела многих форм снабжены специальными утолщениями, валиками и загибами или заменяющими их рядами волосков и щетинок, что хорошо видно, например, на брюшной стороне у однодневки *Ecdyurus* (рис. 96), на личинке жука *Helmis* и у пиявки *Glossosiphonia*. У пиявок и даже личинок мухи *Liponeura* функционируют форменные присоски, позволяющие им держаться и не быть снесенными течением. Личинка *Liponeura* имеет облик водяного ослика и кажется разделенной на 6 сегментов; по середине каждого сегмента с брюшной стороны помещается присоска с радиальными и круглыми концентрическими мышцами. Кроме присоски, на каждом из таких сегментов по бокам, справа и слева, имеется по два хитинизированных когтевидных выроста. Подобные коготки, шипы, крючки и пр. имеются у многих водных клещей (например у *Aturus*), у личинок и взрослых жуков. Очень сильно присасывается своей ногой типичный для текучей воды моллюск *Ancylus*. Замечательна конвергенция его раковины с домиком ручейника *Thremma gallicum*. Типичные для текучей воды моллюски вообще имеют широкое отверстие раковины, как *Limnaea ovata* или *Theodoxus fluviatilis*. Многие организмы текучих вод строят себе подвижные или неподвижные домики, как ручейники и хирономусы. К подвижным домикам часто для тяжести прикрепляются камешки, как у *Goëra*, или своего рода тормоза, как у ручейников *Drusus*, или весь домик получает вид очень слабо-выпуклого щита, как у ручейника *Molanna*. На рис. 97 даны поперечные разрезы домиков *Goëra*, *Molanna*, стрекозы *Gomphus* и однодневки *Heptagenia*.

Многие реофилы очень мелки по сравнению с их родичами из стоячей воды. Особенно мелки водные клещи; они имеют длину от 0,3 до 1 мм против 2—8 мм в стоячих водах. Хороших пловцов, кроме некоторых рыб, в текучей воде почти не имеется, а многие реофилы даже теряют плавательные приспособления; реофильные клещи лишены плавательных волосков на ножках (рис. 97, 13). При наличии присосок и коготков движение у реофильных форм очень медленное; яйцевые же стадии — коконы пиявок и яйцевые капсулы планарий — неподвижны. Неподвижно прикрепляются и куколки мух и ручейников. На рис. 97, 6 изображена масса домиков ручейников на дне ручья.

Ряд примеров показывает, что наружный облик одного и того же организма в сильнейшей мере зависит от того, живет ли этот организм в подвижной или неподвижной воде. В первом случае он всегда становится низким, плоским и без ветвлений. На рис. 97, 17—18 изображена в разных условиях жизни губка *Spongilla lacustris*, а на рис. 97, 19—21 коралл *Montipora*.

Крайнюю степень уплощения представляют собой многие водоросли текучих и прибойных вод, имеющие вид корок, как *Lithoderma fontanum* (Phaeophyceae) в пресных водах (рис. 98, 14) или определенные виды *Lithothamnion* (Rhodophyceae) в морских (рис. 98, 15). Замечательна форма прибойной водоросли *Corallopsis oruntia* (рис. 98, 13).

Типичная для проточных вод личинка мушки *Simulium* (*Melusina*), массами покрывающая подводные предметы, даже при наличии самых сильных течений прикрепляется венчиком к крючкам, который находится на заднем конце ее тела (рис. 97, 1, 2, 3, 4). Однако само тело *Simulium* спускается по течению, и таким образом *Simulium* представляет собой как бы

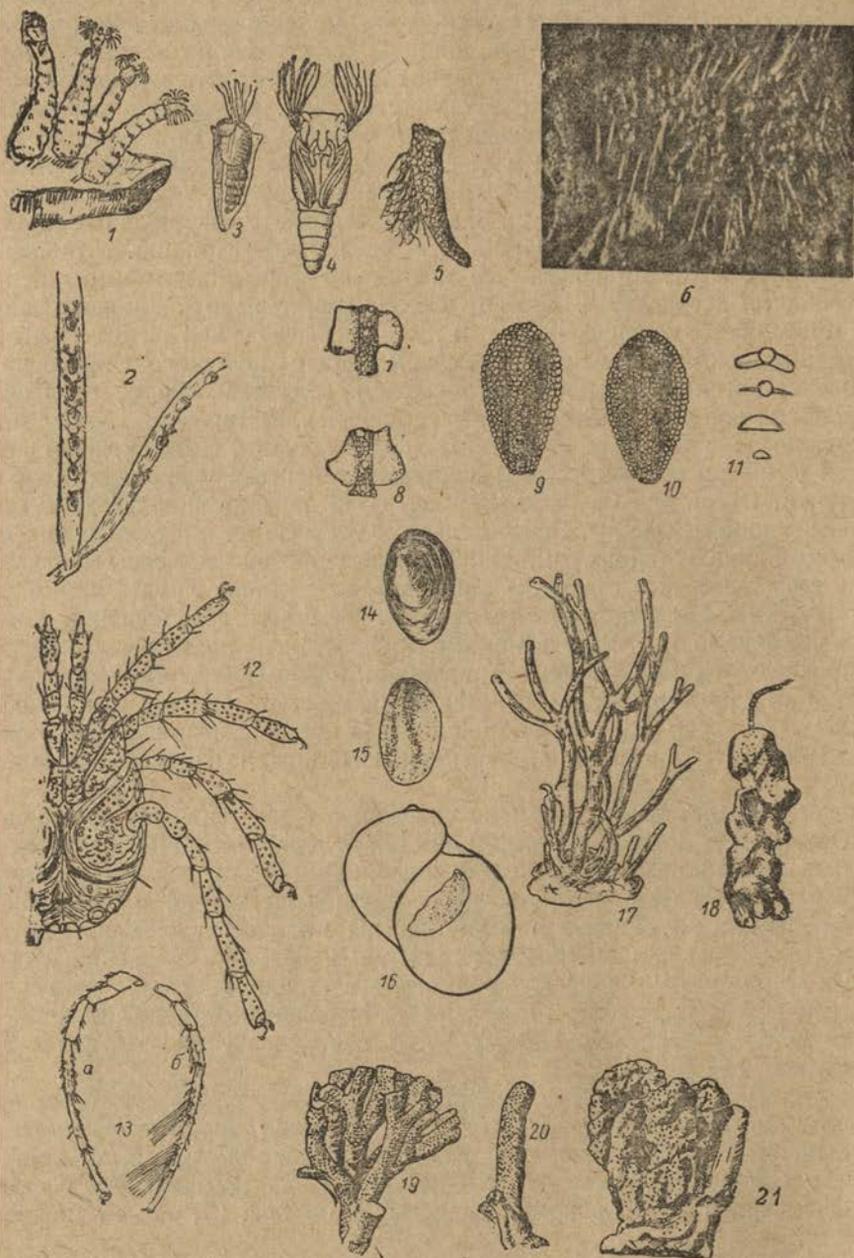


Рис. 97. Сопrotивление организмов течению воды.

1, 2, 3, 4 — *Simulium* (Diptera) (1 — личинки, прикрепленные к камню крючками; 2 — куколки *Prosimulium columbaczense* на водном растении; 3 — куколка *Simulium* сбоку, 4 — она же с брюха); 5 — домик *Drusus* (Trichoptera) с тормозным приспособлением; 6 — домики Trichoptera на дне ручья; 7 и 8 — утяжеленные домики *Goëra pilosa*; 9 и 10 — домики *Molanna angustata* (9 — сверху, 10 — снизу); 11 — поперечные разрезы, показывающие утолщение тела у ручейников *Goëra* (верхний) и *Molanna* (второй сверху), стрекозы *Gomphus* (третий сверху) и однодневки *Heptagenia* (нижний); 12 — *Aturus scaber* (Hydracarinae); 13 — нога 4-й пары ручейкового клеща *Lebertia complexa* (а) и прудового *Lebertia insignis* (б); 14 — раковина *Ancylus fluviatilis*; 15 — домик ручейника *Thremma gallicum* Клар. (ср. с 14); 16 — раковина *Theodoxus fluviatilis*; 17 и 18 — *Spongilla lacustris* (17 — в стоячей воде, 18 — при сильном течении); 19, 20, 21 — коралл *Montipora* (19 — в спокойных водах на небольшой глубине; 20 — в спокойных водах с глубиной; 21 — в водах с сильным движением).



Рис. 98. Приспособление растений к движению воды.

1 — *Sphaerotilus natans*, наиболее важная бактерия сточных вод; 2 — *Draparnaldia glomerata* (Chlorophyceae); 3 — *Corallina* sp.; 4 — то же (а — членики, б — сочленения); 5 — *Lessonia fuscensius*; 6 — *Nemalion multifidum*; 7 — *Alaria oblonga*; 8 — *Nereocystis lütkeana*; 9 — *Fontinalis antipyretica*; 10 — *Nasturtium officinale*; 11 — *Berula angustifolia*; 12 — *Agarum turneri*; 13 — *Corallopsis opuntia*; 14 — *Lithoderma fontanum*; 15 — *Lithothamnion* sp.

переход к таким организмам, тело которых специально приспособлено к тому, чтобы извиваться и биться вместе с течением и прибоем.

### Организмы, тело которых извивается и бьется вместе с течением и прибоем

К организмам, пошедшим этим вторым путем приспособления к течению и прибою, относится целый ряд водорослей, которых можно разбить на определенные морфологические группы.

Типичными являются длинные нитевидные водоросли, мало или вовсе не ветвящиеся, как *Scytosiphon*, *Nemalion*, *Himanthalia* и др.; по форме тела неаполитанские рыбаки называют их «червяками». Центральная часть тела *Nemalion* (рис. 98, б) устроена наподобие канатов из нитей, закрученных одна около другой или переплетающихся друг с другом.

Своего рода приближением к червеобразной форме являются загнутые и даже свернутые края листьев у ряда ручьевых цветковых растений, как *Berula* и *Nasturtium* (рис. 98, 10 и 11).

Следующей очень распространенной группой являются водоросли, имеющие форму кустиков и деревьев. Сюда относятся, например в области пресных вод, гнилостная бактерия *Sphaerotilus natans* (рис. 98, 1), о которой уже шла речь выше, и олигосапробная ручьевая зеленая водоросль *Draparnaldia glomerata* (рис. 98, 2). Типичным является и водный мох *Fontinalis antipyretica* (рис. 98, 9). В море кустовидную форму имеют разные виды *Poly-siphonia*, *Callithamnion*, затем *Fucus*, *Cystosira*, *Sargassum* и пр. Ветвящимся и пропитанным известью водорослям, как *Corallina* (рис. 98, 3, 4), казалось бы, не у места жить в области прибоя, где многие из них фактически процветают; дело объясняется, однако, тем, что *Corallina* составлена из отдельных небольших пропитанных известью члеников, которые соединяются друг с другом подвижно своего рода связкой из длинных необизвествленных клеток, что и обуславливает известное отсутствие ломкости у *Corallina* и дает ей возможность жить в области даже очень сильного прибоя.

К этой же группе водорослей относятся и пальмовидные формы, как *Lesonina* (рис. 98, 5), достигающие 3—4 м высоты; они приспособлены к прибою и течениям так же, как пальмы к борьбе с ветром. Формы листовидные в общем являются приспособленными к возможно лучшему использованию света (фотоморфозы). Если они встречаются в более прибойной зоне, то или имеют небольшие размеры, или рассеченную форму, или являются продырявленными, как *Agarum turneri* (рис. 98, 7, 8, 12). Листовидная, хотя и узкая, *Alaria* имеет крепкую срединную жилку, на которой края ее листа в прибое свешиваются с двух сторон, как бельё на веревке. Необычайно своеобразна форма *Nereocystis lütkeana*. Это полное воспроизведение морских предостерегательных буюв, состоящих из якоря и идущего от него троса к плавательной бочке. Тросовидный стебель гигантской *Nereocystis* прикрепляется ко дну бассейна типичными для водорослей своеобразными когтями; другой конец стебля имеет плавательный пузырь (буюк), на котором уже и держатся более или менее лентовидные листья этой водоросли.

Сходное строение, но с плавательным пузырем при основании каждого листа, имеет и самая знаменитая из всех водорослей *Macrocystis pyrifera*, играющая в США промысловую роль; длина ее основного стебля 30—60 м, но доходит до 200 и даже 300 м. Идущие вдоль него на сравнительно близких расстояниях листья имеют около 1.5 м в длину и около 19 см в ширину, но диаметр основного стебля совершенно незначителен — 5—11 мм; тем не менее листья этой водоросли, которые стелются около самой поверхности воды, выдерживают очень сильные бури и в определенных условиях служат своего рода волнорезами.

## ГЛАВА ПЯТАЯ

### ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ И РАСТВОРЕННЫХ В ВОДЕ СОЛЕЙ

#### I. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СИСТЕМА ВОДНЫХ БАССЕЙНОВ И ИХ НАСЕЛЕНИЯ В СВЯЗИ С СОЛЕННОСТЬЮ

##### 1. Общий очерк состава населения пресноводных и морских бассейнов

Вся основная масса водных бассейнов в отношении солёности распределяется на две основные группы: на пресноводные и на морские водоёмы с соответствующей пресноводной и морской фауной и флорой. Не касаясь пока переходных и других типов бассейнов по солёности и их солевых границ, о чем речь будет идти ниже, мы дадим здесь только краткий и суммарный очерк состава населения пресноводных и морских бассейнов и его распределения.

Если мы обратимся к растениям, то увидим, что основные массовые заросли в пресноводных бассейнах образуются высшими цветковыми растениями (осоки, камыши, кувшинки, рдесты и т. д.), между тем как в морях и океанах высшая растительность развита слабо, и их литораль и сублитораль, особенно в области скал, покрыты почти сплошным ковром преимущественно бурых водорослей Phaeophyceae: *Fucus*, *Cystosira*, *Laminaria*, *Lessonia*, *Macrocystis*.

В пресной воде массовые скопления водорослей (кустов *Cladophora* и ватных комков *Spirogyra*) — сравнительно нечастое явление; наоборот, в море кроме некоторых районов редко встречаются луга однодольных морских трав *Zostera*, *Posidonia*, *Cymodocea*, *Halophila* и других *Helobiae*.

Зеленые водоросли (*Chlorophyceae*) свойственны преимущественно пресным водам, а бурые и красные (*Florideae*) — преимущественно морю.

Конечно, нельзя сказать, что зеленые водоросли исключительно пресноводные, а бурые и красные — исключительно морские организмы, поскольку имеется и ряд форм зеленых (*Ulva*, *Monostroma*, многие *Siphonaeae*), живущих в море, и ряд красных (*Batrachospermum*, *Lemanea*), живущих в пресной воде. Из массы бурых водорослей в пресной воде пока найдены только три рода, в том числе *Lithodermis*. Поэтому основное массовое распределение этих классов водорослей в отношении солёности остается именно таким, какое было указано выше. Диатомовые водоросли представлены, повидимому, одинаково богато как в пресной, так и в морской воде.

Что касается водных животных, то среди них имеются очень крупные систематические единицы, целые типы, классы и отряды, которые все или в основной массе своих представителей живут исключительно в море и совершенно не встречаются и не могут жить в пресной воде. Из типов таковыми будут: все иглокожие и оболочники, из подтипов *Acrania* (*Amphioxus*), ни один вид которых не встречается в пресной воде. Из классов сюда

относится вся основная масса губок, гидромедуз, все сифонофоры, сцифомедузы и коралловые полипы; немертины, щетинкочелюстные, все гефиреи (подкласс) из червей, далее кишечножаберные, масса мшанок и плеченогие; из членистоногих основная масса ракообразных Thoracostraca; из моллюсков все Amphineura (включая Solenogastres) и головоногие; из рыб — подкласс хрящевых рыб Selachii — основная масса всех акул и скатов. Из отрядов ограничены морем радиолярии, голожаберные, крылоногие и килевоногие моллюски и основная масса щетинконогих червей.

В пресной воде мы имеем совершенно другую картину. Из более крупных систематических групп исключительно пресной воде свойственен только подкласс двоякодышащих современных рыб и класс амфибий; основная масса подклассов пиявок и малощетинковых червей ограничена тоже пресной водой; затем идут уже более мелкие систематические группы, характерные для пресноводных водоемов: отряд солнечников, подотряд мшанок Phylactolemata (из Ectoprocta), отряд жаброногих раков, особенно ветвистоусых, почти все водные насекомые и паукообразные, не имеющие, однако, ни одного целого отряда, свойственного пресной воде, а только большое количество семейств и родов; в море водные насекомые почти совершенно отсутствуют; из моллюсков специально пресноводными семействами являются Najadae — Unio и Anodonta (из двустворчатых) и Limnaeidae из легочных; из рыб в порядке убывающего количества видов — семейства Cyprinidae, Siluridae, затем Characinidae, играющие роль карповых в тропической Америке, Chromidae и др.

Причина столь большого отличия в населении морских и пресных вод кроется несомненно в различной солености этих бассейнов. Для многих из вышеуказанных организмов среда противоположной солености является прямо ядом; так, морские Gammarus из бухты Сан-Франциско, непосредственно перенесенные в пресную воду, умирают в ней через полчаса при прочих равных условиях; обратно, пресноводные Entomostraca не выдерживают в морской воде более часа, гидра гибнет через 1 минуту, и т. д.

Только сравнительно небольшое количество организмов способно выносить сильное колебание солености окружающей среды.

Одной из особенностей пресноводных организмов вообще является широкое географическое распространение, свойственное многим из них. Так, при исследовании восточной Африки из 36 видов и разновидностей корненожек новых, сравнительно с европейскими, оказалось только три; там же из 213 видов коловраток — только 21 эндемический вид. Обычная пресноводная губка Ephydatia fluviatilis живет в Европе, Северной Америке, Южной Африке, Австралии и в водах Малайского архипелага. Всюду по земному шару можно найти роды и даже виды пресноводных моллюсков, как Limnaea stagnalis, Planorbis, Unio и др. Широким распространением пользуются роды ракообразных Daphnia, Bosmina. Многие роды пресноводных насекомых, например Dytiscus, Colymbetes и др., были найдены в трех и более частях света. Один жук Eumeces sticticus из Dytiscidae живет даже во всех пяти частях света. Карповые рыбы (Cyprinidae) встречаются в водах всей Палеарктики.

Можно думать, что такими универсальными родами являются те, которые уже давно перешли от морского к пресноводному образу жизни. Многие из них, как рыбы сем. Cyprinidae, Characinidae, Siluridae и др., в современных морях уже не имеют ближайших родичей.

Число региональных, областных пресноводных организмов уступает числу космополитов. В качестве примера региональных гидробионтов можно указать роды ракообразных Diaptomus и Heteroscore. Зато нас положительно изумляет необычайная масса рассеянных по пресным водам

вариаций, форм и морф, вообще систематических единиц ниже вида. В Европе имеется всего несколько видов *Anodonta*, а вариантов, локальных форм описано в одной Франции более двухсот.

Существует интересная попытка Г. Моделля систематизировать все бесконечное разнообразие вариаций, которые дают в Средней Европе двусторчатые *Unionidae*. Он различает только 6 основных видов: *Margaritana margaritifera*, *Unio tumidus*, *U. pictorum*, *U. crassus*, *Anodonta cygnea* и *A. complanata*. Каждый из этих основных видов дает 4 ряда вариаций, которые Модельль обозначает, как: *var. typica* — типичная форма, *var. crassa* — из текущих вод, *var. archaica* — из бассейнов в изверженных породах и *var. tenuis* — из медленно текущих и стоячих водоемов. Слово «вариация» употребляется здесь в чисто биологическом смысле. Каждая вариация может давать до пяти форм: форма *amnica* из больших рек, *fluvialis* — из рек средней величины, *rivularis* — мелкие формы из верховьев рек и ручьев, *lacustris* — в озерах и *stagnalis* — в заболоченных бассейнах. Кроме того, можно отличить еще региональные географические формы. Так, описывая *Unio pictorum* из предгорьев Альп, имевшую локальное название *platyrhynchus* Rössm., Модельль называет эту красивую, толстостенную, светло окрашенную форму из большого озера предгорьев Альп *Unio pictorum* — *platyrhynchus* *var. typica lacustris*. Все эти варианты и формы часто описывались как самостоятельные виды.

Роды *Daphnia* и *Bosmina* почти в каждом озере имеют свою особую форму; точно так же варьирует род *Coregonus* — сига. В одной Швейцарии насчитывается до 25 форм рода *Coregonus*, причем в одном Боденском озере их имеется три формы.

Можно думать, что это разнообразие вариаций обязано своим происхождением бесконечному разнообразию физико-химических условий отдельных озер и рек в противоположность сравнительному однообразию воды морей и океанов. Возникает вопрос, почему же при обилии вариаций и форм в пресной воде мы имеем среди пресноводных гидробионтов так много космополитических форм? Одно из объяснений этого кажущегося противоречия заключается несомненно в общей кратковременности существования пресноводных бассейнов. Получающиеся в бассейнах под влиянием внешних условий вариации и формы не имеют достаточно времени для своего наследственного закрепления. Действительно, по имеющимся вычислениям Рейн заполнит Боденское озеро своими наносами всего в 12 500 лет; геологически срок, конечно, весьма короткий. В Тироле за сто лет исчезли или превратились в болота 118 озер. К юго-востоку от Ленинграда, у Тосно, близ Лисина, имеются два больших моховых болота, нанесенных уже на карты по съемкам 1834 г. Между тем на шведских картах 1676 и 1685 г. на месте этих болот обозначены два больших озера, очевидно, совершенно заросших за промежуток в 150 лет. Близ Петергофа (ныне Петродворца) есть село Заозеры; в настоящее время от озера, на котором стояло село, осталась только группа книц в торфяном болоте. Упомянутое в новгородских писцовых книгах XV—XVI столетий озеро Тесовое Новгородской губернии распалось ныне на мелкие озера, окруженные сплошными мшарами.

Другая причина слабого процесса видообразования в пресноводных бассейнах, кроме кратковременности их существования, кроется в имеющейся у многих пресноводных гидробионтов способности к пассивному переносу из бассейна в бассейн, — как во взрослом состоянии, так особенно в стадии яиц, — спор, геммул у губок, статобластов у мшанок, стойких яиц у дафний. Перенос совершают и водные птицы на своих лапках и перьях, и ветер, уносящий споры и прочие образования вместе с пылью из высыхающих бассейнов в новые водоемы.

## 2. Бассейны без солевых растворов (агалинные) и почти несоленые

В природе мы не встречаем бассейнов, которые бы не содержали тех или иных растворенных солей, не были бы в известной степени «солеными». Разница между так называемыми «пресными», «сладкими» водами и солеными, морскими только в степени солености. Лишь искусственные бассейны в лабораторной обстановке могут содержать в себе чистую дистиллированную воду, в природе же к таким бассейнам только приближаются некоторые сфагновые озера. Так, вода в сфагновом озере Неклюдово походит на дистиллированную воду первой перегонки. Растительный планктон в таких случаях развивается крайне слабо вследствие недостатка зольных элементов К, Р и других, необходимых растениям для процесса фотосинтеза. Чем более химически чистой является вода, тем менее она пригодна для жизни растений. При бедном растительном планктоне и животный планктон вообще тоже бывает бедным. Однако в сфагновых озерах последний может быть развит сравнительно богато, поскольку в состав его входят *Cladocera*, питающиеся не растениями, а детритом с берегов, который в такого типа водоемах часто бывает богатым.

Для ряда даже пресноводных животных дистиллированная вода является прямо ядом, в котором они умирают более или менее быстро. Так, инфузория *Dileptus* выдерживает в ней только одну минуту, *Stylonichia* — 50 мин., *Bursaria* — 2 часа, морские *Gammarus* умирают в дистиллированной воде через 30 мин. и т. д. Причина смерти кроется здесь, вероятно, в кислой реакции, даваемой углекислотой воздуха, которая в дистиллированной воде не может быть нейтрализована за отсутствием каких-либо солей.

## 3. Бассейны с солевыми растворами и их население

Выше уже было указано, что основная масса природных водоемов на земле содержит воду более или менее соленую; только в соленой до известной степени воде может процветать растительная, а в связи с ней и животная жизнь.

### Обозначение солености

Степень общей солености воды выражается в настоящее время обычно в граммах солей на 1000 г (1 кг.) воды и изображается как  $S^{0/100}$ , т. е. соленость на тысячу (pro mille). Кроме того, ту же соленость выражают удельными весами, т. е. отношениями веса одинакового объема исследуемой воды к весу того же объема дистиллированной. При этом исследуемая вода и дистиллированная могут быть взяты при той или иной температуре; если та и другая берутся при  $17.5^{\circ}$ , мы имеем удельный вес; символически:  $S_{17.5}^{17.5}$  или  $\rho_{17.5}$ , когда берется  $\left[ S_{17.5}^{17.5} - 1 \right] \cdot 1000$ ; например, если мы имеем уд. вес 1.02752, то  $\rho_{17.5} = [1.02752 - 1] \cdot 1000 = 27.52$ .

Если вес исследуемой воды берется при той температуре, при которой он был найден, а дистиллированной при  $4^{\circ}$ , мы имеем плотность (символ  $\sigma_t$  (после вычета 1 и умножения на 1 000).  $\sigma_0$  — уд. вес при  $0^{\circ}$  — есть символ для обозначения такого удельного веса, когда исследуемая вода берется при  $0^{\circ}$ , а дистиллированная при  $4^{\circ}$ .

Схематически эту разницу терминов можно представить следующим образом:

	Температура	
	исследуемой воды	дистиллированной воды
$\rho_{17.5}$ уд. вес при $17.5^{\circ}$ . . . . .	$17.5^{\circ}$	$17.5^{\circ}$
$\sigma_0$ " " " " $0^{\circ}$ . . . . .	$0^{\circ}$	$4^{\circ}$
$\sigma_t$ плотность . . . . .	найденная в природе	$4^{\circ}$

Кроме того, теперь соленость выражают еще так называемым «хлорным числом»  $Cl^0/_{00}$ , т. е. количеством  $cm^3$   $n/10 AgNO_3$ , которое идет на титрование хлора в 1 л исследуемой воды (на перевод всех хлористых соединений в азотнокислые). Хлорное число дает  $S^0/_{00}$ , если его умножить на «хлорный коэффициент», равный в среднем 1,807 с точностью  $\pm 0,002$ . Для наших южных морей, отличающихся по своему химизму от мирового океана, хлорный коэффициент еще точно не установлен. Для воды  $S^0/_{00}$  27.1 и 34.96 все вышеозначенные обозначения представятся в следующем виде:

$S^0/_{00}$	$Cl^0/_{00}$	$\sigma_0$	$\rho$ 17.5	$\sigma_t$ при 10°
27.1	15.00	21.77	20.70	20.82
34.95	19.35	28.09	26.70	26.94

Так называемые градусы Боме, которыми часто измеряют  $S^0/_{00}$  в соленых озерах, показывают уд. вес при  $\frac{15^\circ}{4^\circ}$ ; 10° Боме = уд. вес 1.075; 25° = уд. вес 1.210; 40° = уд. вес 1.3833.

Кроме того, для определения общей солености можно пользоваться определением сопротивления солевого раствора прохождению через него переменного электрического тока (по Кольраушу) по формуле  $K = \frac{C}{W}$ , т.е. электропроводность воды равна:

сопротивление сосуда, в котором производится исследование  
сопротивление воды

Для одной из рек, например с очень большим содержанием солей при  $18.3^\circ$ ,  $K_{18.3} = \frac{0.4878}{49.0} = 0.000955 = 9.55 \cdot 10^{-4}$  или  $K_{18.3} \cdot 10^4 = 9.55$ ;

для Переславского озера с большим содержанием солей  $K_{18} \cdot 10^4 =$  от 2.05 до 2.30; для Неклюдовского озера с очень малым количеством солей всего только 0.09.

Та же общая соленость, вернее — общее количество растворенных веществ, может быть измерена и оптически. Известно, что преломление света в воде изменяется в зависимости от наличия растворенных веществ, причем играют роль не только неорганические, но и органические соединения. Специальный прибор, употребляемый для этого, называется водяным интерферометром Лёве, который вошел в обиход у гидробиологов. При увеличении  $S^0/_{00}$  плотность и осмотическое давление увеличивается, а точка замерзания падает (рис. 99).

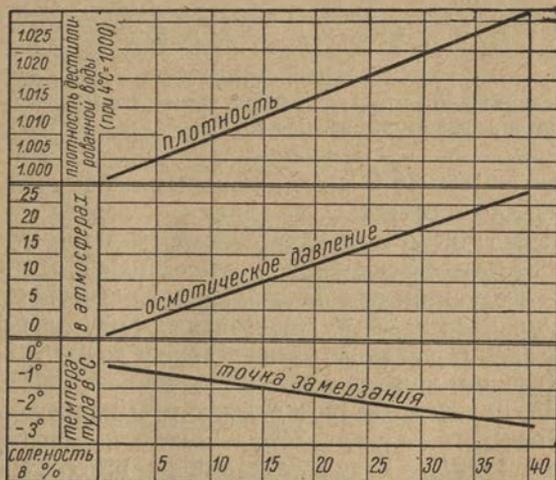


Рис. 99. Плотность, осмотическое давление и точка замерзания морской воды при солености от 0 до 40<sup>0</sup>/<sub>00</sub>.

## Диапазон и распределение общей солености по типам бассейнов

Диапазон солености, солевой спектр всех водных бассейнов, имеющих на земле, сравнительно велик;  $S^0_{/00}$  в них колеблется от самого незначительного избытка над 0 и почти до 300 г и выше (озера с NaCl до 285 г, озера с  $Na_2SO_4$  до 347 г). И хотя в природе мы можем действительно найти населенные бассейны любой солености (от 0 и до 300 г и выше), однако основная масса природных бассейнов принадлежит только к двум группам бассейнов —

так называемым морским и пресноводным. Каждая из этих групп имеет свой и сравнительно узкий диапазон солености.

Морские (полигалинные) бассейны. Вся громадная площадь мирового океана заполнена водой, средняя соленость которой равна  $35^0_{/00}$  с колебаниями от  $32$  до  $38^0_{/00}$  (рис. 100). Соленость окраинных и внутренних морей в общем захватывает несколько более широкий диапазон. Так, соленость Средиземного моря на западе равна  $37^0_{/00}$ , а на востоке доходит до  $39^0_{/00}$ . Соленость морей, идущих далее на восток от Средиземного моря, постепенно падает; Мраморного — от 25 у Дарданелл и до  $20^0_{/00}$  у Босфора, Черно-

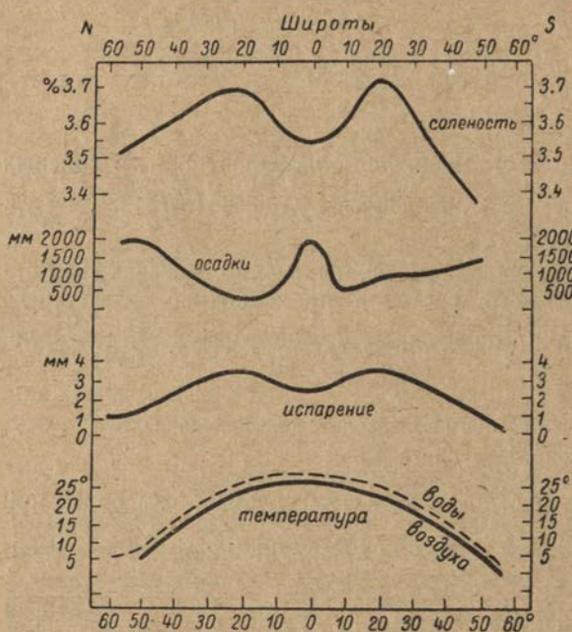


Рис. 100. Графики поверхностной солености осадков, испарения и температуры воды и воздуха по широтам в мировом океане. (По Ю. Шокальскому, 1933).

го —  $17.5$ — $18.5^0_{/00}$  и, наконец, Азовского —  $9$ — $12^0_{/00}$ , а в среднем  $11.2^0_{/00}$ . Соленость по линии Северное море — Балтийское море тоже падает:  $35^0_{/00}$  в середине Северного моря, в Каттегате —  $30^0_{/00}$ , при входе в Бельты и Зунд —  $20^0_{/00}$  на поверхности,  $30^0_{/00}$  в нижних слоях и наконец  $6$ — $9^0_{/00}$  в центральной части Балтийского моря. Соленость Баренцова моря падает с  $34.9^0_{/00}$  на западе до  $30^0_{/00}$  на юго-востоке и юге, а Белого — от  $33^0_{/00}$  в горле до  $25^0_{/00}$  посредине и до  $19^0_{/00}$  на юге в Двинском заливе.  $S^0_{/00}$  Красного моря доходит с  $37^0_{/00}$  на юге до  $41^0_{/00}$  и даже до  $46.5^0_{/00}$  на севере. На Дальнем Востоке соленость Охотского моря равна около  $32.1^0_{/00}$ , а Японского — около  $34^0_{/00}$ . Соленость Каспийского моря составляет в среднем  $12.8^0_{/00}$ , доходя местами до  $14^0_{/00}$ ; соленость Аральского — немного более  $10^0_{/00}$ .

Однако в отдельных морских заливах соленость часто бывает значительно повышена сравнительно с соленостью самого моря. Так, при солености Азовского моря  $11.2$  ( $6^0_{/00}$  по хлору) в северном Сиваше мы имеем по хлору  $23.77^0_{/00}$ , а на юге и западе этого залива —  $38.87$  и даже  $100$   $Cl^0_{/00}$ .

Значительно повышена соленость и во всех восточных заливах Каспийского моря. В заливе Комсомолец соленость у поверхности доходит до  $40.34^0_{/00}$ , в глубине Кайдака до  $54.24^0_{/00}$  и до  $59.52^0_{/00}$  у дна; в Кара-Богазе соленость

достигает приблизительно  $200\text{‰}$  при средней  $S\text{‰}$  Каспийского моря —  $12.80\text{‰}$ — $12.85\text{‰}$ .

Солевой состав всего мирового океана на всем его протяжении является, говоря вообще совершенно одинаковым. Вода океанов и хорошо сообщающихся с ними морей при выпаривании дает везде совершенно одинаковый солевой остаток. Эти отдельные моря и океаны отличаются друг от друга и в разных своих частях только степенью разведения этого остатка: одни более, другие менее солены.

Как увидим ниже, морская вода заключает в себе в определенном и постоянном отношении, по современным данным, до 32 элементов, в том числе все основные органогенные элементы, из которых состоят все тела и скелеты водных и воздушных организмов, а именно: H, C, N, O, Na, Mg, P, S, Cl, K, Ca, Fe.

Если мы будем считать за типичную морскую фауну и флору население океана, то увидим, что наименее соленым бассейном, в котором в значительном количестве встречается типичная морская фауна, будет Черное море с его  $S$  около  $17\text{‰}$ — $18\text{‰}$ , а наиболее соленым Красное море с  $S$  до  $46.5\text{‰}$ ; в таком случае мы должны признать, что диапазон солености для настоящей морской фауны будет от  $16$  до  $47\text{‰}$ .

По мнению Н. М. Книповича, нижним пределом морской солености и верхним пределом для солоноватоводных бассейнов является соленость  $24.69\text{‰}$ , а не  $16\text{‰}$ , как предлагаем мы, считая Черное море главным образом на основании состава его фауны настоящим морским, а не солоноватоводным бассейном. Н. М. Книпович указывает на большую роль в ходе гидрологических явлений того обстоятельства, что точки замерзания и точки наибольшей плотности воды как пресных, так и морских бассейнов обыкновенно не совпадают, за исключением только момента солености  $24.69\text{‰}$ , когда температура замерзания и температура наибольшей плотности одинаковы и равны —  $1.33^\circ$ . Эту соленость  $24.69\text{‰}$  Н. М. Книпович и предлагает считать границей между солоноватоводными и морскими бассейнами. До этой границы температура наибольшей плотности выше температуры замерзания; ниже этого предела температура наибольшей плотности ниже точки замерзания. Конечно, такая разница между температурами замерзания и наибольшей плотности сильно влияет на ход гидрологических явлений. Однако мы не имеем еще пока данных, которые бы указывали, что и жизнь бассейнов с соленостью ниже  $24.69\text{‰}$  в основных чертах проходит иначе, чем в бассейнах с соленостью выше этого предела.

Пресноводные (олигогалинные) бассейны. Соленость пресноводных бассейнов, говоря вообще, колеблется от  $0.01$  до  $0.3$  (в среднем  $0.2\text{—}0.3$ ) и самое большое до  $0.5$ . Ряд альпийских озер имеет соленость от  $0.1$  до  $0.2$ ; ряд северогерманских  $0.01\text{—}0.2$ , а норвежские гумусные озера около  $0.02$ , причем сухой остаток в этих гумусных озерах доходит до  $0.05$ . Соленость русских рек колеблется от  $0.05$  до  $0.5$ , в средней и южной части Европейской части СССР от  $0.15$  до  $0.25$ . Соленость пресноводных озер от  $0.01$  до  $0.2$  и гумусных вод от  $0.01$  до  $0.05$ . В противоположность морским водам пресные воды и соленые материковые озера по своему солевому составу являются гораздо более индивидуальными, чем морские. В общем солевой остаток пресных вод отличается от морского относительным обилием кальциевых, углекислых и кремнекислых соединений и бедностью Na. Однако в солевых остатках разных озер CaO, например, может быть и в 3 раза и в 7—9 раз более, чем  $\text{SiO}_2$ , и в два раза менее; такого колебания в отношении солей в воде мирового океана никогда не наблюдается. Соленые озера на материке могут быть и натриевые, и глауберовые, и содовые, и пр. по преобладанию в них NaCl, или  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ , или  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  и др.

Кроме солей и газов, большинство бассейнов содержит то или иное, но обычно незначительное, количество органических веществ. Однако благодаря человеку и культуре, именно спуску в бассейны канализационных и фабричных вод, количество органических (а иногда и неорганических) веществ в них может настолько увеличиваться, что прежняя фауна и флора исчезают, бассейн становится в той или иной степени сапробным, гниющим (от *sapros* — разложение), и появляется новое, особое население. О соленых озерах на суше и сапробных бассейнах см. ниже.

Солоноватоводные (мезогалинные) бассейны, связанные с морем. При наличии на земле населенных бассейнов с соленостью от  $< 0$  до 300‰ пресноводные бассейны, как мы видели, занимают диапазон от  $< 0$  до 0.5‰, а морские от 16 до 47‰; остаются еще бассейны с соленостью от 0.5 до 16‰ и с соленостью выше 47‰. К первой группе бассейнов принадлежит ряд морей и озер, либо населенных в основе специфической фауной, как Азовское, Аральское и Каспийское моря, либо очень бедных типичной морской фауной, как Балтийское море.

Совершенно несомненным следует признать тот факт, что находящиеся в сообщении с океаном целые моря или отдельные их участки, опресненные в силу тех или иных условий ниже океанической солености, имеют тем более пониженный по количеству видов состав населения, чем более понижена их соленость. В этом отношении весьма типичны две линии морей с понижающейся соленостью — одна северная, другая южная. Северная идет от Северного моря через Скагеррак и Каттегат в Балтийское море в Ботнический и Финский заливы, причем  $S^0_{\text{‰}}$  понижается от 35 до 1.7‰.

Таблица 6

Бассейны  Группы животных	Соленость (‰)							
	Северное море	Скагеррак	Каттегат	Бельт	Арконецкий район	Борнгольмский район	Центральный Балтийский район	Финский и Ботнический заливы
$S^0_{\text{‰}}$	35		30	20			6—9	6—1.7
Губки	—	—	26	13	—	—	—	—
Гидроидные полипы	96	—	41—47	36	21	—	—	—
Scyphozoa	9	5	4	4	2	2	2	(1)
Actiniaria	15	?	?	4	?	?	—	—
Stenophora	3	3	3	3	1	1	1	—
Polychaeta	271	251	193	93	25/7		(5)	12(3)
Sipunculoidea	15	9	3	2	—	—	—	—
Copepoda Calanoida	70	35	14	19	11	11	11	9
Cirripedia (не паразиты)	8	8	5	3	3	2	1	1
Isopoda	80	55	36	20	7	6	5	4
Amphipoda	330	285	132	40	17	?	12	8
Decapoda	>90	64	>33	24	4	3	3	2
Solenogastres	?	13	10	6	—	—	—	—
Prosobranchia	?	?	85	17	?	?	3	1
Opistobranchia	?	?	40	19	5	?	2	—
Lamellibranchiata	170	?	8—87	>32	24	7	5	4
Bryozoa	>70	?	?	19(25?)	3	2	2	1
Echinodermata	70	65	35	9	2 <sup>1</sup>	1	—	—
Ascidia	?	?	20	5	—	—	—	—
Рыбы	?	105—110	75	55	30	27	26	17—20
Всего не менее	1500	1146	836	436	145	84	77	52
Пресноводные рыбы	—	—	—	—	—	—	6	24

<sup>1</sup> *Asterias rubens*, *Ophiura a'bida*.

Количество видов по отдельным группам животных распределяется следующим образом (таблица Экмана с добавлениями Зенкевича) (табл. 6).

Ту же закономерность в распределении видов мы имеем и по южной линии, идущей по морям Средиземному, Адриатическому, Мраморному, Босфору, Черному, причем соленость понижается с 38 до 17<sup>0</sup>/<sub>00</sub> (табл. 7).

Таблица 7

S <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	Бассейн	Кишеч- вопо- лост- ные	Реснич- ные и круг- лые черви	Многоч- щетин- ковые черви	Рако- образ- ные	Мшан- ки	Мол- люски	Обо- лоч- ники	Рыбы	Всего
38	Средиземное море .	137	137	424	518	260	1239	116	524	3355
37	Адриатическое мо- ре . . . . .	87	54	184	301	149	583	95	311	1764
25	Мраморное море . .	12	?	73	63	62	304	26	?	540
21	Босфор . . . . .	12	?	36	86	32	223	?	?	389?
17	Черное море . . . . .	19	31	24	132	12	105	6	86	415

Меньшее количество видов в Босфоре сравнительно с Черным морем надо отнести за счет ошибок наблюдения; видов там не меньше, а больше, но фактические сведения наши еще недостаточны.

В Сиваше, узком и длинном заливе Азовского моря, с севера на юг мы имеем постепенное увеличение S<sup>0</sup>/<sub>00</sub> с 10—20 до 70—80 Cl<sup>0</sup>/<sub>00</sub>. Средняя годовая биомасса зоо- и фитобентоса (в г/м<sup>3</sup>) в связи с соленостью изменяется следующим образом (табл. 8).

Таблица 8

	При S <sup>0</sup> / <sub>00</sub> Cl						
	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70	70—80
	Зообентос . . . . .	277	137	48	21	16	14
Фитобентос . . . . .	180	498	478	17	110	214	833

Из приведенной таблички видно, что количество зообентоса, по мере увеличения S<sup>0</sup>/<sub>00</sub>, закономерно падает; падает при этом и количество видов; при 70—80 Cl<sup>0</sup>/<sub>00</sub> в бентосе остается один *Chironomus salinarius*, да в толще воды *Artemia salina*. Фитобентос представляет другую картину: он дает 2 максимума — первый при S<sup>0</sup>/<sub>00</sub> 20—40 Cl, благодаря усиленному развитию при этой солености *Zostera* и *Ruppia*, а второй — при 70—80 Cl, благодаря необъятному развитию ультрагалинной *Cladophora siwaschiensis*.

Фактическое уменьшение количества видов, соответствующее вышеуказанному уменьшению биомассы, представляется в следующем виде (табл. 9).

Таблица 9

Районы Сиваша	I северный S <sup>0</sup> / <sub>00</sub> Cl 10—20	II северный	Средний	Южный S <sup>0</sup> / <sub>00</sub> Cl 70—80
Организмы				
Бентос . . . . .	40 видов	38 видов	5 видов	2 вида
Зоопланктон . . . . .	56 "	55 "	23 вида	9 видов
Фитопланктон . . . . .	43 вида	70 "	34 "	16 "
Рыбы . . . . .	53 "	9 "	1 вид	—

К солоноватоводным бассейнам относятся устья рек, впадающих в море без дельты, расширения устьев рек — эстуарии, дельты, лиманы наших южных рек, как Днепровско-Бугский и др.

В тот же диапазон часто входят и участки моря, отделенные косами и пересыпями; они носят очень разные названия: лагун, даже «морей» (как громадное голландское Зюдерзее), гафов (как Фришгаф у устьев Вислы), etang во Франции (Etang de Berre около устьев Роны), озер (как озеро Мерис в Египте с соленостью  $12\text{‰}$ , бывшее некогда в соединении с морем) и др.

Всем этим бассейнам с соленостью в пределах от 0.5 до  $16\text{‰}$  можно дать общее название солоноватоводных (мезогалинных) бассейнов.

Население солоноватоводных бассейнов складывается из трех основных комплексов: 1) пресноводные выходцы, могущие выносить повышенную соленость, 2) морские выходцы, могущие выносить пониженную соленость, и наконец 3) специальные солоноватоводные организмы, которые не живут ни в морских, ни в пресноводных бассейнах.

В ряде солоноватоводных бассейнов, как Каспийское, Азовское и другие моря, значительную роль играют так называемые реликты, о которых см. ниже.

**Пресноводные выходцы.** По наблюдениям как в предустьевом пространстве Волги, так и в Финском заливе около Хельсинки многие пресноводные планктонные организмы способны выдерживать соленость до  $2\text{‰}$ .

В дельте Волги таких видов насчитывается до 54, в том числе *Asplanchna priodonta*, *Triarthra longiseta*, *Polyarthra platyptera*, *Brachionus pala*, *Anuraea aculeata*, *Notholca longispina*, *Diatomus graciloides*, *Daphnia longispina* и целый ряд других.

Замечательно то обстоятельство, что целый ряд пресноводных форм как в Каспийском море, около устьев Волги, так и в Финском заливе, около Хельсинки, способен выдерживать еще большую соленость, именно до  $6\text{‰}$  в Балтийском и почти до  $8\text{‰}$  в Каспийском, причем именно в этих условиях он достигает максимального количественного развития; при этом некоторые виды дают специальные варианты, как, например, особенно род *Anuraea*. Такими пресноводными организмами, процветающими в условиях солености от 2 до  $6\text{—}8\text{‰}$ , в Балтийском море являются *Oscillatoria agardhi*, *Tintinidium fluviatile*, *Triarthra longiseta*, *Anuraea aculeata*, *A. cochlearis*, *A. recurvispina*, а в Каспийском — *Brachionus bakeri*, *Br. hyphalmytos*, *Anuraea aculeata*, *A. tropica* и др.

**Морские выходцы** в опресненных районах хорошо известны как среди планктонных, так и среди донных организмов. Для определенных участков Балтийского моря можно указать: *Dinophysis norvegica*, *Melosira boneri*, *Limnocalanus grimaldii*, *Podon polyphemoides*, выдерживающие  $5\text{‰}$  до  $2.5\text{‰}$ , а *Evadne nordmanni* — до  $5.5\text{‰}$  и т. д. В области Средиземного моря сильное опреснение выдерживает актиния *Paractis striata*, затем *Nereis cultrifera*, ракообразные *Carcinus moenas*, *Crangon vulgaris*, из рыб — иглы, бычки, кефали, атерины, камбалы; в Зюдерзее — карликовые формы *Cardium*, *Mya*, *Tellina*.

Специально солоноватоводными организмами на севере в Балтийском планктоне являются: некоторые виды *Chaetoceras*, как *Ch. wighamii*, виды *Coscinodiscus*, *Ebria tripartita* из *Silicoflagellata*, *Brachionus mülleri*, *Pedalion oxyure*, *Eurytemora hirundoides*, *Halicyclops*; из донных: *Cordylophora lacustris*, моллюски *Hydrobia baltica* и *Limnaea ovata* var. *baltica*, *Corophium lacustre*, *Gammarus zaddachi*, *Mysis vulgaris*.

Очень много солоноватоводных форм живет в тропиках, где вообще происходит усиленное переселение морских форм в пресную воду. Интересно нахождение в Америке солоноватоводного брюхоногого моллюска

*Tagelus gibbus*, ближайšie родственники которого найдены только в ископаемом виде, в слоях миоцена Америки.

Наконец вся наша южнорусская реликтовая фауна, как моллюски *Adaspa*, *Monadaspa*, червь *Nurania*, пиявка *Archaeobdella*, удивительные планктонные каспийские *Cladocera* (специальные виды *Evadne* и *Cercoragis*) тоже является типичными солоноватоводными организмами.

Таковы краткие сведения о солоноватоводной фауне и флоре, населяющих бассейны с диапазоном солёности от 0.5 до 16‰.

Мы рассмотрели уже четыре группы бассейнов в отношении солёности. В порядке увеличения их солёности это были бассейны:

- 1) почти несоленые (агалинные),
- 2) пресноводные — слабосоленые (олигогалинные),
- 3) солоноватоводные (мезогалинные) и
- 4) морские — солёные (полигалинные).

Теперь переходим к следующей группе.

**Пересолоненные (ультрагалинные) бассейны морского происхождения.** Сюда относится группа приморских солёных озёр (мы оставляем пока в стороне солёные бассейны материковые, не связанные с морем). Такие приморские солёные озёра часто образуются из бывших заливов моря и смотря по степени соединения с морем и притоку пресных вод имеют солёность повышенную сравнительно с морем то в меньшей, то в большей степени. Фауна их в основе морская, но по мере увеличения  $S^{0/00}$  количество морских форм все уменьшается.

Кроме морских, в этих бассейнах встречаются виды солоноватоводные, некоторые выходцы из пресных вод и специально ультрагалинные организмы, как *Artemia salina* и *Dunaliella*.

Солёное озеро Круглой бухты в Черном море у Севастополя с солёностью около 75‰ (около 6—7°B), детально исследованное, содержит в себе еще довольно богатую фауну из Protozoa, Turbellaria, Nematodes, Rotatoria, Phyllozoa, Ostracoda, Copepoda и Insecta и много Cyanophyceae и Diatomeae; инфузорий в озере очень много — около 60 видов; из коловраток живет *Pedalion fennicum*, из ракообразных *Artemia salina* и в огромном количестве остракода *Eucypris inflata*, живущая в пресной воде; трупы умерших *Eucypris* образуют иногда по берегу целые отложения до 20 м длины, от 1 до 5 м шириной и до 9 см высотой; из Harpacticoida живет *Wolterstorffia blanchardii*, которая встречается и в материковых солёных озёрах; ракообразных в озере так много, что дно озера покрыто на 2 см вышины легким взмучивающимся слоем их испражнений (фекалий). Население этого озера является в основе морским; с увеличением концентрации воды количество морских видов падает, и появляются формы ультрагалинные, причем, наряду с специфическими, как *Artemia salina*, выступают и некоторые виды, по своему происхождению пресноводные, например во Франции *Macrostoma*, а у нас *Eucypris*.

**Континентальные солёные озёра.** Всякое непроточное, лишенное стока, замкнутое озеро или другой аналогичный бассейн благодаря испарению воды, особенно в том случае, если он имеет постоянные притоки, должен в конце концов более или менее осолониться, так как испаряется чистая вода, а приносимые притоками растворенные в их воде соли остаются в бессточном озере.

Поэтому солёных озёр очень много в засушливых зонах как северного, так и южного полушария, где имеет место очень сильное испарение (эти зоны нанесены на прилагаемой карте — рис. 101). Кроме того, многие солёные материковые озёра, как, например, Эльтон и Баскунчак в области волгоуральских пустынь, лежат в районе сильно солёных пород и питаются солёными притоками и ключами. В бывшей Астраханской губернии насчи-

тивалось до 700 соленых озер. Очень много соленых озер в лесо-степной части Западной Сибири, в Туркестане. В США находится известное Большое соленое озеро, в Азии — Мертвое море, озера Ван и Урмия и т. д. Если мы имеем замкнутое бессточное озеро с пресной водой, то, говоря вообще, это является по мнению географов «географическим парадоксом». Парадокс этот можно объяснить двумя путями: или тем, что бывшее до того проточное озеро в силу каких-либо причин недавно стало непроточным и не успело еще осолониться, или тем, что данное озеро в настоящее время является новым, молодым, котловина которого только недавно стала заполняться водой. Второе предположение, конечно, не исключает возможности того, что котловина



Рис. 101. Расположение засушливых зон на земном шаре (засушливые зоны обозначены точками).

озера существует давно, что в ней было сначала пресное, а затем соленое озеро, но соленое озеро могло все высохнуть, солевые осадки его могли быть занесены субаэральными отложениями, и современное вновь заполняемое озеро в настоящий момент является уже пресным.

Этим можно объяснить наличие, например, в б. Актюбинском уезде Тургайской области 53 соленых замкнутых озер, наряду с 67 замкнутыми пресноводными.

Соленость материковых озер, как видим, имеет очень широкий диапазон, а именно: от 0.5 г на 1 л и до 250—280 г для озер с преобладанием NaCl (Эльтон, Баскунчак). В озерах с глауберовой солью ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ), как Тамбуканское на Кавказе, соленость доходит до 347 (насыщенный раствор NaCl при  $t^\circ 20^\circ$  — 263.9%, насыщенный раствор  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  при  $t^\circ 32.5^\circ$ —33.2%). Кроме того, соленость ряда озер меняется еще в течение года; озеро, зимой едва солоноватое, летом при сильном испарении может стать пересолоненным.

Наиболее детально изучены соленые воды Вестфалии в Германии с соленостью от 30‰ и ниже и до 200‰. Всего в этих водах найдено теперь до 200 видов животных организмов. При увеличении солености выше 30‰ количество видов начинает уменьшаться. В Вестфалии живет: при солености

до 30‰ — 64 вида, от 30 до 100‰ — 38 видов, от 100 до 160‰ — 12 видов, от 160 до 200‰ — 1 вид.

Биологически население как вестфальских озер, так и наших соленых бассейнов в районе Эльтона принято разбивать на три основных группы — галоксены, галофилы и галобионты. Галоксены, т. е. «гости» в соленых бассейнах, — это пресноводные организмы, случайно попадающие в соленую воду и могущие там жить. Эта группа включает в себе довольно большое количество видов, которые, однако, всегда встречаются в небольшом количестве экземпляров. Сюда относятся личинки многих мух, затем *Nera*, *Sialis*, *Chydorus*, *Simocephalus*, *Limnaea ovata* и др.; предельной соленостью для них является 100‰; обычная для них соленость не выше 25‰. При этой же солености в 25‰ появляется и вторая группа солеводных организмов — именно галофилы, т. е. «любящие» соленую воду. Это организмы, выносящие очень широкий диапазон солености, так называемые эвригалинные; количество видов здесь меньше, чем в группе галоксенных, но появляются они нередко в очень большом количестве экземпляров. Сюда относятся *Cyclops bicuspidatus* и *C. bisetosus*, олигохета *Lumbricillus lineatus*, много видов личинок мух, видовые названия которых указывают на их местообитание, например *Culicoides salinarius*, *Chironomus halophilus*, *Ch. salinarius* и др., из рыб — колюшки, особенно эвригалинный вид *Gasterosteus aculeatus*. Эта фауна процветает при S‰ до 100‰, когда первая группа — галоксенные организмы — уже исчезает. Наряду с галоксенными при 25‰ появляется и третья группа солеводных организмов, так называемые галобионты, т. е. специфические организмы соленых вод, которая при S 100‰ вместе с галофилами живет в большом количестве и наконец одна только и выдерживает S в 160‰ и выше. Галобионтов с максимальным развитием при S 120—125‰ не так много видов, но живут они обычно массами. Из относящихся сюда организмов можно отметить коловратку *Brachionus mülleri*, ряд Copepoda — Harpacticoida, комара *Trichocladus halophilus*, жуков *Ochthebius* и *Philydrus*, особенно появляющуюся громадными массами личинку мухи *Ephydra riparia* и другие виды *Ephydra* и пр.; этой личинки *Ephydra* по берегам Большого соленого озера в Северной Америке так много, что она употребляется там в пищу индейцами. При S 200‰ в вестфальских озерах живут только одиночные особи *Ephydra*, и наконец при 220‰ соленые озера Вестфалии оказываются лишенными всякой жизни.

В этих озерах не встречается типичный, более южный галобионт *Artemia salina*, который массами живет в соленых бассейнах по берегам Средиземного и Черного морей и в соленых озерах около Эльтона. Сам Эльтон при S летом в 250—280‰ заполнен только массами двух видов галобионтов: *Dunaliella salina* и *Asteromonas gracilis* из жгутиковых; в окружающих же его соленых бассейнах найдено всего до 72 видов организмов, в том числе 25 галоксенов, 18 галофилов и ряд галобиев; среди последних, кроме вышеупомянутых *Artemia*, *Dunaliella* и *Asteromonas*, еще рачок *Diaptomus salinus* и ряд Harpacticoida (*Wolterstorffia* и др.), кроме того моллюск *Hydrobia* и личинки *Ephydra*.

В группе галофилов крайне интересно массовое нахождение при S‰ 2—3°Б (21.8—32.7‰) пресноводных родов: *Notholca striata*, *N. acuminata*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Cyclops strenuus*, *C. viridis*. Несмотря на близость Каспийского моря каспийских форм, как *Popella*, *Heteroscope* и др., в окружающих Эльтон соленых бассейнах не оказалось.

Полного сопоставления населения соленых озер, связанных с морем, и материковых до сих пор еще не имеется. Несомненно, однако, что эти бассейны имеют ряд общих форм и что здесь и там имеются выходцы из пресных вод; морских же форм в материковых соленых озерах, повидимому, очень мало.

Если судить по вестфальским озерам, то можно думать, что в жизни материковых соленых озер существенную роль играют три солевые группы бассейнов: первая с повышением  $S$  до  $25\text{‰}$ , до этой границы живут преимущественно галоксены; другая граница от  $25$  и приблизительно до  $100\text{‰}$ , при которой живет масса галофилов и галобий; наконец в водах с  $S$  свыше  $100\text{‰}$  остаются в основе одни галобии.

Эти три группы бассейнов мы можем назвать мезогалинными, полигалинными и ультрагалинными с приставкой «лимно»: лимномезо-, лимнополи- и лимноультрагалинными, в отличие от соответствующих наименований бассейнов, связанных с устьями рек и морями.

**Бассейны двойственной солености.** Известно, что в большинстве бассейнов имеется определенная разница в распределении солености воды как по вертикали, так и по горизонтали. Эта разница может играть большую роль в жизни бассейна, но обычно она настолько невелика, что, даже и хорошо ее зная, мы без всякого колебания можем отнести бассейн к одному из описанных выше типов: морскому, пресноводному или какому-либо другому. Так, на поверхности мирового океана  $S\text{‰}$  воды колеблется в среднем от  $32$  до  $38\text{‰}$ , так же невелика разница и по вертикали, причем в определенных условиях более соленая, но нагретая вода может лежать выше менее соленой, но охлажденной. Только в условиях полярных морей вследствие таяния льда в пределах верхнего 50-метрового слоя вода может иметь  $S$  от  $5$  до  $30\text{‰}$ , в то время как вода с  $1000$  м и глубже имеет  $S$  более  $35\text{‰}$ . Большая разница в  $S\text{‰}$  по вертикали имеется также в некоторых проливах, как например в Босфоре, где верхнее слабосоленое черноморское течение идет над более соленым мраморморским. Такие бассейны в отношении  $S\text{‰}$  имеют как бы двойственный характер.

Исключительно редким и типичным образцом бассейна двойственной солености является Могильное озеро на острове Кильдине у берегов Мурмана. Это озеро площадью  $0.1$  кв. км и глубиной  $17$  м отделено от моря барьером, сложенным из валунов, песка и галек, шириной  $60$ — $70$  м. Пресная вода поступает в озеро из болот и одного ручейка; как для этой пресной воды, так и для морской барьер допускает слабое просачивание. Могильное озеро в отношении солености определенно является двухэтажным, двойственным. От поверхности до глубины  $5$ — $6$  м имеется почти пресная или солоноватая вода с  $S$  летом  $3.69\text{‰}$  с преимущественно пресноводной фауной; ниже  $5$ — $6$  м идет морская вода. Самые нижние слои морской воды заражены  $H_2S$  и необитаемы, но верхний слой ее с глубины  $5$ — $6$  м до  $11$ — $12$  м населен настоящей морской фауной. Несмотря на незначительную толщу населенных слоев—около  $5$  м пресной и солоноватой воды и около  $6$  м морской—Могильное озеро содержит в себе значительное количество организмов. В его планктоне известно до  $100$  видов ( $60$  видов растений +  $40$  видов животных) и в бентосе до  $58$  видов животных. Что касается распространения организмов, то в августе 1906 г. толща воды от  $0$  до  $6$  м глубины была заполнена обычной пресноводной *Daphnia pulex*, причем соленость сверху вниз увеличивалась с  $3.46$  до  $12.72\text{‰}$ ; нижние слои с  $7$  до  $11$  м глубины при  $S$  от  $12.72$  до  $21.33\text{‰}$  (книзу) содержали массу морских рачков *Pseudocalanus elongatus*, *Podon leuckartii*, личинок морских червей, брюхоногих и других организмов.

Производя в Могильном озере вертикальные ловы планктона, мы получаем в сетке смесь морских и пресноводных организмов—*Daphnia* и *Chydorus*, с одной стороны, вместе с морскими медузами, как *Margellium octopunctatum*, и морскими Copepoda, как *Pseudocalanus elongatus*—с другой. Что касается бентических организмов, то в верхних слоях от  $0$  до  $5$  м процветают водоросли *Rivularia*, *Enteromorpha* и *Cladophora*, изопода *Jaera*, *Gammarus locusta*, а в слоях от  $8$  до  $12$ — $13$  м—основная морская сублиторальная фауна Мурмана и масса красной водоросли *Phyllophora brodiaei*;

из рыб имеются два вида: треска *Gadus morhua kildinensis* и *Pholis gunellus*. Такая двойственность солености и населения Могильного озера не дает возможности полного развития ни морской, ни пресноводной фауны. Морская фауна сдавлена между пресной водой и лежащими ниже зараженными  $H_2S$  слоями; пресноводная подвергается временами осолонению. Поэтому население тех и других слоев в Могильном озере беднее, чем соответствующее население прилегающих нормальных бассейнов. Часть животных, как *Gadus* и другие, подверглась существенным изменениям в окраске (появление сильной пятнистости), в росте (развитие карликовых форм, нанизм) и пр. (см. ниже).

Сводка терминологии бассейнов в зависимости от солености и соответствующего им населения. Все вышесказанное может быть представлено так (табл. 10).

Таблица 10

Разного рода бассейны, озера, реки, устья рек, моря и связанные с морем соленые озера

I	II	III	IV	V
Почти несоленые, почти ага- линные	Пресные, олиго- галинные, малосоленые	Солоноватовод- ные, мезогалин- ные, средне- соленые	Морские, поли- галинные, соленые	Пересолонен- ные, солено- озерные, ульт- рагалинные
с $S^0/_{\infty}$	с $S^0/_{\infty}$	с $S^0/_{\infty}$	с $S^0/_{\infty}$	с $S^0/_{\infty}$
от 0 до $<0.2^0/_{\infty}$	от 0.2 до $0.5^0/_{\infty}$	от 0.5 до $16^0/_{\infty}$	от 16 до $47^0/_{\infty}$	от 47 до $300^0/_{\infty}$ и выше

Материковые соленые озера

I	II	III
Лимномезогалинные	Лимнополигалинные	Лимноультрагалинные
с $S^0/_{\infty}$	с $S^0/_{\infty}$	с $S^0/_{\infty}$
более 0.5 до $25^0/_{\infty}$	от 25 до $100^0/_{\infty}$	от 100 до $300^0/_{\infty}$ и выше

Бассейны двойственной солености  
Могильное озеро

Вверху почти пресная вода и до  $3.69 S^0/_{\infty}$   
Внизу морская вода  $32.10 S^0/_{\infty}$

Терминология отношений организмов к солености бассейнов. Соответственно основному делению бассейнов на пресноводные, солоноватоводные, морские и пересолоненные (соленые озера) уже издавна существует деление организмов на пресноводные, солоноватоводные, морские и соленоозерные; однако уже из предыдущих данных мы могли убедиться в том, что далеко не все организмы строго распределены по бассейнам той или иной солености.

Поэтому в гидробиологии существует еще другое деление организмов по их отношению к солености, при котором учитывается главным образом

широта диапазона солености, которую выдерживает и в которой живет тот или иной организм; организмы, могущие жить только в морской, или только в пресной, или только в солоноватой воде и вообще не выносящие колебания солености окружающей среды, являются узкосолевыми, стеногалинными организмами. Напротив, организмы, без вреда для себя могущие жить в бассейнах не одного типа солености, а двух и более, и вообще выносящие солевые колебания среды, называются широкосолевыми, эвригалинными организмами.

Как эвригалинность, так и стеногалинность могут быть очень разных степеней и помещаться в самых разных пунктах всего солевого спектра, доступного водным организмам. Вообще же стеногалинных организмов гораздо больше, чем эвригалинных.

В отношении солености, как и ряда других факторов, надо помнить то, что было сказано выше в главе о гетерогенности организмов и о недостаточной опытной проверке наших наблюдений, сделанных в живой природе.

Издавна существует деление рыб Каспийского бассейна на следующие 4 группы: 1) проходные рыбы, которые живут в Каспийском море и поднимаются вверх по рекам для икрометания, например волга, осетровые, белорыбца, лосось и ряд сельдей; 2) полупроходные рыбы, которые тоже идут для икрометания в реки, но живут или в более опресненных районах Каспия, как: судак, лещ, сазан, чехонь, или только в предустьевых, сильно опресненных пространствах, как: сопа, белоглазка, тарань, жерех и др.; 3) туводные или речные рыбы, как: стерлядь, линь, карась, каковые населяют реки, и 4) морские рыбы, как: ряд сельдей *Caspialosa brashnikovi*, *C. kiselevitschi* и др., 2 вида *Clupeonella*, ряд бычков и пуголовок, которые в противоположность речным, туводным, рыбам населяют только море, как те — только реки.

Беспозвоночных, которые совершали бы странствования, аналогичные передвижению этих рыб из моря в реки и обратно (анадромия и катадромия), повидимому, не существует. Зато у некоторых беспозвоночных имеется необычайно широкий размах эвригалинности и вообще эвритопности; так, корненожка *Cyphoderia ampulla* живет, питается и размножается в морской и пресной воде, в холодных горных озерах и в теплых прудах в долинах.

Значительное количество инфузорий может жить и живет безразлично как в морской, так и в пресной воде. В качестве примера можно привести *Pleuronema chrysalis* Schev. (Holotricha), *Euplotes charon* Ehrb. (Hypotricha) и *Condylostoma patens* St. (Holotricha), которые живут не только в море и в пресной воде, но и в соленых озерах, с соленостью, нередко значительно превышающей соленость океана.

Ресничный червь *Macrostoma hystrix* живет безразлично в пресных, солоноватых и пересолоненных водах. Эвригалинными являются многие роды и даже виды водорослей, живущие в морской и солоноватой воде, например *Enteromorpha*, *Ulva*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Ectocarpus*, *Melosira*, о которых говорилось выше.

Эвригалинными являются морские организмы прибрежной, прибойной и приливо-отливной зон моря, как *Patella*, *Purpura*, *Cardium*, *Ostrea* и др., которые постоянно подвергаются прямому и опресняющему действию дождей.

Планктонные морские организмы открытого моря, живущие вдали от берегов, являются обычно стеногалинными; от дождей многие из них уходят в более глубокие слои воды; в качестве типичных стеногалинных морских организмов можно привести, например, коралловых полипов и вообще представителей всех тех классов и отрядов животных, которые встречаются исключительно или в море, как радиолярии, иглокожие, брюхоногие и др., или в пресной воде, как *Unio*, *Anodonta*, о которых была речь выше.

В тех систематических группах, в которых имеются как морские, так и пресноводные представители, даже виды одного рода могут жить в разных условиях солености; так, *Sagitta hexaptera* боится разбавления морской воды, а *Sagitta bipunctata* может жить и в морской и в солоноватой.

Некоторые типично пресноводные организмы, как целый ряд пресноводных моллюсков (*Unio*, *Anodonta*, *Planorbis septemgyratus* и др.), или планктонные пресноводные виды родов *Melosira*, *Tabellaria*, коловратки *Asplanchna priodonta*, *Notholca longispina*, а также *Diaptomus gracilis* и пр., почти не встречаются при  $S$  выше  $2^{\circ}/_{00}$ ; они являются действительно узко-пресноводными — лимностеногалинными организмами. Другие, тоже типично пресноводные, не живущие в море и в этом смысле стеногалинные организмы, как *Euglena viridis*, *Triarthra longiseta*, *Brachionus pala*, *Daphnia pulex* и др., если им представляется возможность, усиленно размножаются, даже сильнее, чем в пресной, в воде с соленостью  $2-7^{\circ}/_{00}$  и даже более, т. е. по принятой терминологии в солоноватой; отсюда мы видим, что их стеногалинность совершенно иного порядка, чем у *Unio* и *Anodonta*. Более подробно об этом явлении сообщается при описании планктона Каспийского и Балтийского морей. Кольбе наблюдал стимулирующее действие солености на развитие пресноводных диатомей.

Если мы имеем бассейн с изменчивыми (эвригалинными) условиями солености, то его население в смысле приспособления к этим условиям будет однороднее, чем население бассейнов с постоянной соленостью (стеногалинных). В бассейне первого типа могут жить только эвригалинные организмы, в бассейнах же второго типа — как стеногалинные, так и эвригалинные.

Собственно говоря, мы должны были бы знать для каждого водного организма, в каких пределах все это может проходить в условиях опыта, когда могут проявиться свойства организмов, в живой природе не проявляющиеся. В этом отношении мы знаем еще очень мало. Опытных данных по проверке солевых пределов жизни, оптимума и минимума  $S^{\circ}/_{00}$  для водных организмов у нас еще крайне недостаточно. опыты над водорослями показали для многих из них наличие очень высокой эвригалинности; так, пресноводные диатомеи *Nitzschia palea* и *Navicula minuscula* в культурах выносили до  $15^{\circ}/_{00}$  прибавки  $NaCl$ ; морская диатомея *Nitzschia putrida* — от 10 до  $50^{\circ}/_{00}$ . В условиях опыта обнаружилась еще большая эвригалинность некоторых морских протокочковых, именно от 10 до  $60^{\circ}/_{00}$ . Для фукусов оптимум прорастания зигот оказался около  $23-35^{\circ}/_{00}$ , а минимум  $5^{\circ}/_{00}$ , причем солевые границы оплодотворения оказались иными, чем границы прорастания зигот.

Многие водоросли выносят повышение солености только временно; так, *Euteromorpha* выдерживает до  $130^{\circ}/_{00}$ , но жить долго может лишь при  $75^{\circ}/_{00}$ ; соответствующие цифры для *Ulva* оказываются  $100^{\circ}/_{00}$  и  $65^{\circ}/_{00}$  и т. д.

Что касается животных, то еще в 1916 г. Вёдан взял 15 видов морских и 15 пресноводных моллюсков и в течение 5 месяцев пресноводных переводил постепенно в морскую, а морских в пресную воду. Из опытных животных умерло  $37\%$ , а из контрольных  $34\%$ ; из 15 пресноводных моллюсков не приспособились к морской воде три рода — *Unio*, *Anodonta* и *Cyclas*, а из 15 морских 6 — *Fissurella*, *Pecten* и др. Особенно успешно приспособились к морской воде пресноводные *Physa fontinalis*, *Planorbis vortex*, *Ancylus lacustris*, а из морских — к пресной *Turbo neritoides*, *Purpura lapillus* и особенно *Mytilus edulis*, ни один экземпляр которого не погиб при переходе в пресную воду. Как этот, так и другие аналогичные опыты показали, что наиболее легко выносят опреснение те морские организмы, которые живут в приливо-отливной полосе и в соответственных условиях могут подвергаться действию дождя и стекающих с берега пресных вод. Скоро погибают в пресной воде все морские формы с усиленным дыханием, как головоногие,

десятиногие раки и полихеты. Затем оказалось, что пресная вода задерживает эмбриональное развитие морских форм.

В общем, однако, можно думать, что водоросли обладают гораздо более широким диапазоном приспособляемости к различного рода условиям, чем водные животные. Так, на прилагаемой табл. 11, составленной Н. В. Морозовой-Водяницкой, можно видеть, что из средиземноморской флоры приспособилась к жизни в Черном море почти ровно половина всех средиземноморских родов и видов, в то самое время как из средиземноморской фауны перешло в Черное море менее одной пятой части, а именно 460 из 3305 видов (по подсчету В. К. Совинского для большинства групп животных).

Таблица 11

Водоросли	Черное море		Средиземное море	
	число родов	число видов	число родов	число видов
Chlorophyceae . . . . .	21	48	27	63
Phaeophyceae . . . . .	40	62	56	93
Rhodophyceae . . . . .	43	101	126	267
Общее число . . . . .	104	211	209	423

#### 4. Бассейны особого химического состава

В эту группу мы выделяем большую часть тех вод, которые в медицине называются минеральными; под минеральной водой понимаются воды с S обычно  $> 1\%$  и содержащие ионы, редко встречающиеся в пресных водах. Пресные воды и воды океанов, морей и концентрированные рассолы некоторых озер к ним не причисляются.

Международное общество медицинской гидрологии предлагает следующую группировку этих вод, каковая в основе пригодна и для наших целей:

- 1) хлоридные воды (хлористый натрий);
- 2) серные воды (сероводород);
- 3) сульфатные воды (магниева или натриевая соль);
- 4) кислые воды (серная или соляная кислота);
- 5) железные воды (бикарбонатные или сульфатные соединения);
- 6) щелочные воды (сода);
- 7) кальциевые воды (карбонатные или сульфатные или хлоридные соединения);
- 8) воды, характеризуемые другими (активными) элементами (мышьяк, литий, магний, бром, иод и т. д.), в том числе и радиоактивные элементы;
- 9) воды слабой минерализации.

Животный и растительный мир минеральных источников и водоемов в общем изучен, насколько нам известно, сравнительно очень слабо, и, по видимому, не имеется ни одной полной сводки по этому вопросу; поэтому ниже мы можем привести только ряд примеров населения части этих водоемов особого химического состава.

Население хлоридных вод — обычных слабосоленых озер — было уже описано выше. В главе о газах будет дано описание так называемого сероводородного брожения в Черном море; под термином «сероводородное брожение» понимается восстановление бактериями сернокислых соединений до сероводорода. Здесь мы будем говорить только о специально серных водах, об источниках, богатых  $H_2S$ . Такие источники имеются как в Союзе, например Мацеста на Кавказе, так и за границей, например в Галиции. Ядовитую

для всей основной массы животных и растений, содержащую  $H_2S$  воду в аэробных условиях населяет не менее трех групп разных бактерий.  $H_2S$  для одних, сернистые соединения для других являются источником энергии, получаемой бактериями путем окисления этих соединений; при наличии  $H_2S$  бактерии сначала работают по формуле:  $2H_2S + O_2 = 2H_2O + S_2$ ;  $S_2$  временно отлагается в теле бактерий в виде блестящих зернышек; затем по формуле:  $S_2 + 3O_2 + 2H_2O = 2H_2SO_4$ , серная кислота нейтрализуется двууглекислым  $Ca$ , обычно присутствующим в этих водах. В серных источниках Галиции бактериальное население распадается на три зоны: первая зона с очень большим количеством  $H_2S$  населена пурпурными бактериями, во второй зоне с малым количеством (около 0.04 г на 1 кг воды) появляются *Beggiatoa*, и наконец в третьей зоне — с еще меньшим количеством  $H_2S$  пурпурные бактерии постепенно исчезают, а *Beggiatoa* развивается массами; залежи серы у нас в Дагестане, по всей видимости, обязаны своим происхождением деятельности серобактерий, т. е. отложены, как говорится, биохимическим путем в серных источниках.

**Сульфатные воды.** Огромный, поверхностью в 18 346 км<sup>2</sup> залив Каспийского моря — Карабогаз («Черная пасть») — содержит раствор глауберовой соли  $Na_2SO_4$ ; дно его покрыто слоем той же соли в виде кристаллов мирабилита, местами илом. Общие запасы  $Na_2SO_4$  в Карабогазе очень велики. Карабогазский пролив населен очень богато разными организмами, в том числе и рыбами; но принесенные течением в самый Карабогаз рыбы, их икра, мальки и другие организмы быстро гибнут, всплывают, просаливаются и выбрасываются на берег, где ими пользуются чайки и хищные птицы; выброшенную рыбу собирают и употребляют в пищу и прибрежные жители; обрывков красных водорослей и листьев *Ruppia* приносится в Карабогаз ежечасно до 18 кг. Но воды самого Карабогаза заполнены только массами *Artemia salina*, питающейся плавающими водорослями; икра *Artemia* окрашивает воду местами в желтоватый цвет и массами выбрасывается на берег; драга приходит на борт судна набитой снежнобелыми кристаллами, среди них попадаются только корочки гипса, покрытые синезелеными водорослями.

Тамбуканское озеро в окрестностях Пятигорска тоже представляет собой раствор глауберовой соли, иногда почти насыщенный (до 347‰); однако дно его покрыто темнокоричневым илом; толща воды заполнена той же *Artemia*, нитями *Rhizoclonium* (*Cladophoraceae*), синезелеными водорослями и жгутиковой *Carteria flos aquae*; мелкие представители зоопланктона пока еще не определены. Массами встречаются личинки типичной для всех соленых озер мухи *Ephydra*.

В сульфатном озере Кучук (Кулундинская степь в районе треугольника Омск — Новосибирск — Семипалатинск) Б. Л. Исаченко отмечает колоссальные запасы органического вещества в виде различных водорослей, *Artemia* и массы насекомых, попадающих в озеро из окружающей степи и гибнущих здесь в рапе; за счет органического вещества, преимущественно в анаэробных условиях, работают десульфуризирующие бактерии, восстанавливающие сульфаты до  $H_2S$ , т. е. уменьшающие количество сульфатов в озере; наиболее усиленно эти бактерии работают при концентрации  $Na_2SO_4$  в 6—8%; кроме этих бактерий, отмечены серные пурпурные и тионовокислые, окисляющие, наоборот, сернистые соединения до сульфатов.

**Железные воды.** Типичными обитателями железистых источников являются железобактерии, которые обладают способностью отлагать гидрат окиси железа в своих влагиалицах; сюда относятся роды *Leptothrix*, *Crenothrix*, *Gallionella* и др. Выделение железа неразрывно связано с жизнью этих бактерий. Н. Г. Холодный полагает, что железобактерии обладают веществами, которые каталитически ускоряют окисление в теле бактерий

железа до гидрата окиси железа  $Fe_2(OH)_6$ , потом выделяющегося. Процесс этот может быть выражен следующей формулой:  $2FeCO_3 + 3H_2O + O = Fe_2(OH)_6 + 2CO_2 + 29\ 000$  калорий.

Железобактерии способны, повидимому, отлагать такую же и марганец. Живут они не только в железистых минеральных источниках, но и в соленых озерах и морях (железо-марганцовые конкреции) и в водах канав, колодцев и пр. При массовом развитии причиняют бедствия в водопроводах; но с другой стороны, их деятельности обязаны своим происхождением многие железные и марганцовые руды, у нас керченское железо, кавказский марганец. Железистые бактерии, повидимому, в основной своей массе являются холодолюбивыми, психрофильными.

**Щелочные воды.** В содовых озерах группы Танатаров в Кулундинской степи господствуют те же *Artemia* и синезеленые водоросли, как и в сульфатных и хлоридных водах. При богатстве органических веществ развивается масса бактерий; остается под вопросом, не выделяется ли и сода биогенным, бактериальным путем. Бактериальное происхождение многих отложений  $CaCO_3$  в результате деятельности *Bacterium calcis* признается многими океанографами. В содовых озерах Венгрии описано всего до 75 видов организмов; из них 5 специальных видов, 16 предпочитающих эти воды, остальные пресноводные.

*Erythra* населяет и озеро Моно в Калифорнии, где кроме других солей имеется и буре.

Личинки *Psilopa petrolei*, относящейся к сем. *Ephydridae*, были найдены в Калифорнии в нефтяных лужах.

Нахождение в Кулундинской степи разнообразных по химическому составу озер при цепочкообразном их расположении А. В. Николаев объясняет зимней дифференциацией рап и весенним оттоком их в более низко расположенное звено цепочки. Последовательность: пресное (проточное) — содовое — сульфатное — хлоридное (конечное) озеро. Можно думать, что этими обстоятельствами объясняется и известная общность фауны этих разнообразных по своему химическому составу водоемов.

Однако Мертвое море, площадью в 914 км<sup>2</sup> при солёности от 26‰ (около устья Иордана) до 350‰ почти совершенно лишено жизни, вероятно, благодаря обилию бромистых и хлористых солей магнезии; соленые источники, окружающие Мертвое море, напротив того, населены рыбами *Cyprinodon*, личинками мух и др.

Специальной жидкой средой являются многие местообитания внутренних паразитов. Мы оставляем этот вопрос в стороне. Необходимо отметить только, что, согласно данным Лаутерборна, инфузории желудка жвачных имеют форму, замечательно конвергирующую с формой ряда инфузорий, населяющих сапропелевые илы озер; в той и другой среде мы имеем массу растительных остатков.

## II. НЕПОСТОЯНСТВО СОЛЁНОСТИ ВОДНЫХ БАСЕЙНОВ

### 1. Изменение солёности пресноводных и морских бассейнов

Солёность каждого бассейна подвержена годовому, более или менее правильно из года в год повторяющемуся циклу изменений. В общем диапазон этого цикла, кроме некоторых исключительных случаев, сравнительно невелик, колеблясь около той или иной средней; однако и сама эта средняя, если взять более долгий отрезок времени, не остается постоянной.

Солёность мирового океана, как мы увидим ниже, непрерывно возрастает вследствие приноса солей реками и стока с суши. В кембрийское время солёность мирового океана была равна приблизительно 27‰, в каменноуголь-

ное — 32‰; теперь — 35‰. Историческая геология доказала, что только в области глубоководья могли непрерывно существовать моря в течение долгого периода — ряда геологических периодов и даже эпох; в области же мелководья одни моря постоянно сменялись другими, море наступало на сушу (трансгрессия), оставляло ее (регрессия), замкнутые моря получали сообщение с океаном и обратно; морские бассейны сменялись пресноводными, и такие кардинальные перемены совершались часто в течение очень короткого (геологически) периода времени.

На прилагаемых ниже схемах наглядно изображено колебание суши и моря в области Кавказа, Донецкого края, Южнорусской впадины и Урала в силурийско-юрский и юрско-третичный периоды (рис. 102).

Из большого количества примеров изменения солености бассейнов за геологическое прошлое мы приведем вкратце лишь два, а именно: позднюю историю Балтийского моря и историю Понто-Каспийско-Аральской области с верхнетретичной эпохи; оба эти примера понадобятся нам еще дальше в связи с вопросом о происхождении пресноводной фауны и флоры.

Балтийское море. Обмен балтийских вод с Северным морем через узкие проливы в настоящее время совершенно незначителен, а потому и цикл биогенных веществ и жизни Балтийского моря весьма самостоятелен. Особенно самостоятелен его Ботнический залив с фауной крайне бедной и качественно и количественно. Одинаково небогата фауна и всего Балтийского моря, но в силу геологического прошлого, которое достаточно хорошо изучено, она оказывается состоящей из ряда комплексов, очень отличных один от другого. Проследим это геологическое прошлое Балтийского моря, начиная с конца ледниковой эпохи за 13 000 лет до нашей эры.

Ледниковые эпохи, как таковые, и самые ледники оказывают существенное влияние на положение уровня и конфигурацию мирового океана и связанных с ними морей и других бассейнов. Вода, скапливающаяся на суше в виде льда и снега, перестает поступать в океан, и уровень последнего понижается. Вычислено, что во время последнего оледенения массы льдов

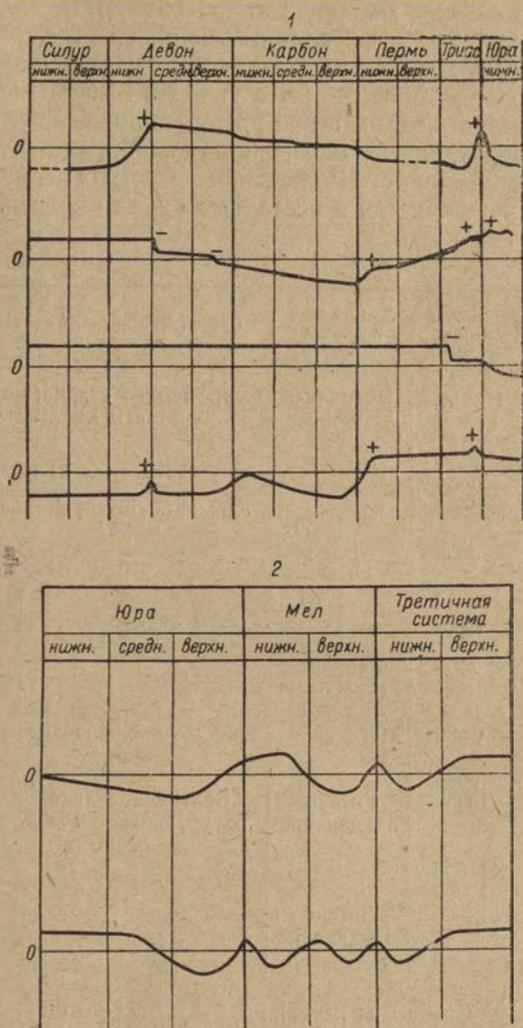


Рис. 102. Движения земной коры по отношению к уровню моря (нулевая горизонталь — 0). (По А. Д. Архангельскому).

1 — сверху вниз: Кавказ, Донецкий край, Южнорусская впадина, Урал; 2 — Южнорусская и Восточнорусская впадины.

на обоих полюсах превышали современные на 4 млн. км<sup>3</sup> льда, что дает понижение уровня океана против современного на 93 м. При таянии льдов уровень моря соответственно повышается. Такие колебания уровня носят название эвстатических. Кроме эвстатических, имеются еще изостатические колебания, обусловленные прогибом земной коры под тяжестью ледников и ее поднятием при их таянии. По геологическим отложениям на юге Финляндии установлено, что уровень Рыбного озера был на 150 м, а Иольдиевого моря на 90 м выше уровня современного Балтийского моря. Рыбное озеро и Иольдиево море, наряду с другими бассейнами, существовали в области современного Балтийского моря; их последовательность за последние 13 тыс. лет рисуется в настоящее время в следующем виде (табл. 12).

Таблица 12

Летоисчисление	Ледниковые периоды	Стадии Балтийского моря	Климатические периоды южной Швеции и эпохи
Начало нашей эры	Послеледниковое время	Современная стадия: море с <i>Муа</i> и <i>Limnaea</i>	Субатлантический период (холодный и влажный), суббореальный период (теплый и сухой)
—1000	То же		
2000	"		
3000	"	4000 лет. Литториновое море <sup>1</sup>	Атлантический период (теплый и влажный)
4000	"		Бореальный период (теплый и сухой)
5000	"		
6000	"	2200 лет. Анцилово озеро <sup>2</sup>	Субарктический период
7000	Финляндское оледенение		
8000	То же	500—700 лет. Иольдиево море <sup>3</sup>	
9000			
10000	Готское оледенение	Балтийское ледовое озеро, оно же Рыбное озеро	
11000			
12000			Арктический период
13000	Датское оледенение		

Самый древний из этих бассейнов — Рыбное озеро — был обязан своим происхождением таянию ледников. Подпертое с севера ледником при своем высоком уровне, о котором мы говорили, Рыбное озеро имело сток на запад в океан, уровень которого был гораздо ниже уровня озера, а на востоке соединялось с Ладожским озером. Типичным отложением Рыбного озера являются ленточные глины.

Когда Рыбное озеро в своем расширении на север вследствие таяния ледника дошло до среднешведской низины, уровень его стал падать и, наконец, сравнялся с уровнем океана. Морские воды заняли часть площади Рыбного озера, и на месте последнего образовалось Иольдиево море, соединенное на западе с океаном через среднешведскую низменность, а на северо-востоке через Ладожское и Онежское озера с Белым морем. Свое название оно полу-

<sup>1</sup> С *Littorina littorea*, *Cardium edule*, *Mytilus edulis* и другими представителями холодной арктической фауны.

<sup>2</sup> С *Ancylus fluviatilis*, *Limnaea*, *Unio*.

<sup>3</sup> *Yoldia arctica*, *Arca borealis*, *Mya*.

чило по имени моллюска *Yoldia* (теперь *Portlandia arctica*). Вследствие опреснения речными и тальми водами, вода Иольдиевого моря была солоноватой, ниже океанской солености. Кроме *Portlandia*, его населяли из моллюсков: *Arca borealis*, *Mya truncata* и ряд других представителей холоднолюбивой северной фауны. Вся эта фауна в основном живет сейчас в северном Ледовитом океане, а у западных и северных берегов Скандинавии она отсутствует. Из этой фауны или, быть может, частично из фауны Рыбного озера в современном Балтийском море сохранились три следующие группы организмов. Первая — это формы, живущие в Ледовитом океане только в его опресненных южных районах или в пресной воде. В эту группу входят: *Mesidothea entomon*, *Pontoporeia affinis*, *Limnocalanus grimaldi*, *Pallasea quadrispinosa*. Вторую группу образуют крайне эвригалинные формы, могущие жить как в пресной, так и в морской воде. Представителями этой группы являются тюлень, *Phoca hispida*, и бычок *Muohocerphalus quadricornis*. Третья группа форм — это морские и солоноватоводные организмы, но менее эвригалинные, чем представители второй группы. В эту третью группу входят: ракообразные *Pontoporeia femorata*, *Mysis mурхта*, *M. oculata*, рефирея *Halicyrtus spinulosus*, моллюск *Astarte borealis*, гидроид *Halitholus cirratus*.

Все эти формы, живущие ныне в Балтийском море со времен Иольдиевого моря, называются реликтами. Детально о реликтах см. ниже.

Лет через 500—700 после возникновения Иольдиевого моря среднешведская низина поднялась, и Иольдиевое солоноватоводное море превратилось в Анцилово пресноводное озеро с пресноводной фауной моллюсков: *Ancylus fluviatilis*, давшего озеру свое имя, *Limnaea ovata baltica*, *Unio* и др.

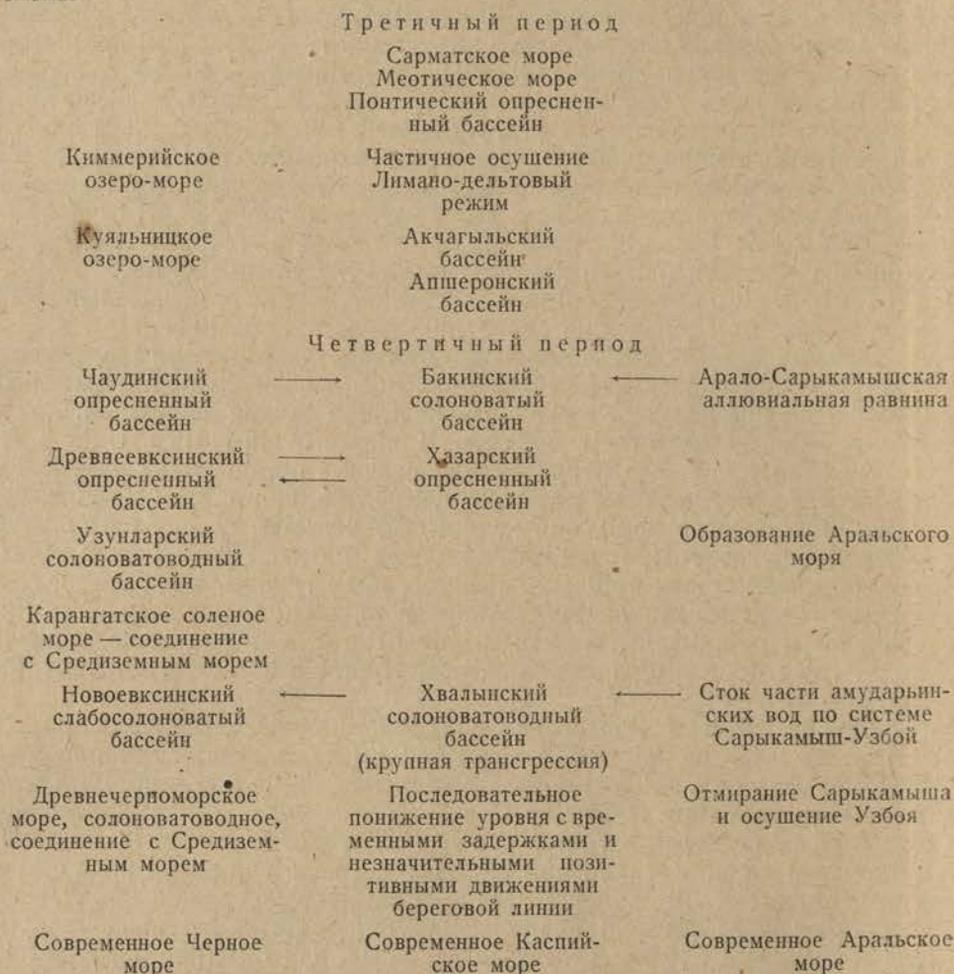
Реликты Иольдиевого моря как солоноводные организмы в самом Анциловом озере жить, конечно, не могли, и, вероятно, на это время, до образования Литоринового моря, они нашли себе убежище где-либо в области Бельтов. Анцилово озеро существовало около 2200 лет, пока, наконец, вследствие опускания суши в области Бельтов, даже глубже, чем ныне, фауна Северного моря не сменила фауну Анцилового озера; получилось новое Литориново море с моллюсками *Littorina littorea*, *Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Tapes decussatus*, *Macoma baltica*, *Hydrobia baltica*, *Theodoxus fluviatilis*.

*Littorina littorea* в Балтийском море ныне не живет, все же остальные процветают и теперь, являясь в известном смысле реликтами Литоринового моря, подобно тому, как *Mesidothea*, *Pontoporeia*, *Mysis* и др., о которых речь шла выше, являются реликтами Иольдиевого моря. Соленость Литоринового моря была, вероятно, на 5‰ выше солености современной Балтики, что доказывается более широким распространением в то время ряда современных реликтов. Литориново море просуществовало около 4000 лет, пока постепенное обмеление Бельтов не снизило его солености. Это снижение привело к вымиранию более солелюбивых видов, как *Littorina*, к развитию специально солоноватоводных видов, как планктонные *Copepoda*, *Acartia discaudata* и *A. bifilosa*, виды рода *Eurytemora*, к усиленному процветанию эвригалинных пресноводных форм. Все это в совокупности и привело к превращению Литоринового моря в современное нам Балтийское. Ряд авторов выделяет еще Лимнеево озеро в качестве непосредственного предшественника Балтийского моря по обилию в определенный момент моллюска — *Limnaea ovata baltica*. Таким образом, в настоящее время фауна Балтийского моря состоит из: 1) фауны Северного моря, не всей, а соответствующей общей пониженной солености Балтики, 2) эвригалинной пресноводной фауны, 3) реликтов Иольдиевого моря и 4) специально солоноватоводных видов.

В зоогеографическом отношении Балтийское море является двойственным. Бореальная фауна, пришельцы из Северного моря, населяют в основе более

мелководные южные и юго-западные части Балтийского моря; северные, восточные и глубоководные его части заселены пришельцами, вероятно, с далекого северо-востока Евразии.

Черное, Каспийское и Аральское моря. Еще более сложным, чем геологическое прошлое Балтийского моря, является геологическое прошлое Черного, Каспийского и Аральского морей. Схематически и с рядом сокращений оно может быть представлено в виде следующей схемы.<sup>1</sup>



Среднемиоценовый третичный морской бассейн покрывал площадь Средиземного моря, Дунайскую низменность, большую часть Черного моря, Крым и Азовское море, Каспийское и низовья Волги и западную часть площади Азовского моря. По своей солёности и фауне он резко распадался на две части. Его западная часть приблизительно от Крыма сообщалась с океаном, имела нормальную океаническую солёность и богатую фауну, сходную с фауной современного Средиземного моря; одних моллюсков в нем было найдено до 1000 видов; богато были представлены и стеногалинные виды, как губки, кораллы, брахиоподы, морские ежи. В бассейне реки Днестра тянулся огромный в 300 км в длину и 20 км в ширину богатый мшанково-коралловый

<sup>1</sup> Стрелки показывают направление стока и водообмена.

риф, аналог известного современного барьерного рифа у северо-восточных берегов Австралии.

Совершенно иной была фауна другой, восточной крымско-кавказской части этого среднемиоценового моря: брахиоподы, ежи, кораллы в ней не существовали; ее соленость была понижена и приближалась к солености современного Черного моря; опреснялась она, вероятно, мощными артериями Волги и Днепра, существовавшими уже и в то время. Подбор фауны был близок к фауне современного Черного моря; почти 80% родов моллюсков этой фауны живет и в современном Черном море. Имевшиеся глубины были безжизненны и, судя по осадкам, вполне сходным с современными глубинными осадками Черного моря, были заражены сероводородом. Можно, казалось бы, думать о прямом переходе этой фауны в фауну современного Черного моря. Фактически, однако, дело обстояло гораздо сложнее, и прежде, чем образовалось современное Черное море, на его площади со времени среднемиоценового бассейна последовательно сменилось еще одиннадцать морей.

В верхнемиоценовое время так называемая предальпийская дуга, соединявшая среднемиоценовое море в области современной Венгерской низменности с Средиземным морем и океаном, исчезла: получился новый внутренний, замкнутый, не морской, а солоноватоводный бассейн — Сарматское море; его сероводородное заражение в общем было чрезвычайно ничтожным и существовало только на ограниченных площадях. В Сарматском море в силу его опреснения не могли жить ни кораллы, ни головоногие, ни морские ежи, но некоторые роды моллюсков, как *Trochus*, *Buccinum*, *Cardium* и ряд других форм, унаследованных от времен средиземноморского яруса, достигли в нем роскошного развития. Затем Сарматское море сокращается, вода сохраняется, быть может, только в крайне ограниченной области. Наступает господство суши. Из Азии и Африки в Крым, южную половину Европейской части СССР и Закавказье приходит богатая фауна наземных млекопитающих — носороги, трехпалые лошади, жирафы, гигантские свиньи и пр. Затем море снова расширяется и откладывает меотический ярус. Это Меотическое море занимало гораздо меньшую площадь, чем Сарматское, как с востока (оно не шло за Каспий), так и с запада. В начале своего образования Меотическое море несомненно имело гораздо большую соленость, чем Сарматское. В составе его фауны мы встречаем ряд настоящих среднемиоценовых морских форм, совершенно не связанных с сарматом; откуда они проникли, пока еще не установлено. Однако это осолонение было временным. В верхних меотических слоях число морских видов, сравнительно с нижними меотическими слоями, сокращается в несколько раз. Меотическое море не проникает на запад в Среднедунайскую низменность. Там самостоятельно развилась специфическая фауна двустворчатых конгерий, которые в верхнемеотическое время проникли в опреснившееся к тому времени Меотическое море и составили его основную фауну вместе с массой мелких двустворчатых моллюсков, родов *Hydrobia*, *Micromelania* и других, которые и сейчас продолжают жить в Каспийском море.

В следующую затем эпоху нижнего плиоцена Меотическое море сменилось Понтическим, которое простиралось от дунайских берегов Черного моря до восточных берегов Каспия. Понтическое озеро-море было опреснено до степени современного Каспийского, и его населяли те виды двустворчатых кардид, которые и теперь населяют Каспийское море, образуя так называемый каспийский тип фауны.

Дальнейшая история Евксинского и Каспийского бассейнов представляется в следующем виде. Евксинский бассейн в верхнем плиоцене дает киммерийские слои с роскошной фауной крупных дрейссензид и кардид, которая является верхом развития понтической фауны; объясняется это, вероятно, более теплым климатом, который господствовал в то время. В Придунайской области в период Киммерийского озера-моря существовал Дакский-

ский опресненный бассейн, который в период Куяльницкого озера-моря сменился Левантийским озером или системой озер, где развивалась богатая пресноводная фауна, особенно моллюсков из родов *Unio*, *Vivipara*, *Melania* и др. За киммерийскими следуют куяльницкие слои — с бедной фауной и мелкими формами, свидетельствующими о наступлении холодного времени. Затем идут отложения чаудинских слоев. Наконец в среднетретичное время, вероятно, в Шельскую эпоху, произошло соединение дотоледоизолированного Евксинского бассейна через Дарданеллы с Эгейским морем: соленые воды осолонили до того слабосоленое Евксинское озеро и принесли с собою новую фауну; остатки старой отступили в слабосоленые лиманы — Днепровско-Бугский и др. и в Таганрогский залив Азовского моря. В этот период фауна Черного моря в лице средиземноморских пришельцев была богаче, чем в настоящее время.

По новейшим данным, дело оказывается еще более сложным. Можно думать, что в послетретичное время и после первого прорыва Дарданелл сообщение Черного моря с Средиземным более или менее прерывалось еще два раза, вводя за собой каждый раз новое опреснение и новое расширение области распространения старой понтической фауны, укрывавшейся в лиманы; это расширение сопровождалось каждый раз, конечно, полной или частичной гибелью средиземноморских переселенцев.

История развития Каспийского моря после отделения его от Черного представляется в следующем виде. В южной части современного Каспийского моря в понтическое время господствовала суша с полупустынным режимом, с пресноводными бассейнами, населенными пресноводными моллюсками и *Chara*.

В следующую эпоху, соответствовавшую концу киммерийской, в Черном море, на месте Каспийского моря и даже далеко к северу до рек Камы и Белой мы имеем громадный Акчагыльский солонатоводный бассейн с своеобразной фауной сарматского характера. Там жили представители родов *Mastra*, *Cerithium* и др., отсутствовавшие в меотическом и понтическом бассейнах; поэтому происхождение акчагыльской фауны неясно. Акчагыльский бассейн через Маныч был в кратковременном соединении с Евксинским бассейном и был сменен меньшим по размерам Апшеронским бассейном, немного превышавшим современное Каспийское море. Плиоцен, а с ним и третичные слои в области Каспия закончились бакинскими слоями, аналогичными слоям Чауды Черноморского бассейна. В послетретичное время были еще, вероятно, две трансгрессии Каспийского моря, из которых одна доходила до широт Камышина или Саратова.

На этом можно закончить описание прошлой жизни Балтийского, Черного и Каспийского морей. Это прошлое при всей своей сложности является яркой иллюстрацией положения о сравнительно быстрой смене солёности и других условий даже в крупных бассейнах и возникающем вследствие этого непостоянстве их населения. Солёность небольших бассейнов меняется еще быстрее; заполненные морской водой углубления, небольшие бассейны в приморских скалах первым дождем могут быть совершенно опреснены, а после долгой сухой погоды могут стать пересолоненными.

Об изменении солёности пресноводных бассейнов и о превращении их в соленые озера при отсутствии стока все основное было уже сказано выше в главе о солончатых, соленых и пересолоненных озерах, не связанных с морем.

## 2. Реликты адаптивные и консервативные и происхождение пресноводных организмов

**Р е л и к т ы.** При изменении солёности бассейнов в ту или иную сторону население их, конечно, меняется в зависимости от степени своей эвригалности. При смене пресной воды на соленую, морскую или обратно происходит,

говоря вообще, полная гибель старого населения. Действительно, большинство типично морских и типично пресноводных организмов совершенно не выносят быстрой перемены солености окружающей их среды и погибают. В 1918 г. в одном из районов большого барьерного рифа у северо-восточных берегов Австралии в период 20—29 января почти непрерывно 8 дней шел необычайной силы ливень. Количество выпавших за эти дни осадков оказалось равным слою воды в 910 мм толщиной. Море опреснилось настолько, что погибла вся роскошная фауна и богатая флора, составляющая обычное водное население коралловых рифов. От поверхности моря до глубины 5—6 м погибли все мадрепоровые кораллы, гигантские, до 30 см в диаметре, актинии, крабы, моллюски, почти метровые голотурии и другие иглокожие; погибли рыбы, исчезли водоросли. И даже по прошествии шести лет оказалось, что более или менее восстановились только водоросли, а животные были представлены еще в очень ограниченном количестве (M. Hendley).

Весной 1931 г. дунайские воды в таком обилии проникли в Черное море, что сильно опреснили весь прилегающий к устью реки Дуная район, вплоть до гор. Констанцы на юге. Вместе с этими водами в большом количестве вошли в Черное море и пресноводные карпы. Однако стоило только ветру нагнать к Дунаю соленую воду, как все карпы быстро погибли и в необъятном количестве были выброшены на берег (Antipa).

Однако еще в 1860 г. шведский ученый Ловен обнаружил, что в больших шведских озерах Венере и Веттере, совершенно пресноводных, живут мизиды — морские организмы.

В настоящее время можно считать твердо установленным, что ряд организмов — рачок *Limnocalanus grimaldii macrurus*, мизида *Mysis oculata relicta*, морской таракан *Mesidothea entomon*, бычок *Muohocerphalus quadricornis*, — будучи в высшей степени эвригалинными организмами, существовали в течение всего вышеописанного геологического прошлого Балтийского моря и переходили из морской воды в пресную и обратно, причем некоторые из них подвергались довольно существенным морфологическим изменениям. Большинство из них является формами северного, морского происхождения. Связь Ледовитого моря с Балтийским в ильдиевое время объясняет нам тот замечательный факт, что в настоящее время целый ряд этих форм живет в Ледовитом море, в пресных водах Фенно-Скандии и в Балтийском море, совершенно отсутствуя в Атлантическом океане у западных берегов Норвегии. Наиболее интересны изменения, которым подвергся *Limnocalanus grimaldii*. Как типичная форма, он живет в Ледовитом море от восточной Гренландии до Новосибирских островов, в Ботническом и Финском заливах и в Каспийском море, а в Северном море и у берегов Норвегии, как мы говорили, он отсутствует. Аналогичное распределение имеют *Mysis oculata* и *relicta* (рис. 103).

Передний край головы *Limnocalanus grimaldii* вытянут и в профиль образует явный головной угол. Крайняя пресноводная форма *Limnocalanus macrurus*, живущая в пресных озерах Швеции, Норвегии, Финляндии, в Неве, в Великих озерах Америки, имеет цефалоторакс укороченный, в профиль без всякого лобного угла и со вздутым верхним краем (рис. 104, 6—17).

Обе эти крайние формы, *Limnocalanus grimaldii* и *L. macrurus*, соединены между собой целым рядом постепенных переходов, причем обыкновенно в определенном озере все формы имеют только один, свойственный этому озеру, наружный вид. Если теперь мы расположим формы, найденные в 32 различных бассейнах Швеции в ряд, по мере постепенного перехода от *Limnocalanus grimaldii* к *L. macrurus*, то окажется, что соответствующие этим формам бассейны расположатся тоже в определенном порядке. Чем более форма уклоняется от *L. macrurus*, тем более древним в смысле пресноводности оказывается соответствующий ей бассейн; относительная древность бас-

сейнов легко определяется из процентного отношения высоты данного озера над уровнем моря к высоте общего подъема данной местности; чем выше будет этот процент, тем раньше озеро вышло из-под моря и тем дольше оно пребывает пресным. *Limnocalanus* неспособен ни к миграции, ни к заносу, так как не был найден ни в одном из пресных озер, лежащих выше 284 м над ур. м., т. е. в озерах, которые не заливались прежним Литориновым

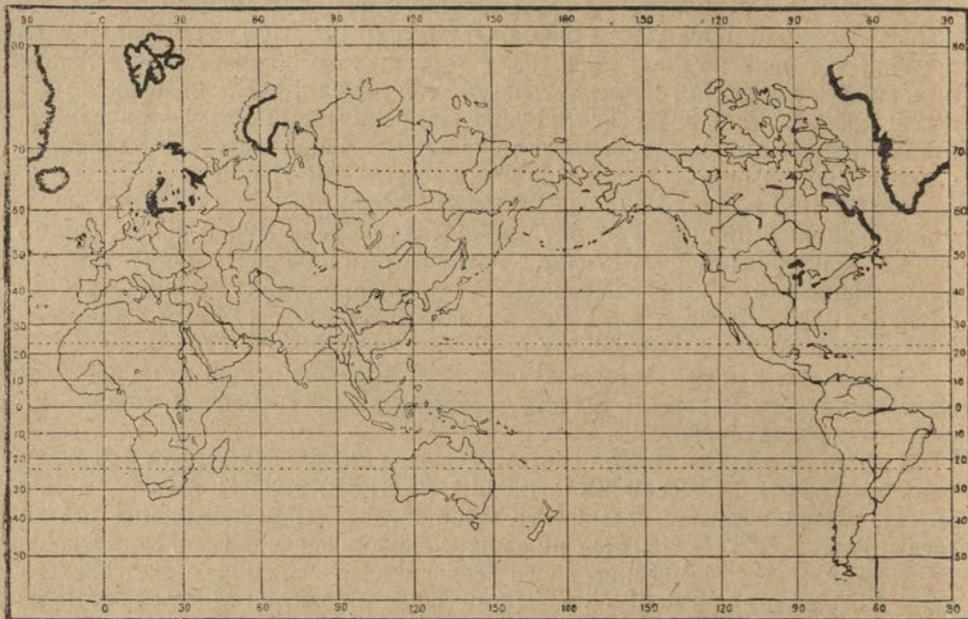


Рис. 103. Ареал *Mysis oculata*.

морем. Самые древние озера, в которых живет *Limnocalanus*, вышли из-под уровня моря около 9000 лет назад; а так как он дает одно поколение в год, то оказывается, что на превращение формы *L. grimaldii* в *L. macrurus* понадобилось около 9000 поколений. Здесь мы имеем классический пример развития у организма определенной особенности, вызванной внешними условиями, именно опреснением, причем с течением времени это действие все повышается, хотя самый фактор опреснения остается неизменным. Такое явление называется аккумулятивным действием измененной среды.

Другие обитатели Иольдиевого моря, которые вместе с *Limnocalanus* живут в пресной воде, — морской таракан *Mesidothea entomon*, амфиоды *Gammaracanthus* и *Pontoporeia*, — попав в пресную воду, в общем претерпели гораздо меньшие изменения, чем *Limnocalanus*, однако все же уменьшились в размерах.

Такого рода формы, пребывание которых в данном бассейне можно объяснить только таким путем, что они сами или их родоначальная форма остались там со времени естественно-исторических условий, геологически чуждых современному, называются реликтовыми, или реликтами. Таково определение термина «реликт», данное Экманом.

Говоря точнее, ракообразных *Mysis*, *Pontoporeia*, *Mesidothea*, *Limnocalanus* и рыб — бычка *Myoxocephalus quadricornis* и корюшку *Osmerus eper-*

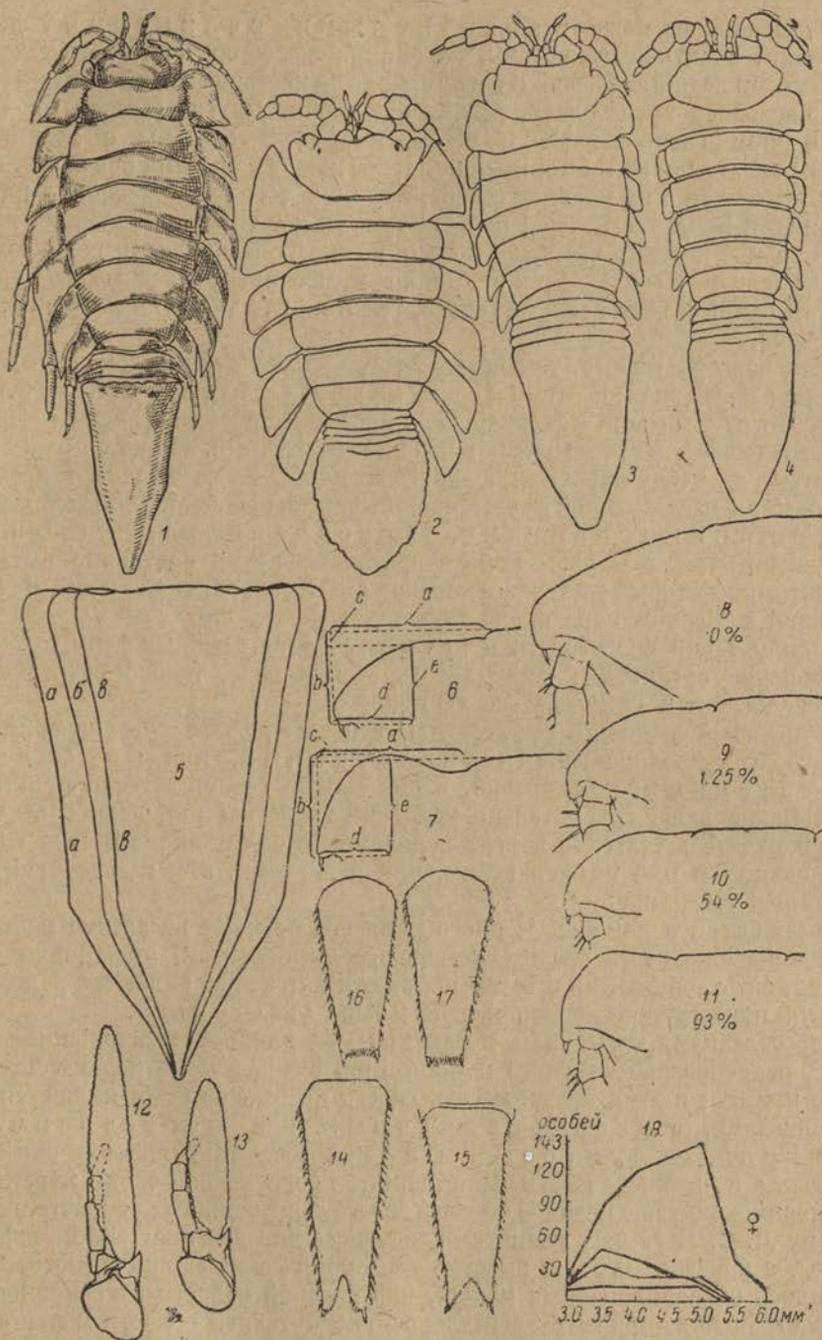


Рис. 104. Изменение животных под влиянием солености.

1 — *Mesidothea sibirica*; 2, 3 и 4 — молодые особи *Mesidothea*, вынутые из яйцевой камеры матери (2 — *M. sibirica*, 3 — *M. entomon*, 4 — *M. entomon vetterensis*); 5 — тельсон самцов одинакового роста (a — *M. sibirica*, б — *M. entomon*, в — *M. ent. vetterensis*); 6 — передний конец цефалоторакса *Limnocalanus grimaldii*; 7 — то же у *Limnocalanus macrurus*; 8, 9, 10 и 11 — переход *Limnocalanus grimaldii* в *Limnocalanus macrurus* (8 — из устья Яны, 9 — из озера Мелар, 10 — из озера Delongen и 11 — из озера Oresjön; ‰ — относительная древность пресноводного бассейна); 12 — антеннальная чешуйка морской *Mysis oculata*; 13 — то же у солоноватоводной и пресноводной *Mysis oculata relicta*; 14 и 15 — соответствующие этим формам тельсоны; 16 и 17 — тельсон *Metamysis strauchi* у морских (16) и пресноводных (17) форм; 18 — величина самок *Corophium curvispinum* у Саратова (верхняя кривая), на нижней Волге, на Оке и верхней Волге (нижняя кривая).

*lanus* мы должны назвать адаптивными реликтами ледниковой эпохи; адаптивными потому, что они приспособились к новым условиям, а реликтами ледниковой эпохи потому, что для настоящего времени они являются наследием предыдущей, ледниковой эпохи. Другие реликты в своем современном распространении несомненно тоже связаны с ледниковой эпохой; так, рачок *Vythotrephes longimanus* живет в пресных водах более или менее повсеместно на крайнем севере, но кроме того изолированно и на юге, например в Боденском озере; попасть туда он мог только в условиях ледниковой эпохи; поэтому его тоже можно назвать ледниковым реликтом, но не адаптивным, а консервативным, поскольку он не менял условий существования и живет как на севере, так и на юге только в холодной, пресной воде.

Как консервативные, так и адаптивные реликты могут доходить до нас от очень разных эпох; поэтому к слову «реликт» следует добавлять: реликт такой-то эпохи. Все живущие в настоящее время организмы Черного моря, за исключением средиземноморских переселенцев, являются реликтами сарматского, понтического или другого моря, более позднего времени.

Новые элементы данной фауны, появляющиеся при современных условиях, называются иммигрантами, переселенцами, активными или пассивными; так, в Черном море в настоящее время постоянно пытаются поселиться некоторые средиземноморские рыбы, как пелагида и др., и омар, живущий в Черном море около Босфора.

В силу такой способности к иммиграции эвригалинных форм далеко не все морские организмы, живущие в пресной воде, являются реликтами в вышеуказанном смысле этого термина.

В противоположность иммигрантам основные, более древние обитатели данного бассейна называются автохтонами, или коренными обитателями; но, конечно, о них можно говорить, если принимать во внимание лишь сравнительно короткий геологический период времени. Если же взять достаточно долгий период, то в большинстве местностей все виды окажутся или иммигрантами, или реликтами, или псевдореликтами, о которых см. ниже.

Укрывшееся в лиманах Черного моря его прежнее население является, в противоположность средиземноморским иммигрантам, проникшим через Босфор, автохтонным, но в то же время эти автохтоны являются реликтами сармата или понтической эпохи, как было указано выше.

Переселенцами могут быть и реликты; так, например, каспийские реликтовые ракообразные, мизиды и *Corophium* очень высоко поднимаются по Волге и Каме; в этих новых местах своего пребывания они являются уже не реликтами, а псевдореликтами, или переселенцами из числа реликтовых форм, потому что реликтами они стали не здесь, а в низовьях Волги. Для реликтов современной эпохи характерно то, что они живут вне главной области своего современного распространения; поэтому Л. С. Берг дает реликтам следующее определение: «такие подвиды и виды, а конечно и более высокие таксономические единицы, которые сохранились в изолированных местах, вне главной области современного их распространения, причем относительно промежуточной области можно предположить, что здесь они когда-то жили, но затем вымерли, — называются реликтовыми, или реликтами, т. е. остатками прежней фауны или флоры».

От реликтов ледниковой эпохи необходимо отличать просто холодолюбивые, стенотермные формы с широкой способностью к активному переселению или пассивному заносу. С реликтами ледниковой эпохи у них имеется ряд общих черт; и те и другие являются холодолюбивыми, стенотермными формами; обе группы наиболее обильны на крайнем севере и в области горных краев средней Европы, встречаясь в промежуточной области лишь

в немногих отдельных, изолированных бассейнах; и те и другие живут в длинных озерах в глубине их, а в горных — в литорали. Для отличия более или менее решающим является способ распространения, а именно, более пассивный у реликтов; однако в общем мы еще плохо отличаем эти две группы.

В силу сложного геологического прошлого, наличия реликтов и иммигрантов, фауна ряда морей является по своему происхождению чрезвычайно разнородной. О составе фауны Балтийского моря мы уже говорили. Вся донную фауну Азовского моря по ее происхождению можно разделить не менее как на 5 групп. Первая группа из 20 видов. Это пресноводные формы, как, например, *Vivipara*, *Limnaea*, *Unio* и др. Часть этой фауны может быть очень древнего происхождения. Вторая группа — это реликты Древнеевксинского озера-моря; их насчитывается 31 вид. Они населяют наиболее опресненные участки Азовского моря, именно восточную часть Таганрогского залива (река Дон) и устья и лиманы других рек. Сюда относятся из кишечнополостных: *Ostroumova maeotica*, *Blackfordia virginica* и *Cordylophora caspia*; из полихет роды *Hurania* и *Manayunkia*; из моллюсков *Monodaspa*, *Dreissena*; из ракообразных ряд кумацей, мизид и амфипод.

Некоторые формы из этой группы расселились по всему Азовскому морю, как, например, *Pontogammarus maeoticus*.

По данным Ф. Д. Мордухай-Болотовского, в Азовском море и в районе Таганрогского залива реликты (по количеству видов) распределены следующим образом: в открытом Азовском море — 7, в средней части Таганрогского залива — около 12, в предустьевой его зоне — 25, в дельте Дона — 44, в верхнем течении Дона — 9 и в реке Воронеже — 3 вида. Таким образом, наибольшее количество видов — 44 — населяет сильно опресненную дельту Дона. Настоящая пресноводная фауна в значительных количествах идет западнее дельты, в районы, осолоненные до 2‰ и более. Таким образом получается, что в Таганрогском заливе реликтовая фауна по обилию видов является как бы более пресноводной, чем сами пресноводные организмы.

Заметим, что в Каспийском море реликтовые формы заселяют всю его площадь, процветая при гораздо больших соленостях, доходящих до 12—13‰, чем в Азовском. Что кроется за этим различным отношением к ‰ азовских и каспийских реликтов, несомненно имеющих общих и одинаковых предков, пока еще не выяснено.

Третья группа фауны Азовского моря — это средиземноморские иммигранты, азовско-черноморские формы, реликты одной из эпох Черного моря с пониженной соленостью. Сюда относятся 55 видов; все они очень эвригалины, и многие из них массами заполняют все Азовское море, как *Balanus*, *Cardium*, *Mytilaster*, *Syndesmya*, *Nereis* и др. Из этой группы наибольшее значение имеют 22 вида полихет, 12 видов моллюсков и 11 видов амфипод.

Четвертая группа — реликты Черного моря, периода повышенной солености (Карангатского моря?). В противоположность реликтам второй группы, эти формы населяют не наиболее опресненные районы северо-восточной части Азовского моря, а наиболее осолоненные северо-западные районы, как Утлюкский лиман и северный Сиваш. Представителем этой группы является полихета *Pectinaria neapolitana*. От моллюсков *Venus*, *Gastrana*, *Tapes* и др. теперь здесь имеются в большом количестве только пустые раковины. Всего к этой группе относится 19 видов.

Пятая группа включает в себе 5 ультрагалинных видов, куда входят известная *Artemia salina* и личинки хирономид группы *Salinarius*. Они населяют Сиваш, кроме северной его части, и соленые Кубанские лиманы.

Всего во все пять групп фауны Азовского моря входят 130 видов; наиболее богатой является группа средиземноморских иммигрантов, составляющая 44% всего известного нам донного населения Азовского моря.

Что касается специально рыб Азовского моря, то Н. М. Книпович принимает еще более дробное деление и разбивает их не на 5, а на 8 групп.

Характерными особенностями фауны Каспийского моря являются:

- 1) бедность качественного состава;
- 2) разнородный четвертной ее генезис;
- 3) бурный характер видообразования, вследствие чего получились многочисленные виды или формы с неясными переходами, что свойственно еще, например, Байкалу и Танганьике;
- 4) высокая степень эндемичности.

Рассмотрим более подробно эти четыре особенности.

1. В составе донной фауны Каспия насчитывается всего только около 264 видов, против хотя бы 1514 видов в Баренцовом море.

2. Разнородный четвертной генезис Каспийской фауны представляется в следующем виде.

а) Основная масса каспийской фауны — это реликты большого количества бассейнов, то более, то менее опресненных, которые сменили Сарматское и Меотическое моря в миоцене и Понтическое — в плиоцене, после чего только и началась самостоятельная жизнь Каспийского моря. К этой группе относятся так называемые каспийские автохтоны, а именно: из рыб — сельди, бычки, пуголовки, игла-рыба, возможно, осетровые; из моллюсков — разнообразно представленные *Cardidae* (кроме *Cardium edule*) и дрейссены; далее идут: мшанки, полихеты *Hurania*, *Huaniola* и *Parhuania*, часть турбеллярий, все *Decapoda*, *Cumacea*, большая часть мизид и гаммарид, губки, медуза *Moerisia* и гидроид *Cordylophora* (Л. Зенкевич).

б) Вселенцы из Северного ледовитого бассейна, каковых насчитывается не менее 11 видов, в число которых входят из ракообразных: *Limnocalanus grimaldii*, *Mesidothea entomon*, *ssp. glacialis*, 4 вида *Amphipoda*, 2 вида мизид; из рыб: белорыбица *Stenodus leucichthys*, лосось *Salmo trutta*; из млекопитающих: тюлень *Phoca caspia*.

в) Вселенцы из западных морей, средиземноморские формы, прошедшие через Черное и Азовское моря, например: *Cardium edule*, вселившийся в массовом количестве, червь *Fabricia sabella*, рыбка *Atherina*; из растительного мира *Zostera pana*. Количество этих вселенцев значительно увеличивается на наших глазах. В 1928 г. В. Богачев нашел в Каспии *Mytilaster lineatus*, которого, конечно, не могли не заметить предыдущие исследователи Каспийского моря и который, вероятно, был занесен из Батуми при переправке мелких судов. Сейчас *Mytilaster* живет в Каспии в громадных количествах и вытесняет дрейссен. С 1930 г. началась планомерная акклиматизация черноморской кефали *Mugil auratus*, которая стала теперь в Каспии промысловой рыбой. Вероятно, вместе с кефалью была завезена и креветка, *Leander adspersus*, теперь массовый обитатель Каспийского моря; неизвестно, откуда взялась в 1933—1934 гг. новая для Каспия массовая планктонная диатомея *Rhizosolenia calcar-avis*, известная для Черного и Азовского морей.

г) Кроме вышеуказанных морских элементов сарматских, Северного ледовитого бассейна и средиземноморских в Каспии процветают и пресноводные вселенцы разных эпох. Наиболее древними из них являются 7 видов *Rhabdocoela*, затем брюхоногие моллюски, вероятно, полихета *Manayunkia caspia* и часть рыб; другие рыбы, например карповые, вселились позже. Это вселение было облегчено характером  $S^{0/00}$  Каспийского моря, а именно: отношением Mg и Ca, о чем более детально говорится ниже.

3. В Каспийском море сельди, бычки, пуголовки, бокоплавы, мизиды, кумацеи, кариды, дрейссены и др. образуют очень большое количество видов и форм, связанных между собою рядами переходов и трудно различимых. Можно действительно говорить о бурном процессе видообразования

(Л. Зенкевич) из немногих исходных форм. Все каспийские Сипасаеа, по Сарсу, произошли от одной прародительской формы, средиземноморского иммигранта; то же и мизиды, кроме форм северного происхождения. Причиной этого является частое изменение солености и других факторов окружающей среды, которое имело место за период смены большого количества бассейнов, и которые предшествовали, как мы видели выше (стр. 180), современному Каспийскому морю.

#### 4. Высокая эндемичность каспийской фауны.

В общем, в фауне Каспийского моря мы имеем до 89.39% форм, которые свойственны только понто-каспийско-аральской области В. Совинского; по отдельным группам животных можно привести следующие примеры:

из 29 видов	Turbellaria эндемиков	27 видов, т. е.	93.17%
" 107 "	Crustacea "	70 "	" " 65.42.
" 47 "	Mollusca "	41 "	" " 87.23.
" 54 "	Pisces "	33 "	" " 61.11.

При такой высокой эндемичности, вполне возможно говорить о каспийской зоогеографической солоноватоводной и пресноводной провинции (А. Державин). Мы можем даже не вводить ее в Кельтийско-бореальную морскую область, о чем говорил В. Совинский, а считать ее самостоятельной солоноватоводной областью с фауной частично морского, частично пресноводного происхождения, как полагает Л. А. Зенкевич.

Происхождение пресноводной фауны. Адаптивные к пресной воде морские реликты, как *Limnocalanus*, *Mysis*, *Myoxocephalus* и др., описанные выше, наглядно показывают во всяком случае один из путей, которым могло идти преобразование морских организмов в пресноводные. Повидимому, не приходится сомневаться в том, что в основе все первичноводные пресноводные организмы образовались из морских. Едва ли было возможно возникновение водной жизни в пресной воде; пресная вода слишком бедна солями и, как увидим ниже, пресноводные низшие беспозвоночные организмы имеют приспособления к тому, чтобы поддерживать необходимое для их жизни повышенное (сравнительно с окружающей пресной водой) осмотическое давление соков их тела. В этом отношении даже простейшие пресноводные организмы являются сложно устроенными. У морских беспозвоночных организмов давление соков их тела равно давлению окружающей среды, вследствие чего осмотические условия с этой стороны не являются препятствием для жизни и не требуют особых приспособлений.

Пресноводные организмы, будучи геологически моложе морских, в общем являются все же очень древними. Мы должны признать существование пресноводных организмов наряду с наземными еще в докембрийский период; однако, фактически заведомо пресноводная фауна найдена в слоях гораздо более поздних; в силу при наличии богатой развитой мелководной морской фауны мы имеем лагунные отложения с крупными ракообразными *Gigantostrea*; есть пресноводные отложения с остатками панцирных рыбообразных (*Ostracodermi*); в девоне лагунные отложения развиты очень сильно, они представляются в виде мелководных бассейнов с бедной фауной *Ostracodermi*, рыб, гигантостраков и двустворчатых, близких к *Uro*, типичному пресноводному организму; там же попадаются остатки наземной растительности. Все это заставляет думать о сильном опреснении некоторых лагун и о соседстве пресных вод. С девона, можно думать, появились в пресной воде *Estheridae* (из *Phyllopora*) и пресноводные креветки; расцвет всевозможных пресноводных отложений мы находим в каменноугольном периоде. Из каменноугольного периода известны отложения речные, озерные и, наконец, масса болотных, поскольку каменный уголь отлагается преимущественно в болотистых лесах, напоминающих современные болотистые леса с болотным кипарисом (*Taxodium distichum*) в Северной Америке.

В каменном угле (томите) пермского времени была найдена коловратка *Doracozoon brachionoides*, относящаяся к сем. *Brachionidae* или другому, близкому к этому, семейству.

В юрских пресноводных отложениях Туркестана найдена А. В. Мартыновым богатейшая фауна прекрасно сохранившихся водных насекомых, жуков, стрекоз, двукрылых, комаров и пр.

Пресноводные бассейны в истории земли не раз служили последним убежищем для вымирающих морских форм. Так, в пресной воде до сих пор живут ганоидные рыбы, в свое время распространенные в морях, а теперь почти оттуда исчезнувшие; трилобиты, которые представлены в силурийских морях почти полутора тысячу видов, в пермскую эпоху имели только один вид и тот пресноводный. Можно думать, что в пресной воде с ее массой изолированных озер и рек они находили возможность укрыться от вновь явившихся врагов и конкурентов, спастись от которых было трудно в море, где изолированные участки встречаются сравнительно редко.

Какими же путями переходят морские организмы к пресноводному образу жизни?

Таких путей насчитывается в настоящее время, собственно говоря, три: путь пассивного заноса, путь активного переселения и путь невольной смены морского образа жизни на пресноводный. Первый путь едва ли мог играть существенную роль в заселении пресноводных бассейнов: прямой перенос из морской воды в пресную выдерживают лишь очень немногие морские организмы. Относительно роли двух других путей происходят споры. То, что третий путь — невольной смены морского образа жизни на пресноводный — фактически имел и имеет место в природе, мы видели уже на примере адаптивных реликтовых форм, например на *Limnocalanus grimaldii*. Участки моря были изолированы вследствие поднятия суши и превратились благодаря притоку пресных вод в пресноводные озера; бывшее в этих участках морское население частью погибло, частью же, как *Limnocalanus*, превратилось в пресноводное.

Участки моря могут стать пресными не только вследствие поднятия суши, как было указано выше, но и по другим причинам. Так, например, при наличии определенной конфигурации морских берегов речные наносы могут отрезать даже большие участки, которые при этом в силу большого притока пресных вод постепенно опресняются. В Индокитае, в 300 км от устья реки Меконга, имеется громадное пресное озеро Тонле-сап с разнообразной реликтовой, морской по происхождению фауной; вполне возможно, что Тонле-сап представляет собой бывший залив Южнокитайского моря, отрезанный от него и опресненный рекой Меконгом.

Путь активного переселения в пресную воду, казалось бы, широко открыт морским организмам через устья рек. И действительно, мы уже видели, что многие из морских организмов, особенно более подвижные, как рыбы и ракообразные, используют его в достаточно широкой степени. Однако среди тех же ракообразных имеются разительнейшие примеры таких случаев, которые с несомненностью указывают, что определенные виды морских организмов переходят к пресноводному образу жизни только принудительно, а активно на завоевание пресной воды не идут, хотя имеют в своем распоряжении широкий и открытый путь в виде устьев больших и многоводных рек. Так, например, амфиоды *Corophium volutator* и *Macropsis slabberi* живут в солоноватых низовьях реки Сены, но в самой Сене, в ее пресной воде, не встречаются; у нас же они живут в пресной воде реки Кальмиуса, впадающей в Азовское море, оставшись там со времени последнего понижения уровня Черного моря, когда солоноватые воды в Кальмиусе сменились пресными.

Можно думать, что амфиподы вообще не легко распространяются против течения; известно, что Байкал переполнен массой видов различных гаммарид; очень многие из них на несколько сот километров спускаются вниз по реке Ангаре, вытекающей из Байкала, а в Селенге, впадающей в Байкал, встречается лишь один вид *Brandtia fasciata*. В реках Волге и Каме найдено до 49 каспийских эндемических видов амфипод и мизид; большинство их живет в нижнем колене Волги, однако четыре вида доходят до Рыбинска (ныне Щербаков) и четыре вида — до Молотова. Возникает вопрос, как они туда попали. Некоторые авторы, с которыми согласны и мы, утверждают, что каспийские ракообразные распространились в долине Волги преимущественно во время акачагыльской трансгрессии, доходившей до Камы, и в период других трансгрессий; затем по спаде Каспийского моря они стали невольными обитателями пресных вод Волги; за пределы трансгрессий эти ракообразные распространились уже после того, как невольно стали пресноводными организмами. Другие авторы кладут в основу активное продвижение ракообразных вверх по Волге.

Шесть видов каспийского типа ракообразных были найдены и в пресных озерах — Абрау, Палеостом и Инкит по восточному берегу Черного моря; нахождение их там объясняется частью прежним более высоким уровнем вод Черного моря, частью работой рек наподобие работы реки Меконга.

Таким образом, из трех путей заселения пресных вод — пассивный занос, активное переселение, путь невольной смены морского образа жизни на пресноводный — основным мы признаем последний путь невольной смены.

Известны еще два, уже исключительно редких, пути заселения пресных вод: один идет через подземные ручьи, впадающие в море, другой — через соленые озера, по берегам моря.

Конечно, все пути переселения облегчаются наличием опресненных районов океана. Одним из таких районов является часть Индийского океана и Южнокитайского моря, прилегающая к Индокитаю и Зондским островам. Соленость морской воды в этом районе на большом пространстве падает до 33‰ и ниже благодаря обилию рек и большому количеству выпадающих дождей; тем не менее мы имеем там богатую морскую тропическую фауну, выходцы которой обитают и в реках; из моллюсков насчитывается до 20 видов, есть речная актиния *Sagartia schilleriana*, речная поликлада *Shelfordia* и пресноводная полихета *Caobangia*; на острове Борнео живут в пресной воде такие морские по преимуществу роды рыб, как кузовки (*Tetradon*), морские пиры (*Pristis*) и скаты (*Tygon*); в этом же районе лежит и описанное выше озеро Тонле-сап.

### III. ВЛИЯНИЕ НА ОРГАНИЗМЫ ПРОЦЕССОВ ОПРЕСНЕНИЯ И ОСОЛОНЕНИЯ

#### 1. Наблюдения в природе

Мы уже видели в предыдущей главе, что морские адаптивные реликты в пресной воде уменьшаются в своих размерах и часто приобретают новый облик (см. выше стр. 183 о *Limnocalanus grimaldii* и *L. macurus*).

В северном Ледовитом море у берегов Европы, Азии, и Америки живет четырехрогий бычок *Muohoscephalus quadricornis* (рис. 105, 7), который отличается наличием четырех роговидных (грибовидных) выростов на голове. В анциловое время под влиянием опреснения этот бычок превратился в форму *relictus*, которая отличается полным или почти полным отсутствием всяких выростов на голове. В виде этой формы бычок до сих пор живет в озерах Венер, Веттер и Онежском, являясь реликтом анцилового времени. Но в Ладожском озере и в озере Мелар, около Стокгольма, живет форма, промежуточная между *quadricornis* и *relictus* (*M. lönnbergi*) с ясно различимыми,

хотя и слабо развитыми рогами. Объясняется это сравнительно недавним опреснением Мелара и Ладожского озер со времени их освобождения от Литоринового моря.

*Mesidothea sibirica*, из изопод, является формой, равномерно и массами заполняющей воды моря на глубинах от 6 до 270 м. В устьях рек, впадающих в Ледовитое море, и в Балтийском море живет форма *entomon* и, наконец, в озере Веттер — *entomon vetterensis*. Несомненно, что мы имеем дело с тремя формами одного вида, из которых первая форма живет в соленой воде, вторая — в солоноватой и третья — в пресной. Размер этих форм

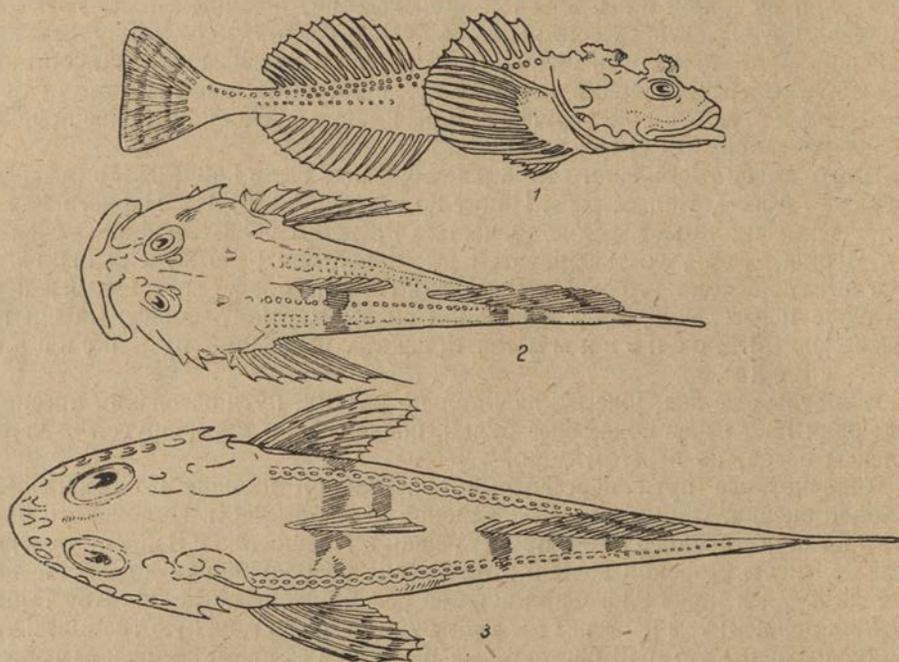


Рис. 105. Изменение бычков под влиянием солености. (По Бергу).

1 — *Myoxocephalus quadricornis*; 2 — *Myoxocephalus lönnbergi*; 3 — *Myoxocephalus relictus*.

уменьшается по линии *M. sibirica* — *entomon* — *vetterensis*. По той же линии идет и сужение тельсона (рис. 104, 1—5). Замечательно, что мелкие особи, вынутые из зародышевых камер матерей, отличаются друг от друга гораздо больше, чем взрослые формы. Это является противоречием основному филогенетическому закону, по которому зародыши животных сходны между собой больше, чем взрослые. Это специфическое явление Экман называет упрощенным онтогенезом и объясняет его тем, что в данном случае дело идет о прямом влиянии одного из внешних условий — солености, которая более решительно действует на молодых особей, чем на старых.

Некоторые мизиды также живут и в морских и в пресных водах. Морская форма *Mysis oculata*, живущая у нас на севере в солоноватой и пресной воде, превращается в меньшую по размерам *Mysis relicta*. Разница в строении между этими модификациями показана на рис. 104. Достаточно малейшего опреснения водоема, чтобы *M. oculata* начала приобретать признаки *M. relicta*. *M. relicta* не только меньше ростом, чем *M. oculata*, но и по ряду других признаков (однако не по всем) имеет сходство с молодыми особями *M. oculata*.

Разница в строении тельсона между морскими (Каспий) и пресноводными особями *Metamysis strauchi* изображена на рис. 104, 16—17.

Величина особей амфиподы *Corophium curvispinum*, выходца из Каспийского моря, живущей по всей Волге вплоть до Оки, тоже, как видно по рис. 104, 18, колеблется весьма значительно в разных районах ее пребывания.

Уменьшаются в своих размерах и обычные морские организмы, попадая в воду пониженной солености. Так, съедобная ракушка *Mytilus* из Ботнического залива во взрослом состоянии в 5 раз меньше особей из Кильской

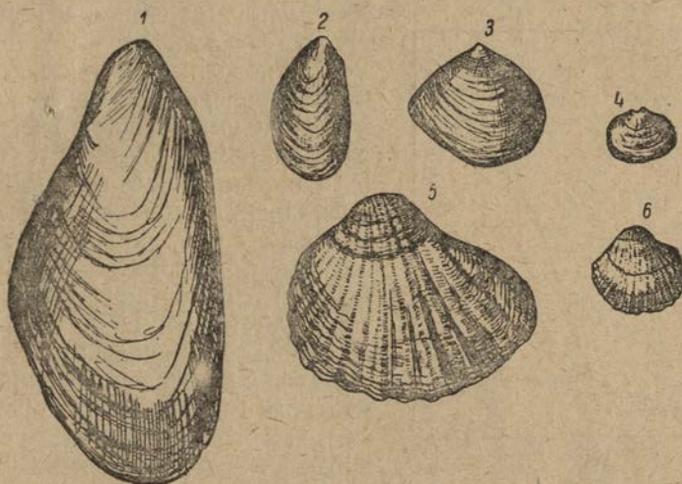


Рис. 106. Влияние солености на размер моллюсков.

1 — *Mytilus edulis* из Северного моря; 2 — то же, карликовая форма у берегов Финляндии; 3 — *Tellina baltica* из Кильской бухты; 4 — то же у берегов Восточной Пруссии; 5 — *Cardium edule* из Северного моря; 6 — то же у берегов Финляндии. Все в натуральную величину.

бухты (рис. 106). Другие организмы уменьшаются в меньшей пропорции, но уменьшение в подобных случаях происходит всегда, если не вмешиваются еще какие-либо другие факторы (табл. 13).

Таблица 13

Животные	В Кильской бухте	В Финском заливе	В Ботническом заливе
	S 15‰/00	S 5—20‰/00	S 5—20‰/00
<i>Mytilus edulis</i> . . . . .	110 мм	27 мм	21 мм
<i>Mya arenaria</i> . . . . .	100 "	77—75 "	36.5 "
<i>Cardium edule</i> . . . . .	44 "	22 "	18 "
<i>Tellina baltica</i> . . . . .	23 "	17 "	15 "

Около устьев Роны морские ежи имеют размеры лишь в  $\frac{1}{3}$  нормальных; корюшка *Osmerus eperlanus* достигает в Северном и Балтийском морях величины до 30 см, а в глубине Финского залива только 15 см; она же в пресных озерах, даже больших, имеет длину всего — 6—10 см, т. е. представлена мелкой карликовой формой, известной под названием снетка. Вообще скорость роста в море выше, чем в более пресной воде; камбала *Pleuronectes platessa* достигает длины 21 см в Северном море за три года, а в Балтийском за шесть. На рис. 107 наглядно изображена разница в скорости роста у рода *Salmo*. *Salmo fario* — форель, не покидающая пресных вод, растет гораздо

медленнее, чем *Salmo trutta* — таймень и *S. salar* — лосось, кривая роста которых показывает ясный перелом кверху при переходе в море.

Однако некоторые формы, очевидно с очень широким диапазоном в отношении данных условий существования, в том же Балтийском море не следуют этому правилу. Так, *Masoma baltica* имеет и в Северном и в Балтийском морях одинаковую длину — около 22 мм, и только у пределов своего распространения, в Ботническом и Финском заливах, немного уменьшается в своих размерах, именно до 15—18 мм. Однако и там, при прочих благоприятных условиях, например в районе Хельсинки, встречаются особи и нормального роста.

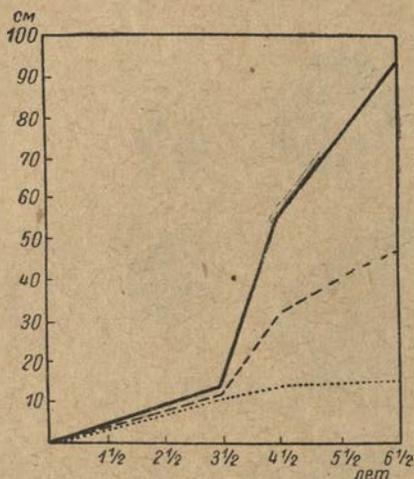


Рис. 107. Кривые роста.

Верхняя кривая — *Salmo salar*; средняя кривая — *S. trutta*; нижняя кривая — *S. fario*.

пресноводный рак имеет 150 яиц около 3 мм диаметром каждое, а американский омар — 4800 яиц в 1.6 мм диаметром. Яйцам и кладкам пресноводных организмов свойственны, в отличие от морских, либо крепкие оболочки (гидра, речной рак), либо обилие слизи (кладки моллюсков, двукрылых, ручейников и амфибий). Интересны случаи так называемой педилогонии, т. е. вариаций в способе и продолжительности личиночного развития, которые, однако, ни в чем не сказываются на взрослых особях. Так, одна креветка *Palaemonetes varians* живет в окрестностях Неаполя и в Черногории в пресной воде и несет немного крупных яиц (20—25 штук в 1.3—1.4 мм диаметром); из таких яиц вылупляются молодые особи, очень мало отличающиеся от взрослых. Во Франции, Англии и других местах та же самая креветка живет в солоноватой и морской воде; она несет там много мелких яиц (100—450 в 0.7—0.8 мм диаметром), из которых вылупляются личинки *Zoëa*, претерпевающие ряд превращений, прежде чем перейти в окончательную форму. Взрослые же *Palaemonetes*, как пресноводные, так и морские, почти ничем не отличаются друг от друга.

Ракообразные каспийского происхождения (каспийские псевдореликты), живущие выше Саратова, подверглись ряду изменений сравнительно с экземплярами из Каспийского моря и низовьев Волги. Во-первых, изменились их размеры: у одних видов, как у *Cogorhium curvispinum* и *Dikerogammarus*, тело стало больше и сильнее; у других, как *Metamysis strauchii* и трех видов *Gammarus*, изменение пошло в обратную сторону. Хотя тело у верховых *Cogorhium* и *Dikerogammarus* и увеличилось в своих размерах, однако первая и вторая пара антенн у них ослабли; у тех же *Cogorhium* оказались

пресноводные организмы, способные жить в солоноватой воде, попав в такую воду, уменьшаются в своих размерах, например *Theodoxus fluviatilis* и *Bithynia tentaculata* в Балтийском море. Специальные солоноватоводные виды мельчают в пресной воде и не мельчают в соленой, например *Gasterosteus aculeatus*, *Osmerus eperlanus*, *Pleuronectes flexus* *Hydrobia ulvae*.

Жизнь в пресной воде очень сильно сказывается на размножении, солоноватоводный гидроид *Cordylophora lacustris* не только сам уменьшается в размерах в пресной воде, но и в гонифорах несет 3—6 яиц вместо обычных 6—12 в солоноватой воде. Вообще у пресноводных организмов яиц меньше, но яйца больше размерами; это наблюдается у моллюсков, ракообразных и др.; например

более слабо развитыми и щетинки на конечностях сравнительно с их развитием у низовых экземпляров.

У ряда ракообразных по направлению с юга на север увеличивается относительное число самцов; вверх по течению увеличиваются вообще величина и возраст половозрелых самок и пр.

Все эти изменения в строении и биологии исследователи склонны объяснять именно влиянием опреснения; однако существуют интересные указания на то, что *Amphipoda* каспийского происхождения, живущие в самом Днепре, разнятся между собой в зависимости от биотопа. *Pontogammarus obesus* в глубинах Днепра представлен формой *caudatus* морского облика, а живущий в прибрежных районах Днепра — короткохвостой формой.

Где имеется влияние солёности, где влияние прибрежного или глубинного образа жизни, — решат дальнейшие опыты. Самый же факт изменения солоноватоводных каспийских ракообразных при переходе их к пресноводному образу жизни не подлежит сомнению.

## 2. Данные опытов

Выше были описаны изменения наружного вида *Limnocalanus*, *Mesidothea* и *Муохосерфалус*, происходящие под влиянием процессов осолонения природных бассейнов. Совершенно параллельным опытом, уже лабораторным,

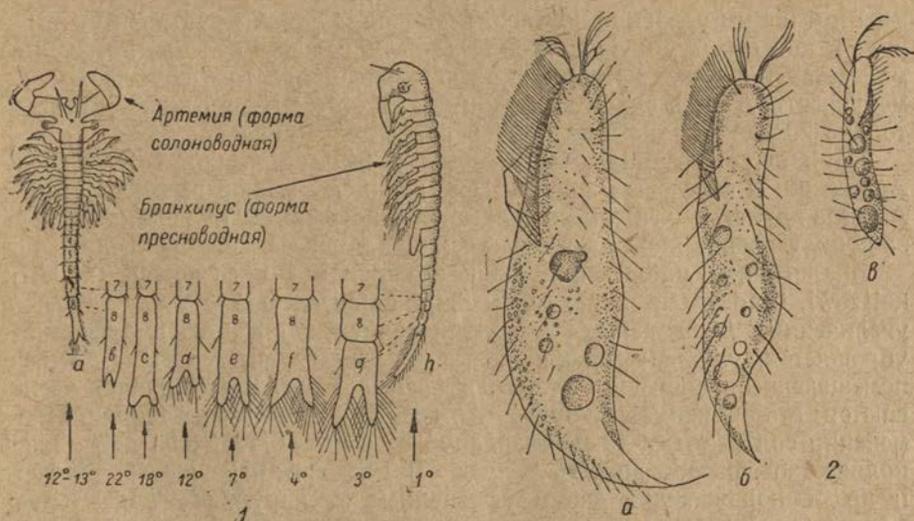


Рис. 108. Изменчивость организмов под влиянием солёности.

1 — изменение кончика брюшка *Artemia salina* в растворах разной солёности, начиная с насыщенных (а) и доводя постепенно (с, d, e, f) до почти пресной воды (g); под каждой формой указана (в градусах Боэ) солёность раствора, в котором данная форма живет; 2 — *Cladotricha koltzowii*, три формы (при одинаковом увеличении), живущие в разных условиях солёности (а — при S 5<sup>0</sup>/<sub>00</sub>, длина тела 94 м, ширина 24 м; б — при S 17<sup>0</sup>/<sub>00</sub>, длина — 78 м, ширина 16 м; в — при S 23<sup>0</sup>/<sub>00</sub>, длина 35 м, ширина 5 м; все три с брюшной стороны).

но постоянно повторяющимся и в природе, являются наблюдения и эксперименты над рачком *Artemia salina*. *Artemia* является классическим примером влияния изменения солёности на морфологическое строение организма.

Эта космополитическая форма живет в соленых озерах в пределах солёности от 16 до 276<sup>0</sup>/<sub>00</sub>. На юг СССР ее называют «соляной маткой», так как ее появление предшествует осаждению соли. В настоящее время можно считать твердо установленным, что определенной солёности среды всегда соответствует своя определенная форма *Artemia* (рис. 108).

По мере увеличения солености уменьшается размер животных, доходя в пределе почти до трети первоначального. Так, в растворах около 20‰ *Artemia* имеет длину 24—30 мм, а при солености 122‰ — около 10 мм. Наиболее разительным изменениям подвергаются плавательные лопасти постабдомена. В слабосоленой воде они имеют вид довольно широких пластинок, из которых каждая усажена по краям 25 щетинками. При повышенной солености пластинки превращаются в два небольших выроста с 1—2 щетинками каждый; при максимальной солености постабдомен кажется как бы обрубленным с небольшой насечкой посредине.

При слабой концентрации постабдомен более или менее ясно расчленяется на 9 сегментов; при повышенной солености таких сегментов оказывается только восемь. Жаберные пластинки при низкой концентрации овальные и соответствуют  $\frac{1}{31}$  части длины всего тела; при высокой концентрации они более или менее округлы и почти вдвое больше. Изменяется также и вторая пара антенн у самцов.

В зависимости от концентрации раствора получается непрерывный ряд промежуточных признаков между вышеуказанными предельными изменениями. Однако все эти изменения, по крайней мере у большинства разновидностей сохраняются в ряду поколений лишь до тех пор, пока остается неизменной окружающая соленость. Но стоит яйцам или родительскому организму попасть в другие условия солености, как через 2—3 поколения разовьются особи с признаками, соответствующими этим новым условиям солености. Можно, однако, думать, что в тех озерах, в которых в силу каких-либо особых условий соленость изменяется мало, *Artemia* могут потерять и свою эвригалинность и способность к изменчивости. Так, в одном из французских озер *Artemia* живет в пределах только 20—25° Б, вне этих концентраций она умирает.

Один вид — *Artemia jelskii* — был найден в пресной воде в области Адриатики и в соленых водах в Перу; поэтому можно предположить, что *Artemia* является очень древней пресноводной формой, под влиянием борьбы за существование нашедшей себе убежище в пересолоненных водах.

Аналогичные наблюдения были сделаны над инфузорией *Cladotricha koltzowi*. *Cladotricha* живет в бассейнах с соленостью от 20 до 230‰; при увеличении S‰ размеры ее тела уменьшаются, как и у *Artemia*, форма тела упрощается, уменьшается или исчезает задний шип, а органы движения, помещающиеся спереди, — так называемые метелки (*paniculae*) увеличиваются; это объясняется трудностью гребли в плотных растворах. При изменении солености, а то и независимо от этого, *Cladotricha* дает большое количество разновидностей — *var. lata*, *spiralis*, *gigas*, *pisciformis* и др., — поражающих своим уклонением от наружного вида основной формы (рис. 108).

### 3. Солевой анабиоз

Вышеупомянутая *Cladotricha koltzowi* при повышении S‰ до 220—230‰ теряет свои водосборные (непульсирующие) вакуоли, что является признаком определенного высушивания плазмы, перестает двигаться и падает на дно; наружный вид ее при этом не меняется. В состоянии такого «солевого анабиоза» она лежит, пока соленость среды не будет уменьшена; тогда она снова начинает вести активную жизнь. Кроме *Cladotricha*, солевой анабиоз наблюдается у веслоногого рачка *Harpacticus fulvus*, живущего в заполненных морской водой углублениях береговых скал. После долгой засухи вода этих бассейнов становится пересолоненной, и рачок впадает в солевую летаргию, которая может продолжаться до 17 дней, а быть может и более.

IV. ДВУСТОРОННИЙ ПРОЦЕСС ЗАВИСИМОСТИ ОРГАНИЗМОВ ОТ СОЛЕВОГО СОСТАВА БАССЕЙНА И СОЛЕВОГО СОСТАВА — ОТ ОРГАНИЗМОВ

1. Солевой состав морских и пресных вод

По состоянию наших знаний в настоящий момент (Вернадский, 1940) средний состав морской воды может быть представлен следующим образом (см. табл. 14).<sup>1</sup>

Таблица 14

Элементы	Проценты	Элементы	Проценты
O . . . . .	85.80	Si . . . . .	$2 \cdot 10^{-6}$
H . . . . .	10.67	Fe . . . . .	$5 \cdot 10^{-9}$
Cl . . . . .	2.00	Ag . . . . .	$n \cdot 10^{-9}$
Na . . . . .	1.07	P . . . . .	$5 \cdot 10^{-6}$
Mg . . . . .	$1.4 \cdot 10^{-1}$	As . . . . .	$3 \cdot 10^{-6}$
S . . . . .	$9 \cdot 10^{-2}$	J . . . . .	$5 \cdot 10^{-6}$
K . . . . .	$3.8 \cdot 10^{-2}$	F . . . . .	$1 \cdot 10^{-4}$
Ca . . . . .	$4.5 \cdot 10^{-2}$	B . . . . .	$4.5 \cdot 10^{-4}$
C . . . . .	$3.5 \cdot 10^{-3}$	Cu . . . . .	$2 \cdot 10^{-6}$
Br . . . . .	$6.5 \cdot 10^{-3}$	Li . . . . .	$7 \cdot 10^{-6}$
N . . . . .	$n \cdot 10^{-5}$	Au . . . . .	$4 \cdot 10^{-10}$
Rb . . . . .	$2 \cdot 10^{-5}$	Ra . . . . .	$2 \cdot 10^{-12}$
Zn . . . . .	$1 \cdot 10^{-5}$		

Обычно предполагают, что в литре морской воды с соленостью 34.1‰<sup>00</sup> заключается (в г):

NaCl . . . . .	26.3
MgCl <sub>2</sub> . . . . .	3.2
MgSO <sub>4</sub> . . . . .	2.2
KCl . . . . .	0.5
CaSO <sub>4</sub> . . . . .	1.3
Остальных, т. е. карбонатов и др., от 0.07 до . . .	0.1
Всего . . . . .	34.1

Из соединений, входящих в состав морской воды в незначительных количествах, но очень важных для развития организмов, отметим следующие: в литре морской воды Северного моря найдено:

SiO <sub>2</sub> . . . . .	0.0002 — 0.0018	г.
N <sub>2</sub> O <sub>5</sub> , NH <sub>3</sub> и белкового NH <sub>3</sub> . . . . .	0.00015 — 0.00064	"
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> . . . . .	0.00005 — 0.00022	"
CO <sub>2</sub> . . . . .	0.040 — 0.050	"

В. И. Вернадский в своей работе 1929 г. «О классификации и химическом составе природных вод» различает:

Пресные воды с соленостью ниже 1‰	
Соленые воды " " 1—5‰	
Рассолы " " 5—35—40‰	

Эти границы разнятся от тех границ, которые были приведены выше нами на основании главным образом распределения гидробионтов. Тем не менее разница не настолько существенна, чтобы мы не могли воспользо-

<sup>1</sup> В табл. 14 приведены важнейшие элементы, входящие в состав морской воды.

ваться приводимыми ниже данными В. И. Вернадского по валовому химическому составу пресной озерной и соленой озерной воды. Эти большие подгруппы природных вод В. И. Вернадский делит на классы в зависимости от их газового состава и на виды в зависимости от элементов, которые

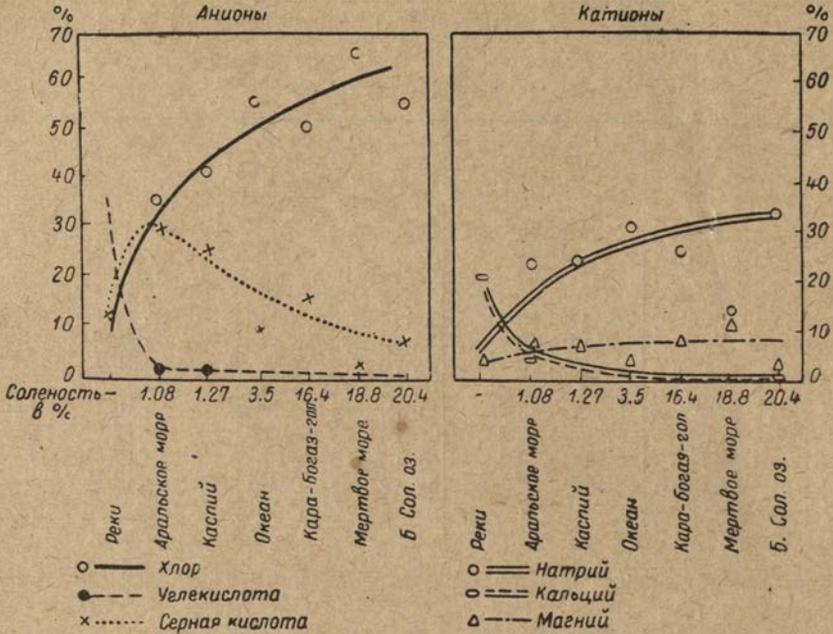


Рис. 109. Изменения в содержании главнейших ионов в природных водах по мере увеличения их удельного веса. (Из Пустовалова, 1940). Точками разной формы показано действительное содержание ионов; кривые линии намекают основную тенденцию в изменении содержания каждого иона по мере возрастания концентрации вод.

входят в данную природную воду в наибольшем количестве (не учитывая испаряемую воду) (см. также рис. 109).

I

Подгруппа: Пресная озерная вода  
Класс: Углекисло-азотно-кислородная  
Вид: O—Na—C—Cl

Остаток от выпаривания  $6.0 \cdot 10^{-5} - 1.00 \cdot 10^{-1} \%$

$H_2O$ . . . . .	99.90	—	99.99994%
IV. O . . . . .	$6.4 \cdot 10^{-2}$	—	$10 \cdot 10^{-3}$
Na . . . . .	$3.5 \cdot 10^{-2}$	—	$10 \cdot 10^{-3}$
C . . . . .	$1.1 \cdot 10^{-2}$	—	$2.0 \cdot 10^{-3}$
Cl . . . . .	$1.0 \cdot 10^{-2}$	—	$1.1 \cdot 10^{-3}$
V. Ca . . . . .	$8.1 \cdot 10^{-3}$	—	$1.2 \cdot 10^{-5}$
Mg . . . . .	$6.6 \cdot 10^{-3}$	—	$3.2 \cdot 10^{-6}$
S . . . . .	$6.1 \cdot 10^{-3}$	—	$7.4 \cdot 10^{-7}$
Si . . . . .	$5.2 \cdot 10^{-3}$	—	$3.6 \cdot 10^{-6}$
K . . . . .	$3.4 \cdot 10^{-3}$	—	$3.8 \cdot 10^{-7}$
N . . . . .	$3.2 \cdot 10^{-3}$	—	$1.8 \cdot 10^{-8}$
VI. Fe . . . . .	$7.7 \cdot 10^{-4}$	—	$6.7 \cdot 10^{-8}$
Al . . . . .	$2.3 \cdot 10^{-4}$	—	$2.7 \cdot 10^{-5}$
Sr . . . . .	$1.4 \cdot 10^{-4}$	—	
VII. Mn . . . . .	$9.4 \cdot 10^{-5}$	—	
P . . . . .	$3.6 \cdot 10^{-5}$	—	$1.8 \cdot 10^{-7}$
VIII. Ti . . . . .	$9.1 \cdot 10^{-6}$	—	
H . . . . .	$9.0 \cdot 10^{-6}$	—	
Rb . . . . .	$5.1 \cdot 10^{-6}$	—	

II

Подгруппа: Соленая озерная вода  
 Класс: Углекисло-азотно-кислородная  
 Вид: Na—Cl

Остаток от выпаривания:  $3.5 \cdot 10^{-1} - 4.6\%$

H <sub>2</sub> O	99.65 — 95.40 <sup>0</sup> / <sub>100</sub>
II. Cl	$2.7 - 1.4 \cdot 10^{-1}$
Na	$1.5 - 1.2 \cdot 10^{-1}$
III. O	$9.0 \cdot 10^{-1} - 2.6 \cdot 10^{-2}$
Mg	$2.0 \cdot 10^{-1} - 1.8 \cdot 10^{-2}$
C	$1.6 \cdot 10^{-1} - 5.4 \cdot 10^{-2}$
S	$1.2 \cdot 10^{-1} - 1.9 \cdot 10^{-2}$
IV. Ca	$6.4 \cdot 10^{-2} - 5.2 \cdot 10^{-4}$
K	$5.5 \cdot 10^{-2} - 5.2 \cdot 10^{-3}$
N	$1.4 \cdot 10^{-2} - 1.7 \cdot 10^{-2}$
Br	$1.2 \cdot 10^{-2}$
Si	$1.1 \cdot 10^{-2} - 4.0 \cdot 10^{-4}$
V. Al	$3.2 \cdot 10^{-3}$
VI. Fe	$7.2 \cdot 10^{-4} - 1.1 \cdot 10^{-4}$
B	$4.8 \cdot 10^{-4}$
P	$2.0 \cdot 10^{-5} - 7.7 \cdot 10^{-5}$

Средний солевой остаток (в процентах) для пресной морской воды может быть представлен в виде такой сравнительной таблицы:

	Пресная вода	Море
Органические вещества	11	0.01
CO <sub>2</sub>	31.29	0.21
SO <sub>4</sub>	10.81	7.66
Cl	0.7	55.27
NO <sub>3</sub>	0.81	< 0.001
Ca	18.15	1.20
Mg	3.05	3.79
Na	5.15	30.59
K	1.90	1.1
Br	—	0.19
Fe, Al	2.44	—
SiO <sub>2</sub>	10.33	0.015
	100.00	100.03

По германским данным солевой спектр пресноводных бассейнов представляется в следующем виде (табл. 15) при разделении по рубрикам малого, среднего и большого количества (олиго-, мезо-, политрофии).

Таблица 15  
 Спектры солей пресноводных бассейнов

	Олиготрофия	Мезотрофия	Политрофия
	в мг на 1 л	в мг на 1 л	в мг на 1 л
CaO	0—25	25—100	100—300
Органические вещества по КМпО <sub>4</sub>	0—25	25—75	75—400
Железо Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	0.0—0.25	0.25—1.0	1.0—12.0 и до 50.0 (Успенский)
Аммиачные соли	0.1—0.3	0.3—2.0	2.0—15.0
Фосфаты	0.0—1.0	1.0—3.0	3.0—15.0
Хлориды	0.0—10.0	10.0—50.0	50—около 250
Нитраты	0.0—1.0	1.0—5.0	5.0—50.0
Нитриты	0.0—0.5	0.5—5.0	5.0—15.0
Сульфаты	0.0—10.0	10.0—50.0	50.0—ок. 100
Карбонаты	0.0—20.0	20.0—80.0	80.0—ок. 200
Марганец	0.0—0.1	0.1—0.5	0.5
Свободная СО <sub>2</sub>	0.0—5.0	5—10	10—50
Кремнекислота SiO <sub>2</sub>	0.0—5.0	5—25	25—50

## 2. Соли и организмы

## Извлечение солей организмами

Водные растения непосредственно, а животные частью непосредственно, в основной же массе посредственно, через растительную пищу, строят свое тело из элементов, образующих то сложное (как мы видели из предыдущих таблиц) вещество, которое называется пресной и морской водой.

Действительно, в морской воде имеются все 12 основных элементов, входящих в состав тела растений и животных:

C, H, O, N,  
S, P, Cl,  
K, Na, Ca, Mg, Fe

и целый ряд других элементов, необходимых для тех или иных водных организмов; так, J, вероятно, необходим для морских водорослей, Si — для диатомовых и т. д.

Химический анализ морских организмов приводит нас к выводу, что водные организмы не только способны вообще извлекать тем или иным путем нужные им элементы из морской воды, но и могут концентрировать в своем теле в значительных количествах такие элементы, которые находятся в воде в очень слабых растворах. Несомненно, что целый ряд элементов концентрируется в теле гидробионтов в гораздо большей степени сравнительно с концентрацией их в морских и пресных водах.

Благодаря такому извлечению солей организмами солевой состав воды совершенно меняется.

Если взглянуть в вышеприведенные таблицы химического состава воды, то легко заметить, что в основной массе морей и пресных бассейнов мы имеем очень слабые солевые растворы. Даже для главнейшей морской соли NaCl обычен раствор не более 3% против 26.4% насыщения (при 20°). Другие же морские соли разведены еще сильнее, так MgCl<sub>2</sub> — 0.41%, MgSO<sub>4</sub> — 0.18%, CaCO<sub>3</sub> — 0.01% и т. д.

Между тем в водных организмах концентрация целого ряда элементов оказывается в 10, 100 и даже в 1000 раз выше их концентрации в море:

S минимум в	100 раз	Сu минимум в	100 раз
P	" " 1000 "	J	" " 100 "
Si	" " 1000 "	As	" " 100 "
K	" " 10 "	B	" " 10 "
Fe	" " 100 "	F	" " 10 "
Zn	" " 1000 "		

В отношении каждого элемента можно отличить следующие три группы организмов: 1) организмы данного элемента (например по Si — кремневые), если количество данного элемента в их теле значительно превышает среднее количество этого элемента в живом веществе; 2) организмы, богатые теми или другим элементом, когда количество его составляет около 1—2% сырого веса организма, и наконец 3) обычные организмы с количеством данного элемента, близким к среднему.

В воде особенно выделяются организмы кремневые, кальциевые, железные, магниевые и др.; есть организмы, богатые теми же элементами, а кроме того, организмы, богатые K, Na, Fe, Mn и P.

Кремневые организмы: диатомеи (до 19—20% сырого веса у Chaetoceras), радиолярии, кремневые губки (до 88% у Euplectella и 64% у Geodia); богаты Si хвощи, Zostera и другие, между тем как в морской воде мы имеем SiO<sub>2</sub> в количестве 0.0002—0.0018 г на 1 л.

Кальциевыми организмами, с содержанием Ca до 38% и более, являются бактерии (Bacterium calcis), целый ряд водорослей, как

Coccolithophoridae, Lithothamnion и др.; из животных — корненожки, моллюски, брахиоподы, иглокожие, мшанки и кораллы. В кораллах *Rogites* и *Madrepora* имеется CaO до 51% и 53% их сырого веса; у ряда моллюсков, как *Pecten* и др., количество CaO тоже более 50%.

Железные организмы, содержащие Fe более 20%: железобактерии, некоторые десмидиевые и конферровые водоросли.

На богаты некоторые фукусы, *Laminaria*.

Mg богаты некоторые из корненожек, мшанки, альционарии, но вообще в них содержится MgO обычно менее 5%; только в трубках некоторых червей и у известковых водорослей, как *Lithothamnion* и др., количество MgO колеблется от 5 до 10% сырого веса.

К богаты (до 3%) громадные водоросли *Nereocystis*.

Ванадий найден в крови асцидий.

Mn много (до 1%) в морской траве *Zostera maritima* и в *Trapa natans*.

Си найдена в крови (гемоцианин) ракообразных и в так называемых зеленых устрицах.

J богаты (до 1%) некоторые губки, кораллы *Gorgonia* и водоросли; черноморская филлофора содержит иода от 0.81 до 0.4% веса сухой водоросли.

Ва очень много в корненожках *Xenophyophoridae*, живущих у берегов Цейлона.

Этот список является только примерным; его можно было бы увеличить весьма значительно, так как в морских и пресноводных организмах были найдены все элементы первых трех рядов менделеевской системы, пока за исключением только Cr, Co, Ni. Воспринимая эти элементы осмотически (как растения, так частью и животные) или в составе пищи (как основная масса животных), организмы влияют на солевой состав моря, отнимают эти соли у моря, и без морских организмов соотношение солей в растворе морской воды и степень солености моря были бы совершенно другими. То же касается, конечно, и пресных вод. Этого кардинального факта нельзя забывать.

То обстоятельство, что водные организмы, особенно растительные, концентрируют в своем теле различные соли в количествах, в 100 и 1000 раз превышающих процентное содержание этих солей в воде, можно объяснить следующим образом. Соли, поступая в клетки организма, соединяются там, как указывает в своей «Физиологии растений» проф. Иванов, «с органическими веществами и переходят при этом в коллоидную форму, при которой выйти из клетки в окружающую среду они уже не могут». В особенно больших количествах будут накапливаться в организме те соли, которые служат для его питания, построения скелета и пр. Показать этот процесс можно на такой модели: берем коллоидный мешочек, заполненный раствором танина, и погружаем его в раствор хлорного железа; танин, как коллоидный раствор, выйти из мешочка не может, а железо проникает внутрь мешочка и, соединяясь с танином, дает там чернила, «которые вследствие коллоидальности тоже не могут выйти из мешочка». При достаточном количестве танина можно перевести внутрь мешочка все железо из окружающего раствора.

Вычислено, что почти все количество Са, приносимого ежегодно реками в море (1·4 · 10<sup>9</sup> т и даже немного более), откладывается на дно; поэтому количество Са в море в настоящий момент развития земли остается более или менее постоянным. То же, можно думать, имеет место и для К; напротив, количество Na и Mg в современных морях, вероятно, увеличивается, так как сейчас не имеется большого количества организмов, в которых бы Na и Mg откладывались в очень больших количествах. После всего сказанного первостепенная зависимость солености моря

от населяющих его организмов едва ли может подлежать какому-либо сомнению.

Что касается пресных вод, то зависимость их солености от их населения пока изучена еще очень мало. Частично это объясняется сложностью вопроса ввиду уже указанного большого разнообразия в качественном и количественном составе солености пресных вод.

**Осмотическая связь с наружной средой  
морских, пресноводных и солоноозерных  
организмов**

Если мы будем сравнивать осмотическое давление крови и соков тела водных животных с осмотическим давлением окружающей их воды, то оказывается, что всех животных можно разбить на три основных группы.

Первую группу образуют так называемые пойкилоосмотические (гализотонические) животные. Подобно тому как у пойкилотермных животных температура тела равна и следует за температурой окружающей среды, у пойкилоосмотических животных давление крови и соков их тела равно и следует за осмотическим давлением окружающей воды. К пойкилоосмотическим организмам относятся все морские беспозвоночные.

Одним из способов вычисления осмотического давления является определение понижения точки замерзания ( $\Delta$ , депрессия). При морской воде,  $\Delta$  которой равнялась  $-2.29^\circ$ ,  $\Delta$  целомических жидкостей и крови целого ряда животных выражается цифрами, очень близкими к  $-2.29^\circ$  и колеблющимися, как видно из нижеследующей таблицы, между  $-2.196^\circ$  и  $-2.36^\circ$

Книечнополостные		
Жидкость, выдавленная из . . . . .	<i>Alcyonium palmatum</i>	— $2.196^\circ$
Иглокожие		
Жидкость водоносной системы . . . . .	<i>Astropecten</i>	— $2.312^\circ$
Целомическая жидкость . . . . .	<i>Asterias</i>	— $2.295^\circ$
Целомическая жидкость . . . . .	Голотурии	— $2.315^\circ$
Гефиреи		
Целомическая жидкость . . . . .	<i>Sipuncu'us</i>	— $2.27-2.31^\circ$
Ракообразные		
Кровь . . . . .	<i>Maya squinado</i>	— $2.36^\circ$
Серум . . . . .	" "	— $2.34^\circ$
Кровь . . . . .	<i>Homarus vulgaris</i>	— $2.292^\circ$
Серум . . . . .	" "	— $2.29^\circ$
Моллюски: жидкость полости тела . . . . .	" <i>Aphysia</i> "	— $2.34^\circ$
Кровь . . . . .	<i>Octopus macropus</i>	— $2.24-2.314^\circ$
Кровь . . . . .	<i>Octopus vulgaris</i>	— $2.29^\circ$

При пониженной солености моря [ $\Delta-1.9-1.7^\circ$ ] депрессия жидкостей тела тоже является пониженной:

		$\Delta$ жид- кости	$\Delta$ морской воды
Иглокожие			
Целомическая жидкость . . . . .	<i>Echinus esculentus</i>	— $1.860^\circ$	— $1.90^\circ$
Целомическая жидкость . . . . .	<i>Cucumaria frondosa</i>	— $1.726^\circ$	— $1.731$
Моллюски			
Кровь . . . . .	<i>Pecten maximus</i>	— $1.905^\circ$	— $1.910^\circ$
Ракообразные			
Серум . . . . .	<i>Homarus americanus</i>	— $1.78^\circ$	— $1.76^\circ$

Соленость крови одного и того же животного, помещенного в среды разной солености, изменяется параллельно этой солености; так, соленость

крови краба *Carcinus maenas* меняется следующим образом при соответствующем изменении солености воды:

Кровь %	Вода %
1.48	Пресная вода
1.65	0.9
1.56	1.3
1.99	1.9
3.001	3.40
3.097	3.40

Соки тела морских беспозвоночных и морская вода сходны между собой не только по величине осмотического давления, что мы видели выше, но и по химическому составу. Внутренние жидкости иглокожих, моллюсков, кольчатых червей, гефирей и ракообразных содержат в среднем 32.43‰ хлоридов (в переводе на NaCl), а морская вода, в которой они живут, в среднем 33.13‰. Если мы возьмем процентное отношение Ca, K и Mg к Na в морской воде, в соках медузы *Aurelia* и в крови омара, то получим следующие цифры:

Жидкость	Na	Ca	K	Mg
Морская вода . . . . .	100	3.84	3.66	11.99
Соки <i>Aurelia flavidula</i> . . . . .	100	4.13	5.18	11.43
Кровь омара ( <i>Homarus</i> ) . . . . .	100	8.03	7.12	2.88
Серум крови собаки . . . . .	100	2.52	6.86	0.81
Раствор Рингера . . . . .	100	3.34	5.86	—

Отсюда видно, что процентные отношения Ca, K и Mg в морской воде, в соках тела медузы и омара сходны между собой. Еще более замечательно, что такое же сходство наблюдается между морской водой, сывороткой (серумом) крови собаки и физиологическим раствором Рингера, служащим для поддержания работы изолированного сердца лягушки; об этом мы будем еще говорить ниже.

Целый ряд опытов доказывает, что морские беспозвоночные животные, анатомически закрытые для окружающей их морской воды, осмотически для нее открыты. При пересадке иглокожих (ежей и голотурий), ракообразных (крабов), моллюсков (аплизий) в разбавленную морскую воду вес их тела увеличивается, при пересадке в концентрированную, наоборот, уменьшается. В обоих случаях происходит выравнивание солености соков тела и морской воды, происходящее в основе, как это легко доказать, путем передвижения воды через оболочку тела в сторону большей солености: в первом случае из разбавленной морской воды в животное (вес животного увеличивается), при концентрированной морской воде обратно — из животного в воду (вес животного уменьшается).

При помещении растительной клетки, например водоросли, в раствор с повышенным осмотическим давлением (гипертонический) протопласт клетки отходит от ее стенок и получает сначала зубчатую, а затем округленную сжатую форму. Это явление называется **п л а з м о л и з о м**. То же происходит и с животными клетками.

Прежде предполагали, что плазматические оболочки в условиях измененного осмотического давления окружающей среды действительно пропускают через себя в ту или иную сторону только воду, а не соли и другие вещества; таким оболочкам было присвоено название полупроницаемых. Однако уже из того факта, что растительные клетки несомненно получают часть своих пищевых материалов в виде неорганических солей из окружающей среды через плазматические оболочки, необходимо заключить

что по крайней мере растительные оболочки пропускают через себя не только воду, но и соли, причем даже из уравновешенных, эквilibрированных растворов. Солевая проницаемость установлена в настоящее время и для оболочек животных.

При помещении солнечника *Actinosphaerium* в раствор одновалентной соли наблюдается помутнение его протоплазмы, что является результатом проникновения соли. Помутнение в растворах щелочных хлоридов происходит гораздо легче, чем в  $\text{CaCl}_2$ ; помутнение усиливается по направлению  $\text{Li} < \text{Na} < \text{K}$ .

Опытами над амёбой установлено, что  $\text{NaCl}$  и  $\text{KCl}$  разжижают частично оболочку плазмы и проникают в нее, а  $\text{MgCl}_2$  и  $\text{CaCl}_2$ , наоборот, уплотняют поверхность амёбы и внутрь ее не проникают. Если же впрыскивать  $\text{MgCl}_2$  и  $\text{CaCl}_2$  внутрь амёбы, то они оказывают гораздо более ядовитое действие, чем впрыскивание  $\text{NaCl}$  и  $\text{KCl}$ .

При наблюдении над плазмоллизом яиц морских ежей (причем плазмоллизом считалось образование в гипертонических растворах зубчатой поверхности) были получены такие выводы: в отношении анионов окружающей среды плазмоллиз падает по ряду  $\text{SCN} > \text{J} > \text{Cl} > \text{SO}_4$ , а в отношении катионов по ряду  $\text{K} > \text{Na}$ ,  $\text{Li} > \text{Mg} > \text{Ca}$ . Наблюдалось проникновение  $\text{Na}$  окружающей среды в кровь *Carcinus*,  $\text{Li}$ ,  $\text{Na}$  и  $\text{K}$  в кровь личинок *Arenicola* и пр. Кроме того, животные клетки, как и растительные, оказались весьма проницаемыми для  $\text{NH}_3$  и  $\text{CO}_2$ , но почти непроницаемыми для сильных минеральных кислот и щелочей.

При помещении эвригалинного червя *Fabricia*, живущего обыкновенно при солености около 10‰, в гипертонические растворы в 45—100‰, он теряет большое количество воды, заключавшееся в его теле (до 20—60% своего веса); от этой потери воды его возбудимость исчезает, он подвергается так называемому «осмотическому ожожению». Однако, если гипертонический раствор был не выше 58‰, то через 15—30 минут осмотическое отнятие воды заканчивается и начинается, судя по увеличению веса животного, обратное вхождение воды в тело *Fabricia*, вызванное, очевидно, проникновением солей из окружающей воды в тело животного. Этот обратный процесс продолжается часами и даже днями, и животное совершенно оправляется и приспосабливается к новой среде.

Наблюдалось, что у стеногалинных животных потеря воды и обратное повышение веса тела имеют менее значительную амплитуду и быстрее сглаживаются; очевидно, у стеногалинных животных проницаемость оболочек для солей гораздо выше, чем у эвригалинных.

Средняя соленость соков тела беспозвоночных северной части менее соленого Атлантического океана стоит ниже, чем соленость соков тела беспозвоночных более соленого Средиземного моря (рис. 110).

Ко второй группе относятся так называемые метизотонические виды. К ним принадлежат акулы и скаты. Осмотическое давление их крови, так же как и у гализотонических животных, равно осмотическому давлению окружающей их моря. Однако это выравнивание приблизительно только наполовину идет за счет тех же солей, которые имеются и в море; другая же половина осмотического давления выравнивается за счет мочевины.

Третью группу образуют так называемые идеотонические виды. Сюда относятся высшие костистые рыбы и остальные водные позвоночные (рептилии, птицы, млекопитающие), а также фауна беспозвоночных всех пресноводных и солоноозерных бассейнов. У этих идеотонических организмов осмотическое давление их соков тела не равно осмотическому давлению окружающей среды; у пресноводных беспозвоночных и рыб оно выше окружающей среды, а у морских костистых рыб и других

позвоночных, а также и у беспозвоночных из соленых озер оно ниже окружающей среды. Для пресноводных беспозвоночных  $\Delta$  равна: для моллюска *Anodonta* — 0.10°, для речного рака *Astacus* — 0.80°, для плавунца *Dytiscus* — 0.57°.

Часть идеотонических организмов совершенно не зависит от окружающей водной среды и является осмотически вполне самостоятельной, как, например, водные млекопитающие и некоторые рыбы. Соленость крови других рыб, как, например, камбал, угрей и лососей, изменяется соответственно при переходе их из соленой воды в пресную и обратно.

Амфибии и все пресноводные беспозвоночные имеют полупроницаемые перепонки, и при большей солености соков их тела окружающая вода все время входит внутрь этих организмов, и они должны были бы раздуться, если бы не непрерывная работа почек и других выделительных органов, которые эту воду удаляют. Если лягушку несколько подсушить, заткнуть ей клоаку и посадить ее в пресную воду, не давая пить, то вся клоака и даже кишечный канал заполнятся у нее (через кожу) почти чистой водой; с другой стороны, посаженная в морскую воду лягушка теряет более  $\frac{1}{5}$  части своего веса путем своеобразного дренажа воды тела через кожу в окружающую среду, что отзывается, конечно, на ней крайне губительно. Известно, что в море лягушки и другие амфибии совершенно отсутствуют.

В полной гармонии с необходимостью непрерывного выделения воды из организма стоит мощное развитие выделительных органов у пресноводных беспозвоночных, у которых они развиты гораздо сильнее, чем у их ближайших морских сородичей.

У пресноводных простейших вода выделяется с помощью так называемых сократительных вакуолей, которые у морских простейших обычно отсутствуют. У пресноводной амёбы, приученной к разведенной вдвое морской воде, сократительная вакуоль почти совершенно перестает работать; если же амёбу постепенно перевести обратно в пресную воду, то работа вакуоли снова возобновляется:

Амёба в воде с NaCl . . . . .	0%	0.25%	0.5%	0.75%	1.0%
Ритм вакуолей в секундах . . . . .	6.2	9.3	18.4	24.8	163.0
Выделяется за час воды (в объемах тела) . . . . .	4.8	2.82	1.38	1.08	0.16

Личинки паразитических сосальщиков, церкарии, живут в печени моллюсков. Пока церкария лежит в крови моллюска, ее выделительный пузырь, имеющий форму буквы «игрек», почти незаметен; в пресной же воде, соленость которой ниже солености крови, пузырь раздувается и становится ясно видимым.

Слизь, покрывающая тело рыб, моллюсков и многих водных растений, несомненно представляет собой и осмотическую защиту. Соленость крови

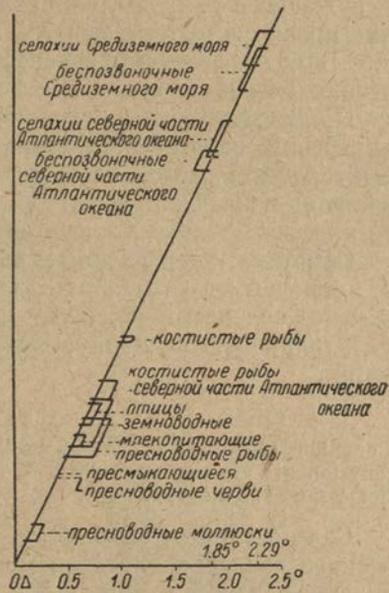


Рис. 110. Депрессия ( $\Delta$ ) соков тела различных животных.

угря, очищенного от слизи, при переносе его из пресной воды в морскую или обратно изменяется гораздо быстрее, чем при наличии слизи.

Надо полагать, что не все типы морских беспозвоночных смогли выработать эти приспособления для сохранения своего осмотического давления, чем и объясняется общая качественная бедность пресноводной фауны.

Давление крови у солоноозерной артемии значительно ниже давления окружающей ее среды. При солёности озера 4° Боме (32 атмосферы) давление крови соответствует 1.2% NaCl (8.5 атмосферы). При солёности озера 8.5° Боме (60 атмосфер) солёность крови артемии увеличивается совершенно незначительно.

К идеотоническим организмам относятся и все водные растения. Их внутреннее осмотическое давление, тургор, всегда бывает выше окружающей среды. У водорослей он изменяется соответственно изменению солёности окружающей среды; только у водоросли *Valonia*, из сифоней, внутреннее давление оказалось ниже окружающей среды.

Осмотическое давление у различных водорослей, живущих в одном море, может быть различно. Давление у тех же самых водорослей, живущих в менее солёном море, будет меньше, причем у всех видов меньше почти на одинаковую величину, равную разнице давления воды того и другого моря.

Водоросли	В Северном море	В Балтийском море	Разница
<i>Ceramium rubrum</i> . . . . .	1.45 моля	0.96 моля	0.49 моля
<i>Polysiphonia violacea</i> . . . . .	1.8 "	1.35 "	0.45 "
<i>Ectocarpus siliculosus</i> . . . . .	1.53 "	1.03 "	0.50 "

Солёность Северного моря 35<sup>0</sup>/<sub>00</sub>, Балтийского 18<sup>0</sup>/<sub>00</sub>, разница осмотического давления определяется в 0.49 моля.

При переносе водорослей в более солёную воду их осмотическое давление быстро и значительно повышается. Нормальное давление у *Enteromorpha* 18 (по другим данным 6—7) атмосфер, у *Spirogyra* 4, у *Melosira* 5 атмосфер; при переносе в 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> раствор NaCl оно повысилось на 15 атмосфер; в 50<sup>0</sup>/<sub>00</sub> растворе NaCl давление у *Melosira* дошло до 52 атмосфер. Установлено прохождение через оболочки водорослей в обе стороны NaCl и ряда других солей. В экземплярах ламинарий, живших в более осолоненных районах, золь оказалось больше, чем в экземплярах, живших в менее осолоненных водах.

Проникновение катионов и анионов идет по ряду:  $K > Na > Ca > Mg$  и  $NO_3 > Cl > SO_4$ . Ряды эти сходны с рядами, указанными выше для животных оболочек. Так же как у животных, всего скорее проникают  $CO_2$  и  $NH_3$ .

В общем можно сказать, что чем выше стоят водные организмы в ходе эволюции животного мира, тем более развита их химическая осмотическая независимость от окружающей среды; то же имеет место, как мы увидим ниже, и в отношении температуры воды (термическая независимость).

### Роль отдельных элементов солёности. Защитное действие ионов

В настоящей главе мы сначала попытаемся изложить значение для гидробионтов растворов Na, K, Ca, Mg. Мы рассматриваем их в первую очередь, потому что раствор солей этих четырех элементов, взятых в определенных количественных отношениях, образует так называемый раствор Вант-Гоффа, в котором многие гидробионты могут жить очень долго и который, следовательно, во многих отношениях представляет собой настоящую морскую воду, только созданную искусственным путем. Однако раствор Вант-Гоффа не может заменить собой целиком все другие элемен-

ты солености, которые, как мы видели, имеются в естественных водоемах и с которыми водная жизнь тоже связана неразрывно. Поэтому в дальнейшем мы перейдем к изложению значения фосфатов и соединений азота (нитратов, аммиака и нитритов). Как фосфаты, так и соединения азота очень часто, в целом ряде бассейнов, бывают в минимуме и обуславливают своим исчезновением из бассейна гибель и исчезание ряда организмов, а своим отсутствием вообще — невозможность их развития.

Затем мы рассмотрим роль сульфатов, силикатов и других элементов, находящихся в бассейнах вообще в минимальных количествах.

**Натрий (Na).** Мы видели выше, что в солевом составе морской воды NaCl занимает первенствующее место. В 1 л морской воды соленостью 34.10/00 заключается 26.8 г NaCl. Такому количеству Na в море совершенно не соответствует его количество в водных организмах; только у некоторых фукусов и Laminaria он образует до 1—2% их сырого веса. Столь же богатых натрием животных, повидимому, не имеется, хотя вообще в тканях животных Na преобладает над K, а у растений обратно: K над Na.

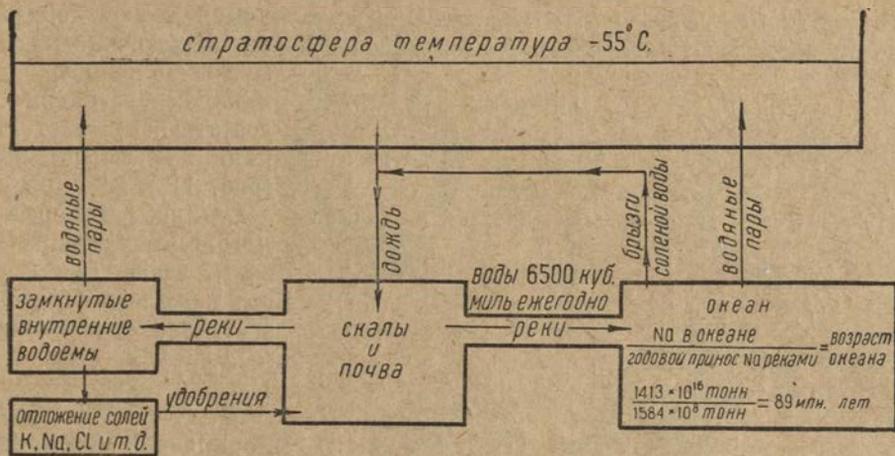


Рис. 111. Накопление натрия в океане (схема).

Всем животным Na необходим для нормальной возбудимости мышц и как составная часть жидкостей, омывающих клетки. Если составить морскую воду без Ca, то натрий уничтожает связь между клетками дробления яиц у морских ежей, разделяет клетки в головках гидриводов тубулярий, в эпителии личинок асцидий, не дает возможности развиваться вообще необычайно выносливым личинкам рыбки Fundulus и т. д.

Для наземных растений Na не нужен, хотя, например, у галофитов, как Salicornia, живущих на солончаках, он накапливается в виде NaCl в громадных количествах. Лишь для развития морских диатомей натрий в виде NaCl или NaNO<sub>3</sub> совершенно необходим, хотя и не выяснено точно, какую роль он при этом играет. Поскольку натрий присутствует в теле животных и растений в незначительных количествах, каких-либо отложений Na биогенного происхождения на дне океана мы не находим, и можно заключить, что в силу непрерывного приноса реками хлористого натрия в океан общее количество его в океане все увеличивается, и океаны предыдущих геологических эпох в общем обладали меньшей соленостью, чем современные (рис. 111).

**Калий (K).** Мы уже говорили выше, что в противоположность животным в теле растений калий преобладает над натрием. Некоторые

водоросли, как *Nereocystis*, очень богаты калием, содержа его в количестве до 3% сырого веса. Во время мировой войны калий массами добывался у берегов Америки из громадной водоросли *Macrocystis* (рис. 114). В растениях К всего более в молодых, растущих и жизнедеятельных частях и органах. Он связан с передвижением и образованием углеводов; без К развитие высших и низших растений совершенно невозможно.

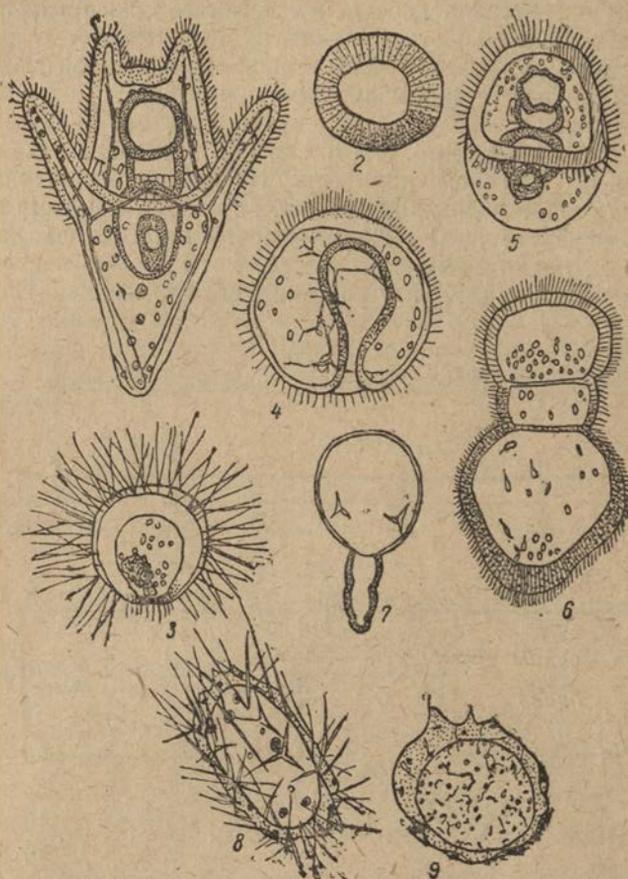


Рис. 112. Влияние солевого состава морской воды и температуры на развитие морского ежа.

1 — нормальная личинка (*Pluteus*), развившаяся в нормальной морской воде; 2 — в воде без К; 3 — без S; 4 — без сульфатов; 5 — без Ca; 6 — с прибавлением Li; 7 — *exogastrula* при повышенной температуре; 8 — молодая известковая губочка *Lysanoga setosa*; 9 — то же в воде без карбонатов.

римность  $\text{CaCO}_3$  и  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  в воде значительно увеличивается от присутствия в ней сильно диссоциированных нейтральных солей, что видно из следующей таблицы:

NaCl	$\text{CaCO}_3$	$\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$
0.00 г на литр	64.6 мг на литр	104.6 мг на литр
30.03 " " "	132.9 " " "	215.2 " " "
	(карбонаты)	(бикарбонаты)

Такова растворимость при наличии над водой воздуха с тремя десятимиллионными  $\text{CO}_2$ . Последний, растворяясь в воде, превращает часть карбонатов в бикарбонаты и увеличивает общее количество растворенных

без К развитие высших и низших растений совершенно невозможно.

Животным К также необходим для нормальной деятельности клеток. На мышцы он действует угнетающим образом, но от наличия К зависит поступление воды в клетки. Яйца морских ежей, развивавшиеся в морской воде без К, давали мелких мутных, непрозрачных личинок благодаря недостаточному поступлению в клетки воды (рис. 112).

Мышца *gastrocnemius* лягушки в растворе KCl за 18 часов принимает воды около 45.7% своего веса, а в эквимолекулярном растворе NaCl — только 6%.

Кальций (Ca). В нормальной морской воде солёностью в 35‰ Ca составляет около  $5 \cdot 10^{-2}$  весовых процентов, или около 0.4184 г на 1 л морской воды; этот Ca распределен между ионами Cl,  $\text{SO}_4$  и  $\text{CO}_3$ .

В пресной озерной воде кальция от  $8.1 \cdot 10^{-3}$  до  $1.2 \cdot 10^{-5}$  ‰. Раствор-

солей Са. При отсутствии  $\text{CO}_2$  в литре воды растворяется только 13 мг  $\text{CaCO}_3$ , а при наличии  $\text{CO}_2$ , как мы видели, 64,6 мг  $\text{CaCO}_3$ .

Количество химически растворенного в воде Са, конечно, не остается постоянным. Не говоря уже о потреблении его организмами (см. ниже), необходимо помнить, что всякое повышение температуры (вследствие уменьшения количества  $\text{CO}_2$ ), всякое уменьшение кислотности среды (увеличение рН, — см. ниже), всякое уменьшение  $\text{S}^{\circ}/_{00}$  вызывают осаждение кальция; охлаждение, увеличение кислотности среды, увеличение  $\text{S}^{\circ}/_{00}$  вызывают его растворение.

Мёррей и другие полагают, что  $\text{NH}_4$  и  $\text{CO}_2$ , выделяемые морскими организмами в процессе обмена веществ, соединяясь, образуют углекислый аммоний, который, реагируя с  $\text{CaSO}_4$ , растворенным в морской воде, выделяет  $\text{CaCO}_3$ , по формуле:  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3 + \text{CaSO}_4 = \text{CaCO}_3 + (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ .

Однако совершенно несомненно, что химические пути отложения  $\text{CaCO}_3$  в водных бассейнах совершенно незначительны сравнительно с биологическими.

Реки приносят ежегодно в мировой океан до  $5,5 \cdot 10^8$  т кальция. Общее количество Са в мировом океане определяется цифрой  $5,5 \cdot 10^{14}$  т. Вычислено, что ежегодно в виде остатков отмерших известковых водорослей, скелетов кораллов, раковин моллюсков и прочих известковых и богатых известью организмов в море отлагается ежегодно  $1,4 \cdot 10^9$  т Са, т. е. цифра, даже несколько превышающая то количество Са, которое за тот же период времени приносится реками. По этой причине и по ряду других соображений мы должны признать, что ежегодно из морской воды уносится живущими в океане организмами столько же Са, сколько его приносится выпадающими в океан реками.

Кальциевые организмы, заключающие в своем теле кальций в количестве до 38,50% и более своего сырого веса, были перечислены выше. Сюда относится прежде всего ряд денитрифицирующих бактерий, как известковая бактерия (*Bacterium calcis*) и др., которые особенно распространены в тропических морях и обладают способностью выделять кальциевые соли из морской воды. Их работе обязаны своим происхождением известковые отложения около Багамских островов и полуострова Флориды (Северная Америка).

Чрезвычайно мелкие кокколитофориды (*Coccolithophoridae*) входят в состав наннопланктона и были уже описаны выше. Несмотря на свои мельчайшие размеры, они живут в море такими массами, что их известковыми скелетами, так называемыми кокколитами, переполнен целый ряд горных пород, начиная с кембрийского периода, например известняки *Leitha* венского бассейна, пишущий мел и др.

Выяснено, что в течение суток треть всего населения кокколитофорид отмирает и заменяется новыми особями. Отсюда понятно, что количество Са, выбираемого ими из морской воды, даже за короткий промежуток времени, будет выражаться во всяком случае сотнями тысяч тонн этого элемента.

Высшие водоросли и водные цветковые растения тоже в значительной степени обуславливают отложение  $\text{CaCO}_3$  (углекислого кальция) в водных бассейнах. Происходит это двумя путями. Первый путь, — когда  $\text{CaCO}_3$  отлагается в большом количестве в самих тканях водорослей. Так называемые известковые водоросли *Corallinaceae* (*Corallina*, *Lithothamnion*, *Melobesia*) и некоторые *Siphonales* настолько пропитаны известью, что наощупь кажутся совершенно твердыми и незнающими лицами часто принимаются за камни или скелеты кораллов. Кроме  $\text{CaCO}_3$  литотамнии содержат большое количество  $\text{MgCO}_3$  и, как теперь полагают, принимают большое участие в образовании доломитов — горной породы, состоящей из

$\text{CaCO}_3$  и богатой Mg. Большое количество извести содержат в себе и некоторые Characeae — харовые водоросли в пресной воде.

Второй путь — это инкрустация, отложение углекислого кальция в виде более или менее тонкой и ломкой корки на поверхности растений, что особенно часто наблюдается в пресноводных бассейнах. Инкрустируются Elodea, Stratiotes, Potamogeton, виды Rivularia, вышеприведенные Characeae и др. Обусловливается это способностью водных растений в процессе фотосинтеза превращать двууглекислые соли в углекислые, причем плохо растворимый в воде  $\text{CaCO}_3$  легко оседает коркой на растениях, либо падает на дно бассейна.

Кальций вообще участвует в построении клеточных оболочек и так называемых срединных пластинок, соединяющих растительные клетки друг с другом.

Большие скопления кальция в теле кокколитофорид, известковых и других водорослей играют главным образом скелетную, опорную роль; но кальций совершенно необходим и для самого процесса жизни всех зеленых растений, красных и бурых водорослей; только некоторые зеленые водоросли, как протококкус и др., могут, повидимому, существовать без кальция. Полагают, что основная роль кальция состоит в том, что он нейтрализует щавелевую кислоту, которая выделяется при образовании белков за счет сахара и является довольно сильным ядом для живой протоплазмы. С кальцием щавелевая кислота дает нерастворимый безвредный щавелевокислый кальций.

Уже давно известно деление растений на кальцифильные, не выносящие более 0.02—0.03%  $\text{CaCO}_3$ , куда относятся осоки, Sphagnum и десмидиевые водоросли, и кальцифильные, как то: Spirogyra, Cladophora, Vaucheria, Characeae, Elodea. Höll, изучая Peridineaе Германии, установил, что 13 видов живут только в воде с низким содержанием Ca и кислой реакцией, 25 видов только в воде с высоким содержанием Ca и щелочной реакцией, и только для 10 видов количество Ca в обитаемом ими бассейне оказалось безразличным.

Что касается содержания Ca в животных, то в дополнение к кратким сведениям о кальциевых организмах, приведенных выше, мы даем здесь некоторые данные из работы Кларка, касающейся анализа 300 видов животных. Кроме Ca приводятся данные о Si, Mg и о потере при сжигании органического вещества воды и  $\text{CO}_2$ . Все цифры представляют собой процент к сырому весу консервированных животных (табл. 16).

$\text{CaCO}_3$  образует у вышеуказанных животных основную массу их скелетов, раковин и панцирей, причем он отлагается в двух кристаллографических формах, как кальцит и как арагонит; какой-либо биологической закономерности в образовании той или иной формы не подмечено. Например в Lithothamnion образуется кальцит, а в Halimeda арагонит; раковина Ostrea и Pecten из кальцита, а у Pinna и Mytilus — внутренний слой из арагонита, а внешний из кальцита.

Что касается количества Ca, то из приведенной табл. 16 видно, 1) что далеко нередки случаи, когда Ca отлагается в количестве более половины сырого веса животного, и 2) что количество отлагаемого Ca не связано с крупными систематическими единицами животного мира, с типами и классами. У губок мы имеем виды с 0.22 и с 38.39% Ca; в трубках анеллид 50.89 и 5.24%, у голотурий 29.19 и 1.10%.

Самый процесс получения и отложения Ca организмами почти совершенно не изучен. Гистологи сообщают только, что в эктодерме кораллов, моллюсков, ракообразных и др. имеются клетки, вроде слизистых, которые выделяют сначала аморфный коллоидальный  $\text{CaCO}_3$ , который потом кристаллизуется. Удивительна должна быть работа этих клеток в период

Таблица 16

Химический состав морских животных, по Кларку

Животные	Потери при сжигании	SiO <sub>2</sub>	MgO	CaO
Foraminifera				
Глубинные				
<i>Pulvinulina menardii</i> . . . . .	38.12	14.7(?)	1.68	41.35
Мелководные				
<i>Quinqueloculina auberiana</i> . . . . .	45.54	0.54	4.32	49.02
Spongiae				
Кремневые				
<i>Euplectella speciosa</i> . . . . .	10.26	88.56	0.1	0.22
<i>Halichondria panicea</i> . . . . .	12.11	74.52	1.43	2.33
<i>Suberites suberea</i> . . . . .	22.21	72.92	0.55	0.33
<i>Geodia mesotriana</i> . . . . .	31.73	64.96	0.33	0.29
Роговые				
<i>Euspongia officinatis</i> . . . . .	89.75	1.31	0.43	7.58
<i>Hippospongia equina</i> . . . . .	96.98	—	—	—
Известковые				
<i>Grantia ciliata</i> . . . . .	50.31	8.45	1.77	38.39
Madreporaria				
<i>Madrepora porifera</i> . . . . .	44.50	0.19	0.06	53.48
<i>Porites astreoides</i> . . . . .	44.93	0.02	0.18	53.84
Alcionaria				
<i>Corallium elatior</i> . . . . .	46.01	0.00	5.44	48.65
<i>Gorgonia surruticosa</i> . . . . .	71.46	0.26	3.03	22.32
Hydrocorallinae				
<i>Millepora alcornis</i> . . . . .	44.77	0.23	0.43	52.50
Annelides (трубки)				
<i>Protula tubularia</i> . . . . .	45.99	0.75	0.14	50.89
<i>Hyalinoecia artifex</i> . . . . .	61.41	0.24	8.17	5.24
Crinoidea (скелеты)				
<i>Ptilocrinus pinnatus</i> . . . . .	51.45	1.64	3.08	40.65
Echinoidea				
<i>Strongylocentrotus dröbachiensis</i> . . . . .	48.53	0.12	2.58	47.34
<i>Clypeaster testudinarius</i> . . . . .	45.47	0.15	3.90	49.73
Asteroidea				
<i>Asterias vulgaris</i> . . . . .	60.18	0.45	2.59	35.71
<i>Ctenodiscus procurator</i> . . . . .	64.15	следы	3.18	29.32
Ophiuroidea				
<i>Gorgonocephalus arcticus</i> . . . . .	55.72	1.77	3.36	36.13
<i>Ophiomusium lumani</i> . . . . .	46.05	0.00	3.04	50.09
Holothurioidea				
<i>Holothuria floridana</i> . . . . .	69.93	0.08	3.48	29.19
<i>Cucumaria frondosa</i> . . . . .	95.71	0.27	0.41	1.10
Bryozoa				
<i>Schizoporella unicornis</i> . . . . .	45.64	1.65	0.28	50.90
<i>Celloporia incrassata</i> . . . . .	46.03	0.19	2.74	49.46

Продолжение

Животные	Потера при сжигании	SiO <sub>2</sub>	MgO	CaO
<b>Brachiopoda</b>				
<i>Rhynchonella psittacea</i> . . . . .	44.81	0.14	0.23	53.76
<b>Lamellibranchiata (раковины)</b>				
<i>Astarte crenata</i> . . . . .	44.79	0.25	0.00	53.92
<i>Macoma sabulosa</i> . . . . .	44.62	0.29	0.00	43.77
<i>Cardium substriatum</i> . . . . .	44.85	0.11	следы	53.99
<b>Gastropoda (раковины)</b>				
<i>Purpura lapillus</i> . . . . .	45.33	0.14	0.19	53.34
<i>Buccinum undatum</i> . . . . .	44.49	0.94	0.12	52.77
<i>Nassa californiana</i> . . . . .	44.84	0.27	0.17	53.20
<b>Cephalopoda</b>				
<i>Nautilus pompilius</i> . . . . .	46.65	0.18	0.07	52.44
<i>Argonauta argo</i> . . . . .	49.16	0.08	2.58	46.78
<b>Crustacea</b>				
<i>Lepas anatifera</i> . . . . .	44.50	0.04	1.14	52.33
<i>Homarus americanus</i> . . . . .	61.82	0.00	2.35	31.35
<i>Eriphia sebana</i> . . . . .	53.92	следы	1.19	34.20
<i>Temora longicornis</i> . . . . .	96.05	—	—	—

линьки ракообразных, когда в несколько дней затвердевает панцырь, вес которого, например у омара, составляет до 57% веса всего тела.

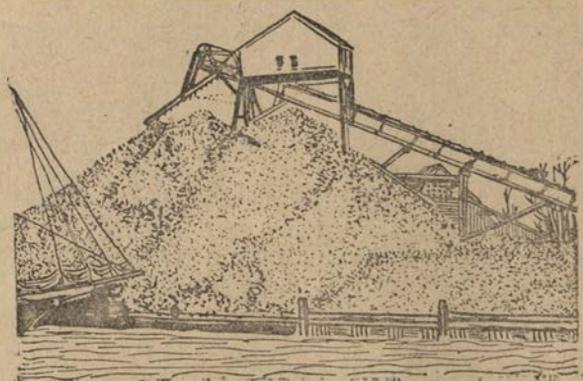


Рис. 113. Горы устричных раковин на консервном заводе

т. е. из такого ее количества, которое весит в 2509 раз больше самой раковины (рис. 113).

Мёррей, определяя количество Са в поверхностном планктоне тропических морей, вычислил, что при определенных условиях планктонные организмы, населяющие объем воды площадью 2.6 км<sup>2</sup> и глубиной 70 м, заключали бы в себе не менее 16 т СаСО<sub>3</sub>.

Какие громадные количества воды так или иначе, т. е. через пищу или прямо осмотически, используют организмы для получения необходимого количества Са, можно видеть из следующих примеров. Сухая раковина очень старых устриц весит от 250 до 320 г; вес в 100 г — обычный; дальневосточный вид *Ostrea laperousii* в 15 см длиной весит 244 г. Раковина на 96% состоит из СаСО<sub>3</sub>. Это количество Са устрица может получить из 768 л морской воды,

Были сделаны наблюдения, что у берегов Гренландии раковины отличаются двумя противоположными свойствами: они или очень тонки и ломки сравнительно с обычными или, наоборот, очень толсты. То и другое можно считать результатом борьбы животных с большим количеством  $\text{CO}_2$ , которое наблюдается в районе их обитания.

Формы тепловодные отлагают в своем теле гораздо большие количества Са, чем формы, населяющие более холодные воды. Подробнее об этом будет сказано ниже, в главе VIII.

Са и в более слабой степени Mg в противоположность Na действуют на клетки успокаивающим образом. В воде без Са нормальное дробление яиц морских ежей прекращается, так как шары дробления расходятся; если шары разошлись не слишком далеко, то при прибавлении Са они снова склеиваются.

Основные материалы по вопросу о взаимоотношениях между углекислотой, карбонатами и бикарбонатами водных бассейнов и населяющими эти бассейны организмами приводятся ниже в главе VII, где говорится об активной реакции (рН) воды.

Магний (Mg). Магниевыми и богатыми магнием организмами в море являются из растений известковые водоросли, относящиеся к родам *Lithothamnion*, *Lithophyllum*, *Goniolithon* и др., в которых количество Mg доходит до  $>7-8$  и 10%. У ряда корненожек количество Mg доходит до 5%. Кремневые губки и мадрепоры бедны Mg (при богатстве Са); та же картина наблюдается и у моллюсков. Только у иглокожих и альционарий при избытке кальция и магний встречается в значительном количестве (2—3% и больше). В трубках некоторых полихет количество Mg доходит до  $>8\%$ . Среднее количество магния в морской воде  $1.4 \cdot 10^{-1}\%$  ее валового состава. В солевом составе как пресных, так и морских вод количество Mg почти одинаково — около 3%.

В физиологическом отношении Mg вместе с Са являются антагонистами Na, но специфическое действие их на организмы не тождественно. По опытам над позвоночными большое количество магниевых солей, вводимое с пищей, мешает отложению кальция; Mg действует угнетающим образом на нервы (магний наркотизирует); Са это угнетающее действие устраняет. По опытам Гербста над развитием морских ежей в воде без Mg, магний оказался необходимым для расчленения кишечника и для работы мерцательных ресниц; последняя роль магния подтверждается и рядом других опытов.

Очень важную роль играет магний в жизни растений, поскольку он является единственным минеральным веществом, входящим в состав хлорофилла. Ряд авторов полагает, что магний играет роль синтезирующего фактора в процессе ассимиляции. Поэтому понятно, что в состав всех водных растворов, служащих для выращивания как низших растений (растворы Ролена), так и высших (растворы Кюпа, Кроне) входит Mg в виде  $\text{MgSO}_4$ . В том же виде магний входит и в состав раствора Вант-Гоффа, который в очень большом количестве случаев может вполне заменить собой естественную морскую воду.

Мы уже говорили о близости солевого состава моря и крови теплокровных животных. Вспомним формулировку Лотце, что «внутренние жидкости животных представляют собой взятую внутрь часть внешнего мира (моря)», и еще более определенные слова Гёбера, что «органы позвоночных животных омываются своего рода морской водой». Поэтому казалось бы, что магний должен входить в состав растворов как Рингера, так и Локка, которые служат для поддержания жизни изолированного сердца млекопитающих, подобно тому как в состав этих жидкостей входят другие соли морской воды. Это предположение оказывается, однако, неверным, и в состав растворов Рингера и Локка магний не входит. При даль-

нейшем исследовании выяснилось, что в то время как в крови серума собаки на 100 частей Na приходится 0.81 Mg, в морской воде его приходится 11.99, а в соках *Aurelia* 11.43.

Мак Каллум, обращая внимание на то обстоятельство, что количество Mg в море постоянно увеличивается, считает вполне понятным наличие большого количества магния в жидкостях тела животных (как *Aurelia*), постепенно приспособившихся к увеличению солености моря в отношении магния. Что же касается млекопитающих, то он полагает, что их предки оставили море еще при незначительном количестве в нем Mg, и потому магний и не входит в состав растворов Рингера и Локка.

Как удобрение для рыбоводных прудов магний, повидимому, не играет никакой роли при обычно большом содержании магния в почвах, на которых закладываются пруды. Существуют, однако, указания, что магний подобно фосфору стимулирует развитие азотсобирающих бактерий.

**Железо (Fe).** Как оказывается по работам Е. Е. Успенского (1925), железо является могущественным фактором в распределении водорослей — фактором, сравнительно с которым отступают на второй план Mn, O<sub>2</sub> и другие химические ингредиенты. Для большого ряда водорослей оптимальные пределы Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub> лежат в границах 0.2—2 мг на 1 л; увеличенное в 2—3 раза количество Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub> является для многих водорослей уже ядом. Между тем в естественных бассейнах, как мы видели, количество Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub> колеблется от 0 до 12 и даже до 50 мг на 1 л, т. е. может значительно превосходить оптимальные для водорослей пределы.

Кислотность воды (поскольку она обуславливает ту или иную растворимость Fe) является в большинстве случаев не прямым, а косвенным фактором. *Cladophora*, которую считают известковым щелочным организмом, предпочитает щелочные воды потому, что в них она не находит вредного для нее избытка железа. Фактически *Cladophora* селится везде, где этого избытка нет.

Наоборот, требующие для своего развития большого количества Fe так называемые кислотные водоросли (*Vaucheria*, *Conferva*, *Desmidiaceae*) находят его в кислых водоемах.

Весьма интересна смена водорослей вниз по течению ручья, вода которого при выходе на поверхность земли содержит большое количество как двууглекислого Ca, так и двууглекислого закисного железа. Вначале эти соли не являются антагонистами; но далее CO<sub>2</sub> частью потребляется растениями, частью улетучивается, вследствие этого вода становится щелочнее (вместо 6.9—7.3 имеем pH около 8.3; см. ниже). Железо начинает оседать, оно переходит из закиси в окись, и вода ручья в дальнейшем течении содержит только большое количество Ca и очень мало железа (10—7 мг Fe, при pH = около 7 переходит в 0.5 мг). Поэтому такие ручьи содержат в начале истока только железистую бактерию *Gallionella ferruginea* и никаких водорослей; при падении Fe до 2—3 мг (pH 7.3—7.6) появляются диатомеи *Pinnularia*, *Pleurostauron*, *Synedra* и др.; ниже идут *Vaucheria uncinata* и *Conferva bombycina*. Когда количество Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub> спускается до 1 мг, выступает масса *Microspira amoeba*. При дальнейшем падении Fe до 0.5—0.6 мг микроспиры постепенно сменяют *Cladophora fracta* и *Oedogonium capillare*, которые становятся господствующими при Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub> менее 0.5 мг.

При наличии большого количества органических веществ все границы сдвигаются в сторону больших концентраций Fe. Поэтому при определении в естественных бассейнах Fe совершенно необходимо учитывать и количество органических веществ, хотя бы по окисляемости.

Железо, связанное органическим комплексом, не только труднее само выпадает, но и слабее действует на организмы. Так, при окисляемости

40—60 мг  $O_2$  на литр *Cladophora fracta* может выносить Fe до 1.5—2 мг, т. е. значительно большее количество сравнительно с обычными для *Cladophora* 0.5—0.6 мг  $Fe_2O_3$ .

Небольшое количество Fe, всего 1.5 мг на 1 л, уже придает воде неприятный для человека чернильный вкус. При наличии в водопроводной

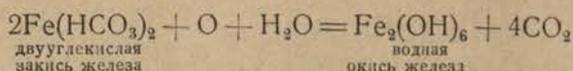


Рис. 114.

1 — сбор водоросли *Macrocyctis pyrifera* у берегов Америки; 2 — сама *Macrocyctis*; 3 — сбор *Phyllophora pervosa* в Черном море; 4 — сама *Phyllophora*.

воде Fe в ней развиваются железобактерии — *Crenothrix*, *Chlamydothrix* и *Gallionella*, притом иногда в таком количестве, что вместе с осадками окиси железа закупоривают водопроводные трубы. Рыбы, вообще говоря, тоже не выносят бассейнов с окисью железа, которая осаждается на их жабрах и глазах.

Окись железа образуется в воде из закиси путем окисления ее кислородом, растворенным в воде:



Иод (J). В морской воде иод встречается в количестве от 20 до 2800 мг на 1 м<sup>3</sup>. При нахождении в поверхностных слоях моря 2.4 мг иода на 1 л оказалось, что 0.6 мг заключено в живом планктоне, а 1.8 мг в виде органических соединений иода в продуктах распада того же планктона, т. е. иод был извлечен организмами почти нацело.

До 1% содержат, т. е. являются богатыми иодом организмами, некоторые губки, кораллы *Gorgonia* и водоросли. Известна способность морских прикрепленных водорослей концентрировать в себе иод. Одной из наиболее богатых иодом водорослей является бурая *Laminaria digitata*, зола которой содержит 3.62% иодистого натрия. *Laminaria* с Дальнего Востока содержит от 0.18 до 0.20% иода на сухую водоросль. Черноморская *Phyllophora*, заполняющая в северо-западном углу Черного моря так называемое филлофорное море, содержит 0.18—0.4% на сухую водоросль, в золе 0.8—1.5% иода, а соли, извлеченные из золы, содержат 3—3.45% иода. На рис. 114 изображены водоросли *Macrocystis* и *Phyllophora* и способы их добывания для получения иода и других продуктов у берегов Америки и в Черном море.

Защитное действие ионов. Мы говорили выше о той роли, которую играют K, Na, Ca, Mg водной среды каждый в отдельности в жизни водных организмов. При более глубоком изучении этого вопроса оказалось, однако, что чистые растворы тех же солей в большинстве случаев являются для водных организмов настоящими ядами даже и тогда, когда берутся растворы изотоничные с морской или пресной водой. Таким ядом почти для всех организмов оказался чистый раствор хлористого натрия — основной по количеству соли морской воды. Для инфузории *Zoothamnion* таким же ядом, как хлористый натрий, является раствор хлористого калия и т. д.

Это наблюдение принадлежит Лёбу. Он же установил и то обстоятельство, что можно нейтрализовать ядовитое действие данного раствора путем прибавления к нему раствора другой соли. Это свойство солей Лёб назвал защитным действием ионов. В предельном случае дело представляется таким образом, что при надлежащем подборе солей действие солевого раствора будет равняться действию чистой воды.

Ниже мы приводим результаты одного опыта Лёба над развитием яиц рыбки *Fundulus* в чистом растворе хлористого натрия и в том же растворе с прибавлением различного количества  $\text{CaSO}_4$  (таблица из книги Д. Л. Рубинштейна).

Состав раствора		Процент яиц, дающих зародыши
100 см <sup>3</sup>	$\frac{5}{8}$ м NaCl	0
100 "	$\frac{5}{8}$ " " + $\frac{1}{2}$ см <sup>3</sup> $\frac{1}{64}$ м $\text{CaSO}_4$	3
100 "	$\frac{5}{8}$ " " + 1 " $\frac{1}{64}$ " "	3
100 "	$\frac{5}{8}$ " " + 2 " $\frac{1}{64}$ " "	20
100 "	$\frac{5}{8}$ " " + 4 " $\frac{1}{64}$ " "	75
100 "	$\frac{5}{8}$ " " + 8 " $\frac{1}{64}$ " "	70

Растворы, в которых находятся защитные антагонистические соли, называются эквilibriumированными (в той или иной степени). Антагонистом ядовитой соли, как хлористый натрий, может быть не только сравнительно безвредный раствор  $\text{CaSO}_4$ , о котором говорилось выше, но и очень ядовитые сами по себе соли, как  $\text{ZnSO}_4$ .

В опыте с развитием яиц *Fundulus* оказалось достаточным прибавить к 100 см<sup>3</sup>  $\frac{5}{8}$  m NaCl всего от 2 до 8 см<sup>3</sup>  $\frac{1}{64}$  m CaSO<sub>4</sub> для того, чтобы яйца начали развиваться. В растворе чистого CaSO<sub>4</sub>, так же как в растворе NaCl, яйца *Fundulus* совершенно не развиваются. В данном случае один ион Ca оказался способным обезвредить 1000 молекул NaCl. В вышеприведенном случае два ядовитых сами по себе раствора в смеси оказываются мало ядовитыми. Тут мы имеем, так сказать, взаимную нейтрализацию однородных эффектов. Однако имеются случаи другого рода, когда уравновешивается действие растворов, имеющих противоположное, полярное влияние. Так, например, при изучении клеточной проницаемости было установлено, что соли Na ее повышают, а соли Ca понижают; в смеси обоих растворов проницаемость остается нормальной. Первый тип антагонизма называется аполярным, последний — полярным. Имеется ли между двумя солями антагонистическое действие или нет, можно решить потому, что для достижения антагонистического эффекта при увеличении количества одной соли надо увеличить и количество другой, ее антагониста. Если же действие двух каких-либо солей в растворе просто складывается, то для достижения того же эффекта при увеличении количества одной соли надо брать уменьшенное количество другой.

Нижеследующая таблица показывает, какое количество кубических сантиметров  $\frac{1}{16}$  m CaCl<sub>2</sub> надо прибавить к 50 см<sup>3</sup> раствора NaCl различной крепости для того, чтобы достигнуть развития 50% яиц *Fundulus*:

NaCl	CaCl <sub>2</sub>	NaCl	CaCl <sub>2</sub>
$\frac{3}{8}$ m	0.1 см <sup>3</sup>	$\frac{9}{8}$ m	1.8—2.0 см <sup>3</sup>
$\frac{6}{8}$ "	0.6 "	$\frac{12}{8}$ "	3.0—3.5 "

Антагонистическое действие солей сводится к антагонистическому действию катионов (K, Na, Ca); влияние анионов (Cl, SO<sub>4</sub>, CO<sub>3</sub>) незначительно.

Для развития *Fundulus* KCl так же ядовит, как и эквивалентный раствор K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>. Антагонистами могут быть и NaCl и Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>.

Было изучено действие на морских и пресноводных Amphipoda растворов основных солей, которые имеются в морской воде, именно NaCl, KCl, CaCl<sub>2</sub>, MgCl<sub>2</sub> и MgSO<sub>4</sub>. В дистиллированной воде Amphipoda умирали от задушения через  $\frac{1}{2}$  часа. Что дело здесь не в изменении осмотического давления, явствует из того, что в растворе тростникового сахара, изоосмотическом морской воде, те же Amphipoda умирали еще скорее, чем в дистиллированной воде. Быстро умирали они и в растворе хлористого натрия и в растворах всех остальных солей без NaCl; в двойных комбинациях солей, как NaCl и CaCl<sub>2</sub> или NaCl и KCl, они жили сравнительно долго; в растворах трех солей Na, K и Ca — еще дольше, и наконец почти совершенно безвредным и равным действием морской воды оказался так называемый раствор Вант-Гоффа следующего состава:

NaCl	100 молекул
KCl	2.2
CaCl <sub>2</sub>	2.3 (или около 1.0)
MgCl <sub>2</sub>	7.8
MgSO <sub>4</sub>	3.8

Для пресноводных Amphipoda наиболее ядовитым оказался раствор одного NaCl, а наименее ядовитым — раствор Вант-Гоффа.

Ниже приведен состав пяти растворов, в порядке уменьшения их ядовитости для пресноводных Amphipoda:

1. NaCl
2. NaCl + KCl
3. NaCl + KCl + CaCl<sub>2</sub>
4. NaCl + KCl + CaCl<sub>2</sub> + MgSO<sub>4</sub>
5. NaCl + KCl + CaCl<sub>2</sub> + MgSO<sub>4</sub> + MgCl<sub>2</sub> (раствор Вант-Гоффа).

В том же порядке комбинации растворов увеличивалась, по нашим наблюдениям, и продолжительность жизни черноморских *Protodrilus* от нескольких часов в первом растворе до нескольких дней в пятом.

Таким образом, раствор Вант-Гоффа, аналогичный морской воде, сравнительно с чистыми растворами одного NaCl или NaCl + KCl и др. является наименее ядовитым ввиду своей эквilibрированности не только для морских, но и для пресноводных животных.

Согласно указанию Вант-Гоффа, предложена следующая рецептура изготовления искусственной морской воды:

NaCl. . . . .	23.75
KCl . . . . .	0.75
MgCl <sub>2</sub> . . . . .	3.42
CaCl <sub>2</sub> . . . . .	0.51
MgSO <sub>4</sub> . . . . .	2.1
Вода (бидестиллят) <sup>1</sup> . . . . .	966.47

Итого . . . . . 1 000.00

Сюда прибавляется еще для подщелачивания 2.4 см<sup>3</sup> Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> м/2. Однако для жизни более нежных организмов требуется более сложная рецептура, как, например, предложенная Мак Клендоном в 1916 г.:

CaCl <sub>2</sub> . . . . .	22.07 см <sup>3</sup> м/2
MgCl <sub>2</sub> . . . . .	50.21 " м/2
MgSO <sub>4</sub> . . . . .	57.09 " м/2
KCl . . . . .	10.23 " м
NaCl . . . . .	483.66 " м
NaBr . . . . .	0.80 " м
NaHCO <sub>3</sub> . . . . .	2.40 " м
Вода . . . . .	373.63 "

1 000.00 см<sup>3</sup>

Улучшенная рецептура того же автора является еще более сложной, в нее входит, кроме воды, еще 14 различных веществ.

В главе об осмотической связи водных организмов с окружающей средой мы уже указывали на сходство солевого состава морской воды, соков медузы, крови омара, серума крови собаки и раствора Рингера, служащего для поддержания работы изолированного сердца лягушки. Крайне интересная попытка объяснить все эти сходства была сделана Мак Каллумом. Он считает несомненным, что жизнь возникла в воде, поскольку каждый организм состоит из клеток, окруженных жидкостью, поскольку почти все организмы проходят стадии развития бластулы, гастрюлы и др., явно приспособленные к водному образу жизни, и поскольку все способы дыхания сводятся в конце концов к водному дыханию. Несомненно также, что жизнь возникла именно в морской, а не в пресной воде. Пресная вода и теперь занимает малую часть земной поверхности, а в эпоху возникновение жизни занимала еще меньше. В море в противоположность пресной воде живут представители всех основных групп животного мира. Низшие, более древние представители каждой группы живут в море, а не в пресных водоемах. В истории развития земли морские представители групп появляются раньше пресноводных. Когда возникла первая плазма, она химически обособилась от морской воды; однако основные элементы солевого состава морской воды Ca, K, Mg, Na продолжают играть в жизни плазмы существенную роль.

<sup>1</sup> Вода-бидестиллят — перегнанная вторично с прибавлением марганцовокислого калия для разрушения органического вещества и щелочи для связывания углекислоты.

С дальнейшим развитием животного мира химический состав отдельных плазм продолжал все более и более дифференцироваться, и, например, состав мышц какого-нибудь наземного позвоночного имеет уже мало отношения к составу морской воды.

Иную картину мы имеем в отношении крови и других соков тела всего животного мира от низших до высших его представителей. Мы имеем в море на 100 г соли 84 г хлора и натрия, 14 г серы, магния, калия и кальция и 2 г остальных 23 элементов. В 100 г солей жидкости тел высших наземных животных заключается 90 г хлора и натрия, 8 г калия, кальция, магния, и серы и 2 г остальных 23 элементов. Сходство, конечно, поразительное, и объяснить его можно только историей развития животного мира. Первичные морские организмы несомненно походили на бластулы, гастролы и трохофорные личинки современных морских животных. Полость тела первых морских организмов заключала в себе целомическую жидкость, которая в основе была не чем иным, как морской водой, окружающей эти первые организмы. Эта первичная полостная жидкость так и сохранилась в мало измененном составе в виде жидкостей тела (крови и др.) вплоть до самых высших представителей животного мира, как водных, так и наземных. Поэтому с полным правом Лотце говорит, что внутренние жидкости животных представляют собой взятую внутрь часть внешнего (водного) мира. Ту же мысль высказывает и Гебер, говоря, что органы позвоночных животных всегда омываются при жизни своего рода морской водой. Понятно и утверждение Quinton о том, что морская вода есть органическая среда.

Однако солевой состав моря в то время, когда возникла жизнь, несомненно был иной, чем в настоящее время.

Благодаря развитию кальциевых животных, поглощению калия на суше растениями и образованию в море нерастворимых калиевых соединений количество кальция и калия в море остается стационарным: сколько кальция и калия приносится в океан реками, столько же его и отлагается на дне океана.

Иное дело с натрием и магнием. Нет организмов, которые отлагали бы в себе большие количества натрия и магния и нет нерастворимых минералов, которые заключали бы в себе большое количество натрия. Поэтому количество натрия и магния в морской воде все увеличивается.

Если мы присмотримся к приведенной выше табличке (стр. 203) состава крови собаки, раствора Рингера, соков медузы и морской воды, то увидим, что в то время как в морской воде и у медузы на 100 частей натрия приходится около 11 частей магния, а в крови омара около 3, в серуме крови собаки имеется только 0,8, а в раствор Рингера магний совсем не входит. Эта разница станет совершенно понятной, если мы представим себе, что наземные позвоночные оставили мировой океан в ту эпоху, когда количество магниевых солей в океане было сравнительно незначительным, и часть этого океана с пониженным содержанием магния они и унесли с собой на сушу в виде соков своего тела. Оставшиеся в океане организмы, как медузы и другие, продолжали приспособляться к увеличивающемуся в море количеству магния, которое в настоящее время и дошло у них до 11 частей магния на 100 частей натрия.

## ГЛАВА ШЕСТАЯ

### ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ И РАСТВОРЕННЫХ В ВОДЕ ГАЗОВ

#### 1. КОЛИЧЕСТВО И ПРОПОРЦИИ РАСТВОРЕННЫХ В ВОДЕ ГАЗОВ

Главнейшими газами, растворенными в воде, являются кислород, азот, углекислота и в известных случаях сероводород и метан. Основная масса этих газов, кроме двух последних и отчасти  $\text{CO}_2$ , абсорбируется поверхностными слоями воды из атмосферы и затем уже течениями разносится по всей толще водоемов, в частности — в океанах вплоть до самых больших глубин. Простая диффузия газов сверху вниз, при полном покое воды, в силу своей медленности практически в жизни водоемов не играет никакой роли. Значительно меньшая часть основных газов поступает в воду в результате процессов жизни и посмертного разложения гидробионтов.

Производителями кислорода в самой толще воды являются растения, как планктонные, так и донные, выделяющие на свету днем  $\text{O}_2$  в процессе фотосинтеза:  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} = \text{HCOH} + \text{O}_2$  (формальдегид и  $\text{O}_2$ ). По одной из теорий, хлорофил сам вступает в соединение с  $\text{CO}_2$ ; это соединение под влиянием поглощенной солнечной энергии дает первый продукт ассимиляции — формальдегид и отщепляет  $\text{O}_2$ .

Некоторая часть растений живет и ниже собственно ассимиляционной зоны бассейнов, верхних слоев их эпилимниона, и выделяет  $\text{O}_2$  и в более глубокие слои воды.

Углекислоту выделяют в воду все гидробионты в процессе дыхания. Другая часть углекислоты, а также сероводород и метан получают в процессе гниения и разложения водных организмов. Часть свободного азота дают денитрифицирующие бактерии.

В то время как наземные организмы окружены воздушной газовой средой из  $\text{N}_2$  и  $\text{O}_2$  с небольшой примесью водяных паров, гидробионты окружены водой с небольшим количеством воздуха; действительно мы имеем: воздуха ( $\text{O}_2 + \text{N}_2$ ) в литре воды при хороших условиях аэрации около 20—25  $\text{cm}^3$ , а в литре атмосферы 1000  $\text{cm}^3$  и только 0—40  $\text{cm}^3$  водяных паров. Количество газа, растворенного в литре воды, определяется формулой:

$$V = \frac{1000 \cdot \alpha_t \cdot p}{760}$$

В этой формуле  $\alpha_t$  есть коэффициент абсорбции при температуре  $t$ , а  $p$  — давление газа (в миллиметрах ртутного столба).

Кислород и азот. Коэффициент абсорбции для разных газов различен. Этим объясняется тот факт, что количественные отношения между  $\text{O}_2$  и  $\text{N}_2$ , растворенными в воде, иные, чем между  $\text{O}_2$  и  $\text{N}_2$  в атмосфере, а именно:

в воде  $\text{O}_2 : \text{N}_2 = 34 : 66$ , приблизительно 1 : 2

в воздухе  $\text{O}_2 : \text{N}_2 = 21 : 79$ , приблизительно 1 : 4.

т. е. в воздухе воды кислорода сравнительно больше, а азота меньше, чем в атмосферном воздухе.

Если мы сравним количества  $O_2$  и  $N_2$ , растворенных в воде, при разных условиях температуры и солености, то получим следующие данные (табл. 17).

Таблица 17

Количество растворенных в воде атмосферных газов  
(1 см<sup>3</sup> на 1 л)

Соленость Температура	Кислород				Азот			
	0	10	20	35	0	10	20	35
- 2°	10.88	10.18	9.50	8.47	19.45	18.18	16.90	15.00
0	10.29	9.65	9.01	8.03	18.56	17.37	16.18	14.40
+ 10	8.02	7.56	7.10	6.40	14.97	14.13	13.27	12.00
+ 20	6.57	6.22	5.88	5.35	12.54	11.93	11.32	10.40

Иначе говоря, количество растворенных в воде газов уменьшается как при увеличении  $S^{0/00}$ , так и при повышении температуры. Большое количество газов мы имеем, с одной стороны, в водах менее соленых, с другой — в водах более холодных. Разница может быть весьма значительной; например количества  $O_2$  при  $S 35^{0/00}$  и при температуре  $+20^\circ$  вдвое менее, количества  $O_2$  при  $S 0^{0/00}$  и при температуре  $-2^\circ$ .

Среднее количество  $O_2$  и  $N_2$  при средней температуре в различного рода водах выражается приблизительно следующими данными:

	куб. см $O_2$	куб. см $N_2$
В 1 л речной воды	6—8	13—17
» 1 « прудовой воды	7.9	15
» 1 « морской воды	4.8—6.8	12.5—14.1

Наибольшее количество  $O_2$  и  $N_2$  в море, а именно 23.58 см<sup>3</sup>, было обнаружено «Челленджером» в холодном Антарктическом океане, наименьшее, 11.85 см<sup>3</sup>, — в западно-тропической части Атлантического океана.

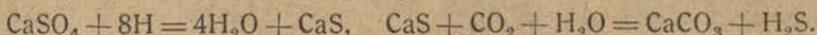
Из пресных вод наибольшим количеством  $O_2$  отличаются быстро текущие холодные ручьи, а перышченностью — водоемы в периоды цветения.

Углекислота. Чистая вода поглощает  $CO_2$  из воздуха в количестве 0.3—0.5 см<sup>3</sup> на 1 л; то же количество  $CO_2$ , около 0.3 см<sup>3</sup>, заключается в литре воздуха, т. е. коэффициент абсорбции углекислоты водой при средних температурах почти равен единице. Однако фактически вода в природе поглощает углекислоты во много раз более благодаря тому, что поступающая в воду  $CO_2$  связывается в нейтральные и кислые карбонаты, в  $CaCO_3$ , и  $Ca(HCO_3)_2$ . Так, например, морская вода с щелочностью 26 и активной реакцией  $pH = 8.1$  (объяснение этих терминов см. ниже, глава VII) содержит на 1 л до 48 см<sup>3</sup>  $CO_2$ , из этого количества около 0.5 см<sup>3</sup> приходится на  $HCO_3$  и растворенную  $CO_2$ ; остальные же 47.5 см<sup>3</sup> связаны с щелочами.

Для животных  $CO_2$  является ядом. Для большинства растений наличие  $CO_2$  — необходимое условие существования. Общий круговорот  $CO_2$  в природе изображен на рис. 115.

Сероводород образуется в водоемах при гниении белков на больших глубинах при слабом проветривании или при восстановлении сульфатов бактериями, особенно родом *Microspira* (и редуцирующими

сульфат бактериями), причем сульфаты переводятся в карбонаты. Происходит это, вероятно, согласно формулам:



В глубинных слоях даже нормальных озер количество  $\text{H}_2\text{S}$  доходит до  $0,5 \text{ см}^3$  на 1 л. В Черном море на глубинах 300—500 м имеется  $4 \text{ см}^3 \text{ H}_2\text{S}$ , а в придонных — даже  $6,5 \text{ см}^3$ ; при этом кислород отсутствует, и никакая жизнь, кроме бактериальной, там невозможна. В Хеммельсдорфском озере

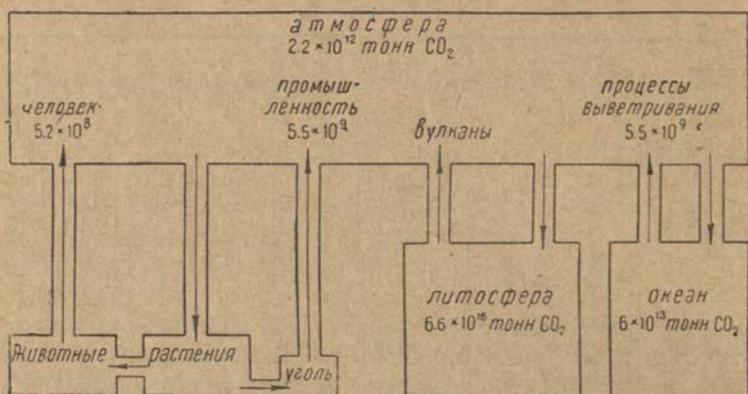


Рис. 115. Общий круговорот  $\text{CO}_2$  в природе.

Цифры со словом «тонн» указывают наличное количество  $\text{CO}_2$ ; цифры без этого слова — годовое количество.

около Любека количество  $\text{H}_2\text{S}$  доходит до  $304 \text{ мг}$  ( $3 \text{ см}^3$ ) на 1 л.  $\text{H}_2\text{S}$ , растворенный в воде даже в небольших количествах, является сильным ядом для большинства животных и растений; в нем гибнут и сернистые бактерии, если они не могут получить кислорода для окисления.

Однако некоторые водоросли, как *Oscillatoria coerulescens*, коловратка *Brachionus pala*, *Cyclops strenuus*, *Coleps hirtus* и ряд других Ciliata, вероятно, и *Asellus aquaticus*, способны существовать некоторое время в воде, зараженной сероводородом.

Метан, или болотный газ ( $\text{CH}_4$ ), образуется в довольно значительном количестве летом на глубине некоторых озер, главным образом за счет разложения клетчатки. Количество метана может доходить до  $38,5 \text{ см}^3$  на 1 л. В сентябре в озере Мендота придонные слои содержат до  $6,1 \text{ см}^3 \text{ CH}_4$ . Повышение количества  $\text{CH}_4$  в воде сопровождается быстрым падением кислорода. Для животных  $\text{CH}_4$  ядовит.

## II. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОРГАНИЗМОВ И РАСТВОРЕННЫХ В ВОДЕ ГАЗОВ

### 1. Газы и организмы

К газовому составу воды, точно так же как и к солевому, разные гидробионты относятся по-разному; поэтому общий газовый режим бассейна является фактором специального отбора, и население, например, сапробных гниющих бассейнов с малым количеством  $\text{O}_2$  будет совершенно другим, сравнительно хотя бы с населением небольшого водоема, но заполненного летом водными растениями, с водой, пересыщенной  $\text{O}_2$ . И в одном и том же бассейне, поскольку имеется разница в вертикальном распределении газов, население различных слоев по вертикали будет различным. Но не

только распределение организмов зависит от газового состава воды. Сами организмы меняют газовый состав среды, и в ряде случаев, например, вертикальное распределение газов не столько зависит от физикохимических причин, сколько от живых организмов или их трупов.

### Производство и потребление $O_2$ в водоемах

Мы уже говорили выше о растениях как производителях  $O_2$  в самой толще воды. В периоды цветения количество выделяемого растениями  $O_2$  нередко оказывается настолько значительным, что при благоприятных условиях, тихой погоде и пр., наступает перенасыщение воды этим газом сравнительно с нормой при данной температуре. Для озер описаны случаи перенасыщения, доходившего до 364%.

Потребителями  $O_2$  в процессе дыхания являются все гидробионты — как животные, так и растения. Однако общее количество  $O_2$ , выделяемого растениями в воду бассейна, общее количество  $O_2$ , поглощаемого гидробионтами в процессе дыхания, установлены пока для немногих водоемов.

При процессах гниения гидробионтов тоже поглощаются значительные количества  $O_2$ . Для трупов растений оно равно приблизительно тому количеству  $O_2$ , которое было в свое время выделено ими в процессе фотосинтеза.

В толще воды процессам гниения могут подвергаться не только трупы, но и растворенные в воде органические вещества (продукты распада трупов) и те органические вещества, которые согласно мнению некоторых авторов, выделяются живыми растениями в окружающую воду. На счет растворенных органических веществ идет, вероятно, жизнь бактерий, криптомонад и хромалин, которые в громадных количествах появляются иногда в области пелагиали.

В верхних слоях ила, в прибрежных отложениях и в самых нижних слоях воды кислород используется при процессах гниения бентических водных растений, заносимой наземной растительности (листья в пресных водах), трупов бентических животных и упавших на дно трупов планктонных гидробионтов. Поэтому сапропелевый озерный ил является средой, лишенной  $O_2$ ; погруженные в него ржавые железные предметы (якоря, ведра) через несколько недель теряют всю ржавчину. Это зависит от наличия в илу восстанавливающих веществ (как  $H_2S$ ,  $NH_3$ , углеродороды и пр.), которые образуются в илу в процессе бактериального анаэробного обмена веществ. По этой же причине ил для живущих в нем тубифицид не может служить дыхательной средой, он доставляет им только убежище и пищу. Необходимость, с одной стороны, иметь чистую воду для дыхания, с другой стороны, — ил как пищу и убежище обуславливает специфическое распределение тубифицид у поверхности ила.

Самый верхний слой ила часто имеет коричневую ржавую окраску в противоположность более глубоком, часто совсем черным (вследствие присутствия сернистого железа) слоям; самые верхние слои ила являются своего рода решеткой, не пускающей  $O_2$  в более глубокие слои. В этих верхних слоях процветает специфическое население из серобактерий (*Beggiatoa*) и пурпурных бактерий, которые нуждаются в сероводороде для дыхания кислородом; последнее протекает у них в две фазы: 1)  $2H_2S + O_2 = 2H_2O + S_2$ , причем сера отлагается в теле бактерий в виде полужидких капель, а затем она окисляется: 2)  $S_2 + 2H_2O + SO_2 = 2H_2SO_4$ . При соответствующих условиях в родниках, в термах, в мелких спокойных морских заливах, особенно в лиманах, пурпурные бактерии развиваются в таком количестве, что вода нередко на больших пространствах кажется окрашенной в красный цвет. (Рис. 116).

В ряде пунктов Каспийского моря черный вонючий ил заселен большим количеством гнилостных бактерий, разлагающих белки с образованием  $\text{NH}_3$  и  $\text{H}_2\text{S}$ ; другие анаэробные бактерии разлагают там же клетчатку с образованием метана и водорода; над черным илом лежит слой коричневого ила, с пленкой тионовых, метановых и водородных бактерий, которые требуют небольшого количества кислорода и окисляют сернистые соединения, метан и водород, таким образом, эта пленка служит как бы фильтром, не пропускающим в верхние слои воды этих вредных для жизни газов; с другой стороны она же является субстратом, на котором развиваются массы одноклеточные водоросли, уже синтезирующие органическое вещество. При волнении эта пленка разрушается, и тогда вода как бы кипит от пузырьков метана и водорода. В. Буткевич указывает, что если бы эта пленка исчезла, воды Каспия лишились бы всякой жизни.

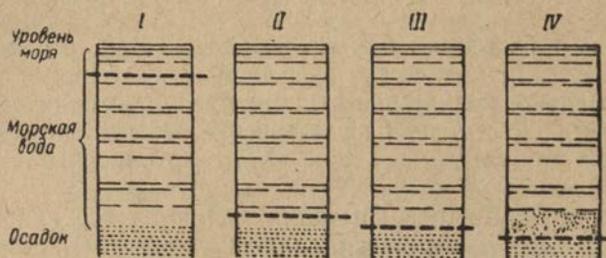


Рис. 116. Разные возможные случаи положения окислительно-восстановительной границы в морских условиях. Окислительно-восстановительная граница показана пунктиром. (Из Пустовалова, 1940).

I — граница расположена высоко над осадком; II — граница располагается близко над поверхностью осадка; III — граница совпадает с поверхностью осадка; IV — граница проходит внутри осадка.

Кипяченая вода содержит, как известно, очень мало  $\text{O}_2$ , и для водных организмов, очень нуждающихся в кислороде, она является ядом. Личинки мелких видов веснянок (Plecoptera) через несколько минут после помещения в такую воду впадают в оцепенение, а через два часа пребывания в ней умирают.

Наконец кислород идет и на чисто химическое восстановление выделяющегося в бассейне  $\text{H}_2\text{S}$ .

### Морские бассейны. Сероводородное брожение в Черном море

В наиболее изученном Атлантическом океане распределение  $\text{O}_2$  в связи с широтами и глубинами в схеме представляется в следующем виде (1 см<sup>3</sup> на 1 л):

Широта		0—500 м глубины	500—1 000 м глубины	1000—5000 м глубины
60—30°	с. ш.	4—7	3—6	4—6
30—0°	" "	1—5	1—4	2—5
0—30°	ю. ш.	1—6	1—5	3—5
30—60°	" "	4—8	4—6	4—5

Отсюда видно, что  $\text{O}_2$  в довольно значительном количестве доходит и до больших глубин, что обуславливает возможность существования глубинной жизни. Наименьшее количество кислорода имеется в области экватора, на расстоянии 30° к северу и к югу от него. При этом наибольший дефицит  $\text{O}_2$  сравнительно с насыщением оказался не в глубинных слоях Атлантики, а в слоях около 500 м глубины, приблизительно у 10° северной и 10° южной широты; в этих двух пунктах дефицит доходит до 5—6 см<sup>3</sup>. Даже в поверхностных слоях дефицит все же бывает от 0 до

1 см<sup>3</sup> (рис. 117, 1, 2). Жизнь была найдена на всех до сих пор исследованных глубинах океана. Правда, на глубинах свыше 4500 м жизнь крайне бедна, однако не вследствие отсутствия здесь кислорода. Необходимо заметить, что, хотя свободный кислород и является непременным условием существования высшей жизни, однако для богатого развития водной жизни вовсе не требуется обязательно максимальных количеств кислорода. Дело в том, что кровяные пигменты, как гемоглобин, так и гемоцианин, могут связывать до 80% того количества O<sub>2</sub>, которое они вообще способны взять, даже при падении давления этого газа в окружающей среде до 30 мм.

Водоросли могут использовать O<sub>2</sub> окружающей их воды вплоть до полного его исчезновения. Этим и можно объяснить те случаи, когда богатая морская жизнь оказывается в районах с малым количеством O<sub>2</sub>, что имеет место, например, в Панамском заливе. Там при горизонтальном лове в слоях воды на глубине 25 м при 95% насыщения O<sub>2</sub> было поймано 100 см<sup>3</sup> планктона, а на глубине 300 м всего при 2% насыщения было поймано планктона в 10 раз более — 1000 см<sup>3</sup>. В Карибском море, на другой стороне Панамского перешейка, большему количеству кислорода соответствует и большее количество планктона.

Разительным примером влияния газов на распределение гидробионтов является так называемое сероводородное брожение в Черном море. Вследствие за-

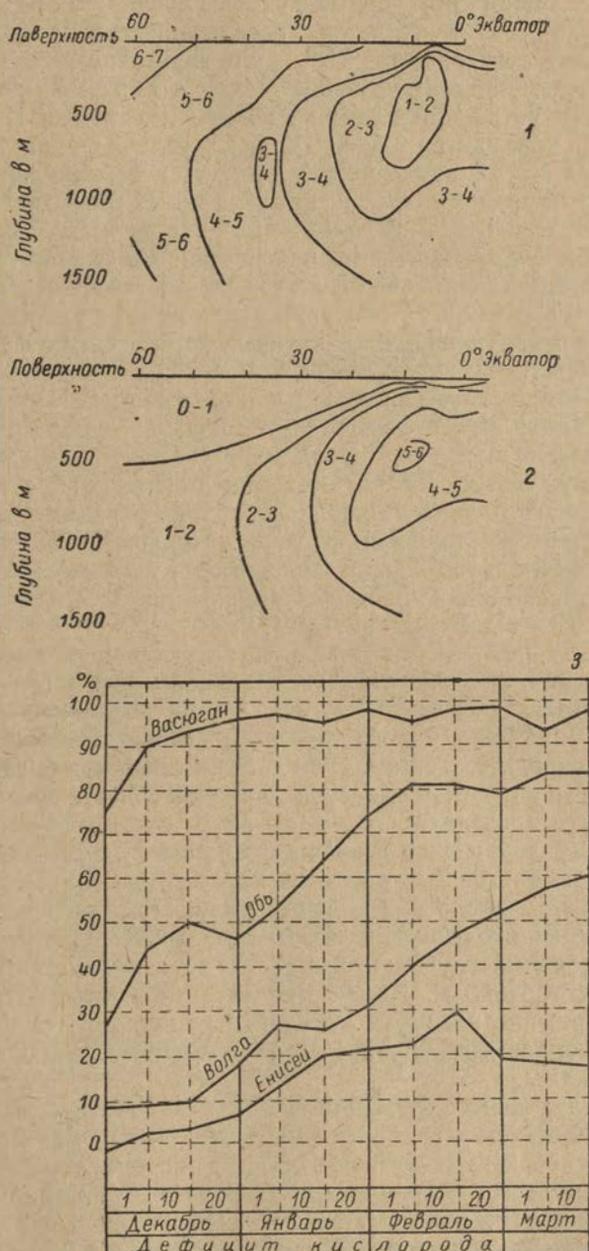


Рис. 117. Кислород в водных бассейнах.

1 — количество O<sub>2</sub> (в см<sup>3</sup>), растворенного в литре воды, в северной части Атлантического океана; 2 — дефицит O<sub>2</sub> (в см<sup>3</sup> на литр, там же); 3 — зимний дефицит O<sub>2</sub> в реках: Енисее, Волге, Оби и Васюгане (Приток Оби).

ражения нижних слоев воды  $H_2S$  растительное и животное население этого моря не может спускаться в среднем ниже глубин в 100—200 с небольшим метров; вся же остальная громадная толща воды этого моря при средней его глубине в 1200 м и при максимальной в 2244 м остается населенной только бактериями. Там господствует выделяющая  $H_2S$  сульфатредуцирующая бактерия *Microspira*; бактерии же, разлагающие белки с образованием  $H_2S$ , отступают совершенно на задний план; из общего количества  $H_2S$  в Черном море на их долю приходится 0.4—0.6%, все остальное — на долю *Microspira*. Верхняя граница  $H_2S$  определяется пределами вертикальной циркуляции вод Черного моря; при наличии циркуляции  $H_2S$  окисляется по формуле:  $2H_2S + O_2 = 2H_2O + S_2 = 122$  кал. Эта верхняя граница  $H_2S$ , являющаяся вместе с тем в основе и нижней границей животной и растительной жизни, не представляет собой горизонтальной поверхности. Дело в том, что в Черном море имеются два круговых течения: одно в восточной, другое в западной его половине, из которых каждое заключает в себе галистатическую область. В центрах этих областей  $H_2S$  поднимается выше, к краям опускается; поэтому нижняя граница животной и растительной жизни в Черном море имеет форму двух куполов. Максимальная глубинная граница животной жизни в Черном море у берегов Кавказа 175—200 м, у южных берегов Крыма 150—175 м, наименьшая глубина 100—125 м; граница прибрежного планктона часто лежит ниже границ прибрежной донной жизни.

При сопоставлении факторов, сопровождающих исчезновение животной и растительной жизни, оказалось следующее: количество кислорода на границе этой жизни бывает обычно менее  $0.5 \text{ см}^3$  на 1 л, часто менее  $0.3 \text{ см}^3$  и доходит даже до  $<0.1 \text{ см}^3$ .

Там, где граница жизни лежит глубже, мы имеем повышенные температуры и  $S^0/_{00}$  сравнительно с температурой и  $S^0/_{00}$  тех же глубин соседних станций.

С наличием какого-либо определенного количества  $H_2S$  граница жизни не совпадает. Тонкий слой с последними следами животной жизни может лежать и целиком вне сероводородной области и отчасти или целиком в верхних ее пределах.

Сероводородное брожение имеется в Каспийском море, но там пределы жизни другие; нижняя граница бентоса, по Н. М. Книповичу, идет по глубинам около 400 м, иногда глубже, приблизительно до 460 м. Однако во время последующих экспедиций мизиды и амфипода *Pseudalibrotus* были найдены на глубинах свыше 600 м, а полихета *Nuana invalida* на глубинах до 960 м. Количество  $O_2$ , при котором живут все эти организмы, совершенно ничтожно. Средняя граница зоопланктона от 400 и до 600 м; наннопланктон спускается в среднем Каспии до 600 м, а в южном — до 800 м.

Заражение сероводородом глубин Черного моря не связано с прорывом Босфора в четвертичную эпоху, как думали еще недавно, а представляет собой гораздо более древнее явление; в части олигоцена и в течение почти всего миоцена сероводородное заражение глубинных частей бассейнов в крымско-кавказской области уже существовало. А. Д. Архангельский защищает тот взгляд, что нефть на Северном Кавказе, а вероятно и в ряде других бассейнов, возникла «за счет органического вещества, накопившегося в зараженных  $H_2S$  бассейнах и изменявшегося под влиянием жизнедеятельности каких-то, пока нам неизвестных бактерий...». Нефтеносные породы представляют всегда отложения морских или солоноватоводных бассейнов. Действительно в отложениях мидиевого и фазеолинового илов в Черном море мы имеем органического углерода до 3.41% (при отношении  $C/N = 4—4.5$ ); в глубоководной серой глине того же

моря — до 3,5% углерода (при отношении  $C/N + 6-8$ ); наконец в глубоководной черной глине — до 13% углерода и более (при отношении  $C/N = 11,5-14,2$ ). В химических анализах морского планктона (по Брандту) величина  $C/N$  колеблется как раз от 6,1 до 13,4. По таким же анализам грунтов пресноводных бассейнов СССР, произведенным Гильзенем, отношение  $C/N$  колеблется от 6,7 до 10,6. Таким образом, почти не остается сомнений по вопросу о происхождении нефти от планктонных организмов.

Сероводородное заражение было найдено в ряде фиордов по берегам Норвегии; эти фиорды отделены от моря более или менее высокими барьерами, препятствующими полному обмену воды фиорда с океаном. Например в Мофиорде около Бергена  $O_2$  почти нет, начиная с 60 м и до предельной глубины фиорда в 200 м, а имеется  $H_2S$ . В верхних прогретых и опресненных слоях воды этих фиордов с успехом разводятся устрицы. Однако бывают такие случаи, когда  $H_2S$  поднимается выше обычного, и тогда устрицы гибнут. Временное исчезновение  $O_2$  приводит к так называемым «з а м о р а м», имеющим место сравнительно редко в морях и более часто в пресноводных озерах и прудах, особенно зимой, и даже в реках, как Обь. Так, при тихой погоде в Азовском море, при максимальной глубине его всего в 12 м, количество  $O_2$  в нижних слоях благодаря отсутствию циркуляции падает до нескольких долей кубических сантиметров на литр.  $O_2$  расходуется там в особенно большом количестве на гниение массы органического вещества, которое скопляется на дне Азовского моря. Во время одного такого замора трал принес мертвых и полумертвых придонных бычков и массу *Cardium*, из которых до 60% тоже оказались мертвыми и разлагающимися. Иногда замор захватывает в некоторых пунктах Азовского моря и более поверхностные слои воды; тогда к берегу подходит множество рыбы, преимущественно мелкой, при этом происходит массовая гибель рыбы; трупы выбрасываются волнами на берег, где образуют слой толщиной в несколько дециметров.

#### Пресноводные бассейны. Стоячие воды; типы озер и количество кислорода

Количество органического вещества, которое отлагается в илу пресноводных водоемов, бывает громадным. Не говоря уже о дистрофных бассейнах с торфяными отложениями, органическая часть ила в озерах ряда олиготрофных бассейнов определяется в 10—12%, а в эвтрофных — в 42—58%.

Поскольку эти органические вещества гниют, сам гниющий ил и непосредственно прилегающие к нему самые нижние слои воды по вышеуказанным причинам бывают часто совершенно лишены кислорода; это явление связано с так называемой «микрослоистостью кислорода». Микрослоистость играет особенно большую роль в эвтрофных озерах. Микрослоистость следует за кентурами дна водоема (рис. 113), а потому при взятии проб воды может привести к ошибочным выводам. Например, определяя количество  $O_2$  на горизонтали *hh*, мы не имеем права ограничиваться определениями только по вертикали *a*, но должны произвести наблюдения по вертикали *b*. Антитезой микрослоистости является м а к р о с л о и с т о с т ь. Под термином м а к р о с л о и с т о с т ь кислорода понимается наблюдаемое в ряде озер различие в содержании  $O_2$ , связанное с вертикальным делением всей толщи воды на три слоя — эпилимнион, металимнион и гиполимнион, которые, как было указано раньше, зависят от вертикального распределения температуры летом. Фактически вертикальное распределение  $O_2$  в более глубоких пресноводных водоемах

оказывается весьма различным как в различных типах озер и других водоемов, так и в одном и том же водоеме в разные периоды его жизни и годового цикла существования.

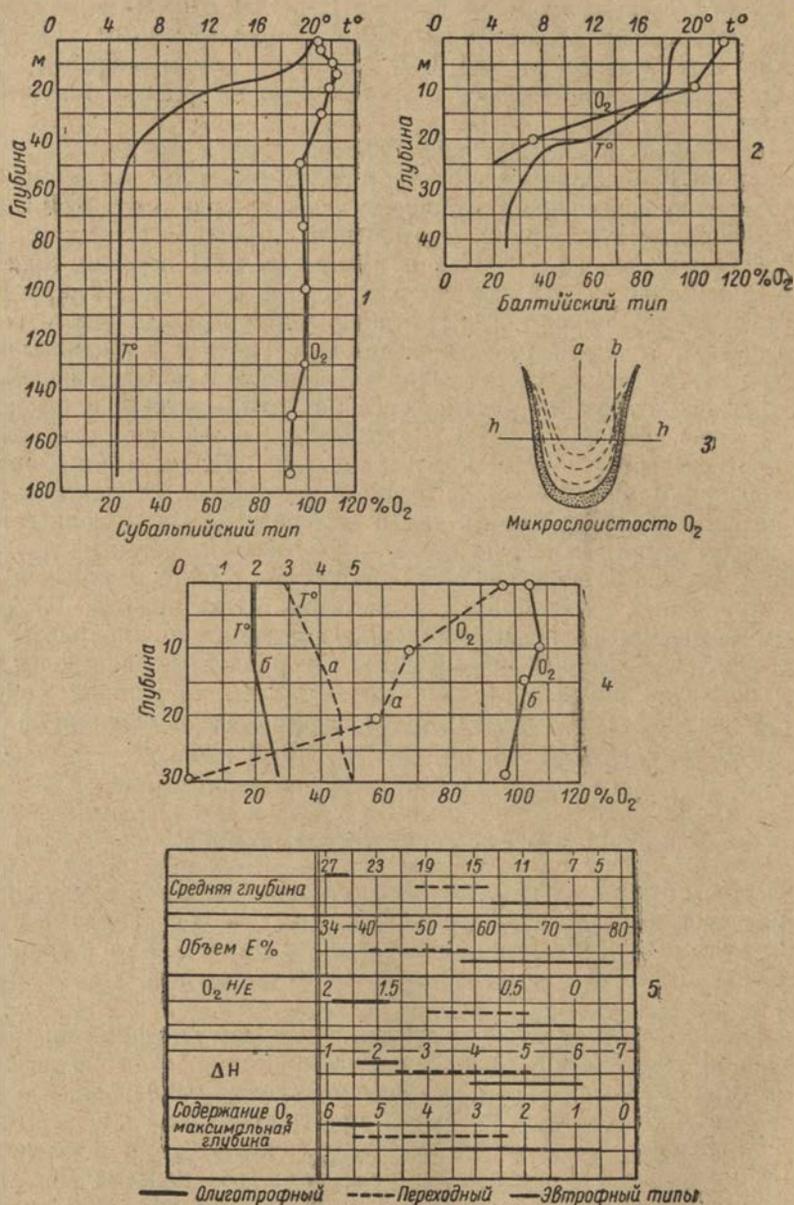


Рис. 118. Распределение температур, кислорода и других факторов в озерах.

1 — летнее распределение (по вертикали) температур и кислорода в озерах субальпийского типа; 2 — то же в озерах балтийского типа; 3 — микрослоистость кислорода в эвтрофном озере, заполненном илом (точечная тушевка); 4 — зимнее распределение температур и кислорода в озерах балтийского типа (сплошные линии — для более глубоких, не замерзающих каждый год; пунктир — для менее глубоких и замерзающих ежегодно); 5 — распределение кислорода и других факторов в озерах олиготрофного, переходного и эвтрофного типа.

В период весенней и осенней полной циркуляции воды (см. главу VIII)  $O_2$  распределяется в озерах по вертикали почти равномерно, сверху донизу.

В периоды же летней стагнации наблюдается большая разница между озерами эвтрофного (балтийского) и олиготрофного (субальпийского) типа (рис. 118, 1, 2, 3; 119, 1, 2).

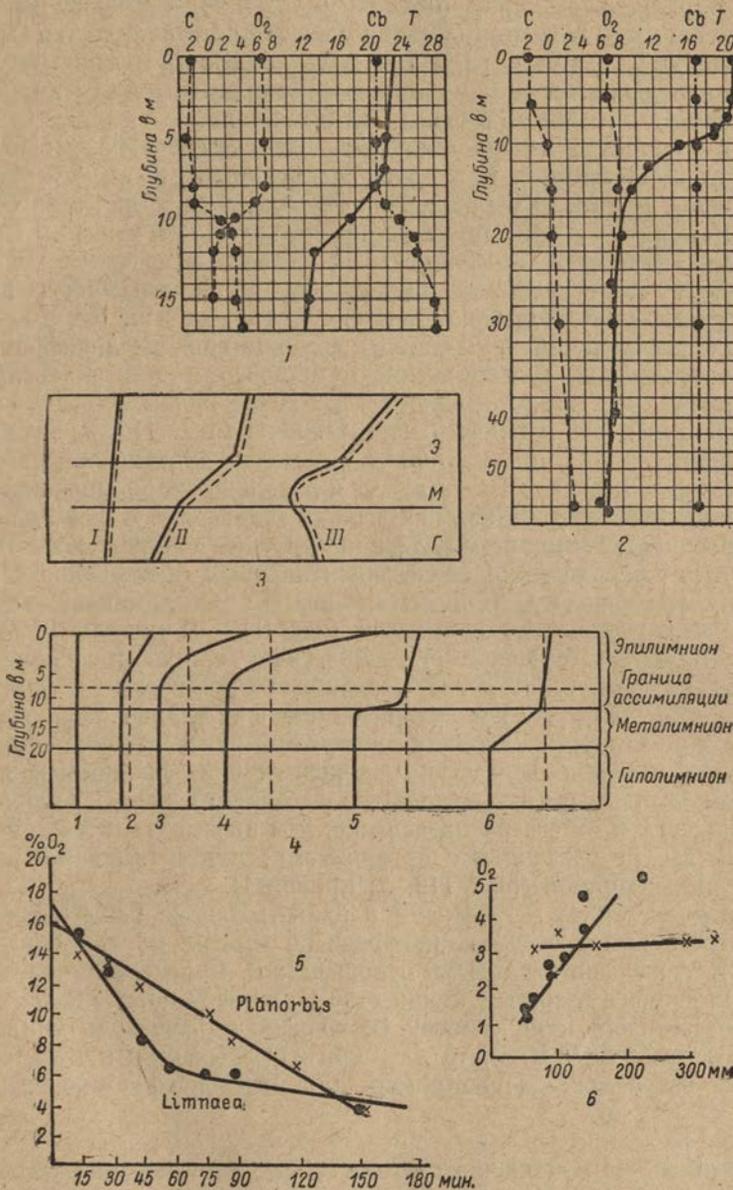


Рис. 119.

1 — вертикальное распределение свободной углекислоты (С), кислорода (O<sub>2</sub>), полусвязанной углекислоты (С<sub>б</sub>) и температуры (Т) в озерах балтийского типа; 2 — то же в озерах субальпийского типа; 3 — влияние гниющего зоопланктона на кривую кислорода в олиготрофных (I) и в эвтрофных (II, III) озерах (Э — эпилимнион, М — металимнион, Г — гипалимнион); 4 — образование нормальной кривой кислорода в эвтрофных озерах; 5 — содержание кислорода в легких у *Planorbis* и *Limnaea* в зависимости от продолжительности пребывания их под водой; 6 — кривая поглощения кислорода при увеличении давления кислорода (крестики — у краба, черные точки — у актинии).

В озерах последнего типа (Женевское, Боденское) и в периоды стагнации, как летней, так и зимней, количество O<sub>2</sub> остается значитель-

ным вплоть до самого дна, не падая, даже в гипolimнионе, ниже 4—5 см<sup>3</sup> на 1 л (50—60% насыщения).

В озерах первого типа — эвтрофных — картина представляется совершенно иной. Количество O<sub>2</sub> падает там от 4 и до 0 см<sup>3</sup>. При этом в одних случаях параллельно скачку (быстрому падению) температуры в слоях металимниона в тех же слоях быстро уменьшается и количество O<sub>2</sub>, причем дальнейшее уменьшение с глубиной идет медленно, и минимум O<sub>2</sub> приходится у дна; в других же случаях минимум приходится не у дна, не внизу гипolimниона, а выше — в слоях металимниона.

Скачок кислорода можно объяснить следующим образом: если бы в бассейне не было течений, то в слоях эпилимниона, в пределах ассимиляционной зоны, мы имели бы постепенное увеличение количества O<sub>2</sub> кверху вследствие наличия планктонной растительности и поглощения кислород из атмосферы (рис. 119, 4; кривые 1—4). Однако ежедневные конвекционные токи несут богатую кислородом воду вниз, до пределов своего действия, т. е. до границы металимниона. Вследствие работы этих токов количество O<sub>2</sub> наверху уменьшается, а у границы металимниона увеличивается, и на границе эпилимниона и металимниона получается крутой загиб кислородной кривой (рис. 119, 4; кривая 5). Ветровые волны и течения передвигают изгиб ниже, уже в область металимниона (рис. 119, 4; кривая 6).

Эти кривые дает O<sub>2</sub> при наличии в планктоне диатомей и других организмов, которые медленно разлагаются и довольно скоро опускаются вниз. Если же планктон состоит из синезеленых водорослей и флагеллат, которые быстро гниют, но при этом медленно или вовсе не опускаются, то в слое металимниона происходит такое сильное гниение, с таким большим потреблением O<sub>2</sub>, что минимум O<sub>2</sub> получается именно в металимнионе, а не у дна; кривая O<sub>2</sub> образует в этом слое петлю (рис. 119, 3; кривая 3). Медленно гниющие и быстро тонущие организмы, как, например, ракообразные, обуславливают более или менее равномерное понижение количества O<sub>2</sub> во всех слоях и на форму кислородной кривой не влияют. В олиготрофных бассейнах, при бедности их планктоном и при более равномерном распределении фитопланктона, вследствие большей глубины проникновения света, биологические процессы оказывают меньше влияния как на количество O<sub>2</sub> в бассейнах, так и на его распределение, чем атмосфера и физико-химические процессы, не связанные с организмами; летняя кривая O<sub>2</sub> приближается у них к прямой (рис. 119, 3; кривая 1).

Эта разница между эвтрофными и олиготрофными бассейнами в отношении летнего распределения кислорода по вертикали, как оказывается, может быть выражена числовыми отношениями. Если вычислить в летний период для данного озера все количество O<sub>2</sub> во всем объеме воды гипolimниона и отнести его к количеству O<sub>2</sub> во всем объеме воды эпилимниона (символ отношения O<sub>2</sub> Н/Е), то для олиготрофных озер получится число >1, а для эвтрофных <1; например для Плёнского озера O<sub>2</sub> Н/Е =

$$= \frac{8\,076 \cdot 10^8 \text{ см}^3 \text{ O}_2}{13\,900 \cdot 10^8 \text{ см}^3 \text{ O}_2} = 0.580.$$

Отношению O<sub>2</sub> Н/Е, конечно, соответствуют и определенные морфометрические отношения. В олиготрофных озерах объем эпилимниона будет <50% объема всего озера, в эвтрофных >50%. На рис. 118, 5 наглядно сопоставлены данные, о которых шла речь выше, для озер эвтрофных, олиготрофных и переходного между ними характера, а именно: средняя глубина озера, объем эпилимниона в процентах к объему всего озера (объем Е%); описанное выше отношение O<sub>2</sub> Н/Е, затем дефицит кислорода в слое гипolimниона (в см<sup>3</sup> на 1 л, символ ΔН); и наконец содержание кислорода в максимальных глубинах; из этого рисунка ясно видно, что если перекрытие существует, то только для озер переходного типа.

Что касается зимнего распределения  $O_2$  по вертикали, то в олиготрофных бассейнах оно мало отличается от летнего; в озерах же эвтрофных общий дефицит  $O_2$  в зависимости от степени эвтрофии может быть или очень большим, или небольшим или даже, наоборот, сменяться перенасыщением вследствие усиленного развития планктона, как бывает например в Плёнском озере. Наблюдаемые отличия относительно влияния биологических процессов на кислородный режим (летом и зимой) в озерах олиготрофного, слабо и сильно эвтрофного типов сопоставлены в табл. 18.

Таблица 18

	Олиготрофное озеро тропического типа	Эвтрофные озера умеренной зоны		
		слабо эвтрофные	сильно эвтрофные	
Озера . . . . .	Боденское	Б. Плёнское	Фуре	Мендота
$O_2$ Н/Е . . . . .	> 1	< 1	< 1	< 1
Влияние температуры на режим $O_2$ . . . . .	прямое	косвенное	косвенное	косвенное
Влияние биологических процессов на режим $O_2$ . . . . .	малое	решающее	решающее	решающее
Особенно на поглощение $O_2$ . . . . .	малое	решающее	решающее	решающее
Особенно на поглощение $O_2$ . . . . .	малое	очень сильное, в холодное время года первенствующее	имеется, но слабое	имеется, но слабое
Зимний режим . . . . .	не замерзает	подо льдом	подо льдом	подо льдом
$\Delta H + E$ (т. е. дефицит гипolimниона и эпилимниона) . . . . .	—	отрицательный, т. е. имеет продукцию слабое	небольшой	большой
Падение $O_2$ по вертикали . . . . .	—	слабое	слабое	сильно выраженное
Возмещение $O_2$ . . . . .	преимущественно из атмосферы	большое влияние биогенных процессов	преимущественно из атмосферы	преимущественно из атмосферы

## Реки и ключи

Известно, что в реках кроме продольного движения воды имеются еще движения, направленные поперек, вверх и в некоторых случаях винтообразные. На поворотах происходит перекручивание струй. Все это приводит к тому, что частицы воды из условий, неблагоприятных для насыщения  $O_2$ , попадают в благоприятные. Вообще в реках кроме отдельных случаев, о которых будет сказано ниже, не наблюдается того недостатка  $O_2$ , который так часто ощущается в озерах. Так, в Волге, под Саратовом, количество  $O_2$  в верхних и нижних слоях колеблется в течение года в пределах от 3.93 до 9.15 см<sup>3</sup> на 1 л, т. е. вполне благоприятных для жизни. Только в затоках Волги подо льдом в суровые зимы образуется  $H_2S$ , и количество  $O_2$  падает до нуля. В среднем же течении Волги количество кислорода у дна в сред-

нем даже превышает количество кислорода в поверхностных слоях. В Москве-реке летом наблюдается перенасыщение кислородом, достигающее до 130% в береговой зоне и до 115% в середине реки. Количество кислорода в родниках, при выходе их на поверхность земли, незначительно; по данным для Германии, оно колеблется от 0.28 до 3.52 см<sup>3</sup> на литр, но при дальнейшем течении, как вообще в текучей воде, значительно увеличивается.

### Замор в ряде водоемов и на реке Оби

Выше уже был описан замор на Азовском море. В пресноводных бассейнах термин «з а м о р» применяется, особенно в рыбном хозяйстве, к случаям массовой гибели рыб под влиянием тех или иных причин. Заморы происходят в бассейнах разного типа, в реках и озерах, как на севере, так и на юге; они могут быть явлением случайным для данного бассейна или же, наоборот, правильно повторяться из года в год. Описаны как летние заморы, так и зимние. Летние заморы имеют место ночью, «молниеносно», в период максимального развития цветения, и, можно думать, происходят от недостатка кислорода, почти целиком в данных условиях расходуемого на дыхательные массы планктонных растений, — так по крайней мере полагают рыбаководы. Основная причина зимних заморов — потребление O<sub>2</sub> на разложение органических остатков, покоящихся на дне бассейна. В рыбных прудах при наличии зимнего замора первыми подходят к прорубям водяные клопы; сначала идет *Corixa*, за ним через несколько дней следуют водяные скорпионы (*Nepa*), позже гладыши (*Notonecta*). Лишь после них появляется рыба; выносливее рыбы оказываются жуки-плавунцы (*Dytiscus*), и позже всех, уже при сильном гниении воды, подходят жуки-водолосбы (*Hydrophilus*). Все эти организмы, кроме рыбы, не могут пользоваться воздухом из воды, а берут атмосферный; вероятно, во время замора уничтожаются и все подледные скопления воздуха.

Грандиозным примером замора является известный ежегодный замор рыбы на реке Оби. Ежегодно с конца декабря или начала января в верхнем течении Оби, километров за 200 к северу от Томска, вода под льдом начинает постепенно приобретать затхлый запах («дух») и ржавый вкус; затем на нижней стороне льда появляется бурая окраска («насад»), а вскоре и вся вода окрашивается в бурый цвет, который со временем усиливается от наличия «ржавца» — мельчайших частиц, напоминающих ржавчину, которые оседают на всех подводных предметах. На рыбном населении все эти изменения в качественном составе воды проявляются катастрофически: застигнутые сильным замором рыбы погибают. Но обычно в начале замора прежде всего мальки, а затем и взрослые особи рыб устремляются все в большем количестве к «живцам» — незамерзавшим местам реки, к родникам и к прорубям; однако скоро и этих средств для спасения становится недостаточно, и рыбы оказываются вынужденными спускаться вниз по реке, в районы, куда замор еще не успевает дойти. Особи, не успевшие уйти, смотря по степени замора, либо засыпают, либо становятся «томными», полусонными и проявляют лишь слабые активные движения.

Замор опускается по реке очень быстро, по 30—40 км в сутки; в течение 1.5—2 месяцев он проходит громадный путь в 1800 км до низовой Оби, где и появляется в феврале или в начале марта; кончается замор смотря по местности в мае или в начале июня, при поступлении вешней воды, незадолго до полного вскрытия реки. Всего хуже выносят замор сиговые и нельма, лучше — черная рыба (язь, сорога и др.), мало страдают от замора пелескарь и карась.

Несмотря на всю грандиозность протяжения обского замора, до сих пор еще не хватает точных научных данных для его объяснения; однако едва ли можно сомневаться в том, что рыба гибнет от удушья, не имея

достаточного количества кислорода для дыхания, — об этом свидетельствуют раскрытый до последней степени рот и бледные жаберы у погибших особей, устремление еще живых рыб к живцам и вниз по Оби и нечувствительность к замору таких видов, как карась, часто живущий в заиленных бассейнах, где и обычно бывает мало кислорода. Относительно же того, какими причинами обуславливается недостаток кислорода, пока возможны лишь предположения. Можно думать, что притоки Оби в том районе, откуда начинается замор, из области непроходимых болот Васюгана, несут очень много закисных соединений Fe, которые, превращаясь в окислы, берут у Оби ее кислород, — окисляться могут углекислые, хлористые и сернокислые соединения железа (по формуле  $2\text{FeCO}_3 + \text{O} + 3\text{H}_2\text{O} = 2\text{Fe}(\text{OH})_3 + 2\text{CO}_2$  и другим). В результате будет всегда получаться гидроокись железа  $\text{Fe}(\text{OH})_3$ . Малая вода, толстый лед, глубокий снег — все это факторы, уменьшающие количество кислорода в воде и тем самым увеличивающие силу замора.

Однако в более новых исследованиях по этому вопросу ряд авторов указывает, что «ржавец»  $\text{Fe}(\text{OH})_2$  есть явление, сопутствующее замору, а не его причина. Дело в том, что питание Оби идет из заболоченных пространств, бедных кислородом и богатых закисными соединениями. Притоки Оби — Васюган, Кеть, Тьма — несут огромные количества гуминовых веществ. В присутствии соединений железа, как окисных, так и закисных, окисление гуминовых веществ идет особенно энергично; это окисление гуминовых веществ и есть, вероятно, одна из основных причин замора. Дефицит  $\text{O}_2$  в Оби и Васюгане (рис. 117) в период январь — март громаден, доходя до 97.93%, что намного превышает зимний дефицит Волги и Енисея. Относительно количества гибнущей от замора рыбы, не принимая во внимание деятельности человека, мнения расходятся. По данным одних наблюдателей, невозможно представить себе всю эту массу мертвой рыбы, которая плывет под льдом вниз по течению; по данным других, такая картина преувеличена. Ввиду того, что замору подвергается преимущественно туводная рыба, а большинство сиговых ко времени замора уходит в море, можно согласиться со вторыми; однако необходимо помнить, что год на год может не приходиться.

В некоторых притоках реки Оби замора не бывает совершенно, в других он развивается самостоятельно. Судьба других гидробионтов во время обского замора не столько катастрофична. Донная фауна от замора почти не страдает.

## 2. Процессы дыхания у гидробионтов; ассимиляция $\text{CO}_2$

### Сравнение процессов дыхания в воде, в атмосфере и в разных условиях солености

С растворенными в воде газами, особенно с кислородом и углекислотой, водные организмы неразрывно связаны процессами своего дыхания, состоящими в основе, как и у наземных организмов, в поглощении  $\text{O}_2$  и выделении  $\text{CO}_2$ . Поглощенный  $\text{O}_2$  сжигает часть органических веществ данного животного или растения, и полученная энергия идет на те или иные процессы их жизни. Одним из продуктов этого сжигания является  $\text{CO}_2$ , которая организму более ненужна и действует на него, как яд, а потому должна быть из него удалена, что и имеет место в действительности. Действующими силами в этом процессе дыхания являются сравнительно простые силы диффузии; только при наличии диффузии  $\text{O}_2$  из окружающей среды в организм возможно получение организмом кислорода, только при наличии обратно направленной диффузии углекислоты из организма

в окружающую среду возможно удаление из тела углекислоты. В этом отношении нет разницы между водно- и воздушнодышащими организмами: и те и другие в отношении дыхания и выдыхания одинаково подчиняются законам диффузии. Дело, однако, в том, что сама диффузия в водной и воздушной среде протекает далеко не одинаково, что является причиной ряда различий в построении дыхательных органов водно- и воздушнодышащих организмов. При сравнении условий дыхания на воздухе и в воде прежде всего бросается в глаза разница в количестве кислорода, имеющегося в распоряжении воздушных и водных организмов. В 1 л воздуха заключаются 210 см<sup>3</sup> кислорода, а в 1 л воды около 7 см<sup>3</sup>, т. е. в 30 раз меньше. Следовательно, по абсолютной величине количества заключенного в ней кислорода вода является крайне неблагоприятной средой; это неблагоприятие ни в какой мере не улучшается тем обстоятельством, что сам растворенный в воде воздух вследствие большей абсорбции водой кислорода сравнительно с азотом имеет больше кислорода, чем атмосферный воздух, так как взаимоотношения O<sub>2</sub> и N<sub>2</sub> не играют никакой роли в процессах дыхания.

Большую роль в этих процессах играет скорость диффузии. Скорость диффузии газов в воде прямо пропорциональна коэффициенту абсорбции и разнице давлений и обратно пропорциональна корню квадратному из плотности или молекулярного веса абсорбируемого вещества. Поэтому для углекислоты она будет почти в 25 раз больше, чем для кислорода. Давление газа  $P$ , или напряжение газа в жидкости, выражается формулой  $P = \frac{V \cdot 760}{1000 \cdot \alpha_t}$  мм ртутного столба; оно обратно пропорционально коэффициенту абсорбции; поэтому при одинаковом количестве O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> в данном объеме воды давление CO<sub>2</sub> (согласно вышеприведенному коэффициенту абсорбции) будет в 30 раз меньше давления O<sub>2</sub>. Кроме того, CO<sub>2</sub> поглощается в воде кальциевыми солями, поэтому очень часто ее давление в воде бывает равно почти нулю, что в силу законов диффузии существенным образом облегчает отдачу организмами выдыхаемой ими CO<sub>2</sub> в воду.

Как бы ни был подвижен воздух вокруг наземных организмов, самые процессы их дыхания совершаются в более или менее замкнутых полостях — легких, трахеях и т. д., где выделенная CO<sub>2</sub> скопится и затрудняет дальнейшую диффузию, чего у первичноводных организмов при нормальных условиях никогда не наблюдается.

Таким образом, оказывается, что в отношении двух основных явлений, из которых складывается процесс дыхания, принятие кислорода и удаление углекислоты, — вода и воздух диаметрально противоположны: восприятие кислорода легче и выгоднее в воздухе, а отдача углекислоты в воде. Этим легко объясняется и тот факт, что живущая в воде лягушка воспринимает кислород легкими, а отдает углекислоту через кожу в воду. С другой стороны, именно недостатком в воде кислорода, столь необходимого для высшей, более интенсивной жизни, можно объяснить и то явление, что эволюция водной жизни не пошла дальше рыб, и все дальнейшие высшие организмы являются уже наземными, дышащими прямо атмосферным воздухом. Ни одно из млекопитающих, ставших даже всесторонне приспособленным вторичноводным организмом, не выработало жабр, все они остались при воздушном дыхании, как ни затруднительно оно для них. Дельфин, например, в деятельном состоянии должен высовывать из воды свое дыхало каждые три минуты.

Насколько в общем низок газовый обмен у первичноводных животных, показывает количество углекислоты, выделяемой животными в течение часа на грамм их собственного веса; у наземных животных это коли-

чество оказывается в 10, 100 и более раз выше, чем у водных, например у устрицы 0.02 мг, у рака 0.06 мг, у акулы 0.09, у гольяна 0.22 мг против 6.48 — у человека, 14 — у кролика и 22 — у петуха.

Лишенное кислорода млекопитающее умирает почти моментально, амёба при тех же условиях прекращает свои движения и погибает только через 24 часа.

Процессы дыхания в пресной воде являются более затруднительными сравнительно с дыханием в более соленых водах. Это может быть объяснено тем, что отдача углекислоты происходит легче в соленой воде, где имеется больше монокарбонатов, которые химически связывают выделяемую организмами углекислоту. Количество поглощаемого кислорода у эвригалинного *Balanus crenatus* при солёности 12—35‰ практически не зависит от солёности окружающей среды; но при солёности 0—10‰ оно находится в полной зависимости от нее. Минимум поглощаемого кислорода приходится на пресную воду и на солёность до 6‰, при солёности 7—8—9‰ газовый обмен на 15—30% превосходит минимальный. В среднем при солёности ниже 10‰ количество поглощаемого баланусами кислорода в 3—4 раза меньше, чем при солёности выше 12‰.

#### Отношение газов, потребляемых и выделяемых водными животными. Анаэробизм. Роль газов в распределении водных животных

При общем малом газовом обмене различные водные животные обладают, однако, различной интенсивностью дыхания. Ее можно выяснить, если имеющиеся величины отдельных наблюдений привести к количеству поглощаемого в течение одного часа кислорода (в см<sup>3</sup>), приходящегося на 1 кг сырого веса данного организма. Но так как нередко энергия у животных получается не только за счет поглощенного кислорода, но и за счет других процессов, дающих в конце концов тоже СО<sub>2</sub>, как и процессы обычного дыхания, то для получения более полной картины газового хозяйства среды, поскольку оно зависит от животных, надо принять во внимание и количество выделяемой ими СО<sub>2</sub>. Тогда можно вычислить так называемый дыхательный коэффициент, именно отношение  $\frac{CO_2}{O_2}$ . Наблюдения подобного рода очень сложны, обобщений еще очень мало, и можно привести лишь в качестве самой общей ориентировки выборку ряда следующих цифр (табл. 19).

Таблица 19

Животные	O <sub>2</sub> в см <sup>3</sup>	$\frac{CO_2}{O_2}$	Животные	O <sub>2</sub> в см <sup>3</sup>	$\frac{CO_2}{O_2}$
Губка ( <i>Suberites</i> ) . . . . .	6.5	6.5	Креветка ( <i>Palaemon</i> ) . . . . .	125.0	0.93
Ктенофора ( <i>Cestus</i> ) . . . . .	2.6	0.79	Омар ( <i>Homarus</i> ) . . . . .	68.0	0.8
" ( <i>Beroë</i> ) . . . . .	5.0	0.84	Сальпа ( <i>Salpa</i> ) . . . . .	8.1	1.12
Медуза ( <i>Rhizostoma</i> ) . . . . .	7.2	0.9	Ланцетник ( <i>Amphioxus</i> ) . . . . .	35.7	0.95
Морская звезда ( <i>Asteriasanthion</i> ) . . . . .	32.0	0.79	Карп ( <i>Cyprinus</i> ) при 8° . . . . .	25.0	0.72
Голотурия ( <i>Cucumaria</i> ) . . . . .	13.3	3.0	" при 24° . . . . .	104.5	0.83
Пиявка ( <i>Hirudo</i> ) . . . . .	22.98	0.69	Камбала ( <i>Pleuronectes</i> ) . . . . .	80.0	0.6
Устрица ( <i>Ostrea</i> ) . . . . .	13.4	0.79	Султанка ( <i>Mullus</i> ) . . . . .	171.0	0.86
Мидия ( <i>Mytilus</i> ) . . . . .	12.2	0.76	Морской петух ( <i>Trigla</i> ) . . . . .	94.5	0.71
Восьминог ( <i>Octopus</i> ) . . . . .	44.1	0.86	Гольян ( <i>Phoxinus</i> ) . . . . .	140.0	0.86
Рак ( <i>Astacus</i> ) . . . . .	38.0	0.86	Форель ( <i>Salmo</i> ) при 10° . . . . .	100.0	—
Бокоплав ( <i>Gammarus</i> ) . . . . .	132.0	0.72	" при 15° . . . . .	220.0	—

На основании табл. 19, прежде всего выделяются *Suberites*, *Cucumaria* и *Salpa*, у которых дыхательный коэффициент более единицы, т. е. они выделяют  $\text{CO}_2$  больше, чем поглощают кислорода; они способны, вероятно, как и анаэробы, живущие в бескислородной среде, к так называемому интрамолекулярному дыханию, о котором будет сказано ниже. У прочих отношение меньше единицы, но нигде не спускается ниже 0.6. Что касается абсолютной величины объема поглощаемого кислорода, то она колеблется в необычайно широких пределах — от 29.6 до 220  $\text{cm}^3$  на 1 кг сырого веса. Эти колебания тем более замечательны, что дело идет об организмах, живущих в воде с одинаково нормальным содержанием кислорода. Особенно низкие цифры поглощаемого кислорода наблюдаются у планктонных организмов: у ктенофор, медуз и салпы; известно то необычайно большое количество воды, которое они в себе заключают; и возникает вопрос, насколько правильно при сравнении количества  $\text{O}_2$ , поглощаемого разными животными, брать их сырой вес, а не вес органического сухого вещества, исключая, с одной стороны, воду, а с другой, — и тяжелые, но почти сплошь неорганические образования, как раковины моллюсков и пр. Тогда цифры, выражающие количество поглощаемого кислорода у планктонных организмов, повысятся, и разница между планктонными и непланктонными организмами несколько сгладится. Как и следовало ожидать, количество  $\text{O}_2$ , поглощаемого подвижными организмами, как креветки и бокоплавцы, как рыбы султанки и гольяны, весьма значительно и далеко превосходит количество  $\text{O}_2$ , поглощаемого даже их ближайшими, но менее подвижными сородичами, как омар, камбала и карп (у последнего при низких и средних температурах). Поэтому понятно, что в вопросах рыборазведения большую роль играет количество  $\text{O}_2$ , растворенного в воде. Карп может прекрасно жить в такой воде, где форель погибает через несколько часов.

Об увеличении количества поглощаемого организмами  $\text{O}_2$  при повышении температуры будет сказано ниже в главе, посвященной роли и влиянию этого фактора. Здесь же мы должны указать на следующее весьма важное обстоятельство. Если для данного организма, положим при 15°, оптимальное количество  $\text{O}_2$  есть 10 мг/л, то при повышении температуры на 10° эта оптимальная потребность по закону Вант-Гоффа увеличивается вдвое; конечно, ее можно вычислить и для всех промежуточных и других температур. Ее отношение в процентах к фактическому количеству кислорода в бассейне называется по предложению Руттнера «дыхательным значением кислорода». Слои с наибольшим дыхательным значением кислорода могут и не совпадать с теми слоями, в которых имеется наибольшее абсолютное количество  $\text{O}_2$ . Так, например, в озере Келлер 16 августа 1916 г. наибольшее количество кислорода было у поверхности (121.6% насыщения), а наибольшее дыхательное значение — на глубине 5 м (при 114.8% насыщения). В других случаях разница в слоях еще разительнее: наибольший процент насыщения  $\text{O}_2$  в поверхностных слоях, а наибольшее дыхательное значение — на глубине 80 м (при 86.4% насыщения).

К увеличению кислородного давления гидробионты относятся различно. Планктонные организмы с малым количеством сухого органического вещества и все организмы, снабженные хорошо развитыми органами дыхания и кровообращения, как крабы, рыбы и др., при увеличении давления  $\text{O}_2$  не увеличивают его потребления. Напротив, организмы с несовершенными органами дыхания и кровообращения и с большим количеством сухого органического вещества, как, например, актинии, увеличивают в таких случаях его потребление (рис. 119, б).

Однако далеко не все организмы дышат путем физиологического сжигания органических веществ своего тела. Имеются большие и очень распространенные в воде группы бактерий, как, например, серо- и железобактерии, дыхательный акт которых состоит в окислении минеральных соединений (например у нитратных бактерий — по формуле  $2\text{HNO}_2 + \text{O}_2 = 2\text{HNO}_3$ ).

Необходимую для обмена веществ энергию организмы получают не только путем описанного выше обычного кислородного дыхания, путем оксидобиоза. Некоторые организмы живут без кислорода за счет процессов аноксидобиоза (анаэробобиоза) или так называемого интрамолекулярного дыхания.

Аноксидобиоз может быть принудительным и факультативным, поэтому нет резкой разницы между аэробными и анаэробными организмами.

Хорошо изученная аскарида, паразит кишечника позвоночных, живущий в анаэробных условиях, расщепляет с помощью ферментов свой животный крахмал, гликоген, на углекислоту и низшие жирные кислоты, особенно валериановую. Такой способ получения энергии крайне неэкономичен: при окислении кислородом тех же веществ энергии получилось бы гораздо больше, но при избытке пищи организм может этим обстоятельством и пренебречь.

В условиях водной придонной жизни имеется очень много сходства с условиями жизни кишечных паразитов: и здесь и там обилие пищи и отсутствие кислорода. Поэтому неудивительно, что некоторые инфузории, живущие в илу, имеют форму тела, сходную с формой тела инфузорий, паразитирующих в кишечном канале жвачных животных.

Примером смешанного типа дыхания, факультативного анаэробобиоза, являются некоторые организмы, живущие в приливо-отливной, литоральной зоне моря. Во время прилива они дышат кислородом, растворенным в воде, но во время отлива все двустворчатые моллюски, брахиоподы и баланусы запирают свои раковины и живут в таком виде иногда целыми днями. Небольшое количество кислорода в воде между створками быстро исчерпывается, но они продолжают жить за счет процессов аноксидобиоза, и в крови их накапливается очень большое количество углекислоты.

Наконец, имеется группа анаэробных бактерий, которые получают энергию тоже не путем кислородного дыхания, а путем расщепления веществ, содержащих большой запас энергии, как, например, усвояющая свободный азот *Clostridium pasteurianum*, распространенная в морской и пресной воде, и *Bacterium amylobacter*. Последняя благодаря своей способности жить анаэробно и проникает в толщу прудового ила до глубины в 35—40 см. Анаэробным бактериям свободный кислород совершенно не нужен.

*Cyclops cuspidatus* живет в воде, содержащей 0.1 см<sup>3</sup> кислорода на 1 л. По выходе из цисты он способен еще несколько часов пробыть живым в воде, совершенно лишенной кислорода. То же можно сказать и относительно некоторых остракод. Ветвистоусые раки чувствительнее веслоногих и ракушковок. *Daphnia longispina* и *D. pulex* требуют кислорода по меньшей мере 0.2—0.25 см<sup>3</sup> на 1 л, а другие виды рода *Daphnia* и *Bosmina* не менее 0.5 см<sup>3</sup> на 1 л.

Благодаря наличию анаэробов с интрамолекулярным дыханием оказываются населенными те воды, газовый состав которых совершенно отличается от обычных. Так, в нижних слоях североамериканского озера Мендота, где в течение трех летних месяцев совершенно нет кислорода и имеется до 7—15 см<sup>3</sup> углекислоты, 6—8 см<sup>3</sup> метана и следы окиси углерода и сероводорода, было найдено много разнообразных простейших,

относящихся к 10 родам, затем три рода малоцетинковых червей, два рода коловраток, ракообразное *Candona* и моллюск *Corneoscyclus*.

У полихет большую роль играет кишечное дыхание, которое состоит в том, что через заднепроходное отверстие ресницы, выстилающие внутренность кишки, гонят воду в кишке вперед. Однако некоторые формы, как *Owenia fusiformis*, живущие в илистом песке, являются факультативными аноксибионтами и, как установлено опытами, могут жить без кислорода до трех недель.

В лужах и водоемах, которые образуются в угольных копях, при минимальном количестве  $O_2$  в воде, зараженной метаном и сероводородом, при наличии машинного масла, угольных частиц и разлагающихся органических веществ, экскрементов и других отбросов, в полной темноте, — все же были найдены три вида рода *Cyclops*.

При понижении количества кислорода в воде до  $0.2 \text{ см}^3$  на 1 л основная масса организмов, если не может перебраться в слои более богатые кислородом, отмирает, и остаются только те, которые могут довольствоваться крайне пониженным содержанием кислорода или обходиться совершенно без него. Личинка двукрылого *Corethra* может жить в совершенно бескислородных слоях, и лишь ночью она поднимается ближе к поверхности. Во многих прудах у нас обычен зимний замор под льдом в течение 0.5—1 месяца, когда в воде исчезают дольше других держащиеся веслоногие и остаются только простейшие.

Наименьшие количества кислорода в окружающей среде, при которых организмы еще могут жить, очень различны для различных животных:

(в  $\text{см}^3$  на 1 л)

* <i>Tanytarsus</i> . . . . .	4	* <i>Chironomus bathophilus</i> . . . . .	2
* <i>Lauterbornia</i> . . . . .	4	<i>Tubifex tubifex</i> и <i>T. hammoniensis</i> . . .	<1
<i>Mysis relicta</i> . . . . .	} немного менее	<i>Chironomus plumosus</i> . . . . .	<1
<i>Tubifex barbatus</i> . . . . .		4	
<i>Pisidium</i> . . . . .	3	<i>Corethra</i> . . . . .	0
* <i>Tanipus</i> . . . . .	немного менее		

В этой табличке приведено несколько хирономид, отмеченных звездочкой. Их кислородный режим изучен в связи с тем, что отдельные роды хирономид являются типичными для озер определенного типа. Именно озера олиготрофного типа являются в то же время «т а н и т а р з у с н ы м и о з е р а м и», поскольку в них господствуют хирономиды группы *Tanytarsus* (особенно род *Lauterbornia*), которые нуждаются в сравнительно большом количестве  $O_2$ . В этих озерах, в тех же придонных условиях, живут *Tubifex velutinosus* и *T. barbatus*; из нематод *Ironus ignatus*; затем реликты — *Mysis relicta*, *Pontopofeia affinis* и *Pallasea quadrispinosa*. Кроме *Lauterbornia*, здесь живут еще хирономиды: *Monodiamesa*, *Sergentia* и *Didiamesa*.

Придонное население эвтрофных озер, с малым количеством  $O_2$  в придонных слоях, совершенно иное. Эвтрофные озера являются «х и р о н о м у с п ы м и о з е р а м и», поскольку в них господствуют два вида рода *Chironomus*: *Ch. plumosus* и *Ch. liebeli-bathophilus*. Далее характерными формами являются *Tubifex tubifex* и *T. hammoniensis*, другие виды олигохет сравнительно с олиготрофными озерами, затем нематоды *Trilobus* и *Chironomora*, из моллюсков *Pisidium*. В этих озерах живет *Corethra plumicornis*, отсутствующая в олиготрофных озерах. Этот состав глубинной фауны эвтрофных озер очень приближается к составу фауны сточных, загрязненных вод, где  $O_2$  уже бывает постоянно в минимуме или совсем отсутствует.

Что касается углекислоты, то для большинства животных она является сильнейшим ядом. По имеющимся наблюдениям над пресноводными простейшими, ракособразными и личинками Diptera смерть в воде, насыщенной  $\text{CO}_2$  (при комнатной температуре — около 0.2 весовых процента), наступает для:

<i>Chilodon uncinatus</i> . . . . .	через 4—6 секунд
<i>Diaptomus coeruleus</i> . . . . .	" 12 "
<i>Daphnia longispina</i> . . . . .	" 10—15 "
<i>Corethra plumicornis</i> . . . . .	" 30 "
<i>Archesium lachmanni</i> . . . . .	" 1—2 минуты
<i>Chironomus plumosus</i> . . . . .	" 1 "
<i>Ceratopogon</i> sp. . . . .	" 1 "
<i>Cyclidium glaucoma</i> . . . . .	" 15 "
<i>Paramecium putrinum</i> . . . . .	" 20 часов
<i>Polytoma uvella</i> . . . . .	" 68 "

Таким образом, сопротивляемость организма углекислоте весьма различна, измеряется и секундами и часами, причем она наиболее велика у полисапробных организмов, как *Paramecium* и *Polytoma*.

В противоположность животным для растений  $\text{CO}_2$  является, как известно, непременным условием их существования и источником получения углерода (ассимиляция  $\text{CO}_2$ ).

Родники, пересыщенные  $\text{CO}_2$ , лишены животной жизни. Морские виды, как изопода *Isothea*, краб *Portunus* и отшельник *Diogenes*, в морской воде, почти насыщенной  $\text{CO}_2$ , через 2—3 минуты приходили в состояние полной неподвижности и через 5—6 часов пребывания в такой воде умирали, только изопода *Sphaeroma* и краб *Xantho* выдерживали пребывание в насыщенной  $\text{CO}_2$  морской воде в течение 20—24 часов, а актиния *Actinia equina* не погибала даже и после 70-часового пребывания.

Приблизительно столько же часов (50—60) выдерживают и личинки морских червей при напряжении  $\text{CO}_2$ , выражаемом  $\text{pH} = 5.8$  (см. главу VII); однако большинство морских планктонных организмов, как *Copepoda*, *Cladocera* и *Sagitta*, выдерживают в такой среде не более 30—40 минут, а затем погибают; неподвижное состояние наступает у них через 2—3 минуты.

По опытам, произведенным над 70 видами черноморских простейших в условиях насыщения  $\text{CO}_2$  ( $\text{pH} = 5.20$ ), предел жизни последних колебался от 40 секунд для *Tintinnoidea* и до 9 дней для *Metopus sigmoides*.

Заросли цистозеры заполнены большим населением из *Caprellidae*, других *Amphipoda*, червей, немертин и пр. Выбирать их оттуда очень трудно; но если цистозеру положить в сосуд и оставить гнить, то образовавшаяся  $\text{CO}_2$  выгоняет из цистозеры в углы и к стенкам сосуда на поверхность воды все население. При искусственном пропускании  $\text{CO}_2$  *Caprellidae* выходят почти моментально.

Ряд авторов полагает, что рыбы более чувствительны к избытку  $\text{CO}_2$ , чем к недостатку кислорода. Только некоторые двустворчатые моллюски и *Balanus* способны бороться с увеличением напряжения  $\text{CO}_2$  в среде путем растворения в своей целомической жидкости карбоната кальция своих раковин.

Все эти данные показывают, что количество  $\text{CO}_2$  в окружающей среде, наряду с количеством  $\text{O}_2$ , играет одну из решающих ролей в вопросе распределения водных организмов.

Вообще условия дыхания, наряду с составом грунта, являются одним из факторов, обуславливающих тот или иной состав данного биоценоза. Так, в Черном море в гниющем устричном грунте под корнями zostеры

7 видов червей и моллюсков (*Pectinaria neapolitana*, *Syndesmya ovata* и др.), образующих биоценоз zostеры, живут в опытных условиях от 4 до 7 дней в среде без кислорода (определяемого по Винклеру) и при наличии следов  $H_2S$ . Взятые из черного гниющего ила одной бухты у Севастополя черви, как *Nereis diversicolor*, немертвины и др., живут без кислорода от 7 до 10 дней и от 3 до 6 дней при наличии сероводорода в количестве до 7.5—8.2  $cm^3$  на 1 л, червь *Capitella capitata* выдерживает даже 8 дней при количестве  $H_2S$  до 20.4  $cm^3$  на 1 л. Наоборот, ряд организмов, как черви *Nereis zonata*, *Phyllodoce tuberculata* и др., входящие в состав биоценоза устричных банок, омываемых чистой водой, не выносят более дня без кислорода и совершенно не выдерживают даже следов  $H_2S$ . Однако сама черноморская устрица *Ostrea taurica* выдерживает до 5 дней без кислорода и до 5 дней при наличии  $H_2S$  в количестве от 0 до 5.6  $cm^3$  на 1 л. В общем, конечно, к анаэробным условиям наиболее приспособлены неподвижные сидячие и прикрепленные организмы, не могущие уйти от неблагоприятных условий.

В более глубоких слоях Черного моря на границе жизни кислород имеется в количестве 0.10—0.30  $cm^3$  на 1 л. Эти районы населены всего шестью видами зоопланктона: личинками полихет и несколькими видами *Sopropoda*; при опытной проверке оказалось, что пределом их жизни является 0.17—0.30  $cm^3$  кислорода на 1 л.

Влияние количества  $O_2$  на вертикальное распределение организмов ясно выступает на приводимых ниже графиках для озера Мендота (рис. 120). Разница между графиками всего пять дней. Первый график относится к моменту до наступления осенней полной циркуляции; разница в температуре верхних и нижних слоев невелика (17.4° и 12.8°), но кислород в придонных слоях, начиная с 17 м глубины, отсутствует, и мы видим, что весь планктон, состоявший в основе из *Coelosphaerium*, *Melosira*, *Anuraea cochlearis* и *Cyclops*, ниже 17 м не опускается; все кривые сходятся на глубине 17 м к нулевой вертикали. Второй график — через пять дней, но уже после полной осенней циркуляции; температура почти одинакова снизу доверху;  $O_2$  на поверхности 4.9  $cm^3$ , на глубине — даже 5.3  $cm^3$ , и почти все организмы оказываются распределенными равномерно, а коловратки дают даже максимум у самого дна.

Другим, тоже весьма поучительным, примером могут служить материалы, полученные при изучении вертикального распределения планктона зимой в одном пруду под Ленинградом. В составе планктона господствовала инфузория *Loxodes*. Как видно из приводимой табл. 20, при наличии  $O_2$  во всех слоях максимум планктона приходился на нижние слои; при обеднении нижних слоев кислородом максимум планктона оказался в верхних слоях. Эти наблюдения были произведены при наличии строгого равенства всех прочих основных условий.

Таблица 20

С л о и	Процент населения	$O_2$ в % насыщения	$H_2S$
19 XI 1921 г.	{ 0—1 м . . . . .	1.1	64.7 52.0 38 и 16.2 у дна
	{ 1—2 „ . . . . .	42.9	
	{ 2 м—дно . . . . .	56.0	
4 I 1922 г.	{ 0—1 м . . . . .	43.3	11 15 следы нет следы 0.3—0.6‰
	{ 1—2 „ . . . . .	38.0	
	{ 2 м—дно . . . . .	18.7	

Необходимо отметить, что в прудах, где ежегодно зимой ил и придонные слои воды содержат большое количество  $H_2S$ , в илу без всякого вреда для себя сохраняются в течение нескольких месяцев и при наступлении более благоприятных условий развиваются покоящиеся яйца целого ряда

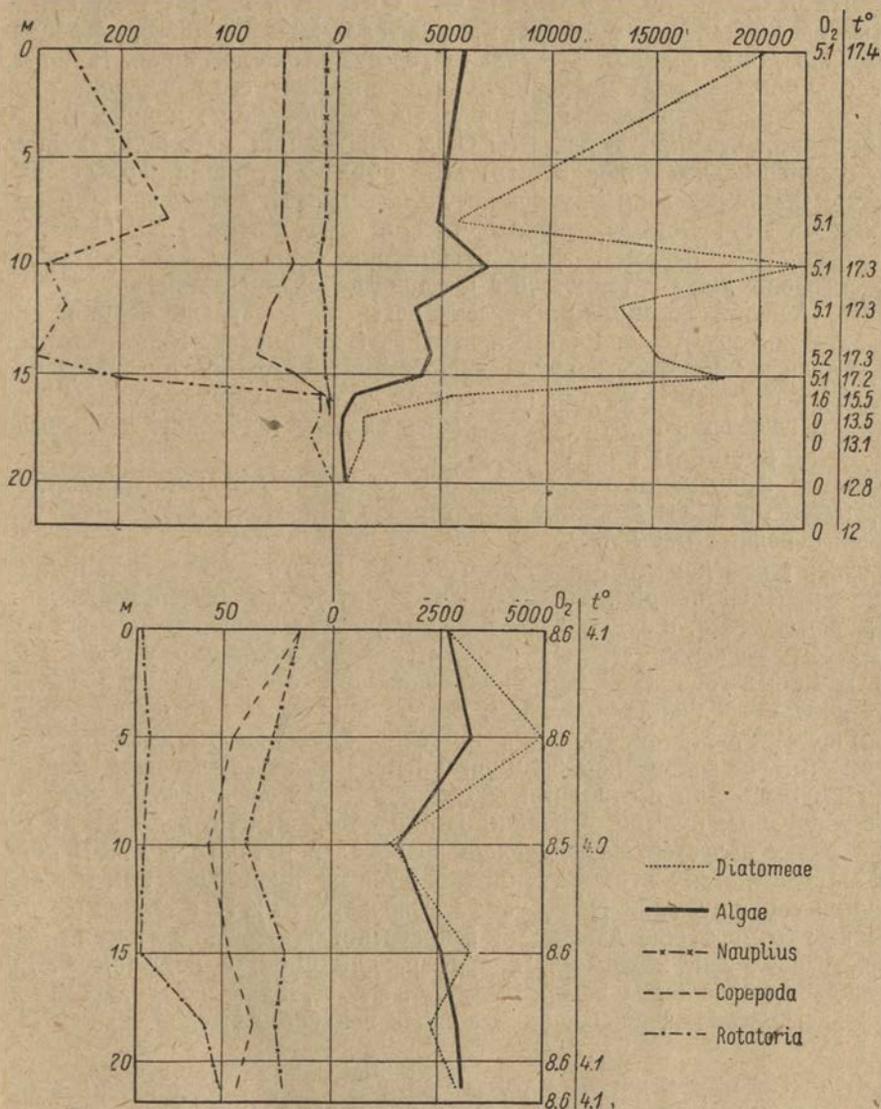


Рис. 120. Вертикальное распределение планктона, кислорода и температуры в озере Мендота весной и осенью.

планктонных организмов, как *Asplanchna priodonta*, нескольких видов *Brachionus*, *Anuraea aculeata* и других коловраток, затем *Bosmina longirostris* и *Diaptomus coeruleus*.

Отношение газов, потребляемых и выделяемых водорослями

Дыхание водорослей не представляет никаких принципиальных отличий сравнительно с дыханием высших растений. Количество поглощае-

мого  $O_2$  для ряда мясистых водорослей, как *Laminaria*, *Furcellaria*, ниже 1 мг (0.4—0.6) на 1 г сухого вещества за 5 часов; у ряда других водорослей — около 1—3 мг и только у *Ulva* и *Enteromorpha* доходит до 4—6 мг  $O_2$ . Дыхательный коэффициент  $CO_2/O_2$  приблизительно равен 1; у *Fucus serratus* 0.881—1.012, у *Ulva lactuca* 0.946. Водоросли с плотным, мясистым слоевищем, как *Fucaceae*, *Laminariae* и часть *Florideae*, потребляют  $O_2$  меньше, чем водоросли с сильно рассеченным слоевищем. Водоросли способны брать из воды кислород вплоть до полного его исчерпания; даже и после этого они способны выделять еще значительные количества  $CO_2$ . Несомненно, что при недостатке  $O_2$  многие из них переходят к интрамолекулярному дыханию. Этим можно объяснить, например, то явление, что при определенных условиях дыхательный коэффициент у богатой крахмалом *Ulva* оказался равным 6.09, а у бедной им 1.22. Некоторые водоросли, как *Characeae*, затем *Cystococcum* (из *Protococcaceae*) и другие, способны жить в темноте без кислорода целыми месяцами.

Что касается ассимиляции углекислоты, то водоросли берут в среднем 5.3—22.5 мг  $CO_2$  на 100 см<sup>2</sup> поверхности за 5 часов. Наземные растения и водные цветковые берут соответственно: 80 мг — *Agum*, 185.2 мг — *Nymphaea* и 212 мг — *Prunus laurocerasus*, т. е. во много раз более. Количество поглощаемого  $O_2$  у наземных и водных цветковых тоже выше: > 4—7 мг против > 1—3 у водорослей.

Отсюда необходимо заключить, что у водорослей как ассимиляция  $CO_2$ , так и процессы дыхания идут гораздо менее интенсивно, чем у наземных и водных цветковых.

Целый ряд водорослей имеет внутри всего своего тела газовые полости, например *Enteromorpha*, *Chorda* и др. У других газовые полости не занимают всего тела, а существуют в виде лишь специальных местных вздутий, так называемых «плавательных пузырей», например у ряда *Eucaseae* и *Laminariae*. Невольно напрашивается сравнение этих газовых вместилищ с воздушными ходами, столь типичными для высших болотных и водных растений, где они несомненно служат и для дыхания. Газовые вместилища водорослей, занимающие полость всего слоевища конечно, могут служить для проведения воздуха, но едва ли могут служить для этого воздушные пузыри, основная задача которых, как, вероятно, и других газовых полостей, — поддержка водорослей в толще воды. В общем  $O_2$  и  $N_2$  содержатся в этих вместилищах в той же пропорции, как и в воде, но, например, в пузырях *Nereocystis* заключается 87%  $N_2$  и только 13%  $O_2$ . Весь этот вопрос еще далеко не разработан. Необычно высокая проницаемость оболочек, известная, например, для *Ulva*, и медленность процессов дыхания вообще у водорослей, быть может, и дают возможность ряду водорослей существовать без специальных воздушных ходов.

#### Терминология отношений гидробионтов к кислороду окружающей среды

Организмы в отношении к кислороду окружающей среды разделяются на две группы: 1) эвриоксибионты — организмы, выносящие широкое колебание в количестве  $O_2$  и живущие в пределах большого размаха в диапазоне  $O_2$  окружающей среды. Примером эвриоксибионтов может служить, например, *Succlops strenuus*, живущий в воде как с большим количеством  $O_2$ , так и при наличии его всего 0.1 см<sup>3</sup> на 1 л; 2) стенооксибионты, выносящие только небольшие колебания в количестве  $O_2$  и живущие в пределах небольшого размаха в диапазоне  $O_2$  окружающей среды. В эту группу входят, с одной стороны, организмы, нуждающиеся в большом количестве  $O_2$ , более 4 см<sup>3</sup> на 1 л, как *Planaria alpina*,

Bythotrephes, вообще полиоксибионты, а с другой стороны, — анаоксибионты, живущие без  $O_2$ , анаэробы.

### 3. Общий очерк органов дыхания у гидробионтов

Приспособления водных животных к дыханию кислородом, растворенным в воде

Дыхание совершается у гидробионтов двумя основными путями: либо поверхностью тела без наличия особых органов дыхания, либо с помощью специальных органов дыхания. Нередки случаи, когда мы имеем и комбинацию обоих способов.

Диффузное дыхание поверхностью тела — очень медленный процесс, и он имеет место в тех случаях, когда организм в силу тех или иных условий не нуждается в быстром и усиленном притоке кислорода: Это дыхание можно сравнить с вентиляцией наших домов, происходящей через их стены.

Кислород потребляется всей массой тела организма, но получается в таких случаях только его поверхностью. К такому дыханию способны лишь организмы с большой удельной поверхностью, т. е. организмы небольшого размера или сильно рассеченные, о которых шла речь выше в главе о пловучести; только у них на единицу массы приходится сравнительно большая площадь поверхности. Поверхностью тела дышат все простейшие, кишечнополостные, губки, ресничные черви, часть кольчатых червей, некоторые голожаберные моллюски и мелкие клещи.

Пульсирующие вакуоли пресноводных простейших не только поддерживают повышенное осмотическое давление соков тела у этих животных, но служат и для удаления ненужных организму продуктов его жизнедеятельности, в том числе и углекислоты. У кишечнополостных для целей дыхания используется не только вода, окружающая их тело, но и та, которая входит в их гастроваскулярную полость.

При недостатке  $O_2$  некоторые актинии выставляют часть своего тела наружу и усиленно воспринимают кислород из воздуха; они делают это, часто далеко еще не использовав тех запасов воздуха, которые они используют, если их лишить возможности высовываться из воды.

Дыхание только поверхностью тела является одной из характерных особенностей водных животных.

На суше лишены специальных органов дыхания только некоторые черви и клещи, некоторые многоножки и ряд низших насекомых. Из наземных позвоночных не имеют легких только два рода саламандр (*Speleperpes* и *Salamandrina*).

Специальные органы дыхания у водных животных в большинстве случаев представляют собой торчащие наружу выросты тела (типа наружных жабр). У наземных мы имеем совершенно обратное явление: их органы дыхания помещаются внутри полости тела. Это понятно, поскольку дыхательные органы являются вообще нежными, тонкостенными образованиями, которые не должны высыхать.

У водных животных специальные органы дыхания часто образуются за счет различных частей совершенно других органов, например за счет конечностей у ракообразных, за счет задней кишки у личинок стрекоз и голотурий, за счет кишечного канала у ряда червей, низших ракообразных и рыб; вьюн *Misgurnus fossilis* высовывает свой рот на поверхность воды и захватывает воздух, который выходит затем через заднепроходное отверстие, потеряв около половины своего кислорода. За счет выростов тела дышат иглокожие, черви и др. (рис. 121, 122 и 123).

Поэтому органы дыхания и помещаются у разных водных животных на самых разных местах тела — на переднем и заднем конце, на спине, на брюхе, и по бокам, и на одном боку, и по всему телу, и в передней и в задней кишке.

У закапывающихся животных имеется много приспособлений для того, чтобы получать для дыхания более чистую воду. Сюда относятся приспособления

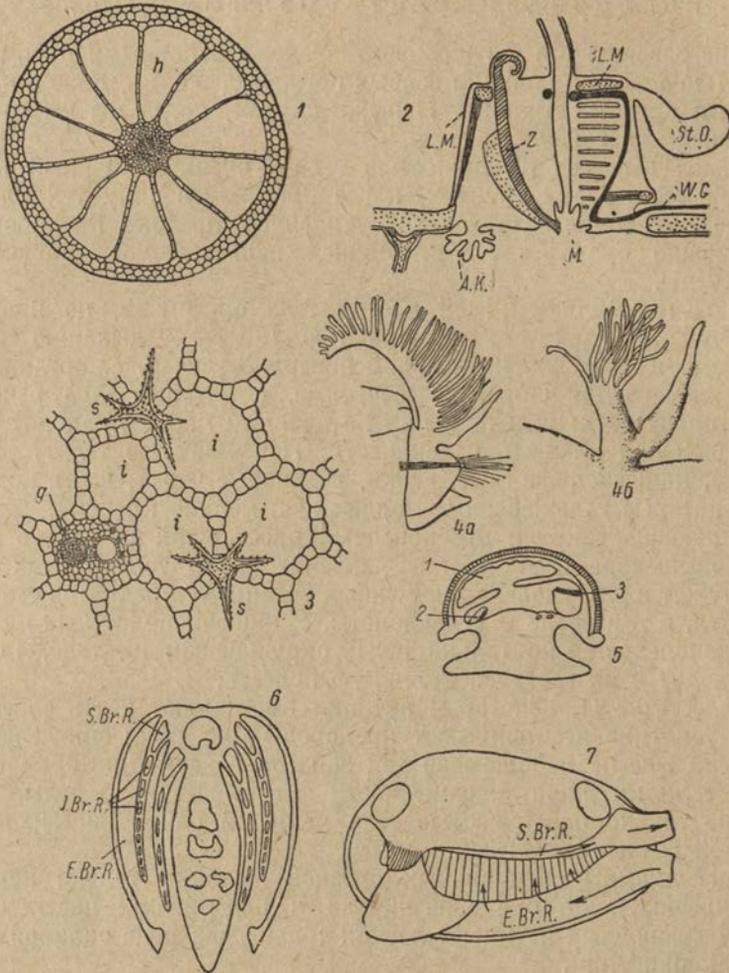


Рис. 121. Органы дыхания.

1 — поперечный разрез стебля *Elatine alsinastrum* (*h* — большие воздушные ходы); 2 — продольный разрез ротовой области морского слизняка (*A. K.* — наружные жабры; *St. O.* — внутренние жабры, так называемые органы Стюарта); 3 — *Nuphar advena* поперечный разрез через листовую черешок (*g* — сосудистый пучок, *i* — воздухоносные ходы, *s* — звездчатые волоски); 4а — параподия с жаброй многощетинкового червя *Enneca aphroditois*, 4б — верхняя часть параподии червя *Diopatra amboinensis* с жаброй; 5 — поперечный разрез моллюска *Ampullaria* (1 — легочная полость, 2 — осфрадий, 3 — жабры); 6—7 — дыхательный механизм двустворчатых моллюсков: стрелки показывают токи воды, которые вызывает работа мерцательного эпителия жабр (*E. Br. R.* — экстрабранхиальная полость; *J. Br. R.* — инфрабранхиальная полость; *S. Br. R.* — супрабранхиальная полость).

собрания для очистки хода у закапывающихся иглокожих (рис. 85), дыхательные сифоны двустворчатых моллюсков и др. У крабов *Calappa* и *Mutua* (рис. 122, 7) вода, прежде чем попасть в дыхательную полость, проходит через своего рода фильтр, состоящий из большого количества волосков, которые тянутся от глаз до входного отверстия в жаберную полость при основании клешей. У краба *Corystes*, когда он закапывается

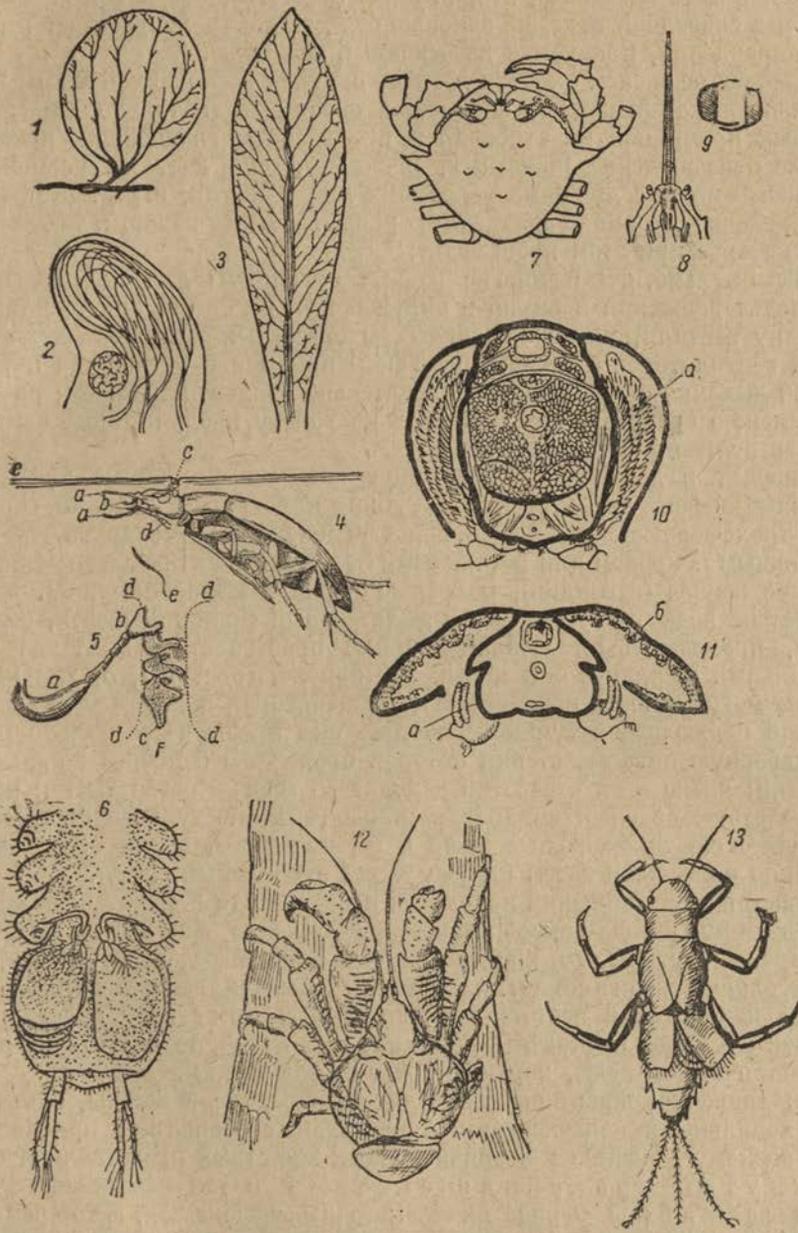


Рис. 122. Органы дыхания.

1 — трахейная жабра Ephemeroidea (поленки); 2 — то же у Aeschna (стрекозы); 3 — то же у личинки Agrionidae (стрекозы); 4 — водолюб (Hydrophilus piceus), дышит с помощью левого шупальца на поверхности воды; 5 — увеличенное шупальце водолюба в том положении, которое оно имеет при дыхании (d. d. d. — стенки воды, образующие трубу; e — ток воздуха); 6 — брюшко водяного ослика (Asellus) с органами дыхания; 7, 8, 9, — фильтровальные приспособления у живущих в песке крабов (7 — Matuta picta, фильтрующие волоски справа и слева от глаз; 8 — Corystes cassivelanus, длинная выходящая из песка дыхательная труба, образованная вторыми антеннами; 9 — поперечный разрез антенн); 10 — поперечный разрез тела речного рака (a — жабры); 11 — то же у пальмового вора Birgus latro (a — жабры, б — кожные складки жаберной полости); 12 — пальмовый вор, Birgus latro, взбирающийся на пальму; 13 — дыхательный аппарат — жабры у однодневки Caenis конвергентное образование с аппаратом у изопод (см. 6, Asellus).

в песок, вдыхаемая вода входит через трубку, образованную двумя сложенными вместе антеннами второй пары (рис. 122, 8, 9). Когда краб находится в свободной воде, не закопавшись, та же труба работает в обратном направлении, пропуская выдыхаемый ток воды.

Здесь мы не можем входить в описание всей бесконечной массы и разнообразия дыхательных органов. Мы ограничимся только выяснением основных принципов их строения и приведением главнейших примеров.

Само передвижение животных, поскольку оно дает им возможность отыскивать места с лучшими условиями для дыхания, играет в этом процессе, конечно, весьма существенную роль. Не менее важно и то движение воды, которое при этом происходит.

Действительно, очень многие водные организмы для целей дыхания производят движения и вихри в окружающей их среде; они работают по принципу вентиляторов, наподобие всем известных ротационных электрических вентиляторов с крыльями. Такой принцип в устройстве и работе органов дыхания свойственен исключительно водным животным; на земле с ним можно сравнить, пожалуй, только работу пчел, которые взмахами крыльев вентилируют свои жилища.

Приводят в движение окружающую воду все ресничные инфузории, ресничные черви, все ктенофоры, губки, коловратки, мшанки, брахиоподы, трохофорные личинки, личинки иглокожих и все другие личинки с ресничным покровом или ресничными поясами. Гонят воду все моллюски, имеющие жабры (ктенидии), покрытые мерцательным эпителием. У двустворчатых вода поступает через дыхательный (нижний) сифон, омывает жабры, проходит в их межламеллярные пространства, а оттуда через клоакальный (верхний) сифон выходит наружу (рис. 121, 6, 7). Оболочники не могут дышать поверхностью тела, которая покрыта у них мощно развитой целлюлозной туникой; поэтому они имеют часто сильно развитую жаберную полость, стенки которой пронизаны большим количеством отверстий; число этих отверстий доходит до многих сотен тысяч; покрывающие этот жаберный аппарат ресницы гонят поступающую через рот воду далее сквозь жаберные щели в атриальную полость, окружающую жаберную полость, и затем наружу через атриальный сифон.

В постоянном движении находятся и конечности с дыхательными приспособлениями у ряда ракообразных — у Cladocera, Amphipoda и Isopoda; у Decapoda (рис. 122, 10) жабры прикрыты щитом головогруды; этот щит открыт, однако, сзади и снизу; на основании 2-й максиллы имеется пластинка, которая находится в постоянном движении и гонит воду вперед; если подрезав мускулы, прекратить движение пластинки, то под головогрудью получается застой воды, и рак умирает от задурения.

При движении животного приходят в движение и жабры, связанные с его ходильными конечностями. Совершенно своеобразное приспособление к водному дыханию у вторичноводных животных представляют собой замкнутая трахейная система и так называемые трахейные жабры у ряда личинок водных насекомых. В то время как обычная трахейная система у водных и воздушных насекомых сообщается с воздухом посредством специальных отверстий — стигм, у целого ряда водных насекомых она является совершенно замкнутой. Такая система имеется у личинок ручейников, у личинок водных перепончатокрылых, у некоторых личинок двукрылых и жуков, у гусениц водной бабочки *Hydropsatra* и наконец у личинок и у некоторых взрослых водных клещей. У личинок однодневок, веснянок, ручейников, ряда двукрылых, стрекоз имеются трахейные жабры, т. е. более или менее цилиндрические или чаще, как у однодневок, тонкие, в виде пластинок, выросты тела, покрытые очень тонким хитином. У большей части — это наружные выросты тела (рис. 122,

1, 2, 3), у других, как у личинок стрекоз, — это внутренние выросты прямой кишки. Трахейные жаберы богато снабжены трахеями, откуда и их название. Трахеи внутри жабер усиленно ветвятся на все более тонкие трубочки и у одних видов заканчиваются слепо, а у других, разветвившись постепенно, затем вновь сливаются в более толстые ветви совершенно аналогично капиллярным кровеносным сосудам. В начале развития такие трахеи лишены воздуха, и он появляется в них позднее, вероятно, путем секреции. Специальных дыхательных движений, которые у насекомых с открытой трахейной системой изменяют объем ряда сегментов, здесь не имеется. Но другие движения как всего тела, так и жабер, — благодаря чему возобновляется окружающая их вода, — представляются здесь самым обычным явлением: почти непрерывно извиваются волнообразно в своих домиках ручейники и почти в постоянном колебательном движении находятся трахейные жаберы поденок. Качаются и извиваются также и организмы, лишенные специальных органов дыхания, как, например, *Tubifex*; они массами, один около другого, живут в илу, и их задние концы, торчащие из ила, волнуются, точно хлебные поля, когда по ним пробегает ветер. Пиявки *Nephelis* прикрепляются задней присоской к подводным предметам, а все тело приводят в волнообразное движение, чем и вызывают вокруг себя некоторое возобновление воды.

Жаберы рыб тоже обслуживаются проточной водой; этот ток воды производится, однако, работой аппарата, отличного от описанных выше аппаратов, работающих подобно ротационным вентиляторам. Дыхательный аппарат рыб построен по принципу работы мехов. Ротовая полость всасывает воду (вдыхание) и затем выбрасывает ее (выдыхание) через жаберные щели. У костистых рыб при вдыхании открывается рот, дно ротовой полости опускается вниз, жаберные крышки поднимаются, — вся ротовая полость расширяется и заполняется водой, бранхиостегальные клапаны прикрывают часть жаберного отверстия. При выдыхании вся полость сжимается благодаря сближению жаберных крышек; вода ищет себе выхода; она не может выйти через рот; этому мешают ротовые складки, и она устремляется через открывающиеся бранхиостегальные клапаны.

По степени развития бранхиостегального аппарата (который может и совершенно отсутствовать) и по другим признакам различают всего до 5 разных типов дыхательных движений у костистых рыб. У придонных малоподвижных форм, как *Scorpaena*, *Trachinus* и *Lophius*, бранхиостегальный аппарат развит мощно; напротив, у рыб, ведущих планктонный образ жизни, основную роль в дыхании играют жаберные крышки; при этом обмен воды является менее интенсивным, но он компенсируется постоянной сменой окружающей воды при плавании этих форм.

### Симбиоз водорослей и животных

Многие из простейших, как то амёбы, солнечники, радиолярии и др., многие из кишечнополостных, как зеленая гидра, многие полипы, актинии, некоторые черви, как зеленая *Convoluta roscoffensis*, заключают в своих клетках так называемых симбионтов в виде живых желто-коричневых зооксантелл (жгутиковая *Cryptomonas*) и зеленых зоохлорелл (из водорослей *Chlorella* и зеленых жгутиковых *Cartesia*). Эти симбионты часто заполняют обитаемый ими животный организм сплошь и дают ему окраску желто-коричневую или зеленую. Они способны усваивать  $CO_2$ , и выделяемый ими кислород утилизируется тем организмом, в котором они живут, значительно облегчая его дыхание, что доказывается прямыми опытами.

## Приспособления водных животных к дыханию атмосферным кислородом

Отношение водных животных к непосредственному соприкосновению с атмосферой весьма различно. Литоральные организмы в области сильных отливов каждый день два раза, без всякого вреда для себя, остаются без воды; напротив, многие сельди, вынутые из воды, умирают почти моментально.

Только у части вторичноводных животных, именно у ряда личинок водных насекомых, выработались описанные выше трахейные жабры, и эти личинки получили возможность дышать, не сообщаясь с атмосферой; все же остальные вторичноводные животные оказались не в состоянии перейти к водному образу дыхания. Для массы личинок и взрослых водных насекомых возможность иметь соприкосновение с атмосферой — вопрос жизни и смерти; лишенные возможности сообщаться с поверхностью бассейна, они умирают. То же самое относится и к водным легочным моллюскам, кроме некоторых глубинных видов, к водным рептилиям, птицам и млекопитающим, даже столь высоко приспособленным к водному образу жизни, как китообразные.

Что касается насекомых и их личинок, то одни из них дышат непосредственно кислородом атмосферы, другие уносят запасы воздуха с собой в воду; виды, дышащие непосредственно кислородом атмосферы, имеют обыкновенно сильно развитые задние пары стигм, которые и выставляются из воды на воздух; о целом ряде приспособлений для подвешивания насекомых к поверхности воды, основанных на смачивании тех или иных частей аппарата, было сказано выше в главе о роли поверхностной пленки. Задние пары стигм часто сидят на более или менее длинных дыхательных трубках; очень большие трубки, «хвосты», имеются у водяных клопов и у личинок мух рода *Eristalis*, более короткие у личинок комаров рода *Culex*, которые держатся при дыхании под углом к поверхности воды, и совсем короткие у *Anopheles*, которые лежат горизонтально у самой поверхности воды.

У некоторых, как у крыски (*Eristalis*), получившей свое название за личинку с длинным, «крысыим», хвостом, хвост — дыхательная трубка, обладает способностью складываться и вытягиваться наподобие старинных зрительных труб. Личинка в 2 см длиной может вытянуть свою трубку до 5 см, что, конечно, облегчает возможность этой личинке жить в самых полисапробных условиях. У куколок комаров дыхательные трубки, «рожки», помещаются на голове.

Легочные моллюски (*Pulmonata*) живут на суше и дышат атмосферным воздухом, но часть их, как обычные пресноводные *Limnaeidae*, является вторичноводными организмами. Однако подобно водным млекопитающим они не приобрели жабер, а остались при прежнем дыхании атмосферным воздухом и вынуждены для пополнения его запасов в полости легкого периодически подниматься на самую поверхность воды; только глубинные виды *Limnaeidae*, как *L. abyssicola*, живущие в Женевском и других глубоких альпийских озерах, уже не поднимаются на поверхность, и легочная полость заполнена у них водой. Однако это приспособление не является глубоким: попав на мелкие глубины, они снова начинают дышать атмосферным воздухом; такая легкость в изменении способа дыхания коренится, по всей видимости, и в том обстоятельстве, что у всех молодых *Limnaeidae* полость легкого бывает заполнена водой, а не воздухом.

Одностворчатый моллюск *Ampullaria* живет обыкновенно в пресноводных бассейнах, но нередко выходит и на сушу; его жаберная полость

(рис. 121, 5) разделена на две части, из которых верхняя является легким для наземного дыхания, а нижняя снабжена жаброй для дыхания в воде.

Так называемый пальмовый вор (*Birgus latro*) из раков отшельников (рис. 122, 11, 12), который действительно забирается на пальмы и питается кокосовыми орехами, тоже имеет двойной дыхательный аппарат. Верхняя часть его дыхательной полости превращена в легкое, но внизу сохранились жабры с жаберными сосудами.

Лабиринтовые рыбы (*Labyrinthici*), к которым принадлежат хорошо известные любителям аквариумов макроподы и гурами, а также живущий в индийской области *Anabas scandens*, лазящий на деревья, имеют, кроме жабер, специальный лабиринтовый аппарат, дающий им возможность дышать атмосферным воздухом. Этот аппарат представляет собой парное (одно справа, другое слева) расширение жаберной полости вроде кармана, внутри которого поднимаются выросты жаберной дуги в виде ряда извитых костных пластинок, покрытых, как и внутренняя стенка каждого кармана, кожей, богато снабженной кровеносными сосудами. *Anabas* настолько нуждается в атмосферном воздухе, что он умирает даже в богатой кислородом воде, если с помощью натянутой сетки ему прекратить доступ к атмосфере. *Anabas* находили на суше в  $\frac{1}{4}$  часа расстояния от ближайшего болота.

Двоякодышащие (земноводные) рыбы (*Dipnoi*), некоторые черты жизни которых (способность переносить высыхание водоемов и пр.) были уже описаны выше, наряду с жабрами дышат и легкими, похожими на легкие некоторых амфибий и представляющими собой видоизмененный плавательный пузырь.

И другие рыбы, как, например, окунь (*Perca*), *Labridae* и пр., пользуются кислородом плавательного пузыря при недостатке кислорода в окружающей воде. Обычно в плавательном пузыре окуня содержится 19—25% кислорода, остальное в основе — азот. При указанных выше благоприятных условиях количество кислорода в пузыре падает до 5 и даже до 0%.

Особенности дыхания водных млекопитающих. Все водные млекопитающие являются вторичноводными организмами; их ближайшие предки жили на суше, имели конечности для передвижения по земле и дышали атмосферным воздухом; став водными организмами, многие из них до неузнаваемости изменили свой наружный вид, получили чисто рыбий облик и ряд других рыбьих особенностей, но не смогли приобрести ничего, хотя бы отдаленно похожего на жабры, и остались при прежнем легочном дыхании атмосферным воздухом. Однако у них остался неизменным только самый принцип дыхания. Необходимость нырять для добывания пищи или спасения от врагов вызывает временный перерыв дыхания, который обусловил выработку целого ряда специально водных приспособлений для дыхания у водных млекопитающих.

Удлинение тела, возможное приближение его к форме торпеды, обусловленное потребностями плавания, сопровождается удлинением грудной полости, особенно со стороны спины, и косым положением грудобрюшной преграды. У обычных наземных хищников брюшная длина грудной полости относится к спинной, как 1 : 1.2; но у водных хищников, как выдра (*Lutra*), камчатский «бобер» (*Enhydra*) и тюлень, длина спины значительно увеличивается; у таких же исключительно водных организмов, как дельфины (*Phocaena*), это отношение достигает 1 : 2.35, т. е. грудобрюшная преграда ложится совершенно косо, легкие становятся более объемистыми и благодаря значительному развитию эластичных волокон гораздо эластичнее, чем легкие у наземных. Сама грудная клетка у вод-

ных млекопитающих гораздо подвижнее, чем у сухопутных. Это достигается либо более свободным сочленением ребер на их концах, либо уменьшением количества ребер, соединяющихся с грудиной. Так, у ламантина (*Manatus*) до грудины только 3 ребра, а у беззубых китов (*Mystacoceti*) всего только одно, в связи с чем от всей грудины у них остается лишь одна рукоятка (*manubrium*), передние конечности либо вовсе не поддерживают тяжести тела, либо делают это лишь отчасти, как у тюленей; поэтому дыхательная мускулатура, не стесняемая двигательной, может достигать здесь мощного развития, что и наблюдается в действительности.

Укорочение шеи, вызванное возникновением все того же рыбьего облика, определяемого условиями плавания и доходящего, как известно, у беззубых китов до слияния шейных позвонков в одну общую массу, конечно, находилось бы в полном противоречии с потребностью высовывать нос и конец морды из воды, чтобы дышать. Эта дилемма у китов разрешена таким образом, что носовые отверстия передвинулись далеко назад от края морды и поднялись почти до уровня лба; при этом у китов, тюленей, нильского гиппопотама они открываются вверх, а не вперед и дают возможность животным спокойно забирать атмосферный воздух, не высовывая из воды всей морды. У крокодилов точно так же носовые отверстия лежат на верхнем конце морды, на специальном возвышении. Путем давления воды на особые клапаны, как у зубатых китов, или благодаря эластичности стенок носовых отверстий, как у тюленей, выдр и др., носовые отверстия запираются пассивно и не могут быть залиты водой при нырянии; открываются они лишь активной работой специальных мышц. Все эти приспособления, облегчающие водным млекопитающим захват атмосферного воздуха, однако, не обеспечивают его дальнейшего продвижения в легкие через полость рта, которая часто, как, например, у китов, бывает заполнена водой. Этим и объясняется полное обособление у китов пищевых путей от путей дыхательных: надгортанник и черпаловидные хрящи разрослись вверх, образуя своего рода трубу, которая направляется вверх, пересекает полость рта, оставляя в ней для передвижения пищи два прохода — правый и левый, и плотно вдвигается в кольцевой валик нижней части мягкого неба. Воздух поступает в носовые отверстия, затем через носовые ходы в эту трубку и далее через бронхи в легкие; таким образом рот может совершенно не участвовать в дыхании, и ротовая полость может заполняться вся сплошь водой без всякой опасности для дыхания организма. Вследствие необходимости нырять как для добывания пищи, так и для спасения от врагов водные млекопитающие, как, например, киты, дышат лишь периодически, в момент выхода на поверхность воды. Обычно животное, вынырнув, делает усиленное выдыхание, затем несколько нормальных вдыханий и выдыханий, которые заканчиваются усиленным выдыханием перед моментом погружения. Выдыхаемый китом воздух поднимается вверх в виде так называемого «фонтана», достигающего у больших экземпляров гренландского кита высоты 15 м. «Фонтан» становится видимым благодаря конденсации паров воды в холодном воздухе. Однако многие категорически утверждают, что «фонтан» заключает в себе и воду, увлекаемую вверх выдыхаемым воздухом, если процесс выдыхания начинается прежде, нежели ноздри достигнут поверхности воды. Вопрос о составе «фонтана» окончательно еще не выяснен; решение его затрудняется как недостатком наблюдений, так и тем фактом, что, с одной стороны, у многих китов «фонтана» обычно не видно, а с другой, — «фонтаны» видны и в тропиках при высокой температуре воздуха. Под водой некоторые китообразные могут оставаться чрезвычайно долго; например кашалот после 60—70 вдыханий ныряет под воду и плавает там в течение 1 часа 20 минут, охотясь за глубоко живущими головоногими; раненый гарпуном, он ос-

тается под водой еще дольше — до 1 часа 45 минут. Беззубые киты в общем выдерживают под водой меньше зубатых: так, гренландский — до 20 минут, синий — до 30 минут, другие — до 50 минут; однако дельфины, как *Tursiops*, остаются под водой тоже недолго, до 15 минут, а обыкновенный дельфин (*Delphinus*) в нормальных условиях еще того меньше.

Глубина погружения, поскольку можно судить на основании состава пищи и длины вытравленного троса от гарпуна, доходит до 1000 м у крупных зубатых китов и до 60—100 м у дельфинов; однако некоторые авторы считают погружение на 1000 м вследствие чрезвычайного увеличения давления невероятным и полагают, что вообще все китообразные едва ли погружаются в воду глубже 100 м. Сиреновые, как дюгоны, выходят на поверхность через каждые 1—2 минуты и погружаются неглубоко, приблизительно до 6 м. Тюлени остаются под водой не более 8 минут, и 15 минут являются для них пределом. Зимой путем постоянного ныряния они вынуждены поддерживать одну или несколько прорубей. Подобные же проруби устраивают и мелкие киты; крупные же виды либо уходят на зиму в более теплые районы, либо пользуются наличными льдинами; некоторые, как полосатик (*Balaenoptera borealis*), способны, при выходе на поверхность пробивать головой лед толщиной до 8 см. Своеобразный способ дыхания под льдом мускусовой крысы, ондатры, будет описан ниже.

#### Использование водными животными подводных и подледных скоплений воздуха

Часть водных животных, как ряд водных клопов, жуков и водяные пауки, обладает способностью уносить с собой запасы воздуха из атмосферы под воду и там их использовать. Другие водные животные используют запасы воздуха, имеющиеся в межклетных ходах водных растений, или непосредственно кислород, выделяемый подводными растениями. Наконец третьи дышат подледными скоплениями кислорода, которые образуются в бассейнах зимой.

Плавунец (*Dytiscus marginalis*) высовывает из воды задний конец своего тела, вдавливая спинную поверхность брюшка и таким образом насасывает воздух в пространство между надкрыльями и спинкой брюшка, по краям которого расположены стигмы. У плавающего *Dytiscus* нетрудно видеть часть его воздушного запаса в виде блестящей оторочки на заднем конце тела (рис. 123, 1, 2,). Если плавунцу отрезать надкрылья, то лишенный способности забирать с собой воздух, он в воде задохнется. Нормально ему приходится выплывать для дыхания каждые 8 минут. Род *Acilius* продельвает это каждые 3 минуты; вспомним, что тюлени остаются под водой в общем тоже около 8 минут.

Водолюб (*Hydrophilus*) забирает воздух не задним концом тела, как плавунец, а передним, с помощью одной из антенн. Антенна изгибается коленом таким образом, что ее передний, несмачивающийся конец образует как бы трубу, через которую жук накачивает воздух с помощью движения крыльев и спины абдомена; серебристый воздушный покров наблюдается у *Hydrophilus* на шейном щитке и на груди (рис. 122, 4, 5; рис. 123, 3).

*Notonecta* захватывает воздушные запасы с помощью несмачивающихся волосков на брюшке абдомена, выставляя задний конец брюшка из воды на воздух (рис. 123, 7, 8). Водяной паук (*Argyroneta*) имеет несмачивающиеся волоски по всему абдомену и на брюшной стороне головогруды и захватывает воздух, выставляя абдомен наружу из воды. Известно, что эти пауки устраивают под водой «воздушные замки» — скопления воз-



Рис. 123. Дыхание водных животных.

1 — плавунец (*Dytiscus marginalis*), забирающий атмосферный воздух; 2 — он же с забранным воздухом на конце брюшка, поймавший личинку *Perla*; 3 — водолюб (*Hydrophilus piceus*), забирающий атмосферный воздух с помощью антенны; 4 — водяной паук (*Argyroneta aquatica*) с брюшком, окруженным воздухом; 5 — воздушный колокол водяного паука; 6 — прудовик (*Limnaea stagnalis*), плавающий у поверхности воды и забирающий воздух; 7 — гладыш (*Notonecta glauca*), забирающий воздух; 8 — он же с брюшком, окруженным воздухом; 9 — водяной скорпион (*Nepa cinerea*) с длинной дыхательной трубкой, забирающей воздух; 10 — водяной ослик (*Asellus aquaticus*); 11 — личинка стрекозы *Salopteryx* с тремя трахейными жабрами на конце брюшка; 12 — полонка с трахейными жабрами по бокам тела; 13 — брюхоногий моллюск *Valvata piscinalis* с выставленной жаброй; 14 — личинка мухи *Stratiomys*, забирающая атмосферный воздух; 15 — колония червей *Tubifex tubifex*; 16 — ресничный червь *Planaria gonosephala*; 17 — тритон с жабрами.

духа, которым мешает подняться вверх из воды специальное паутинное сплетение (рис. 123, 4, 5).

По существу дела все вышеописанные способы уносить воздух с собой под воду являются аналогом наших водолазных костюмов, а «воздушный замок» *Argyroneta* — аналог водолазного воздушного колокола. Молодые *Argyroneta* часто заполняют воздухом пустые раковины брюхоногих; тогда сходство с водолажным колоколом получается еще более полным.

Молодые личинки водных бабочек *Hydrocampidae* и *Acentropidae* часто минируют плавающие листья, а более зрелые личинки живут в подвижных или неподвижных домиках из живых листьев и пользуются для дыхания отчасти тем кислородом, который выделяют живые стенки их домиков, отчасти же тем, который выходит из повреждаемых ими при питании межклетных ходов листьев.

Воздухом межклетных ходов пользуются и личинки жуков *Dopasia*, которые сидят на корневищах и стеблях *Nymphaeaceae* и других водных растений, воткнув в них крючки, помещающиеся на заднем конце их тела; газ из поврежденных крючками воздушных ходов всасывается, по-видимому, стигмами, находящимися при основании крючков.

Личинки комара *Mansonia* — рода, который и у нас и под тропиками местами является настоящим бедствием, — тоже получают кислород непосредственно из воздушных подводных растений.

Своеобразные условия для дыхания насекомых и других водных животных представляют наши бассейны зимой, когда они покрываются льдом. Для насекомых, имеющих замкнутую трахейную систему, это пребывание под льдом не представляет, конечно, особых затруднений, поскольку вообще подледная вода имеет кислород. Совершенно одинаково как летом, так и зимой они не имеют никакой надобности сообщаться с атмосферным воздухом.

Нечто иное мы видим у водных насекомых, имеющих открытую трахейную систему как жуки *Dytiscidae*, *Hydrophilidae* и другие, как клопы *Aphelocheirus*, *Nepa*, *Notonecta*, *Corixa*; летом они постоянно поднимаются к поверхности воды, чтобы тем или иным путем унести с собой в глубину часть атмосферного воздуха; оказывается, что хотя зимой в силу низкой температуры дыхание у них и понижено, они все же время от времени продолжают подниматься к нижней поверхности льда, но, не встречая атмосферного воздуха, вынуждены довольствоваться собиранием пузырьков кислорода, выделяемого под льдом. Установлено, что по крайней мере в Дании даже высшие водные растения в малоснежные зимы продолжают вегетировать под льдом еще в январе, и выделенный ими кислород в виде пузырьков различной величины скопляется под льдом. Недостаточно выяснено, что делают насекомые позднее, когда растения перестают совершенно вегетировать, и со дна бассейна начинают подниматься пузырьки метана и углекислоты. Удалось пока только установить, что личинки различных видов *Dytiscidae* распадаются на две группы: личинки летние (*Dytiscus*, *Acilius*) и личинки осенние (*Ilybius*, *Agabus*). Первые являются легкими организмами; они плавают преимущественно около поверхности воды и, будучи отрезаны от сообщения с атмосферным воздухом, умирают через несколько минут. Вторые, более тяжелые организмы плавают плохо и зимой до 14 дней могут оставаться живыми без всякого сообщения с атмосферным воздухом.

Последними скоплениями воздуха пользуется и североамериканская мускусная крыса, или ондатра (*Fiber zibethicus*). Пузырьки выдыхаемого ею воздуха отмечают пути ее плавания под льдом, на перекрестках путей пузырьки собираются в большом количестве и частью сливаются, частью

сама ондатра ловкими движениями умеет соединять мелкие пузырьки в большие. Эти большие пузырьки и служат ондатре снова для дыхания, поскольку состав воздуха в них улучшается путем газового обмена с прилегающими к воздушному пузырю слоями воды. Если нарочно разбить такие большие пузыри на мелкие, ондатра погибает от задушения.

### Приспособления к газообмену у высших водных растений

Известно, что газообмен у наземных растений как для целей питания (ассимиляция  $\text{CO}_2$ ), так и для дыхания (поглощение  $\text{O}_2$  и выделение  $\text{CO}_2$ ) в основной своей массе совершается листьями через посредство особых отверстий — так называемых «устийц», «пневматод», которые сообщаются с системой межклетных ходов, лакун, пронизывающих все растение и образующих его внутреннюю атмосферу; в среднем эти ходы занимают до  $\frac{1}{4}$  всего объема растения. Кроме межклетных ходов газообмену содействует и непосредственный обмен газами от клетки к клетке.

Листья растений, совершенно погруженных в воду, подобно корням наземных растений лишены устьиц; зато покрывающая такие листья кожица оказывается чрезвычайно проницаемой для газов, именно раз в 5—20 более, чем у наземных, и весь газообмен идет через эту кожицу, для которой предлагалось даже особое название «мукоза».

При абсолютной количественной бедности газов в воде и при восприятии газов всей поверхностью листьев для последних, конечно, крайне выгодно возможно большее увеличение их поверхности. Последнее достигается утончением и рассечением листьев, которое является общим признаком всех высших водных растений; такую же рассеченную форму имеют и очень многие водоросли. Здесь мы видим тот же принцип строения, по которому организованы и жабры водных животных. Эти основные формы водных растений были уже описаны выше, в главе четвертой.

Кроме проницаемости оболочек и сильного рассечения листа подводных высших растений имеют еще одну особенность, именно чрезвычайное развитие межклетных воздушных ходов. При отсутствии устьиц эти ходы представляют собой как бы тонко разветвленный замкнутый воздушный пузырь наподобие замкнутой трахейной системы у поденок с их трахейными жабрами; как здесь, так и там вместилища газов снабжены крепкими неспадающими стенками.

Плавающие листья водных растений, соприкасающиеся с воздухом, снабжены устьицами, как и листья наземных растений. Однако у наземных растений устьица помещаются либо с обеих сторон, либо преимущественно на нижней стороне, как у кожистых листьев; например, у плавающих листьев водных растений устьица помещаются исключительно на верхней, обращенной к воздуху стороне. Количество устьиц у водных растений значительно увеличивается сравнительно с сухопутными; у последних имеется в среднем 100—300 устьиц на  $1 \text{ мм}^2$ , между тем у белой кувшинки (*Nymphaea alba*) количество устьиц доходит до 400, у рогоза (*Typha latifolia*) их насчитывается до 1326 на  $1 \text{ мм}^2$ .

Поверхность плавающих листьев часто бывает покрыта воскообразным налетом и специально изогнута так, что при волнении и в других случаях вода с них скатывается и не забивает устьиц; для этой же цели служат и загнутые по краям наподобие плавающих сковородок листья *Victoria alba*.

Сильно развитая система межклетных воздухоносных ходов у водных и болотных высших растений (рис. 121, 1, 3) служит им как для дыхания, так и для поддержки стебля и листьев в воде. У плавающей тропической *Pistia*, похожей на гигантскую ряску, эти ходы занимают 71.3% всего

объема, в то время как, например, у сухопутной *Begonia* — всего только 3.5%.

Особая богатая воздухом ткань — аэренхима, свойственная многим водным болотным растениям, является кроме того, повидимому, еще резервуаром, сберегающим выделенный в процессе ассимиляции кислород. У *Lythrum salicaria* воздух аэренхимы содержит до 30% кислорода. В мангровых болотах тропических морей, где корням в вязком иле нехватает воздуха, у растений, как *Rhizophora*, образуются так называемые воздушные корни; они имеют вид дугообразных подпорок, со всех сторон окружающих дерево снизу; у других мангровых, как *Sonneratia*, имеются особые дыхательные корни, которые под прямым углом отходят вверх от обычных корней и поднимаются над илом в виде массы «кольев», точно натканных на очень большой площади вокруг ствола.

## ГЛАВА СЕДЬМАЯ

### ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ И АКТИВНОЙ РЕАКЦИИ (pH) ВОДЫ. ОБ ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНОМ ПОТЕНЦИАЛЕ

#### I. ОБЩЕЕ ПОНЯТИЕ ОБ АКТИВНОЙ РЕАКЦИИ (pH)

##### 1. Активная реакция, титрирные кислотность и щелочность, или щелочной резерв

Мы уже видели выше (глава V), что вода всех естественных бассейнов содержит в растворенном состоянии в том или ином количестве целый ряд солей, кислот и щелочей.

Согласно господствующим в настоящее время в физической химии взглядам при растворении в воде вышеуказанных веществ часть молекул этих веществ подвергается диссоциации, распадению на атомы или группы атомов, несущие электрический заряд определенного знака и называемые ионами (так называемая электролитическая диссоциация).

Так, при растворении соли NaCl большая часть молекул NaCl распадается, диссоциирует на положительно заряженные ионы (катионы) Na и отрицательно заряженные ионы (анионы) Cl; схематически это изображается следующим образом:  $\text{NaCl} = \text{Na}^+ + \text{Cl}^-$ , или  $\text{NaCl} = \text{Na}' + \text{Cl}'$ .

Кислота HCl диссоциирует на кислотный ион  $\text{H}^+$  (водород-ион) и на анион  $\text{Cl}^-$ , иначе  $\text{HCl} = \text{H}^+ + \text{Cl}^-$  или  $\text{HCl} = \text{H}' + \text{Cl}'$ . Щелочь как NaOH дает:  $\text{NaOH} = \text{Na}' + \text{OH}'$ . Щелочной ион  $\text{OH}'$  или  $\text{OH}^-$  носит название гидроксил-иона или гидроксила.

Благодаря наличию ионов, несущих электрические заряды, растворы солей, кислот и оснований способны проводить электрический ток, при этом катионы движутся к отрицательному полюсу, а анионы к положительному; сами же соли, кислоты и основания получили название электролитов, т. е. веществ, растворы которых проводят электричество. Основные свойства кислот зависят именно от наличия в них водород-иона  $\text{H}^+$  (водород-иона), а основные свойства щелочей — от наличия в них гидроксил-иона  $\text{OH}^-$ .

Активной реакцией данной жидкости, или концентрацией водородных ионов, называется то число грамматомов водорода в форме ионов (водород-ионов), которое содержится в единице объема (в литре) этой жидкости, т. е. иначе в виде молярной концентрации ионов.

Так, в 0.1n HCl 91% молекул подвергается электролитической диссоциации; поэтому концентрация водородных ионов будет:

$$0.091n = 9.1 \cdot 10^{-2} = 10^{-1.04} \text{ (так как } 9.1 = 10^{0.96}\text{)}.$$

Активная реакция жидкости есть нечто совершенно другое, чем титрирная щелочность или титрирная кислотность, т. е. щелочность или кислотность, определяемые путем титрования (нейтрализации) кислоты или щелочи. Титрирные данные дают нам только сведения о потенциальном резерве,

а не об активном количестве кислотных или щелочных свойств раствора. Это различие ясно видно из следующего примера: для нейтрализации 10 см<sup>3</sup> 0.01n раствора уксусной кислоты или того же количества и такой же степени разведения HCl надо в обоих случаях употребить 10 см<sup>3</sup> 0.01-нормального раствора NaOH; напротив, активная реакция такой же уксусной кислоты выражается цифрой 10<sup>-3.37n</sup>, а такой же соляной кислоты 10<sup>-2.02n</sup>.

В настоящее время в гидрологии под термином «щелочность» или «щелочной резерв», понимается количество кубических сантиметров 0.01n раствора HCl (0.01n HCl), которые должны быть прибавлены к 100 см<sup>3</sup> данной воды для полного разложения ее карбонатов.

## 2. Диссоциация воды и способы обозначения активной реакции

Оказывается, что и молекулы химически чистой воды, правда в очень небольшой своей части, диссоциированы на H<sup>+</sup> и OH<sup>-</sup> ионы, т. е. H<sub>2</sub>O = H<sup>+</sup> + OH<sup>-</sup>, и проводят электричество. Нейтральная, не содержащая ни кислот, ни щелочей, вода содержит одинаковое количество как H<sup>+</sup> (кислотных), так и OH<sup>-</sup> (щелочных) ионов.

Эта диссоциация воды весьма незначительна, в среднем она равна 1/10000000 части (или 1·10<sup>-7</sup>) числа молекул воды. Поэтому в 1 л дистиллированной воды в среднем подвергается ионизации 18·10<sup>-7</sup> г воды, причем получается 17·10<sup>-7</sup> г ионов OH<sup>-</sup> и 1·10<sup>-7</sup> ионов H<sup>+</sup>.

Константой диссоциации воды, или ионным произведением воды (K<sub>aq</sub>), называется произведение H<sup>+</sup> на OH<sup>-</sup>, т. е. K<sub>aq</sub> = H<sup>+</sup> × OH<sup>-</sup> = постоянная величина. Эта величина на основании предыдущих данных равна 10<sup>-7</sup>·10<sup>-7</sup> = 10<sup>-14</sup>. Она зависит от температуры; по точным данным при температуре в 18° K<sub>aq</sub> = 0.74·10<sup>-14</sup>; при температуре в 38° K<sub>aq</sub> = 3.35·10<sup>-14</sup>.

Прибавление к воде кислот или щелочей увеличивает соответственно количества H<sup>+</sup> или OH<sup>-</sup>; однако произведение всех H<sup>+</sup> на все OH<sup>-</sup>, т. е. K<sub>aq</sub>, как всегда при данной температуре, есть величина постоянная.

Если вода имеет кислую активную реакцию, количество H<sup>+</sup> в ней больше количества OH<sup>-</sup>, при щелочной реакции OH<sup>-</sup> больше H<sup>+</sup>. Поэтому активную, ионную реакцию воды, как кислой, так нейтральной и щелочной, принято выражать только соответствующим числом одних H<sup>+</sup> ионов, иначе водородным числом (символ [H<sup>+</sup>] или h), которое, как мы видели выше, выражается обычно в виде 10 с отрицательным показателем; [H<sup>+</sup>] нейтральной воды = 10<sup>-7</sup>.

В настоящее время концентрацию водородных ионов выражают обычно не водородным числом, а только его показателем без знака минус (иначе говоря, берут только отрицательный логарифм водородного числа).

Этот символ изображается буквами рН или Ph. При [H<sup>+</sup>] = 10<sup>-7</sup> рН или Ph = 7.

В нейтральной воде рН = 7, в кислой воде рН < 7, в щелочной воде рН > 7, т. е. чем кислее вода, тем ее рН будет все меньше семи, а чем щелочнее, тем все более с с м и.

Концентрация водородных ионов в грамм-ионах H<sup>+</sup> на 1 л и соответствующий данному раствору рН показаны на следующей таблице:

Концентрация H <sup>+</sup>	рН	Концентрация H <sup>+</sup>	рН
1 · 10 <sup>-1</sup>	1	1 · 10 <sup>-7</sup>	7
1 · 10 <sup>-2</sup>	2	1 · 10 <sup>-9</sup>	9
1 · 10 <sup>-4</sup>	4	1 · 10 <sup>-13</sup>	13

Различные величины рН и соответствующие им количества Н<sup>+</sup> в десяти тысячных долях миллиграмма на 1 л (серенсеновские единицы) представляются в следующем виде:

Активная реакция	Кислая						Нейтральная	Щелочная							
	рН = 0	1	2	3	4	5		6	7	8	9	10	11	12	13
[Н <sup>+</sup> ] =	10 000 000	1 000 000	100 000	10 000	1 000	100	10	1	0.1	0.01	0.001	0.0001	0.00001	0.000001	0.0000001

### 3. Буферные растворы

Находящиеся в растворе нейтральные соли, как, например, NaCl, при распадении на ионы не изменяют, в противоположность кислотам и щелочам, реакции раствора. Однако такие соли, которые образованы сильной кислотой и слабой щелочью или, наоборот, сильной щелочью и слабой кислотой, способны изменять реакцию воды благодаря гидролизу. Возьмем, например, раствор CaCO<sub>3</sub>; он диссоциирует на Ca<sup>+</sup> и CO<sub>3</sub><sup>''</sup>; CO<sub>3</sub><sup>''</sup> подвергается гидролизу по формуле CO<sub>3</sub><sup>''</sup> + H<sub>2</sub>O = H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> + 2OH<sup>'</sup>, результатом чего является щелочная реакция; то же при гидролизе HCO<sub>3</sub><sup>'</sup> по формуле HCO<sub>3</sub><sup>'</sup> + H<sub>2</sub>O = H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> + OH<sup>'</sup>, т. е. так называемые кислые соли, как Ca(HCO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>, или кислая углекислая соль, сообщают среде не кислую, а щелочную реакцию.

Однако, если мы имеем в растворе не только соль слабой кислоты, образованную сильной щелочью (например, NaHCO<sub>3</sub>), но и саму слабую кислоту CO<sub>2</sub>, то такой раствор оказывается способным сохранять свою активную реакцию (рН), несмотря на прибавление (в определенных пределах) кислоты или щелочи.

Такие растворы называются «буферными». Мы увидим ниже, насколько жизнь бассейна зависит от постоянства рН и насколько могут быть губительными резкие изменения реакции среды. Поэтому наличие в целом ряде естественных водоемов буферной системы (особенно CO<sub>2</sub> и ее солей) является для водной жизни крайне важным обстоятельством.

Вкратце суть действия буферных смесей состоит в следующем: если мы к раствору слабой кислоты, содержащему соль той же кислоты, образованную сильной щелочью, прибавим немного сильной кислоты, то часть активных Н<sup>+</sup> ионов прибавленной кислоты соединится с диссоциированными анионами имевшейся кислоты и даст недиссоциированные молекулы кислоты; вследствие этого активная реакция от прибавленной кислоты почти не изменится. Если вместо кислоты к нашему буферному раствору прибавим немного сильной щелочи, то образуется соль слабой кислоты, и активная реакция снова почти не изменится.

В физической химии действие буферной смеси вышеуказанного типа доказывается выведением формул:

$$[H^+] = K \frac{(\text{кислота})^1}{(\text{соль})}$$

<sup>1</sup> Согласно так называемой теории активности, закономерные отношения между компонентами буферной смеси зависят не от концентрации ионов, а от их активности, а на активность ионов влияет вся совокупность ионов раствора, в том числе и ионы нейтральных солей. Поэтому в морской воде условия диссоциации карбонатов будут несколько иными, чем в пресной воде. Практически дело обстоит так, как будто константы диссоциации CO<sub>2</sub> в условиях морской воды имеют несколько большую величину, чем в пресной. Вводя так называемые «редуцированные» константы, можно пользоваться вышеприведенной формулой буферной смеси при любой солености.

т. е. концентрация водородных ионов зависит от отношения концентрации кислоты (кислота) к концентрации соли (соль) и от константы диссоциации кислоты  $K$ ; если отношение  $\frac{\text{(кислота)}}{\text{(соль)}}$  раствора близко к единице, то и концентрация водородных ионов, а следовательно, и рН почти не меняется и не зависит от небольшого прибавления кислоты или щелочи.

Из буферных смесей, применяемых в опытах, особенно удобны так называемые фосфатные смеси, например смесь однометаллического и трехметаллического фосфорнокислого натрия ( $\text{NaH}_2\text{PO}_4 + \text{Na}_3\text{PO}_4$ ); комбинируя в том или ином количественном отношении компоненты каждой смеси, можно получить достаточно устойчивые буферные смеси определенной рН. Так,

рН 4.49	получается из 10	частей	$\left. \begin{array}{l} + 0 \text{ части} \\ + 2 \text{ " } \\ + 3.50 \text{ " } \\ + 5 \text{ " } \end{array} \right\} \frac{1}{500} \text{mNa}_3\text{PO}_4$
рН 6.64	"	8	
рН 7.16	"	6.50	
рН 9.19	"	5	

#### 4. Начальные сведения о методах определения рН

Первое (качественное) определение производится обычной лакмусовой бумажкой. Для уточнения при явно кислой реакции на лакмус в исследуемую воду прибавляют 1% раствор метилоранжа. Этот индикатор дает красное окрашивание при  $\text{pH} < 3.1$  и желтое при  $\text{pH} > 4.4$ ; при явно щелочной реакции берут в качестве индикатора 1% раствор фенолфталеина, который не окрашивается при  $\text{pH} < 8.3$  и дает красную краску при  $\text{pH} > 8.5$ . Все это годится только для первой ориентировки.

Точные данные получают электрометрическим путем; при этом измеряется электродвижущая сила сложного гальванического элемента с двумя электродами и двумя жидкостями; одной из электродных жидкостей служит исследуемая жидкость, а другой — так называемый каломелевый электрод, характеризующийся постоянным, точно установленным потенциалом. Зная электродвижущую силу элемента, можно по определенным формулам вычислить и рН исследуемой жидкости. При этом употребляются два метода: водородный и хингидронный. При водородном методе одним из электродов элемента является платиновая чернь, насыщенная водородом и опущенная в исследуемую воду; вода и платиновая чернь насыщаются водородом, пропускаемым из аппарата Киппа. При хингидронном методе пропускания газообразного водорода не производится, а вместо него в испытуемую жидкость вносятся кристаллы хингидрона. И водородный и хингидронный методы очень точны, допускают вычисление рН с точностью до второго десятичного знака; однако при определении рН естественных вод электрометрическим методом требуется соблюдение ряда предосторожностей, весьма осложняющих применение методики при гидробиологических исследованиях.

Гораздо проще колориметрические способы определения рН, которые применимы и в полевых условиях. Здесь имеются два основных способа — способ Серенсена-Кларка и способ Михаэлиса.

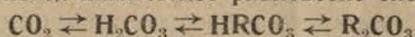
Способ Серенсена состоит в том, что подбирается ряд красок (до 12), каждая из которых меняет свою окраску (переходя из недиссоциированного состояния в диссоциированное) в пределах сравнительно узкого изменения рН. В общем они могут обслужить большой диапазон рН: от 1.5 до 12.1. Так, например, тимол-блау имеет красную

окраску при  $pH < 1.2$  и желтую при  $pH > 2.8$ ; бромфенол-блау — желтую при  $pH < 3$  и голубую при  $pH > 4.6$  и т. д. Такие индикаторы называются двуцветными. Индикатор приближается, с одной стороны, к определенным буферным растворам,  $pH$  которых известен в силу их приготовления, а с другой стороны, — к исследуемой жидкости; при совпадении окраски исследуемой жидкости с окраской какого-либо буферного раствора  $pH$  буферного раствора есть и  $pH$  исследуемой жидкости. Соленость буферной смеси имеет постоянную величину, а соленость исследуемой воды может меняться в широких пределах. Поэтому, согласно теории активности, условия диссоциации индикатора в двух сравниваемых растворах будет не вполне одинаковым. В связи с этим при определении  $pH$  необходимо вводить поправку на соленость.

При способе Михаэлиса буферные смеси не применяются; индикаторами служат вещества, как  $\alpha$ -динитрофенол и др., которые при разной степени диссоциации щелочного раствора, т. е. при разных  $pH$ , имеют разную интенсивность одной и той же окраски, а в недиссоциированном состоянии бесцветны. Имеющаяся в продаже готовая шкала таких отенков не годится для определения  $pH$  естественных вод, так как при прибавлении большого количества индикатора  $pH$  сдвигается в кислую сторону. Существует модификация этого метода, предложенная автором для определения  $pH$  морской и пресной воды.

Способ Джиллеса представляет собой видоизменение способа Михаэлиса с применением не одноцветного, а двуцветных индикаторов. Детальное изложение всей методики определения  $pH$  можно найти в ряде как русских, так и иностранных работ, главнейшие из которых приведены в указателе литературы.

### 5. Физико-химическое равновесие системы



Как в морских, так и в пресных водах мы имеем смесь растворенных  $CO_2$ , бикарбонатов и карбонатов; отношения между этими составными частями постоянно меняются как от содержания  $CO_2$  в воздухе над водой, так и от потребления (ассимиляции)  $CO_2$  водными растениями и выделения ее водными животными и растениями в процессе дыхания.

Абсолютно чистая вода, изолированная от воздуха, имеет нейтральную реакцию,  $pH$  которой при  $22^\circ = 7.0$ . Если же вода не изолирована от воздуха, то  $CO_2$  воздуха абсорбируется водой и частично превращается в молекулы  $H_2CO_3$ . Количество абсорбированной  $CO_2$  пропорционально давлению  $CO_2$  в воздухе и коэффициенту абсорбции; последний же зависит от температуры и  $S^0/_{00}$ : как при повышении температуры, так и при увеличении  $S^0/_{00}$  он уменьшается. Для чистой воды при  $15^\circ$  коэффициент абсорбции  $CO_2$  равен 1 (точнее 1.075), т. е. при этих условиях в чистой воде и в воздухе имеется одинаковое количество  $CO_2$ , именно  $3 \cdot 10^{-7}$  объемных процентов, или  $0.322 \text{ см}^3 CO_2$  на 1 л; в этих условиях  $pH$  воды = 5.67, т. е. мы имеем кислую реакцию, которая, как было указано выше, и является причиной быстрой смерти ряда водных организмов в дистиллированной воде.

При дальнейшем увеличении количества  $CO_2$  в воде кислотность воды увеличивается, но незначительно, а при более кислой реакции (около  $pH$  4.4) растворимость  $CO_2$  резко падает.

Между тем в воде сфагновых болот, которая по бедности своего солевого состава приближается к дистиллированной воде, мы имеем падение  $pH$  до 3.8 и соответствующее этому особое население. В помощь  $CO_2$  здесь приходит  $H_2SO_4$ , которая образуется в воде сфагновых болот благодаря спо-

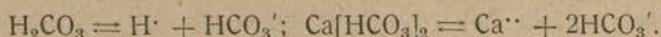
способности сфагнома поглощать катионы солей и обменивать их на водородные ионы.

В большинстве бассейнов мы имеем, однако, воду, содержащую не только свободную  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{CO}_3$ , но и ряд карбонатов, которые заключают в себе так называемую связанную углекислоту.

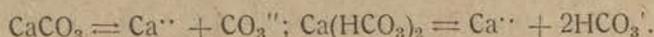
В общем количество связанной углекислоты в бассейнах колеблется от 1.6 до 100 мг и выше на 1 л. В этом отношении море приближается к пресным водам, богатым известью.

Комбинация свободной  $\text{CO}_2$  и карбонатов является, как мы видели выше, буферной смесью, препятствующей быстрому изменению pH как морских, так и основной массы пресных вод. Карбонатные соли представлены в растворе в виде бикарбонатов и карбонатов, особенно Ca и Mg.

При определенном pH мы имеем совершенно определенные комбинации  $\text{CO}_2$  карбонатов и бикарбонатов. Происходит это потому, что  $\text{H}_2\text{CO}_3$  имеет две константы диссоциации. Первая константа — диссоциация  $\text{H}_2\text{CO}_3$  на  $\text{HCO}_3'$  и  $\text{H}^+$ ; вторая, имеющая место только в щелочных растворах, это диссоциация  $\text{HCO}_3'$  на  $\text{CO}_3''$  и  $\text{H}^+$ . В водах, pH которых  $< 8.5$  (не окрашивающихся фенолфталеином), мы имеем в разных отношениях комбинации свободной  $\text{CO}_2(\text{H}_2\text{CO}_3)$  и ионы бикарбонатов согласно диссоциации:



В водах с  $\text{pH} > 8.5$  (окрашивающихся фенолфталеином), сильно щелочных, мы имеем комбинацию карбонатных и бикарбонатных ионов:



Существуют формулы, связывающие свободную  $\text{CO}_2$  с концентрацией водородных и бикарбонатных ионов; по этим формулам, зная pH воды (см. выше), можно вычислить количество в воде свободной  $\text{CO}_2$ .

Углекислота карбонатов равна тому количеству  $\text{CO}_2$ , которого не хватает в данной воде для того, чтобы карбонаты превратить в бикарбонаты; поэтому она носит название «недостающей  $\text{CO}_2$ ».

Растения, беря из воды свободную  $\text{CO}_2$  и  $\text{CO}_2$  бикарбонатов, подщелачивают воду; при  $\text{pH} = 8.37$  раствор состоит на 97.5% из одних бикарбонатов; количество  $\text{CO}_2$ , взятой растениями при pH выше 8.37 (бикарбонатного пункта) их бикарбонатов, и есть «недостающая  $\text{CO}_2$ ».

Вся система подвижного равновесия, о которой шла речь выше, наглядно может быть представлена следующим образом:  $\text{CO}_2$  газообразная в воздухе  $\rightleftharpoons \text{CO}_2$  растворенная в воде  $\rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3 \rightleftharpoons \text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 \rightleftharpoons \text{CaCO}_3$  растворенный в воде  $\rightleftharpoons \text{CaCO}_3$  осажденный на дне бассейна или листьях растений или взвешенный в воде.

## II. ДИАПАЗОН И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ pH В ПРИРОДНЫХ ВОДНЫХ БАСЕЙНАХ

При обилии карбонатов как в море, так и в пресной воде неудивительно что в природных бассейнах, говоря вообще, господствует щелочная реакция (pH около 8.1—8.4). pH поверхностных слоев в морях и океанах очень постоянен, колеблясь в пределах 8.1—8.3 или, самое большее, 7.95—8.35; крупные европейские и североамериканские озера также имеют pH = 8 и более 8; pH среднерусских рек летом больше 8 и т. д.

Имеется постепенное небольшое повышение pH по линии Норвежское море—Атлантический океан—Средиземное море—Черное море. С глубиной pH в морях и океанах понижается; особенно сильно понижение в Черном море, доходя до 7.25 на глубине 1000 м около Босфора, при pH на поверхности 8.34. Понижение pH с глубиной наблюдается и в пресноводных

бассейнах. С повышением концентрации бикарбонатов рН повышается сравнительно мало; поэтому при впадении рек, богатых бикарбонатами, в море несмотря на увеличение общей солености никакого резкого изменения рН не происходит. По разрезу Таганрог — Азовское море летом 1926 г.  $S^{\text{‰}}$  была последовательно 0.04—0.88—3.82—5.6, а рН соответственно оказался 8.31—8.32—8.26—8.31.

Однако при более детальном изучении обнаруживается целый ряд бассейнов с совершенно иными показателями рН. Прежде всего выделяются бурые, дистрофные, сфагновые озера и сфагновые болота; все они отличаются малым количеством зольных элементов, обилием гуминовых веществ и наличием минеральных кислот, особенно серной; рН в них бывает обычно  $< 5$ , в сфагновых болотах русских и норвежских рН = 4.0—4.5, спускаясь в центральной части болот до 3.4—3.8. Кроме этих кислых и вышеуказанных щелочных пресноводных бассейнов, имеется ряд бассейнов с водой более или менее нейтральной, с рН около 6.95—7.3. Поэтому все пресноводные бассейны мы можем в конце концов разделить на кислые полиионные с рН около 3.7—4.7, нейтральные мезоионные с рН около 6.95—7.3 и щелочные полиионные с рН = 7.8—8.8, но доходящим в период цветения до 9.5, почти до 10. Однако основными группами являются только две: воды нейтральнощелочные, иначе все бассейны с рН нормально  $> 6$  и воды торфяные с рН нормально  $> 5$ , где кроме  $\text{CO}_2$  подкисляющую роль играют гуминовые вещества и серная кислота.

Поскольку содержание  $\text{CO}_2$  в воздухе является более или менее постоянным, равно как и среднее количество карбонатов в воде, можно говорить об основной «нормальной» активной реакции водоема. Однако фактически количество  $\text{CO}_2$  в воде зависит не только от количества  $\text{CO}_2$  в атмосфере, но и от целого ряда биологических процессов, имеющих место в самом водоеме, да и основная соленость бассейнов все же меняется по сезонам.

Поэтому рН, особенно пресноводных водоемов, не остается постоянным, а испытывает суточные и годовые колебания и обнаруживает различия по вертикали. Диапазон колебаний в одном и том же бассейне может достигать до 2.6 единиц рН даже в течение одного дня. Поскольку эти колебания зависят преимущественно от жизнедеятельности организмов, мы остановимся на этом вопросе более подробно ниже, при рассмотрении влияния организмов на рН бассейна.

### III. ЗАВИСИМОСТЬ рН СРЕДЫ ОТ ОРГАНИЗМОВ И ЗАВИСИМОСТЬ ОРГАНИЗМОВ ОТ рН СРЕДЫ

#### 1. Влияние организмов на рН среды

Животные организмы, выделяя при дыхании  $\text{CO}_2$  в окружающую их воду, конечно, подкисляют ее. Поэтому неудивительно, что, например, морская вода в резервуарах плимутской лаборатории имеет всегда рН ниже, чем в море, именно рН = 7.6 против среднего в море 8.1; понятно также, что в норах рачка *Urogebia* рН падает до 7.22, при рН в окружающем море  $> 8$ . В том же направлении действует и  $\text{CO}_2$ , выделяющаяся при процессах гниения; гниющие водоросли могут понизить рН морской воды до 6.4; у дна водоемов рН меньше, чем на поверхности. Наоборот, процесс ассимиляции  $\text{CO}_2$  водными растениями ведут за собой повышение рН, подщелачивание окружающей их воды.

При цветении пресноводных бассейнов протококковыми и синезелеными водорослями рН воды бассейнов повышается до 9 и даже до 10; в зарослях *Elodea* рН при сильном освещении доходит до 10.4—10.6. В супралиторальных морских бассейнах, покрытых *Enteromorpha*, рН поднимается

до 9.1; в Вудс Голе средний pH морской воды = 8.0—8.2; у берегов среди водорослей pH поднимается до 8.3—8.4; в илу падает до 7.1; среди зарослей Ulva pH доходит до 9.7 и т. д.

Поскольку усвоение  $\text{CO}_2$  растениями и подщелачивание воды имеет место только днем, понятно, что pH должен иметь суточное изменение. На рис. 124, 1 представлены суточные колебания pH в небольшом прудике летом. Верхняя кривая показывает большие колебания pH от 6.4 до 10.1 в верхнем слое воды на глубине 5 см, pH придонного слоя на глубине всего 35—40 см почти не колеблется (6.28—6.67).

Имеется целый ряд наблюдений, показывающих, что растения, вызвавшие высокие pH, сами начинают страдать от этого повышения, например *Synura* и *Pandorina* при приближении к pH = 9. Причиной этого может быть выпадение ряда важных веществ, например Fe и Mg, в сильно щелочных растворах, изменение проницаемости оболочек у водорослей пр.

Поскольку в процессе фотосинтеза поглощается  $\text{CO}_2$ , а развитие растительного планктона зависит от дневного света, вполне понятно полное сходство, которое наблюдается между кривыми годового изменения pH и годового хода продолжительности солнечного освещения (рис. 124, 2).

В ряде случаев особенно наглядно выступает связь изменений pH не столько с освещением, сколько с температурой; наивысшие pH наблюдаются при наивысшей температуре.

Поскольку состав воды в водоемах, как мы видели, представляет собой буферный раствор, то как суточные, так и годовые колебания pH будут наименьшими в крупных водоемах с большими и постоянными запасами углекислых солей; при щелочном резерве  $A = 2.00$  растения (Ело-

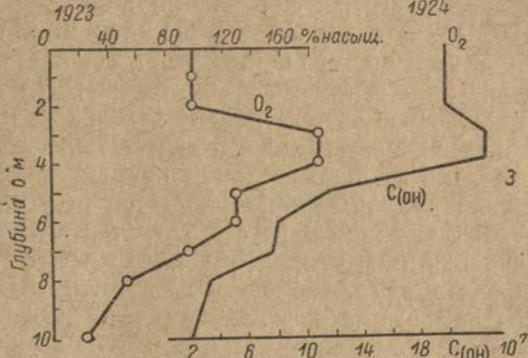
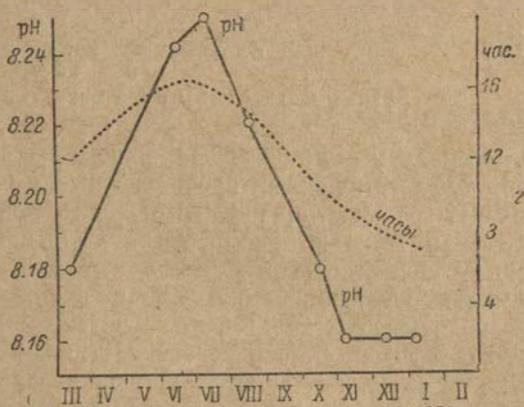
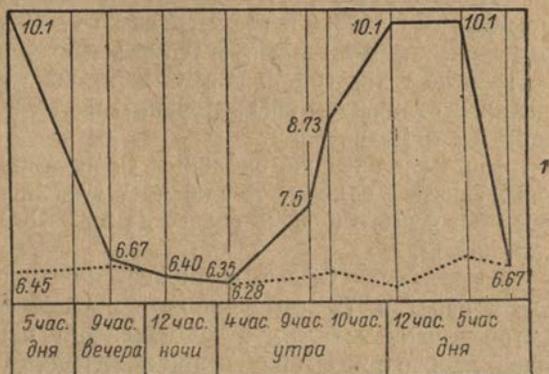


Рис. 124. Влияние фотосинтетических процессов в водоеме на pH.

1 — колебания pH в небольшом мелком пруде летом в течение суток на поверхности (сплошная линия) и у дна на глубине 36—40 см (точки); 2 — влияние продолжительности солнечного освещения (в часах) на величину pH в море; 3 — изменение с глубиной  $\text{C}(\text{OH})$  (концентрации гидроксильных ионов) и содержания  $\text{O}_2$  в море.

deа) не повышают рН более 9, напротив, при  $A = 0.4$  повышают до 10.

Наивысшее биологическое подщелачивание наблюдается в эвтрофных водоемах с средним и ниже среднего количеством солей, а не в дистрофных водоемах с мягкой водой, в которых фитопланктон развивается очень слабо из-за недостатка солей. В этих водоемах рН вообще мало зависит от населения и отличается сравнительным постоянством, приближаясь к нормальной реакции водоема.

Вследствие тех же буферных свойств воды рН опускается зимой в озерах, богатых солями, только до 7.1—7.3, а в озерах, бедных солями, до 6.3—6.5 и всего больше падает до 5.85—5.9 — в небольших прудах с мягкой водой.

Известно, что  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  являются антиподами. Где много  $\text{CO}_2$ , там мало  $\text{O}_2$ , и наоборот. Поэтому вполне понятными являются все те наблюдения, которые показывают, что ход изменений рН (тесно связанного с  $\text{CO}_2$ ), идет параллельно с ходом изменений количества  $\text{O}_2$ , например в распределении по глубинам (рис. 124, 3).

## 2. Влияние рН среды на организмы

### Прямое и косвенное действие рН

Поскольку реакция воды в данном бассейне зависит, как мы видели выше, от целого ряда факторов, совершенно необходимо при изучении влияния рН среды на организмы отличать прямое действие рН от косвенного, например действие  $\text{H}^+$  отличать от действия  $\text{CO}_2$ , от действия растворенных солей, состав которых может измениться при изменении рН, и т. д. Так, при изучении влияния рН на фототаксис рачка *Chydorus* оказалось, что на изменение знака фототаксиса влияет не определенная величина рН, а только совершенно определенное количество свободной  $\text{CO}_2$ . Имея растворы с различным количеством бикарбонатов, удалось пропусканием  $\text{CO}_2$  вызвать изменение фототаксиса при различных рН (от 5 до 7.9). Однако концентрация свободной  $\text{CO}_2$  во всех этих случаях оказалась одинаковой. В качестве другого примера могут быть приведены наблюдения Е. Е. Успенского над железом как фактором распределения водорослей, прежде господствовало убеждение, что *Cladophora* и другие водоросли живут только в щелочной среде, являясь известковолюбивыми организмами; однако опыты и некоторые наблюдения в природе показали, что основным условием процветания *Cladophora* является отсутствие больших количеств Fe; что же касается реакции среды как таковой, то при небольшом количестве Fe *Cladophora* может жить и в более кислых растворах, но в условиях средней полосы Европейской части СССР обычно малым количеством железа обладают только воды с повышенным рН, когда вообще происходит сильное выпадение Fe в виде  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ .

В ряде работ, вышедших около 1930 г., настойчиво указывается на то, что одинаковые рН среды могут получиться от совершенно разных агентов, например от введения  $\text{HCl}$  и от  $\text{CO}_2$ . Существует взгляд, что  $\text{CO}_2$  и  $\text{NH}_3$  легко проникают в живую клетку, а  $\text{H}^+$  и  $\text{OH}^-$  не проникают, а, соединяясь с биocolлоидами, изменяют их физико-химические свойства. Действительно, в опытных условиях животные выдерживают гораздо более широкие колебания рН среды, полученные путем подкисления  $\text{HCl}$ , чем при подкислении углекислотой.

По опытам над 70 видами черноморских инфузорий в воде с рН, равным 5.20 (минимальный рН, который может быть получен при насыщении черноморской воды углекислотой), различные виды инфузорий погибали

в сроки от 40 секунд до 6 дней; при изменении рН той же черноморской воды с помощью HCl и NaOH те же животные выдерживали колебания водородных ионов в пределах рН, равных 3.20—10.

Опыты с подкислением морской воды при помощи HCl при изучении фототропизма веслоногих рачков привели к выводу, что последние мало чувствительны к слабым изменениям рН; но другие авторы, наблюдавшие роль изменения рН в опытных условиях под влиянием CO<sub>2</sub> и в живой природе, где изменения рН обязаны в основе тоже CO<sub>2</sub>, утверждают обратное.

### Распределение организмов по водоемам с различными рН и терминология отношений организмов к рН

Мы видели ниже, что все пресноводные бассейны по рН их воды можно разделить на две основных группы — кислые и нейтрально-щелочные, с  $\text{pH} < 5$  и  $\text{pH} > 5$ . Совершенно таким же образом и вся основная масса пресноводных гидробионтов по своему распределению и образу жизни распадается на две группы. Первая группа — это организмы, которые встречаются преимущественно только в нейтрально-щелочных водоемах; они живут при диапазоне рН от 5 до 10, точнее от  $\text{pH} = 4.5—5.0$  до  $\text{pH} = 9.5—10.5$ ; эти организмы можно назвать стеноионными, поскольку они выдерживают только нейтральнощелочные воды. Сюда относится главнейшая масса пресноводных организмов, например: инфузория *Colpodium campyllum* имеет границы рН 4.5—9; коловратки *Brachionus urceolaris* 4.5—11, *Synchaeta pectinata* 4.7—9.2; *Anuraea aculeata* 5.0—9.5; ряд планарий 4.9—9.2; ракообразные: *Chydorus sphaericus* 4.5—10.0, *Daphnia longispina* угнетается при  $\text{pH} = 5.3$ . К этой же группе относятся, вероятно, и все морские организмы, их предел жизни колеблется в границах рН от 6 до 8.75 (или 7.8—8.3).

Противоположной группой являются эвриионные организмы, которые могут жить и в более кислых водах, например *Cyclops languidus*, *Chydorus ovalis* и др. Целый ряд видов, однако, совершенно не встречается в нейтрально-щелочных водоемах, как, например, ряд бесцветных жгутиковых — *Cartesia obtusa*, *Astasia* и др., из простейших — *Hyalosphaeppia*, ряд коловраток, как *Elosa worallii*. Они живут в центральной части сфагновых болот при  $\text{pH} = 3.8$ ; эти организмы приходится выделить уже в специальную группу полигидрогенионных организмов.

Гидробионты, относящиеся к вышеуказанным группам стеноионных, эвриионных и полигидрогенионных организмов, обычно погибают, если их поместить в воду хотя бы и природного бассейна, но с рН, чуждым их обычному местопребыванию.

Это обстоятельство заслуживает величайшего внимания, ибо когда появились первые работы по этому поводу (С. Н. Скадовский, 1922/23), казалось совершенно невероятным, чтобы пресноводный организм умирал при переносе его из одного пресноводного бассейна в другой, тоже пресноводный, т. е. чтобы для него второй пресноводный бассейн был столь же ядовитым, как, например, морской. Однако в настоящее время установлено совершенно точно, что многие ракообразные и ряд коловраток, взятые из нормальных нейтральных и щелочных природных бассейнов, быстро гибнут в воде выпуклых сфагновых болот.

В воде с  $\text{pH} = 3$  через несколько часов погибают *Daphnia pulex*, *D. longispina*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia laticaudata*, *Cyclops insignis*, *Lumbriculus variegatus* и др. Пресноводные брюхоногие моллюски живут

нормально в бассейнах с  $\text{pH} = 7-8$ . Пределы  $\text{pH}$ , выносимые моллюсками с прозрачными раковинами, гораздо шире, чем у моллюсков с непрозрачными известковыми раковинами. Последние едва представлены или совсем отсутствуют в водах с  $\text{pH} < 6$ . Все эти организмы совершенно не выдерживают пребывания в воде с  $\text{pH}$  таких величин, которые выходят за пределы интервала  $\text{pH} = 4.5-10.5$ .

Однако опытным путем удалось выяснить, что имеются и такие организмы, которые выносят колебания  $\text{pH}$ , далеко выходящие за пределы нормальных колебаний в естественных бассейнах. К таким необычно эврионным (ультраэврионным) организмам относятся личинки некоторых хирономид и стрекоз с толстыми хитиновыми покровами. Так, личинки *Chironomus* группы *plumosus* легко выдерживают  $\text{pH} = 2-3$  и только через несколько часов погибают при  $\text{pH} = 1$ ; щелочные пределы они выносят до  $\text{pH} = 12$ .

Итак, мы получили пока четыре группы гидробионтов по их отношению к  $\text{pH}$  среды; стеноионные, эврионные, полигидрогенионные и ультраэврионные; наиболее существенна грань между стено- и эврионными организмами, проходящая в области  $\text{pH}$  около 5.

Крайне интересно, что эта граница  $\text{pH} = 5$  является не только границей в области распределения гидробионтов, но и в ряде других областей, а следовательно, имеет целый ряд причин для своего обоснования. Так, в кислых растворах с  $\text{pH}$  ниже 4.6—4.8 яйца ежа *Arbacia* гибнут через 10 минут, и деления не происходит. Рост тканей в культурах при  $\text{pH}$  ниже 4.9 нарушается; вне пределов  $\text{pH} = 5-10$  происходит гемолиз эритроцитов быка и т. д.

Необходимо далее отметить, что в пределах отдельных групп быть может каждый вид и даже раса имеют свой диапазон  $\text{pH}$ . Так, если мы расположим коловраток в ряд, начиная с менее чувствительных к  $\text{H}^+$  и затем все более и более чувствительных, то получим такой порядок: *Polyarthra platyptera* var. *minor* > *Anuraea aculeata* var. *cochlearis* < *Synchaeta pectinata* < *Polyarthra platyptera* typ. < *Anuraea aculeata* typ. < *Triarthra longiseta*.

Если же расположим их по чувствительности к  $\text{OH}^-$ , тоже начиная с менее чувствительных, то получим, за немногими перемещениями, тот же ряд коловраток, но только написанный с обратного конца (зеркальное отображение): *Triarthra longiseta* < *Anuraea aculeata* typ. < *Polyarthra platyptera* typ. и т. д.

Для выяснения вопроса о том, насколько организмы действительно тесно связаны с  $\text{pH}$  среды, крайне интересны наблюдения над близкими видами одного рода, живущими в более кислых и более нейтральных условиях, иначе говоря, над кислыми и нейтральными видами одного рода; такие пары представляют собой, например: *Chydorus sphaericus* (нейтральный) и *Ch. ovalis* (кислый) или *Cyclops languidus* (кислый) и *C. vernalis* (нейтральный).

При сравнительном изучении этих двух *Chydorus* оказалось, например, что оба они имеют два максимума размножения — один в кислой среде, другой в щелочной. Для обоих видов пределы  $\text{pH}$  в кислой среде и соответственно в щелочной одинаковы. Однако для «нейтрального» *Chydorus sphaericus* максимум размножения в кислой среде значительно выше максимума в щелочной, а у «кислого» *Chydorus ovalis* эти максимумы обратны. Такое различное отношение к определенным величинам  $\text{pH}$  наблюдается не только у соседних видов одного рода, но и у экземпляров одного вида, только взятых из различных бассейнов. Так, *Synchaeta pectinata*, типичная форма нейтральных водоемов, по опытным данным, выдерживает  $\text{pH}$  в пределах 4.7—9.4; однако в торфяных карьерах *S. pectinata* живет при  $\text{pH} = 4.6$ . Очень часто особи одного и того же вида, живущие в системе даже со-

общающихся озер, но с разными рН, отличаются морфологическими признаками, заметными и невооруженным глазом. Так, *Vosmina coregoni cisterciensis* Черного озера близ Калинина, с рН = 6, значительно меньше экземпляров соседнего озера Прилука с нейтральной водой. Дальнейшие работы должны решить, имеем ли мы здесь дело с фенотипической изменчивостью или с экологическими биотипами.

Необходимо еще помнить, что летальные, предельные смертельные границы рН для определенного организма могут сильно отличаться от оптимальных, например для *Brachionus urceolaris* оптимальные пределы рН = 7.6—10, а предельные 4.5—11. Для *Anuraea aculeata* размах оптимальных пределов рН—3.3 единицы, а предельных 6.8.

Другие области воздействия рН на организмы

Распределение организмов в пределах одного бассейна. Мы изложили выше в основных чертах вопросы распределения гидробионтов по водоемам с различными рН и те пределы рН, которые кладут границы существованию организмов. Однако необходимо помнить, что в каждом отдельном бассейне, независимо от его принадлежности к группе кислых или нейтрально-щелочных водоемов, имеются свои определенные различия и колебания в величине рН как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении. Эти различия, конечно, не могут не влиять на распределение организмов в данном бассейне.

У западных берегов Атлантического океана были сделаны наблюдения, показывающие, что распределение беспозвоночных тесно связано с распределением рН у берегов на разных грунтах и среди разных зарослей. В общем рН колебалось там от 7.4 и ниже и до 9. Имеются данные, показывающие, что *Fucus* нормально живет и размножается в условиях рН = 8.6; обычно он не живет вместе с *Ulva*, которая выдерживает рН = 9.4; *Ceramium rubrum* при переносе в эту воду (рН = 9.4) умирает через 2.5 часа.

Крайне наглядна зависимость распределения организмов от рН воды в сфагновых болотах. В Луцинском болоте Московской области летом можно отличить три более или менее концентрических зоны, которые разнятся между собой температурой, соленостью, активной реакцией, содержанием органических веществ и населением (табл. 21).

Таблица 21

Зоны	I (наружная)	II (средняя)	III (внутренняя)
Средняя температура на поверхности . . . . .	22.2°	26.0°	21.6°
Минимум — максимум температура (на глубине и на поверхности) . . . . .	19.0—24.0°	21.0—27.3°	18.5—23.0°
Электропроводность . . . . .	$0.295 \cdot 10^{-4}$	$0.518—0.599 \cdot 10^{-4}$	$1.02 \cdot 10^{-4}$
Активная реакция (рН) . . . . .	6.05—6.50	4.38—4.50	3.7—3.8
Окисляемость (количество мг O <sub>2</sub> на 1000 см <sup>3</sup> ) . . . . .	33.93 мг	62.94 мг	133.4 мг

Ввиду весьма значительного различия в активной реакции этих трех зон (табл. 21) разницу в их населении в основе приходится отнести именно на счет этой реакции.

Все микроскопическое водное население болота оказалось состоящим из 93 видов, в том числе из 24 видов и варнететов жгутиковых, из 28 ин-

фузорий и корненожек, из 34 коловраток и 7 ракообразных; в первой зоне имеется 38 видов, во второй — 40 видов, а в третьей — 35; общих между

I и II оказалось 10; общих между III и II — 9, а между III и I только 6, в том числе два вида ракообразных: *Cyclops languidus* и *Chydorus ovalis*; эти же два организма оказались единственными общими для всех трех зон. Таким образом, большая самостоятельность каждой зоны вполне очевидна.

Первая зона, состоящая из ряда луж, дно которых покрыто мхом, включает обычный биоценоз, свойственный неглубоким и небольшим бассейнам; типичны для него: обилие *Trachelomonas* — 6 видов, масса *Eudorina elegans*, а из коловраток — масса *Ascomorpha escaudis* и *Taphrocampa selenura*; эта зона находится снаружи от круга берез.

Вторая зона, между кругом берез и третьей зоной болота, покрытой соснами, представляет широкие полосы воды глубиной до 70 см, поросшие камышом и заполненные мертвым мхом. Для этой зоны характерна изжугутиковых *Trachelomonas volvoscina*, в других зонах не живущая. Что касается простейших, то по количеству видов (6) их здесь почти ровно вдвое меньше, чем в первой зоне (11) и в третьей (13), при чем характерно массовое развитие *Arcella vulgaris* и *Nuclearia*, не встре-

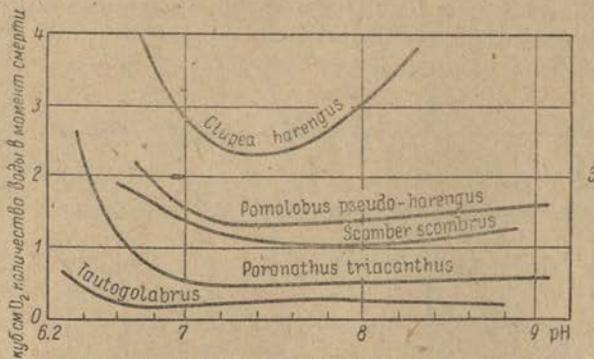
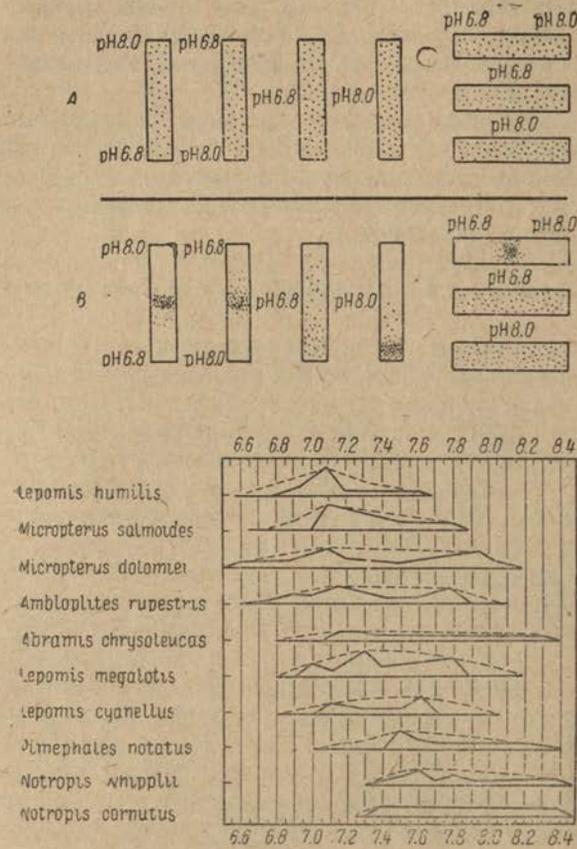


Рис. 125.

1 — распределение инфузорий *Spirostomum* в зависимости от pH среды (А — в темноте, В — на свету); 2 — распределение рыб в зависимости от pH; 3 — степень использования растворенного  $O_2$  морскими рыбами при разных pH морской воды.

чающихся в остальных зонах, а также наличие ряда других видов. Для многих коловраток типично нахождение как самок, так и самцов; известно, что последние встречаются у коловраток в общем весьма редко.

Ракообразных здесь сравнительно много, и только в этой зоне живут (и притом в массовом количестве) *Cyclops viridis*, *Scapholeberis microcephala*, *Simocephalus serrulatus* и *Polyphemus pediculus*.

Третья зона, внутренняя, наиболее типичная, является самым высоким местом всего болота. Вода встречается лишь в виде луж, целиком высыхающих в сухую погоду. Здесь царство бесцветных жгутиковых, как *Cartesia obtusa*, живущая массами, *Astasia*, *Chilomonas* и др. Из корненожек типичен род *Hyalosphenia*, найденный только здесь, причем *H. papilio* населяет эту зону в большем количестве. Коловратки дают много экземпляров *Elosa worallii*, *Monostyla lunaris* и др. Для ракообразных эта зона, очевидно, неблагоприятна: здесь живут, и притом в небольшом количестве, только *Cyclops languidus* и *Chydopus ovalis*, общие всем трем зонам.

В других бассейнах не может оказаться без влияния на распределение и миграцию организмов суточное колебание рН, которое в небольших и неглубоких водоемах, как мы видели, может достигать громадного размаха.

В опытных условиях, например при культуре сенных растворов в сосудах иенского стекла, которое не выщелачивается водой, население оказывается различным, смотря по тому, будем ли мы подщелачивать воду или нет. В воде, не подщелоченной, почти нейтральной, население очень бедно; оно состоит почти только из жгутиковых, с добавлением *Halteria* и *Pleurogona*. Население подщелоченных сосудов гораздо богаче, с господством инфузорий из *Hypotricha* и *Peritricha*.

**Гидроионотаксис.** Целый ряд фактов с несомненностью доказывает наличие гидроионотаксиса (гидроионотропизма), т. е. принудительной, как при всяком таксисе, ориентировки организмов, в данном случае под влиянием рН. На рис. 125, 1 изображено распределение инфузорий *Spirostomum* в стеклянных трубках с рН = 6.8 внизу и 8.0 наверху и обратно, в начале опыта и через 1 час; в конце концов все *Spirostomum* собрались в области рН = 7.4. На рис. 125, 2 показано подобное же распределение ряда рыб; у рыб область распределения шире, но наличие принудительной ориентировки тоже несомненно.

**Влияние рН на процессы размножения, дыхания, питания, регенерации и пр.** Можно считать установленным, что рН среды прямо или косвенно влияет не только на распределение организмов, но вообще на все стороны жизни гидробионтов, начиная с самых первых моментов развития организма. Приведем ряд наиболее ярких примеров. *Cladophora* при падении рН ниже 7.2—7.4 прекращает вегетативное размножение и образует зооспоры.

Оптимальные значения рН, при которых происходит наиболее интенсивное развитие, весьма различны для различных водорослей. Влияние рН среды сказывается на развитии не только растений, но и животных. Уже давно было известно, что яйца морских ежей не развиваются вообще до стадии плутуса в очень кислых и очень щелочных растворах. При более детальных исследованиях обнаружилось, что оплодотворение совсем не происходит в пределах рН = 4.8—6.2, хотя способность к оплодотворению и сохраняется; окончательно яйца гибнут при рН более кислых, именно равных 4.6—4.8; в пределах 6.8—9.8 яйца оплодотворяются почти на 100%, причем в пределах 6.8—7.4 имеет место массовая полиспермия. При рН = 9.6—10 наступают повреждения оболочек, и при рН = 10.2 оплодотворение снова, как и в кислой среде (рН = 4.8—6.2), не происходит.

Опыты по искусственному партеногенезу, например морских ежей, удаются только при определенной величине рН; от той же величины зависит и удача различного рода скрещиваний. Партеногенетическое развитие яиц морских ежей, успешно происходившее в воде из Атлантического океана, не удалось в несколько более кислой воде из Тихого океана. *Artemia*

salina за 13 месяцев опытного содержания в соленом растворе при  $pH = 7.4$  дала двенадцать поколений; в более же щелочных растворах ( $pH = 7.48-8.24$ ), при всех прочих равных условиях, развивалась крайне медленно и дала за тот же период времени только два поколения, причем второе поколение жило 5.5 месяцев и вымерло, не отложив яиц.

Под влиянием  $pH$  находится еще целый ряд других основных процессов, которые связывают организм с окружающей его средой. Так, проникновение газов и солей из окружающей среды в водные организмы и вообще проницаемость органических оболочек оказались в полной зависимости от  $pH$  среды:  $CO_2$  и  $H_2S$  проникают в клетки *Valonia* только при  $pH < 6$ , при  $pH = 8-10$  проницаемость этих газов приближается к нулю. Опытами над *Laminaria* доказано, что  $OH^-$  ионы увеличивают проницаемость электролитов, а  $H^+$  ионы, пока водоросль жива, понижают эту проницаемость.

Известно, что у наземных организмов  $pH$  дыхательных центров является регулятором дыхания. Для водных организмов нет еще достаточного количества данных; однако установлено, например, что для ряда *Cladocera* дыхание (как и размножение) понижено вблизи нейтральной реакции и повышено в условиях более кислой или более щелочной среды. Предельные минимальные количества  $O_2$  для разных рыб при различных  $pH$  оказались очень различными (рис. 125, 3).

Фагоцитоз пресноводных сувоек тоже зависит от  $pH$  среды. Как в более кислой, так и в более щелочной среде фагоцитоз этих инфузорий ослабляется и затем прекращается, хотя сами сувойки остаются живыми. Для нормального фагоцитоза необходима более нейтральная реакция. Замечательно, что, наблюдая за изменением фагоцитоза (образование мелких вакуолей и осадка туши на ресничках), можно уловить разницу между раствором кислоты в восемь и десять стотысячных нормального, что трудно сделать обычными химическими приемами; биологический анализ оказывается здесь не хуже химического.

Движение мерцательных ресниц на жабрах мидий останавливается при  $pH = 6.0$  и возобновляется обычно уже при 6.7. В слабо подкисленной воде ( $0.1 \text{ см}^3$  п  $HCl$  на  $100 \text{ см}^3$  морской воды) останавливаются рост и регенерация гидроида *Tubularia*.

### 3. Сравнение $pH$ внутренней среды организмов с $pH$ окружающей их внешней среды

Хотя по этому вопросу мы не имеем еще достаточно данных, однако приходится думать, что у всех пресноводных и морских организмов  $pH$  крови колеблется очень мало, в пределах  $pH = 7.2-7.8$ , т. е. их кровь является менее щелочной, чем морская вода с ее  $pH = 8.1-8.2$ . Наблюдения были сделаны над морскими звездами, червями, моллюсками, ракообразными, рыбами и лягушками. Вспомним, что у всех морских беспозвоночных соленость крови равна солености окружающей среды и изменяется вместе с ней; параллельной зависимости между  $pH$  крови морских беспозвоночных и  $pH$  морской воды не наблюдается.

## IV. ОБ ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНОМ ПОТЕНЦИАЛЕ

Около 20—25 лет тому назад в биологию были внесены новые представления об окислительно-восстановительных процессах, имеющие огромное значение для решения ряда основных биологических проблем.

Окислительно-восстановительные реакции лежат в основе энергетики организмов. С современной физико-химической точки зрения окислением

называется не только присоединение к реагирующим молекулам кислорода, но и отнятие водорода (дегидрирование) и вообще любой процесс, сопровождающийся отнятием электронов.  $Fe^{+3}$ -ионы представляют собой окисленную форму по сравнению с  $Fe^{+2}$ -ионами;  $H_2$  — газообразный водород — восстановленную форму относительно  $H^+$  или  $O_2$  (молекулярный кислород) — окисленную форму относительно  $OH^-$  ( $OH^-$ -ионы). Чем больше отношение  $\frac{\text{окислители}}{\text{восстановители}}$  или  $\frac{Ox}{Red}$  в данном растворе, тем выше так называемый окислительно-восстановительный потенциал системы. Этот потенциал может быть измерен путем применения индифферентного (например платинового) электрода.

Исходя из общей теории электрохимических потенциалов, окислительно-восстановительный потенциал  $Eh$  равен  $E = K \log \left( \frac{Ox}{Red} \right) + C$ , где  $C$  — постоянная величина, характеризующая каждую  $Ox/Red$  — систему в отдельности; она имеет величину, соответствующую условию, когда  $(Ox) = (Red)$ , т. е. когда весь первый член в правой части уравнения равен нулю.  $Eh$  выражается в милливольтгах.

Существует и другой способ выражать окислительно-восстановительный  $P. D.$  За исходную величину берется  $P. D.$  водородного электрода при давлении водорода, равном атмосферному. В природе обычно имеют место среды, менее восстановленные, т. е.  $pH_2$ , или давление водорода, меньше 1. По аналогии с тем способом выражения, который установлен для выражения активной реакции в виде показателя степени концентрации  $H^+$ -ионов с обратным знаком  $rH = \log pH_2$ . Для кислородного электрода это условное давление водорода будет равно  $10^{-41}$  или  $rH = 41$ .

В воде морских и пресных водоемов, при более или менее значительном содержании кислорода  $Eh$  воды имеет положительное значение ( $+0.30$  —  $-0.35 V$ ), а  $rH$  воды обычно около 30. В придонных слоях воды и в иловых отложениях озер, где содержание  $O_2$  резко падает, потенциал становится отрицательным,  $rH$  может быть ниже и нередко падает до  $10^{-12}$  и ниже. В илах, где наблюдается сероводородное брожение и кислород отсутствует полностью,  $rH$  илов доходит до 7—8. То же наблюдается и в сточных жидкостях, в некоторых отстойниках.

Таким образом, переход от аэробных условий водной среды имеет целый ряд градаций. Изменения окислительно-восстановительного потенциала иловой среды резко влияют на биохимические процессы, изменения характера обмена иловых микроорганизмов. То же относится и к различным животным — представителям инфауны илов; так, например, личинки хирономид с падением редоксипотенциала внешней среды, и в связи с изменением общего физиологического состояния изменяют знак фототаксиса и из отрицательно-фототаксических становятся положительными-фототаксическими, передвигаясь в самые поверхностные слои ила.

Изучение окислительно-восстановительного потенциала иловых отложений представляет исключительный интерес как с точки зрения выяснения закономерностей биохимического превращения органических веществ, так и с точки зрения выяснения эколого-физиологических особенностей ряда представителей донной фауны.

## ГЛАВА ВОСЬМАЯ

### ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВОДНЫМИ ОРГАНИЗМАМИ И ТЕМПЕРАТУРОЙ БАССЕЙНА

#### I. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ ПО БАССЕЙНАМ В СВЯЗИ С ТЕМПЕРАТУРОЙ

Если соленость играет решающую роль в распределении животных и растений по двум основным группам бассейнов — морским и пресноводным, — то внутри этих групп решающую роль в распределении организмов играет температура воды.

Лёб считает температуру вообще могущественнейшим из всех внешних факторов.

В зависимости от температуры воды мирового океана делятся на три основных группы: холодные, умеренные и тропические, с соответствующими им гидробионтами; то же основное деление применяется и к озерам: холодные, умеренные и теплые озера.

#### 1. Общий диапазон температуры в водных бассейнах

Общий температурный диапазон для морских и пресноводных организмов сравнительно очень велик. Поскольку соленость понижает точку замерзания воды, известны организмы, живущие при температуре воды в  $-7.75^{\circ}$ ; с другой стороны, известны синезеленые водоросли, живущие в воде горячих источников при температуре  $+85^{\circ}$  и даже  $+93^{\circ}$ . Эти данные определяют весь температурный диапазон гидробионтов в  $100.75^{\circ}$ . От воздушного диапазона, который принимается в  $125^{\circ}$ , водный диапазон отличается, во-первых, своей меньшей величиной, а затем, — и это главное, — иным местом своего положения в тепловом спектре, — температура жидкой воды, населенной организмами, не падает ниже  $-7.75^{\circ}$ . Такая температура была найдена в озере Балпаш в Акмолинской области Казахстана (С. А. Зернов и О. И. Шмальгаузен, 1944). Между тем на суше очень многие организмы выносят падение температуры до  $-69.8^{\circ}$ , например у Верхоянска; зато верхний температурный предел в воде  $+93^{\circ}$  выше наземного, который равен  $52^{\circ}$  и  $53^{\circ}$  в пустынях Индии и Колорадо. Годовое колебание температуры в пресноводных бассейнах и особенно в морях незначительно по сравнению, например, с годовым колебанием температуры воздуха у того же Верхоянска, которое определяется в  $101.3^{\circ}$  ( $-69.8^{\circ}$  и  $+31.5^{\circ}$ ); о них мы будем говорить ниже.

Однако, если принять во внимание не только самую низкую температуру, при которой вода в природе остается жидкой и водные организмы сохраняют способность к активным движениям, но и способность водных организмов сохранить жизнь в замерзшем состоянии, то температурный диапазон гидробионтов расширится и притом в сторону низких температур.

Существуют указания, что морские водоросли *Bangia*, *Porphyra*, *Enteromorpha* и северный *Fucus* выдерживают охлаждение до  $-18^{\circ}$  и  $-20^{\circ}$ ;

старая *Laminaria saccharina* до  $-16.8^{\circ}$ ; особенно сильному охлаждению подвергаются северные водоросли зимой при отливе.

Ряд авторов сообщает, что вмерзшие в лед рыбы выдерживают охлаждение до  $-15^{\circ}$ ; вместе со льдом они легко ломаются на куски, но подвергнутые медленному оттаиванию оживают и плавают. Так же замерзают и лягушки, причем внутренняя температура их тела падает до  $-2.5^{\circ}$ ; охлаждение до  $-12^{\circ}$  и даже до  $-28^{\circ}$  их не убивает. Такое замораживание и оттаивание выдерживают и многие другие водные организмы — насекомые, ракообразные, черви и другие, — но в большинстве случаев еще не решен окончательно вопрос, насколько понижается в действительности при этом замораживании внутренняя температура тела всех этих организмов.

Коловратки выносят охлаждение до  $-60^{\circ}$ , погибая при  $-80-90^{\circ}$ ; однако высушенные вместе со мхом они, а также круглые черви и тихоходки целыми днями выдерживают температуру в  $-192^{\circ}$  и даже ниже. Некоторые бактерии, как известно, переносят охлаждение даже до  $-200^{\circ}$ .

Основным источником тепла, нагревающим мировой океан и пресные воды, является солнце. Роль других источников (звезд, внутренней теплоты земли и пр.) совершенно незначительна. Но тепловая энергия солнца поступает в воду в значительно ослабленной степени. Часть ее поглощает воздух, часть отражается от поверхности воды, часть уходит на испарение с поверхности, и только оставшаяся энергия поступает в верхние слои воды, их нагревает, но в более глубокие слои эта энергия не проникает. Как в силу этого обстоятельства, так и по ряду других причин температура глубоких слоев мирового океана ниже 1 000 м и нижних слоев воды в более глубоких озерах, кроме тропических, равна  $5-4^{\circ}$  и ниже.

## 2. Морские воды

### Температурный диапазон морских вод

Весь диапазон температуры для морских вод можно определить приблизительно в  $39^{\circ}$ , исходя из минимума  $-3.3^{\circ}$  у восточного берега северной Америки к востоку от полуострова Новая Шотландия и нагревания воды в Персидском заливе в августе до  $35.6^{\circ}$ . Вода в приморских соленых озерах у нас на юге нагревается еще более, до  $45^{\circ}$ , а вероятно и выше.

Распределение температуры по поверхности мирового океана изображено на прилагаемой карте (рис. 126). Мы видим, насколько значительные площади океана нагреты летом до  $20^{\circ}$  и выше и насколько меньшие пространства охлаждены до  $5^{\circ}$  и ниже. Средняя температура на поверхности мирового океана равна  $17.4^{\circ}$ , т. е. на  $3^{\circ}$  выше средней годовой температуры нижних слоев атмосферы ( $14.4^{\circ}$ ).

Годовые колебания воды в открытых океанах очень незначительны в тропиках и в полярных областях, колеблясь и здесь и там в пределах  $2-3^{\circ}$ ; наибольшие колебания в северном полушарии имеются в широтах  $40-50^{\circ}$ ; а в южном — в широтах  $30-40^{\circ}$ ; колебание в первом случае достигает  $10.2^{\circ}$ , во втором — только  $5.1^{\circ}$ . Годовые колебания температуры в краевых морях более значительны; так, в Балтийском они доходят до  $17^{\circ}$ , в Черном по средним данным — до  $25.5^{\circ}$ , в Желтом море — до  $27^{\circ}$ . Годовым колебаниям подвержены только верхние слои моря, обычно не глубже 200 м.

Глубже температура остается постоянной, причем с увеличением глубины она все падает — до  $4-2^{\circ}$  и ниже (рис. 127); только в приполярных условиях — в Арктике и Антарктике — температура с глубиной увеличивается, и поверхностные отрицательные температуры (немного ниже нуля) сменяются глубинными положительными (немного выше нуля).

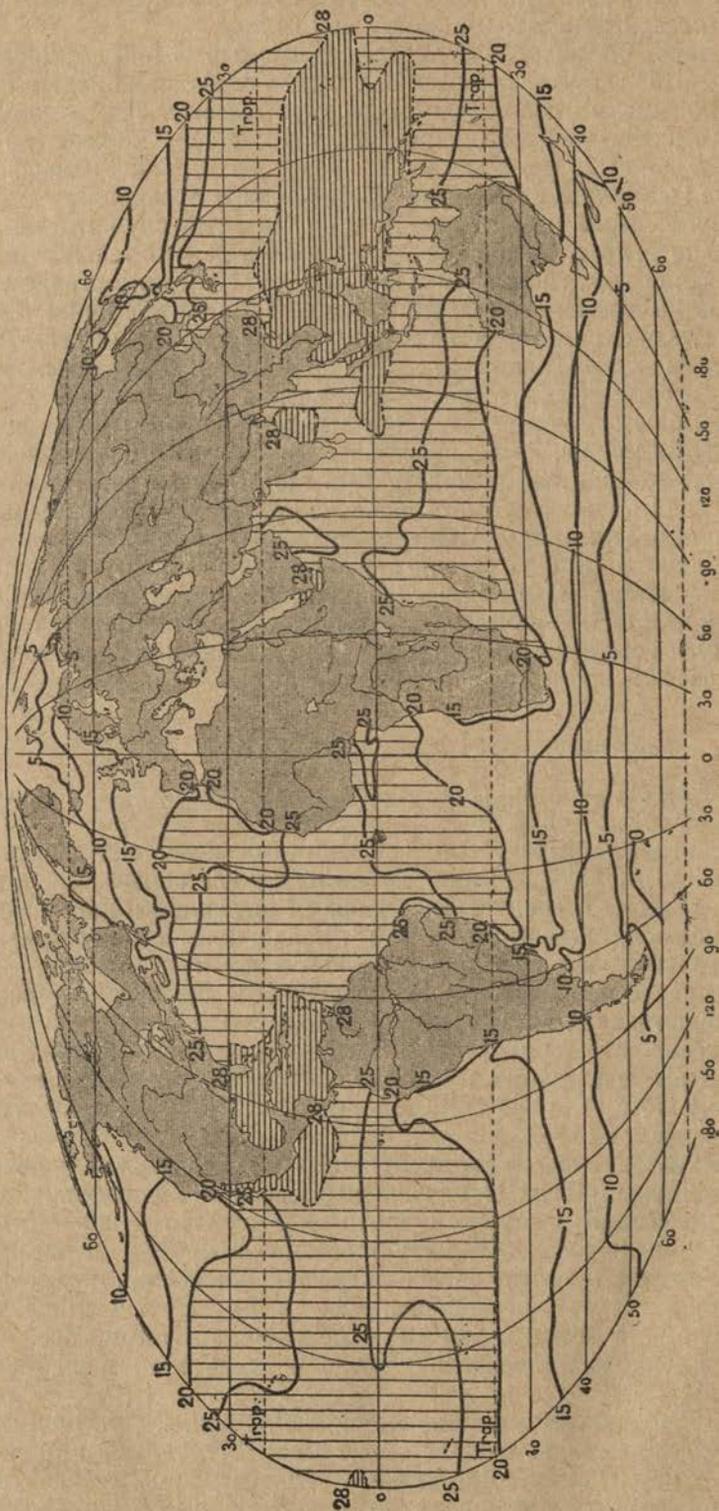


Рис. 126. Распределение температуры по поверхности мирового океана (изотермы для августа).

Средняя температура глубин мирового океана представляется в следующем виде:

	Глубина		Температура
	в м	в морск. саж.	
	183	100	15.95°
	365	200	10.05°
	914	500	4.50°
	1829	1000	2.50°
	2743	1500	1.83°
	4023	2200	1.78°

Нижеследующие примеры показывают фактическое распределение температур по вертикали в тропических условиях, в арктических и в сильно прогретом Средиземном море; а также в ряде морей Союза (табл. 22 и 23).

Таблица 22

Глубины (в м)	Станции в:							
	0	100	150	200	600	1000	1500	2000
Гвинейском течении	26.6	14.5	13.3	12.3	6.9	4.8	3.7	—
Антарктике	-1.0	-1.1	+0.8	1.4	1.2	1.6	—	+0.6
Средиземном море	—	+15.3	14.1	14.0	—	13.5	—	—

Таблица 23

Вертикальное распределение температуры

Глубины (в м)	Полярный бассейн V—VII 1895	Атлантический океан к югу от Азорских островов	Средиземное море	Черное море 1923—1927 гг.			Каспийское море 1914—1915 гг.		
				минимум	максимум	амплитуда	минимум	максимум	амплитуда
							Средний Каспий		
0	+ 0.8°	19—20°	19—20°	6.57°	26.73°	20.16°	6.0°	27.2°	21.2°
50	- 1.7	—	—	6.65	21.69	15.04	6.0	10.93	4.93
100	- 1.6	15—18	15—17.5	7.62	8.76	1.14	6.0	8.28	2.28
125	—	—	—	8.00	8.67	0.67	—	—	—
400	+ 0.8	12—14	14—14.5	8.73	8.94	0.21	4.85	5.39	0.54
500	—	—	—	8.74	8.95	0.21	4.85	4.95	0.10
700	—	—	—	—	—	—	5.00	5.01	0.01
							Южный Каспий		
800	+ 0.1	8.5	14	—	—	—	5.81	5.00	0.09
1000	- 0.2	8	13.8	8.83	8.99	0.16	—	—	—
2000	- 0.7	3.8	13.5—13.7	8.87	9.12	0.25	—	—	—
4000	- 0.7	2.5	13.5	—	—	—	—	—	—

В общем можно сказать, что нагретый выше 20° слой воды покрывает около 53% всей поверхности мирового океана и имеет в толщину не более 100—150 м; ниже этих глубин идет громадная толща воды с гораздо более низкими температурами.

Ветер, смешивая верхние нагретые слои эпителиды с более холодными слоями гипоталассы, делает скачок температуры менее резким (рис. 127, 2). Роль сгона и нагона воды ветрами (рис. 127, 3) была уже описана раньше.

\*

## Главнейшие области мирового океана, определяемые температурой верхних слоев воды

В связи с температурой поверхностных слоев воды в мировом океане отмечают пять основных областей (рис. 128): одна тропическая в области экватора, две прилегающих к полюсам — арктическая на севере и антарктическая на юге и две переходных — бореальная между арктической и тропической и нотальная между антарктической и тропической.

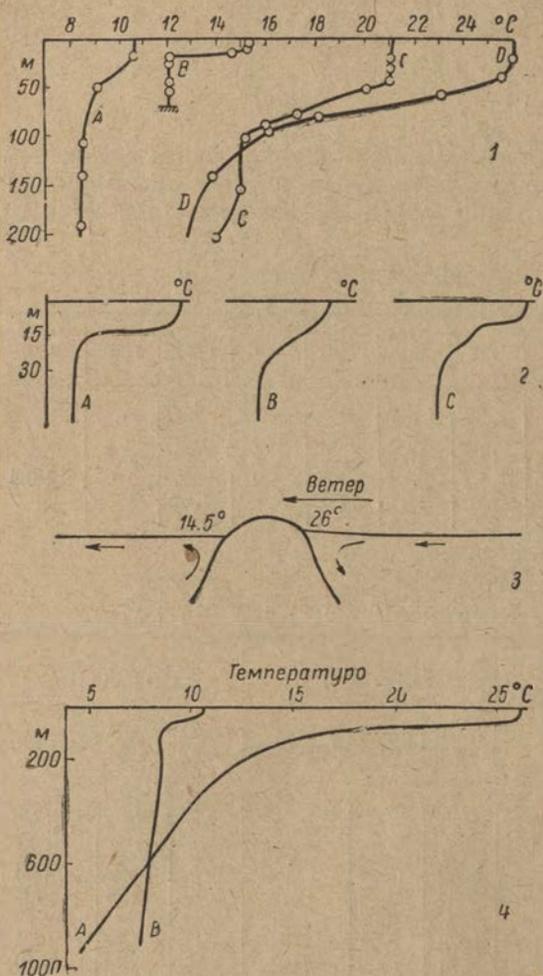


Рис. 127. Распределение температуры с глубиной в море.

1 — А — 57° 17' с. ш. и 21° 43' з. д., глубина свыше 900 м («Gridhob», 9/VII 1910); В — 50° 02' с. ш. и 4° 22' з. д., Английский канал, глубина 71 м («Salpa», 7/VIII 1924); С — 37° 44' с. ш. и 13° 21' з. д., глубина свыше 2000 м («Discover», 12/X 1925); D — 7° 01' с. ш. и 15° 55' з. д. («Challenger», 16/VIII 1873); 2 — диаграмма влияния легкого шторма на распределение температуры с глубиной (по наблюдениям в Английском канале): А — тихая погода; В — после ветра; С — тихая солнечная погода после ветра; 3 — изменение температуры на поверхности моря у подветренного и наветренного берегов (Галапагосские острова) под влиянием течений, вызванных ветрами; 4 — летнее распределение температуры в области экватора (А) и умеренных широт (В) Северной Атлантики.

Каждая из этих областей имеет в составе своего населения определенное количество видов, которые или почти не встречаются в других областях или же по преимуществу живут только в данной области. Соответственно названиям областей эти виды относятся к группам форм: арктических, бореальных, тропических, нотальных и наконец антарктических. Ввиду того, что границы между областями, например между арктической и бореальной не являются, конечно, резкими, а одна область постепенно переходит в другую, некоторые авторы выделяют эти переходные области и соответствующее им население под названием: субарктическая переходная область между арктической и бореальной, субтропическая переходная — между бореальной и тропической.

Наконец мы имеем еще космополитов, для которых температурные условия не играют большой роли, и затем так называемые биполярные организмы, которые живут в умеренных широтах северного и южного полушарий, отсутствуя в тропиках. Формы, живущие в двух областях, например бореальной и арктической, носят комбинированное название, в данном случае бореоарктических.

Формы, живущие в двух областях, например бореальной и арктической, носят комбинированное название, в данном случае бореоарктических.

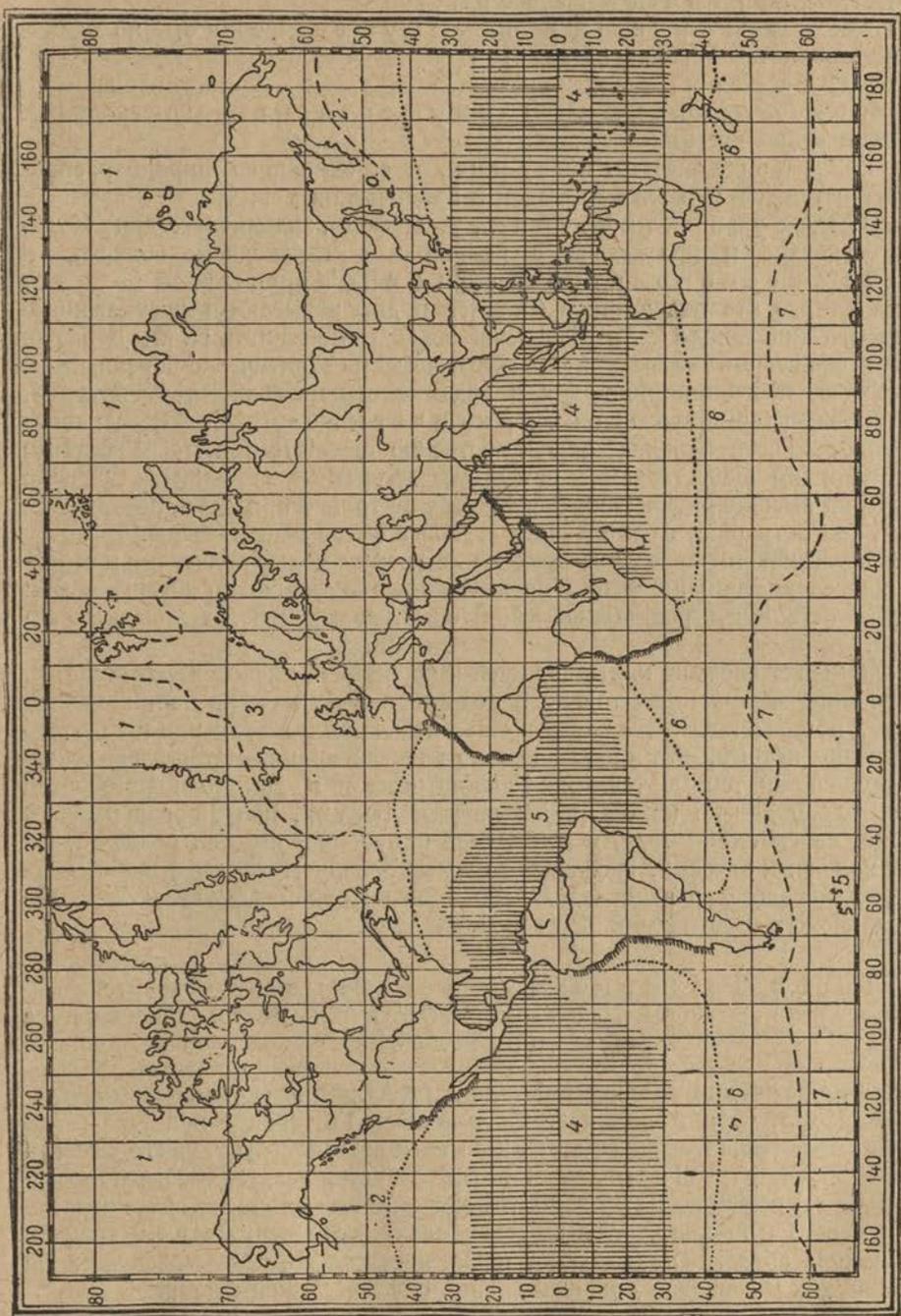


Рис. 128. Главные температурные области мирового океана.

1 и 7 — арктическая и антарктическая; 2 и 3 — boreальная; 6 — ноталяная; 4 и 5 — тропическая. Вертикальная штриховка — область распространения кораллов. Густая горизонтальная штриховка (у берегов) — места нагона холодной воды с глубин.

Наиболее сложный по своему отношению к температуре состав населения мы имеем, конечно, в переходных областях. Так, детально изученное население Кольского залива, состоящее без простейших из 592 видов, распадается на следующие семь групп:

- 1) 27.3% арктических форм;
- 2) 23.3% арктических преимущественно, но заходящих далеко и в бореальные воды;
- 3) 7.9% бореальных;
- 4) 10.0% бореальных преимущественно, но заходящих далеко и в арктические воды;
- 5) 13.3% бореоарктических, т. е. одинаково широко распространенных как в бореальных, так и в арктических морях;
- 6) 11.1% субарктических, т. е. форм, эндемичных для Кольского залива и прилегающего района как переходной области, и
- 7) 7.1% космополитов и форм биполярных.

Ввиду того что ряд авторов (Гофстен и др.) называют вышеуказанные субарктические виды К. М. Дерюгина бореоарктическими, К. М. Дерюгин изменил свой термин «бореоарктические формы» на «арктическо-бореальные». Для видов, постоянно живущих в водах с отрицательной температурой, Гофстен ввел термин «высокоарктические» (*hocharctisch*); тогда для видов просто «арктических» (собственно *niederarctisch*, по Гофстену) будет типично существование при температурах  $+2$  —  $+31^{\circ}$ . Однако целый ряд высокоарктических форм живет не только при  $+4^{\circ}$ , но даже при  $+12^{\circ}$ , как эстуарная форма *Yoldia arctica* в устье реки Печоры.

Мы рассмотрим принципы проведения границ между областями и основные характеристики населения преимущественно только по двум группам: организмы теплых, тропических вод и организмы вод более холодных областей.

Если мы взглянем на карту областей (рис. 128), то прежде всего заметим, что границы между ними только в редких случаях идут по параллельным кругам, в большинстве же случаев они изгибаются к северу или к югу. Это происходит потому, что в зависимости от конфигурации материков в северном полушарии теплые течения Гольфштрома и Куро-шио поднимаются сравнительно далеко на север, а холодные течения, как Лабрадорское и Оя-шио, спускаются к югу, в южном же полушарии имеется подъем к северу холодных течений: Перуанского вдоль западного берега Южной Америки, Бенгуэльского вдоль западного берега Южной Африки и Западно-австралийского у западных берегов Австралии.

### Тропические воды и основные черты их населения. Коралловые рифы и их геологическое прошлое

Северная граница тропической области в Атлантическом океане у берегов Северной Америки начинается около мыса Гаттерас — под  $36^{\circ}$  с. ш. к югу от Нью-Йорка. Южнее этого пункта холодные воды идущего с севера Лабрадорского течения не спускаются; с другой стороны, теплые воды Гольфштрома с температурой выше  $20^{\circ}$ , начиная с этого пункта, заметно отходят от берега и направляются на северо-восток. В связи с этим и граница тропической области от мыса Гаттерас идет полого, поднимаясь тоже на северо-восток и совпадая приблизительно с февральской изотермой в  $15^{\circ}$ . Поднявшись над  $40^{\circ}$  с. ш., она затем опускается по направлению к Гибралтару, захватывая в состав тропической области и Средиземное море. Северная граница тропической области в Великом океане начинается приблизительно от середины восточного берега острова Нипон, от того района,

где идущее с юга от острова Формозы теплое течение Куро-шио (иначе Японское) оставляет под давлением холодного, идущего с севера течения Оя-шио азиатские берега и идет на восток, полого поднимаясь к северу. Граница доходит приблизительно до  $45^{\circ}$  с. ш., а затем очень круто спускается прямо на юго-восток к середине Калифорнийского полуострова. Этот крутой спуск обусловлен идущим на юго-восток Калифорнийским течением и особенно ветровым поднятием у берегов Сан-Франциско слоев нижней холодной воды. Летом в этом районе вода имеет температуру на  $6-7^{\circ}$  ниже, чем на расстоянии  $650-800$  км от берега на той же широте. В общем можно сказать, что северная граница тропической области идет около  $40^{\circ}$  с. ш., больше поднимаясь над этой параллелью в Великом океане и меньше в Атлантическом, почти везде совпадая с февральской изотермой в  $15^{\circ}$ .

Южная граница тропической области проходит ниже  $40^{\circ}$  ю. ш. в Великом океане и севернее  $40^{\circ}$  ю. ш. в Атлантическом и Индийском. Южные оконечности Америки, Африки и юго-западный берег Австралии в тропическую область не входят. У западных берегов Южной Америки и Южной Африки граница имеет сильные подъемы к северу, из них особенно крутой у берегов Перу. Причиной этих подъемов являются идущие на север ветви холодного антарктического течения: Перуанское течение вдоль западных берегов Южной Америки и Бенгуальское — вдоль тех же берегов Южной Африки. Роль Гольфстрема у восточных берегов Южной Америки играет теплое Бразильское течение, у восточных берегов Южной Африки — течение Игольчатое (или Агульяс), у восточных берегов Австралии — Восточноавстралийское. В общем южная граница тропической области совпадает с изотермой в  $15^{\circ}$  в августе (ср. рис. 126).

Другие авторы проводят южную границу тропической области в Атлантическом и Индийском океанах несколько южнее, включая в тропическую область всю Южную Африку и Южную Австралию; согласно этим авторам, эта граница проходит приблизительно по февральской изотерме в  $17^{\circ}$ .

В тропической области в верхних слоях температура никогда не спускается ниже  $15^{\circ}$ , а на больших площадях вода имеет температуру  $20-25$  и  $28^{\circ}$ ; годовые колебания в среднем не превосходят  $2^{\circ}$ .

Здесь родина stenothermных (узкотепловых) теплолюбивых форм. В общем население тропической области мирового океана, как и тропиков на суше, характеризуется обилием и разнообразием родов и видов. Так, например, оболочников в тропической области имеется 563 вида — против 61 вида в арктике и 36 в антарктике; в Атлантическом океане в тропической области пелагиали их найдено 34 вида, а в водах с температурой от  $11.1$  до  $0^{\circ}$  — только 8 видов и т. д. Однако в количественном отношении население тропической области является бедным. Эта количественная бедность особенно ярко выступает в области пелагиали, о чем мы будем еще говорить более детально ниже (в главе XI) при сравнении планктонной производительности разных областей Атлантического океана. От яркого света и чрезмерного нагревания как наннопланктон, так и Copepoda, образующие основную массу планктонного населения, уходят в более глубокие слои воды. В холодных областях Copepoda держатся в слоях воды от 0 до 50 м, а в тропической области от 50 до 200 м; в районе Бразильского течения они спускаются даже до 400 м.

Если мы примем массу наннопланктона верхних слоев как в холодных областях, так и в тропической за 100, то дальнейшее распределение наннопланктона по глубинам выразится такими цифрами:

Глубины . . . . .	0 м	50 м	100 м	200 м	400 м
В холодной воде . . . . .	100%	27%	9%	1.5%	0.5%
В тропической воде . . . . .	100	92	32	8.0	3.0

Большое количество наннопланктона в тропиках на глубине выступает здесь совершенно ясно.

Из числа планктонных stenothermic теплолюбивых форм, свойственных почти исключительно тропической области, мы можем отметить здесь только основные группы. Таковыми являются, например, пелагические корненожки; их насчитывается здесь до 20 видов против 1—2 в холодной воде. Почти исключительно тропикам свойственны сифонофоры, между тем как в северном планктоне известен только один род *Diphyes*. Только в теплой воде встречаются медузы *Geryonidae* и *Charybdeidae*, почти все планктонные полихеты *Alciopidae*, планктонные *Gastropoda*, как *Janthina*, все килевогие моллюски, все, кроме немногих видов, сальпы. Из сагитт в тропической области живет до 30 видов против 3 видов холодной воды.

Из ракообразных в теплой воде типичны роды *Copilia* из *Copepoda*, *Sergestes* и *Lucifer* из креветок группы *Penaeidea*. Из рыб исключительно

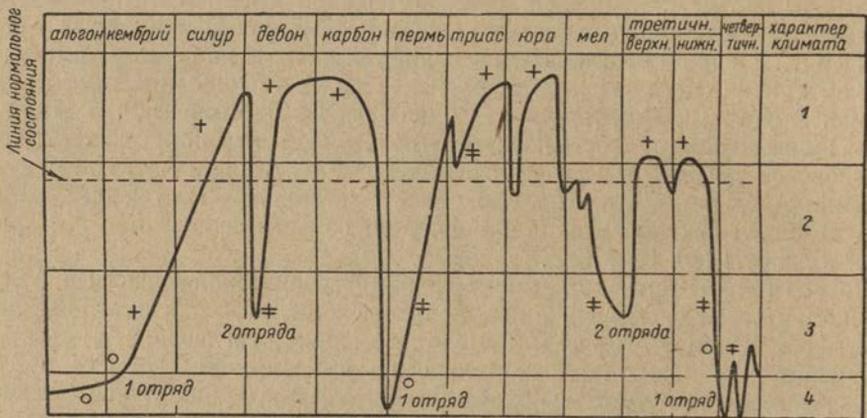


Рис. 129. Кривая смены климатов в истории земли с указанием моментов угасания и развития кораллов.

+ обозначает мощное развитие наличных групп кораллов, O — исчезновение наличных групп кораллов или появление новых; ≠ обозначает ослабление, но не угасание наличных групп кораллов; в иных случаях — образование рифов другими организмами.

тропической областью ограничены летучие рыбы *Exocoetus* и др., которые совершенно не встречаются в холодных областях.

Из водорослей только при  $20^{\circ}$  встречаются *Trichodesmium* (*Cyanophyceae*), большинство видов *Syracosphaera* (*Coccolithophoridae*) и определенные виды *Peridinae*; в области Гвинейского течения к ним присоединяются еще *Euglenidae*. В тропической области почти отсутствуют планктонные *Diatomeae*, *Phaeocystis* (*Chryomonadinae*) и ряд простейших, особенно голых *Flagellata*, которые массами развиваются в более холодных водах.

Из донных сидячих организмов типичными тепловодными животными являются коралловые полипы, не выносящие падения температуры ниже  $20.5^{\circ}$ , поэтому область распространения коралловых рифов, как видно по карте (рис. 128, 4, 5, вертикальная тушевка), составляет только часть тропической области, ограниченной, как мы видели, изотермами  $15-17^{\circ}$ . Насколько кораллам необходимо тепло, показывает то обстоятельство, что у восточных берегов Флориды, где имеются отзоуки холодного Лабрадорского течения, коралловых рифов нет, но они хорошо развиты у западных берегов; во время отлива, оставшись без воды, кораллы со втянутыми полипами выдерживают прямое нагревание солнца до  $56^{\circ}$ .

Известно, что ледниковая эпоха была не только в начале современного геологического периода. Имеются совершенно определенные данные, которые показывают, что ледниковые эпохи были и в более ранние моменты развития земли. В ледниковые эпохи область тропического моря должна была суживаться, и общее охлаждение не могло не сказаться на таких чувствительных к холоду организмах, как коралловые полипы. На рис. 129 дано сопоставление колебаний климата в истории земли от альгонкской до современной эпохи с периодами появления и исчезновения разных кораллов. Горизонтальными линиями разделены 4 климата такого характера:

- 1) ровный и в общем умеренный; осадков мало;
- 2) в общем умеренный, но намечаются климатические пояса или увеличение осадков сравнительно с предыдущим;
- 3) увеличение количества осадков; ясно выраженные климатические пояса и, быть может, небольшие оледенения;
- 4) ясно выраженные условия ледниковой эпохи.

Всматриваясь в обозначения на рисунке, мы видим, что всегда, когда в истории земли наступал ровный и теплый климат (1), шло богатое развитие различных групп кораллов. В периоды охлаждения и ухудшения климата (3) кораллы отступали в своем развитии и частью заменялись другими организмами, однако тоже образующими рифы. Наконец в ледниковые (4) и близкие к ним периоды или исчезали старые группы или появлялись новые. Так, после охлаждения на границе докембрия и кембрия развились в силурийскую эпоху древние восьмилучевые кораллы (*Octocoralla*), затем так называемые *Tabulata* и древние четырехлучевые кораллы (*Tetracoralla*); в холодный период пермокарбона эти древние кораллы исчезли, а в триасе, при равномерно теплом климате, появились новые, шестилучевые кораллы (*Hexacoralla*). При охлаждении в меловую эпоху кораллы отступили на задний план, и основную массу рифов этой эпохи стали строить уже не кораллы, а устрицы и рудисты. Наконец в периоды охлаждения верхнетретичной эпохи и в ледниковое время четвертичной наблюдается мощное развитие коралловых полипов семейства *Madreporidae* (роды *Madrepora*, *Porites* и др.) — основных строителей коралловых рифов в современную эпоху, перед которыми более древние роды *Hexacorallia* отступили на задний план. Со сменой основных строителей рифов менялось, конечно, и все их остальное население. Ниже мы будем говорить еще о том, что высокая температура содействует отложению извести в скелетах водных организмов; известна гигантская раковина современной двустворчатой *Tridacna*, живущая на коралловых рифах Индийского и Тихого океанов; вес ее раковины доходит до 250 кг и более. Подобные же толстостенные двустворчатые моллюски жили на коралловых рифах и в прежние геологические периоды: сем. *Megalodontidae* в девоне и в верхнем триасе и сем. *Diceratidae* в юрское время. Один вид *Diceras* имел в длину 29 см при 16 см в поперечнике.

Типичными донными водорослями тропической области являются из бурых роды *Sargassum*, *Dictyotaceae* и *Sphacelaria*; из других водорослей *Siphoneae*, *Siphonocladiceae* и часть видов красных водорослей.

### Воды умеренных и полярных областей и основные черты их населения. Биполярные организмы

Вся площадь мирового океана за пределами тропической области распадается на две приполярных области — арктическую и антарктическую и две умеренных — бореальную в северном полушарии и нотальную в южном (рис. 128). Граница между приполярными и умеренными областями разными авторами проводится различно. Одни считают характерными

для арктических, приполярных условий наличие льда на поверхности летом; другие считают характерным не наличие «летнего льда», потому что лед ветрами и течениями может заноситься и в тепловодные районы, а вообще сплошное замерзание воды в течение определенной части года. В первом случае граница пройдет приблизительно по изотерме около  $0^{\circ}$  в самое холодное время года.

В южном полушарии эта граница в области Великого океана идет по  $60^{\circ}$  ю. ш., а в Атлантическом и Индийском океанах она проходит несколько выше — зигзагообразно между  $50$  и  $60^{\circ}$  ю. ш. Граница между арктической и бореальной областями в северном полушарии проходит гораздо сложнее. У восточного берега Северной Америки она начинается приблизительно от острова Ньюфаундленда — под  $47$ — $50^{\circ}$  с. ш. Таким образом, здесь она очень близко подходит к границе тропической области, затем она идет на северо-восток далеко к северу, к берегам Исландии и Шпицбергена. От Шпицбергена изогнутой на северо-восток дугой она направляется к середине восточного Мурмана, на запад от мыса Св. Нос. В силу большей изученности эта граница является менее спорной, чем граница между арктической и бореальной областями в Великом океане. Одни полагают, что весь север Великого океана входит в бореальную область, и границу ее с арктической проводят уже в Северном Ледовитом океане, по выходе из Берингова пролива на север.

Другие авторы, особенно изучавшие рыб, полагают, что эта граница, начинаясь приблизительно от юга Сахалина, обгибает с запада Курильские острова и Камчатский полуостров и упирается в полуостров Аляску на американском берегу. Если признать вторую границу, то у восточных берегов Сибири мы будем иметь такое же сближение арктической и тропической областей, как и у восточных берегов Северной Америки.

Если мы возьмем карту средних годовых температур на поверхности мирового океана, то увидим, что все границы, отделяющие арктические области от умеренных, совпадают приблизительно со средними годовыми изотермами в  $4$ — $5^{\circ}$  (если в Великом океане принять вторую, более южную границу).

Арктические области подобно тропическим, как было уже указано выше, характеризуются чрезвычайно малой годовой амплитудой, всего в  $2$ — $3^{\circ}$ . Умеренные бореальные области отличаются, напротив, значительной годовой амплитудой, в бореальной области в общем в  $10.2^{\circ}$ , в нотальной в  $5.1^{\circ}$ . Некоторые пункты имеют еще больший годовой размах; так, к югу от Ньюфаундленда колебания доходят до  $15^{\circ}$ , на восток от Японских островов — даже до  $15$ — $20^{\circ}$ . Эти колебания соответствуют указанным выше высоким колебаниям температуры в краевых морях.

При таком размахе колебаний понятно, что в общем в умеренных областях должны жить эвритермные (широкотепловые) организмы, выносящие сравнительно большие колебания температуры, в приполярных, напротив, stenотермные (узкотепловые) холодолюбивые животные и растения.

Общей характеристикой населения более холодных вод в противоположность населению тропической области является сравнительная бедность видами при богатстве представителей отдельных видов — иначе качественная бедность при количественном изобилии; это проявляется в населении как бентали, так и пелагиали. В определенных пунктах Баренцова моря за один драгаж на палубу судна приносятся тонна и более, целые горы кремневых губок *Geodia*; арктическая морская звезда *Stenodiscus* за один улов попадает в количестве тысячи и более экземпляров. Многими сотнями за раз ловится *Mesidothea entomon* и *sibirica* в Карском море и далее на восток; в антарктике амфипод собирают в одной драге до  $10$ — $13$  тысяч и т. д.

В Атлантическом океане наибольшее количество планктона живет не у тропиков, а ближе к полюсам, особенно там, где холодные воды сближаются с более теплыми, или где имеются подъемы снизу холодных вод. На картах в главе XI нанесены пути экспедиций Гензена и Ломанна; перпендикулярно направлению пути отложены количества планктона. Наибольшие количества планктона в северном полушарии наблюдаются около Гренландии на 55—60° с. ш., а в южном около 35° ю. ш., при приближении к Буэнос-Айресу, где чувствуется влияние идущего с юга холодного Фалклендского течения. Область же типично теплых вод остается бедной планктоном. Количественная бедность тропических вод, в частности, фитопланктоном как в поверхностных, так и в более глубоких слоях и противоположные явления в более высоких широтах не подлежат никакому сомнению.

В среднем в Атлантике было найдено в 1 л холодной воды 2500 организмов, а в воде при температуре свыше 20° — только 700. Другим типичным явлением в распределении организмов в арктической области является отсутствие населения в приливо-отливной литоральной зоне; все это население уничтожается движением льдов, достигающих толщины 4—6 м. Поэтому, например, *Gammarus locusta* — обычный организм литорали бореальной области, живущий от 0 м и глубже, — в арктических условиях начинает попадаться только с 6 м глубины. С другой стороны, многие холодолюбивые организмы, живущие в бореальной области более глубоко, в арктических условиях поднимаются много выше. *Asterias panopla* в Кольском заливе живет на глубине 150—340 м, а в арктических условиях — на глубине 10—20 м.

Что касается состава населения холодных вод, то здесь, как и при описании тропической области, мы должны ограничиться только самыми общими чертами.

Прежде всего надо указать, что нет больших систематических групп животных, которые были бы свойственны исключительно холодной воде. Для тропической области мы видели совершенно обратное явление, — вспомним сифонофор, салпы и пирозом, процветающих почти исключительно только в тропических водах. Для холодных вод характерно скорее только относительно большее количество специальных родов и видов ряда групп, хорошо живущих и в теплых водах. К таким группам, особенно сильно развитым на севере, относятся гидроиды, морские звезды и офиуры, голотурии, сидячие черви, а среди ракообразных — амфиподы и изоподы. В арктических условиях слабо развиты отшельники и крабы, из остальных десятиногих процветают только некоторые виды креветок.

В качестве примера типичных высокоарктических форм на нашем севере можно привести *Ophiura nodosa* из иглокожих, *Yoldia arctica* из моллюсков, *Acanthostephea malmgreni* из амфипод, *Sclerocrangon ferox* из креветок и *Aspidophoroides ölricki* из рыб.

Что касается водорослей, то по западному берегу Америки указывается, например, такое их распределение на группы в связи с температурой: современные бореальные формы, *Thalassiophyllum* и др., идут на юг до зимней изотермы (изохимены) в 5° и легкой изотермы (изотеры) в 10°; суббореальные формы, *Laminaria saccharina* и *digitata*, *Alaria fistulosa*, *Rhodomenia* и др., — до изохимены в 10° и изотеры в 15°; северные умеренные формы *Nereocystis*, ряд видов *Laminaria* — до изохимены в 16° и изотеры в 20°; субтропические формы — *Eisenia*, *Pelagophycus*, виды *Egredia* — до изохимены в 20° и изотеры в 25°; наконец идут чисто тропические роды *Sargassum* и др., которые были указаны выше.

Относительно планктонных организмов следует заметить, что арктический планктон часто бывает переполнен гигантскими веслоногими рачка-

ми *Calanus hyperboreus* в 9 мм длиной; затем имеются планктонные амфиподы *Hyperidae*, мизиды и арктические виды крылоногих моллюсков; характерно также обилие гидроидных медуз.

В состав растительного планктона холодных вод как северного, так и южного полушарий входят в очень большом количестве диатомеи. В области Атлантического океана на один литр воды было найдено диатомей при температуре ниже  $10^{\circ}$  — 14 802 экземпляра, при  $15-20^{\circ}$  — 13 434, а при температуре около  $25^{\circ}$  — только 310. Кроме диатомей, высокие числа дают *Cryptomonadinae*, *Chryomonadinae* (*Phaeocystis*) и *Zooflagellata*, затем некоторые *Peridinae* и *Coccolithophoridae*.

Зеленая шаровидная планктонная водоросль *Halosphaera viridis*, встречающаяся в западной части Карского моря, является типичным показателем последних струй теплого Нордкапского течения, проникающего в Карское море с запада.

**Биполярные организмы.** Характерным явлением в распределении морских организмов, связанным с температурой, является наличие так называемых биполярных форм: целый ряд видов, родов и более крупных систематических единиц, встречающихся в умеренной области северного полушария (организмы субарктические и бореальные), живет и в умеренной области южного полушария, в субантарктических и нотальных условиях, совершенно отсутствуя в водах тропических областей.

Биполярные организмы имеются среди губок, гидроидов (до 7 видов), гефирей (*Phascolosoma margaritaceum*), полихет (*Terebellides strömii*), из ракообразных к биполярным относятся *Balanus porcatus*, некоторые виды *Cumacea* и род *Crangon*, из моллюсков *Mytilus edulis* и целый ряд родов, как *Margarita*, *Astarte* и др., из крылоногих — наши обычные северные *Limacina helicina* и *Clione limacina*; имеется ряд биполярных родов среди асцидий, до 9 биполярных видов рыб, как анчоус-хамса (*Engraulis*), кильки или шпроты (*Spratus*) и некоторые акулы, в том числе гигантская *Selache maxima* (*Cetorhinus*); наконец биполярными являются до 7 видов водных млекопитающих, как морской слон (*Macrorhinus*), сивуч (*Eumetopias*), кит (*Balaena glacialis*), белуха и др. Среди водорослей имеется до 6 видов биполярных планктонных диатомей и до 54 донных водорослей.

Кроме таких типично биполярных организмов, совершенно отсутствующих в тропической области, имеется целый ряд других, которые, живя в биполярных условиях, — в области континентальной ступени как и все вышеупомянутые, — встречаются кроме того и в глубинных холодных слоях, которые лежат под верхними нагретыми слоями тропических вод. Сюда относятся холодоводная сифонофора *Diphyes arctica*, ктенофора *Pleurobrachia pileus*, около 5 видов гефирей, сагитта *Krohnia hamata*, некоторые рачки, как известный северный *Calanus finmarchicus*, который в Саргассовом море уходит на глубины 650 и до 1 500 м, и др. Эти организмы имеют непрерывное меридиальное распределение, но в областях, близких к экватору, живут на глубинах, а при приближении к полюсам выходят в более поверхностные слои.

В общем должно признать, что подвижных биполярных организмов, говоря вообще, имеется больше, чем неподвижных.

Для объяснения явления биполярности предлагался целый ряд гипотез. Пфеффер высказал то мнение, что биполярные организмы являются реликтами начала третичной эпохи, когда во всех океанах господствовала равномерно теплая температура; с появлением климатических поясов особи, жившие в области современного тропического пояса, подверглись дальнейшей эволюции, которая интенсивнее идет именно в условиях повышенной температуры, а современные биполярные организмы остались жить, удержав свой более древний характер. Можно думать, однако, что измене-

ние условий третичного теплового моря именно в сторону охлаждения должно было бы заставить формы эволюционировать сильнее, чем изменения в сторону дальнейшего потепления, а не наоборот, как думает Пфеффер. Ортманн, обращая внимание на то, что вдоль западных берегов Африки и Америки тропическая область имеет очень небольшое протяжение, допускает возможность миграции организмов из одной умеренной области в другую или благодаря холодным течениям с юга и севера или же через глубинные холодные слои. Поэтому Ортманн полагает, что часть биполярных организмов является организмами вторичного происхождения (а не первичного, не более древнего, как думает Пфеффер) и произошла путем миграции, часть же является потомством прежних тропических форм, ушедших в направлении к северному и южному полюсам и давших сходные конвергентные формы под влиянием сходных условий. Дерюгин полагает, что биполярность представляет собой случай прерывистого распространения тех форм, которые прежде были космополитами. Если мы представим себе, что космополитически распространенные организмы в силу каких-либо условий вымерли в тропической области, то получим их биполярное распределение; ведь известны обратные случаи, когда животное, считавшееся биполярным, с дальнейшим изучением морей оказалось космополитом. Л. С. Берг обращает внимание на то, что в ледниковый период четвертичной эпохи тропическая область должна была охладиться, и северным обитателям была облегчена возможность пересечь экватор и заселить южное полушарие. С наступлением потепления эти переселенцы в тропической области или вымерли или оттуда ушли и остались только в более холодных водах, откуда и возникло биполярное распределение.

### Область абиссали (глубин) мирового океана

Во всей абиссали всего мирового океана господствует одинаково низкая температура (стр. 275). Поэтому мы не можем проводить в ней деления на температурные области, подобные тем, о которых шла речь выше. К однородной температуре присоединяются еще однородно мягкий грунт, полное повсюду спокойствие воды и наконец везде почти полное отсутствие света. Поэтому неудивительно, что многие глубинные медузы, сагитты, ракообразные, головоногие и рыбы распространены одинаково в области абиссали всех океанов. Однако этот космополитизм абиссали не безусловен, в некоторых отдельных районах можно отличить особые сообщества. Все абиссальные организмы в основе являются stenotherмными холодолюбивыми формами; в этом отношении они сходны с stenotherмными формами холодных прибрежных вод.

Фактором, который наложил на абиссальные организмы особо специфический отпечаток, является почти полное отсутствие света в абиссали. Поэтому более подробно мы будем говорить о глубинных организмах ниже, в главе о свете.

### 3. Пресные воды

Температурный диапазон пресных вод и основное деление озер на типы по температуре

Температурный диапазон населенных организмами пресных вод очень велик. Если мы примем во внимание зимовку ряда пресноводных гидробионтов во льду (пагон), то температурный диапазон выразится отсеком от  $-0.9$  до  $96.3^{\circ}$  (температура горячих ключей).

В отношении температуры различают три основных типа озер: 1) теплые озера, температура которых никогда не бывает ниже  $4^{\circ}$ ,

т. е. ниже температуры наибольшей плотности воды; распределение слоев воды (слоистость) всегда прямое, т. е. более нагретые слои лежат всегда над более холодными; примером являются верхнеитальянские озера, Женевское озеро и др.; 2) умеренные озера — температура воды в них бывает летом выше  $4^{\circ}$ , зимой ниже  $4^{\circ}$ ; распределение слоев воды бывает прямое и обратное, когда более холодные слои с температурой от  $4$  до  $0^{\circ}$  лежат над более теплыми, нагретыми выше  $4^{\circ}$ ; сюда относятся большинство озер Средней Европы, в том числе почти все германские, и масса озер нашего Союза; 3) холодные озера — температура воды в них всегда ниже  $4^{\circ}$ , самое большое  $4^{\circ}$ , слоистость всегда обратная, — такими являются озера полярные и высокогорные.

### Тропические пресные озера

Тропические пресные озера входят в тип теплых озер, который Форель называет прямо «тропическим».

Основной характеристикой их является высокая температура не только на поверхности, но и у дна, чего никогда не бывает в умеренном климате. Так, например, в африканском озере Ньяса вода в декабре имела на поверхности  $27.5-29.7^{\circ}$ , а на глубине 193 м  $22.75^{\circ}$ . Население пресных вод тропиков, как и тропической области моря, характеризуется богатством видового состава. Другой его особенностью является родственная близость ряда тропических пресноводных форм с тропическими морскими, которая убывает по мере перехода к полюсам или, говоря иначе, — в формулировке Мартенса — сходство пресноводной фауны с морской увеличивается по направлению от полюсов к экватору.

Примером видового богатства тропических вод могут служить рыбы; в то время как во всей Европе известно 126 видов пресноводных рыб, в Амазонке известно 748 видов, в Конго — около 400, в Ниле — 192, в Ганге и Брампутре — 170, на острове Яве — от 150 до 200, а на Борнео 404 вида. Между тем, в пределах всего СССР около 300 видов.

В Индии, Индокитае и Малайском архипелаге много форм, близких к морским, среди пресноводных амфипод, изопод, крабов и рыб; акулы и скаты живут в пресных водах только тропической и субтропической областей; крокодилы, водные ящерицы, основная масса черепах, бегемот, ламантины, пресноводные дельфины — все организмы тропических вод; характерными для этих вод моллюсками являются роды *Melania* и *Melanopsis*. Для тропического планктона, по крайней мере Африки, характерны изобилие *Copepoda* и отсутствие, во всяком случае бедность, *Cladocera*. *Cyclops prasinus*, у нас встречающийся спорадически, распространен по всей Африке; наоборот, там отсутствует наш обычный холодолюбивый *C. strenuus*.

Растительный планктон африканских озер характеризуется отсутствием типичных для Средней Европы родов *Dinobryon*, *Asterionella*, *Tabellaria* и др. *Cyanophyceae* и *Chlorophyceae* в основе сходны с умеренноевропейскими. Зато развитие диатомей является совершенно своеобразным. Планктон ряда африканских озер отличается массовым развитием *Nitzschia* (нитчиевый планктон); имеются своеобразные планктонные виды среди других диатомей, как *Surirella nyassae* и пр. Интересно, что виды *Nitzschia* по облику совпадают с нашими *Asterionella* и *Synedra*.

### Полярные пресные воды и высокогорные озера

Мы относим сюда все острова Ледовитого океана, крайний север Европы, север Сибири и Америки. В противоположность тропическим во-

дам, не знающим льда, основной температурной характеристикой арктических вод являются их нахождение под льдом и соответствующее понижение температуры в течение более или менее долгого периода. В крайних случаях озера освобождаются от льда не каждый год, другие — как в Антарктике на земле Росса — только на несколько недель, на Шпицбергене — в суровые годы на 1.5 месяца, в теплые — на 2, под Верхоянском — на 3.5 месяца и т. д. Годовое колебание температуры, как и в тропиках, невелико. Видовой состав населения беден; если в тропиках рыбное население в бассейне одной реки доходило до нескольких сотен видов, то в северных оно насчитывается лишь десятками видов. Так, в Северной Двине имеется 30 видов и подвидов, в Печоре — 29, в Оби — 44, в Енисее — 39, в Лене — 36 и в Колыме — 31, в Америке в реке Юконе — только 14, а в Мекензи — 23. Из числа последних 11 видов *Salmonidae*, которые в арктических условиях являются господствующим классом рыб (29% всего рыбного населения), — особенно развит род *Coregonus*; карповых здесь очень мало, сомовые отсутствуют. Эндемичен один род *Dallia*, о котором мы будем говорить еще ниже в связи с его способностью выдерживать замерзание. Многие из *Salmonidae* входят в реки только для икрометания. Остальная фауна тоже бедна, в пресных водах Шпицбергена известны только 15 видов низших ракообразных; однако на более изученной Новой Земле найдено 38 видов *Entomostraca* (против 98 видов одних *Phyllozoa* в Германии) и 2 вида *Amphipoda*; характерными циркумполярными арктическими видами являются *Lepidurus arcticus* и *Eucypris glacialis*.

По данным В. А. Яшнова, всех ракообразных, населяющих арктические острова, можно разбить на три группы: 1) stenothermные холодолюбивые, 2) эвритермные — более или менее космополиты и 3) виды солоноватоводные, живущие, однако, и в пресной воде; эта группа в большинстве случаев состоит из реликтов. Stenothermные холодолюбивые виды в свою очередь распадаются на четыре подгруппы: а) формы, широко распространенные по всей Арктике; они могут быть или только циркумполярными, как указанный выше *Lepidurus arcticus* и др., или космополитами, как *Cyclops strenuus*; б) вторую подгруппу образуют виды, распространенные по всей Арктике, кроме Шпицбергена и острова Медвежьего, как громадная *Brachinecta paludosa*; в) третья подгруппа — stenothermные виды, свойственные только Евразии, как *Polyartemia forcipata* и *Diaptomus glacialis*, и наконец г) четвертая подгруппа — виды, свойственные только Северной Америке (антитеза подгруппе третьей), как *Polyartemiella hazeni*. Из эвритермных видов в арктических условиях встречаются *Daphnia pulex*, *Chydorus sphaericus* и др.

Можно думать, что на группы, указанные В. А. Яшновым для ракообразных, распадается и большая часть населения арктических вод.

Растительный планктон Арктики на материке отличается господством над зоопланктоном. Суапорфусеае, которыми цветут озера Средней Европы, отсутствуют, но зато мощное развитие получают диатомеи *Tabellaria* и *Melosira*. Десмидиевые хорошо развиты на дне; *Chlorophyceae* и *Flagellata* в общем стоят на заднем плане, кроме *Dinobryon*, который является в изобилии.

Животный планктон представлен рядом коловраток космополитов, как *Anuraea*, *Notholca*, *Triarthra* и *Polyarthra*, немногими ветвистоусыми и веслоногими, как *Holopedium*, *Bythotrephes*, *Bosmina obursirostris*, рядом видов *Diaptomus* и др. Количество особей бывает громадно. В общем арктический планктон представляет полную смесь прибрежных и прудовых форм с чисто пелагическими формами умеренной области.

Большое сходство с полярным пресноводным населением имеет население горных озер Скандинавии и высоко-

горных озер Центральной Европы, лежащих выше 1500 м. Температура в них редко поднимается выше  $10^{\circ}$ , и то только в более мелких бассейнах. Неблагоприятным фактором сравнительно с арктическими условиями является отсутствие света в ночные часы. Быть может, этот фактор можно считать за одну из причин разницы в составе населения средневропейских и скандинавских горных озер. Сходство обязано своим происхождением ледниковой эпохе, когда альпийские и другие ледники средней Европы сближались с ледниками крайнего севера. Этот вопрос имеет большую литературу и довольно глубоко разработан; здесь, в общем курсе, мы его касаться не можем.

### Пресные воды умеренной области

Воды умеренной области подвержены гораздо более сильным годовым колебаниям температуры, чем воды арктические и тропические. Одни из них покрываются льдом ежегодно, другие — реже, третьи — никогда; однако период времени, свободного от льда, не бывает менее 5 месяцев. В общем температура поверхностных слоев колеблется здесь от  $-0.9^{\circ}$  (если принимать температуру слоев льда, в котором зимуют пагонные организмы) до  $+25^{\circ}$  в среднем. По вертикали температура ко дну сильно убывает, до  $4^{\circ}$  и ниже, но не равномерно, а образует скачок, о котором было уже сказано в главе второй и от которого зависит деление этих озер по вертикали на три зоны — эпилимнион, металимнион и гиполимнион.

Большой размах годового хода температуры обуславливает в этих озерах ясно выраженные времена года; он связан далее с сильной вертикальной циркуляцией воды, т. е. с опусканием верхних слоев вниз и с подъемом нижних вверх, а с циркуляцией связаны физико-химические условия жизни всего озера; верхние слои несут вниз кислород, а нижние переносят вверх  $\text{CO}_2$  и растворенные органические вещества. От годового хода температуры зависит годовая смена планктонных организмов; от него же зависит и их цикличность, т. е. чередование и количество двуполовых и партеногенетических поколений; с ним же связан косвенно и цикломорфоз, т. е. годовое изменение наружной формы планктонов, и ряд других явлений, о которых будет сказано ниже. Поэтому с годовым ходом температуры необходимо познакомиться несколько ближе.

На рис. 130 изображен годовое изменение температуры на поверхности умеренного озера и на его дне. Кривая начинается с  $4^{\circ}$ , когда все озеро снизу доверху имеет одинаковую температуру в  $4^{\circ}$  — в феврале (II), в период так называемой гомотермии; затем поверхностные слои начинают нагреваться все более и более вплоть до сентября (IX); это обозначено на рисунке, как первый период — время прямой слоистости и летней стагнации, — период отсутствия циркуляции, кроме небольших размеров токов ночью, обуславливаемых ночным охлаждением верхних слоев. Затем с сентября (IX) до начала декабря (XII) идет второй период, когда верхние слои охлаждаются все больше и больше и наконец сравниваются с придонной температурой, около  $5.5^{\circ}$ ; это период летней частичной циркуляции, поскольку верхние слои, охлаждаясь, опускаются вниз все более и более. Затем в начале декабря проходит краткий третий период — период полной осенней циркуляции, когда все озеро принимает температуру  $4^{\circ}$  (гомотермия). В декабре и январе мы имеем четвертый период; верхние слои охлаждаются ниже  $4^{\circ}$  или замерзают, но они легче глубинных, менее охлажденных слоев: имеем обратную слоистость, но зимнюю стагнацию. С началом весеннего нагрева верхних слоев начинается пятый период — период так называемой частичной зимней циркуляции, а с нагрее-

вом до 4° — кратковременный шестой период — период полной весенней циркуляции, аналогичный третьему периоду полной осенней циркуляции. Этим и заканчивается годовой цикл. Далее вода снова нагревается выше 4°, снова начинается летняя стагнация, за ней частичная летняя циркуляция и т. д.

На глубинах около 30 м и более температура воды весь год держится около 4—5°, причем в некоторых озерах, как Фирвальдштедское, все годовое колебание в этих слоях едва достигает одного градуса, что дает возможность процветания там и stenotherмных холодолюбивых форм.

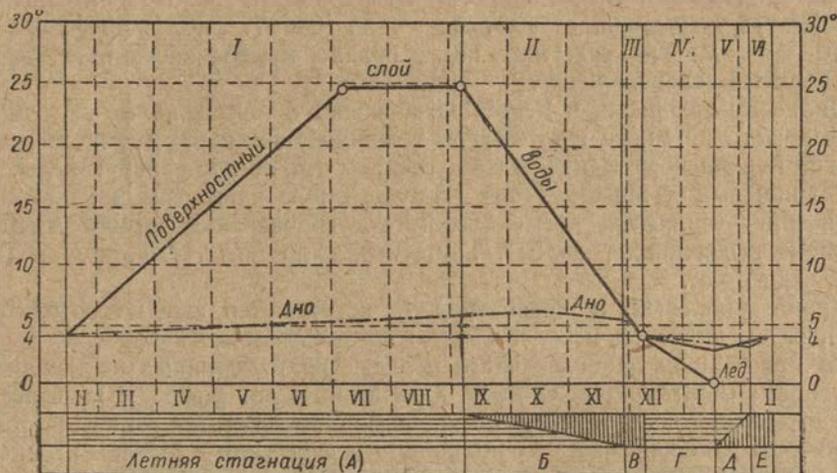


Рис. 130. Годовой ход температуры в озере, расположенном в умеренном поясе.

А (I) — летняя стагнация; В (II) — летняя частичная циркуляция; В (III) — полная осенняя циркуляция; Г (IV) — зимняя стагнация; Д (V) — частичная зимняя циркуляция; Е (VI) — полная весенняя циркуляция.

Если мы возьмем как тип для озер умеренной области полосу озер средней Европы, то их планктон может быть характеризован, согласно мнению Везенберг-Лунда, следующим образом: «он заключает в себе огромные количества разных Cyanophyceae, а из диатомей массы Asterionella и Melosira и очень редко Tabellaria и Cyclotella. В нем много протококковых, из ракообразных отсутствует Bosmina obtusirostris и североευропейские виды Diaptomus, как D. denticornis. Большим распространением пользуются крупные Bosmina, как B. longirostris и coregoni, затем роды Nyalodaphnia и Leptodora, из веслоногих Diaptomus gracilis и D. graciloides. Holopedium и Bythotrephes редки; основной характеристикой этих озер является решительный перевес растительного планктона над животным, полное отсутствие арктических форм и обычное — реликтовых».

### Горячие бассейны и источники (термы)

Бассейны и источники с весьма высокой температурой не представляют собой исключительной редкости, особенно в вулканических местностях; они известны в Италии, Исландии, на Камчатке и т. д.

Температура в этих водоемах крайне разнообразна, она проходит весь диапазон от обычной температуры водоемов вплоть до температуры

свыше 100°, которая имеется в некоторых гейзерах. До 28—35° население горячих вод является обычным пресноводным и довольно многочисленным. Это, вообще говоря, понятно, поскольку предел в 28—35° есть температура нормальных пресноводных бассейнов тропической области. Однако раковина обыкновенных моллюсков *Limnaea*, *Planorbis* и других развивается в этих условиях (до 38°) гораздо хуже, чем при нормальных для них температурах. По материалам, полученным при изучении горячих вод Йеллстонского парка Северной Америки, предельной температурой вообще для живых организмов является 89°. По данным для других местностей — даже 93°. Пределом для животных является температура около 40—42° и даже 46—52°. Водоросли выдерживают гораздо более высокие температуры, содержащие хлорофил — до 60—77°, бесхлорофильные — до 70—89°. Многие содержат воду, сильно минерализованную (Ca, Si) или богаты сероводородом.

Циановые водоросли и *Beggiatoa* образуют в термах целые студенистые комки, часто во много сантиметров толщиной, зеленоватого, желтоватого, белого, коричневого и красного цветов, смотря по температуре воды. Два вида циановых — *Mastigocladus* (*Halosiphon*) *laminosus* и *Phormidium laminosum* — являются космополитами; в европейских термах *Anabaena thermalis* выдерживает до 57°, *Leptothrix* — до 55.7°, *Beggiatoa* и *Oscillaria* — до 44.5°.

Кроме циановых и серобактерий, встречаются еще железобактерии и др., затем диатомеи и более высоко организованные водоросли.

Из простейших наиболее часто попадаются раковинные корненожки и инфузории: *Centropyxis*, *Diffugia*, *Cyclidium* и др. (до 51°); из червей — один вид *Aeolosoma* (до 40°); очень обычна коловратка *Philodina roseola* (до 46°), из ракообразных — ракушковые и известная в Италии пресноводная креветка *Palaemonetes varians*, но в виде карликовой формы; из членистоногих — много жуков, особенно роды *Bidessus* из *Dytiscidae* и *Lac-sobius* из *Hydrophilidae* (до 45°); поденка (до 40°); *Chironomus* (до 35°), а также целый ряд насекомых из других групп. Моллюски в Италии представлены видами *Hydrobia aronensis* (до 44°) и *Bithynia thermalis* (до 53°). Кроме того, в термах Италии и Венгрии живут два вида моллюсков рода *Melanopsis* (до 32°), который распространен теперь только в гораздо более теплом климате Испании и Северной Африки. В Италии и Венгрии он в большом количестве встречается в ископаемом виде в третичных слоях; в горячих ключах поэтому он является реликтом этой эпохи. Интересно, что некоторые рыбы, даже предпочитающие холод, как форели, особенно их молодь, встречаются в Северной Америке в бассейнах с температурой в 24° (в теплой воде форели держат себя гораздо менее живо, чем в холодной); *Salmo trutta* держится при впадении горячих ключей в реки. *Salmo desfontainii* был найден в Тунисе в воде с температурой в 37.5°. Рыбное население теплых ключей нередко гибнет массами при случайных притоках воды более горячей и особенно с примесью сероводорода. Нередки в горячих бассейнах и головастики. В горячих ключах около Бургаса в Болгарии лягушки были найдены при температуре около 41° (Зернов).

Что касается вообще происхождения фауны горячих бассейнов, то некоторые авторы, как Варминг, ставят вопрос: не дают ли нам сообщества низших водорослей в горячих ключах картину древнейшей растительности земного шара? Напротив, Еленкин на основании изучения горячих ключей Камчатки думает, что эта флора произошла от водорослей холодных вод, «которые приспособились к высоким температурам, причем некоторые из них дали настолько стойкие расы, что обычно уже не встречаются при низких температурах».

## II. ВОСПРИЯТИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ТЕРМОТРОПИЗМ

Несмотря на общую чувствительность организмов как водных, так и воздушных к температуре, об их органах, воспринимающих температуру (терморцепторах) почти ничего неизвестно; в общем установлено лишь, что температурные ощущения у животных вызываются прямым раздражением свободных нервных окончаний.

Предельные температуры вызывают ооченение, с одной стороны, от излишнего тепла, с другой — от чрезмерного холода. Тепловое раздражение действует на животных часто подобно механическому, вызывая разного рода сокращения и движения. Если на покрывное стекло, под которым находятся амебы, положить нагретую иглу, то амебы уползают в более холодную сторону.

Наибольшей известностью пользуются опыты над парамециями: если парамеции находятся в сосуде с одинаковой везде температурой в  $19^{\circ}$ , они распределяются равномерно; если в сосуде левый конец будет иметь  $26^{\circ}$ , а правый  $38^{\circ}$ , они все соберутся в левом конце; если же левый конец сосуда будет иметь  $10^{\circ}$ , а правый  $25^{\circ}$ , то они все соберутся в правом конце. Распределение это совершенно принудительное; поэтому многие авторы говорят о термотропизме, принудительной ориентировке животных в отношении температуры. Однако Лёб думает, что здесь имеется не тропизменная реакция, а просто скопление организмов в результате временного изменения деятельности ресничек под влиянием температуры; гидра, коловратки и планарии при нагревании сосуда, с одной стороны, двигаются неправильно, не будучи, повидимому, в состоянии почувствовать определенно направление тепла. Если пробирку с планктоном при температуре воды в  $15^{\circ}$  опустить открытым концом в сосуд с водой более холодной, например в  $9^{\circ}$ , то обычно планктонные организмы сейчас же образуют кучу перед выходом из пробирки; куча эта держится тем дольше, чем больше разница между температурой пробирки и сосуда; затем куча рассеивается по сосуду. Некоторые же организмы, как *Polyphemus*, будучи, очевидно, более чувствительными к температуре, определенно поднимаются при таких условиях в пробирке вверх.

## III. ТЕРМИНОЛОГИЯ ОТНОШЕНИЙ ГИДРОБИОНТОВ К ТЕМПЕРАТУРЕ

1. Эвритермные (широкотепловые) и стенотермные (узкотепловые) организмы. Деление стенотермных на криофильных, иначе термофобных (холодолюбивых), и на термофильных (теплолюбивых)

Относительно температуры, как и относительно всякого другого фактора, почти каждый организм имеет свой особый минимум. Минимумы эти могут лежать в самых различных пунктах теплового спектра. Точно так же и расстояние от минимума до предельного максимума может быть весьма различным, оно может быть и менее  $10^{\circ}$  у одних организмов и равняться десяткам градусов у других. Первые организмы, т. е. выносящие узкий диапазон температуры, называются узкотепловыми, стенотермными, вторые — широкотепловыми, эвритермными. Эвритермная диатомея *Nitzschia putrida* имеет широкий диапазон почти в  $41^{\circ}$ , именно от  $-11$  до  $+30^{\circ}$ ; у ручьевого моллюска *Bithynella dunkeri* диапазон равен почти  $33^{\circ}$ , именно от  $2-3^{\circ}$ , когда он цепенеет, до  $+35^{\circ}$ , верхнего теплового предела его жизни; тепловой диапазон у ресничного червя *Planaria gonoscephala* от  $0.5$  до  $+24^{\circ}$ , у устрицы от  $-2$  до  $+20^{\circ}$ , у трески *Gadus morhua* от  $5-7$  до  $20^{\circ}$ .

Эвритермными формами должны быть признаны и все те планктонные организмы, которые в условиях замерзающего озера встречаются

\*

круглый год и в верхних слоях воды. Для нашего озера Пестово такими формами будут *Melosira* sp., *Microcystis ichthyoblabe*, *Anuraea cochlearis*, *Notholca longispina*, *Hyalodaphnia cristata*, *Cyclops oithonoides*, *Diaptomus graciloides*, *Eurythemora lacustris* и науплиусы *Copepoda*.

Деятельность денитрифицирующих бактерий, играющих большую роль в жизни водоемов, также очень мало зависит от температуры: не только известно, что они хорошо работают в интервале от 11 до 28°, но имеются некоторые наблюдения, указывающие на их полную деятельность даже при точке замерзания. Таким образом, их также следует отнести к эвритермным организмам.

Организмы с узким тепловым диапазоном, stenotherмные, распадаются в общем на две большие группы: предпочитающих холод, криофильных, иначе термофобных или холодолюбивых, и предпочитающих тепло, теплолюбивых или термофильных. В общем население прибрежных вод литорали и сублиторали, а также и неритической области является гораздо более эвритермным, чем население более глубоких слоев и открытой пелагиали. Вспомним, что такое же деление по биотопам наблюдается и в отношении солености. Stenotherмным в основе является население биотопов, связанных с крайними пределами всего температурного диапазона — организмы арктических и тропических вод, океанических глубин и горячих ключей.

В качестве узкотепловых можно привести из водорослей *Phaeocystis rouchetii* с минимумом 1.0°, оптимумом при 6° и максимумом при 11.6°, т. е. с диапазоном в 10.6° у этого холодолюбивого организма; более теплолюбивая *Ph. globosa* имеет диапазон от 6.3 до 16.7°. Stenotherмными (узкотепловыми) теплолюбивыми животными являются, например, кораллы, о которых шла речь выше, и веслоногий рачок *Copilia mirabilis* с диапазоном всего в 6°, именно от 23 до 29°; примером stenotherмного холодолюбивого организма может служить *Planaria alpina* с диапазоном в 10° и с оптимумом ниже 10°.

Целый ряд других примеров был приведен выше (стр. 279 и др.); сюда относятся, например, stenotherмные планктонные и донные организмы тропической области; эвритермное в общем население умеренных областей; характерные stenotherмные холодолюбивые организмы арктических и антарктических областей; stenotherмные биполярные организмы и пр.

Насколько разнообразен нижний температурный предел различных водорослей, показывает прекрасный пример, приведенный на стр. 284, по распределению водорослей в зависимости от температуры вдоль западного берега Америки. Верхний температурный предел ряда водорослей и других организмов указан на стр. 290, при описании населения горячих бассейнов.

При столкновении холодных и теплых течений получается вода такой температуры, которой не могут выдержать ни холодо-, ни теплолюбивые организмы, населяющие соответствующие течения. В результате наблюдается массовая гибель как тех, так и других. Это имеет место например по краю Гольфштрома у Шпицбергена, у берегов Японии и у крамки южного полярного льда. Такая массовая гибель организмов в указанных районах происходит постоянно из года в год и часто сопровождается наличием другого богатого населения, питающегося в основе за счет этих гибнущих stenotherмных бионтов. В 1882 г. у берегов Северной Америки в районе, обычно еще согреваемом водами Гольфштрома, после непрерывных бурь появилась холодная арктическая вода; результатом этого была смерть миллионов рыб *Lepholatilus*, трупы которых на сотни километров покрыли поверхность моря.

В Черном море хамса-анчоус (*Engraulis*) всегда оставляет берега Крыма при падении температуры воды с +7 до +5°; если она не успевает этого

сделать, то гибнет в громадном количестве. В Балаклаве известен случай, когда вся бухта была завалена мертвой хамсой; у жителей почернело все серебро от сероводорода, образовавшегося вследствие гниения хамсы. Пришлось вызвать войска для закапывания мертвой хамсы и очистки бухты.

## 2. Деление организмов по областям: арктические организмы, субарктические, бореальные, субтропические и тропические

Все главное, что касается этого деления организмов, было уже сказано выше (стр. 276). Необходимо заметить только, что, конечно, наиболее эвритермными являются космополитные организмы и организмы, живущие не в одной области, а в двух или более, как, например, бореоарктические организмы; живущие и в бореальной области и в арктической.

## 3. Деление организмов по температуре их тела; организмы с постоянной температурой, гомойотермные, и организмы с переменной температурой тела, пойкилотермные

Все основное население воды, все первичноводные организмы являются пойкилотермными; температура их тела почти совпадает с температурой того бассейна, в котором они живут. Водные птицы и водные млекопитающие подобно наземным имеют свою температуру тела, мало зависящую от температуры бассейна и превышающую ее, — это гомойотермные организмы, в противоположность пойкилотермным.

Пойкилотермные водные организмы, — рыбы и все стоящие ниже — конечно, в процессе своей жизни также образуют тепло, как и вышестоящие гомойотермные; дело только в том, что последние имеют целый ряд приспособлений, как то: жировые отложения, шерсть и перья, которые препятствуют выработанной этими животными теплоте оставлять их тело. У пойкилотермных организмов таких приспособлений нет, и все выработанное ими тепло поглощается окружающей водой. По точно произведенным измерениям температура тела пойкилотермных организмов или точно равна температуре окружающей среды или превосходит ее на несколько десятых или сотых градуса (см. ниже, стр. 308).

## IV. РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРЫ В СТРОЕНИИ И ЖИЗНИ ГИДРОБИОНТОВ

### 1. Сезонные явления

#### Сезонные явления в жизни водоемов, связанные с температурой

Времена года в воде. Выше было уже указано, что особенно в умеренных областях как мирового океана, так и пресных вод температура поверхностных слоев в течение года подвержена значительным периодическим колебаниям, средний размах которых в море считается около  $10^{\circ}$ , а в пресной воде около  $25^{\circ}$ . Благодаря этому в водах умеренных областей мы особенно ясно можем наблюдать времена года, как и на суше, — весну, лето, осень и зиму. Разница с сушей проявляется только в том, что в водных бассейнах в поверхностных слоях времена года наступают позднее, чем на воздухе, а в глубинных слоях часто и на много позднее, чем в поверхностных. Как пример можно привести годовой ход температуры на разных глубинах, в Баренцовом море у берегов Мурмана. В 1898/99 г. лето на поверхности продолжалось с 5 VII по 5 X, а на глубинах в 250 м с 10 X по 10 I, т. е. лето там началось на три месяца позднее, и тогда, когда наверху оно

уже кончилось, а кончилось лето на глубинах, когда наверху была уже почти зима. В Черном море слои на глубине 40 м нагреваются до температуры в 17° тоже на три месяца позднее, чем поверхностные.

Запаздывание времен года на глубинах имеет место, конечно, и в пресноводных бассейнах.

Времена года сказываются вполне определенно на жизни как планктонных, так и бентических организмов.

**Годовая смена планктона.** Состав планктона не остается постоянным. В течение года одни формы появляются, другие исчезают. Каждая форма появляется и исчезает в определенные сроки, которые с небольшими изменениями повторяются из года в год. Это дает возможность составления так называемых «планктонных календарей». Таких планктонных календарей известно в настоящее время достаточно много; но они еще не сведены в одно целое, и мы вынуждены ограничиться только рядом примеров.

Смена одних планктонных форм другими выражается и в изменении объема всего планктона; этот объем подвержен тоже правильным годовым колебаниям. Приведем несколько примеров. Одни из наиболее долголетних (1907—1914 гг.) наблюдений над годичной сменой морского планктона были сделаны в Ирландском море у острова Мен; годовой цикл планктона разделяется там на четыре периода: зима (период ноябрь — февраль), весна (март — июнь), лето (июль — август), осень (сентябрь — октябрь).

Эти периоды имеют значение, конечно, только для района, тяготеющего к Ирландскому морю; те же времена года приходятся, например, в Черном море у Севастополя на совершенно другие месяцы: зима — с декабря по март; весна — с апреля по середину мая, лето — с середины мая по сентябрь, осень — с октября по ноябрь. В схеме эту разницу наглядно можно изобразить следующим образом:

	Зима			Весна			Лето		Осень		Зима	
Ирландское море . . .	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Черное море . . . . .	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Зима			Весна			Лето		Осень		Зима	

Таким образом, в то время как биологическая весна тянется в Ирландском море четыре месяца, в Черном море она продолжается только полтора, в связи с чем картина сезонной жизни в этих морях будет иметь, конечно, совершенно разное распределение. Ирландское море зимой очень бедно планктонными организмами. Диатомеи и перидинеи почти отсутствуют; веслоногих рачков немного; зато в большом количестве встречаются личинки односторчатых и двусторчатых моллюсков; к концу зимы и в начале весны появляется масса яиц и личинок иглокожих, червей и крабов; икрометание рыб начинается в феврале и достигает максимума в апреле. В конце марта или в апреле появляются диатомеи *Chaetoceras* и др. и количество их все увеличивается вплоть до середины июня; в мае в большом числе появляются веслоногие; вообще весь этот весенний период — время наибольшего производства органического вещества.

Затем количество диатомей начинает уменьшаться (их минимум в августе), но зато увеличивается количество перидиней, максимум которых — в июне и июле; увеличивается количество зоопланктона; личинки донных организмов переходят к бентическому образу жизни. Зато целыми тучами появляются медузы, ктенофоры и ноктилуки. Осенью, с сентября или октября, диатомеи образуют новый, второй максимум. Веслоногие

массами развиваются с июля по ноябрь; с ноября начинается зима — период крайней бедности всего планктона.

У нас на Мурмане, в Екатерининской гавани, энергичным развитием диатомей начинается не весна, а лето; диатомовый планктон, убывая, как и в Ирландском море, сменяется перидиниевыми, но второго осеннего максимума диатомей у Мурманских берегов уже не наблюдается; личинки червей и баланусов появляются в Ирландском море в марте, раньше весеннего расцвета диатомей, а у берегов Мурмана — в начале лета, одновременно с развитием диатомей.

Один летний максимум диатомей, так же как у Мурмана, наблюдается и у берегов Гренландии: два, как в Ирландском море, — весенний и осенний — вообще в умеренных европейских морях, например в Северном море. В Черном море у Севастополя те же два максимума холодолюбивых диатомей — осенний и весенний; чем дальше к югу, тем весенний максимум начинается все раньше, а осенний все позднее; наконец в Адриатическом море эти два максимума сливаются по существу дела в один, но уже зимний период: декабрь — февраль, в противоположность одному летнему на крайнем севере.

Перидиниевые являются организмами более теплых вод, встречаясь на севере в большом количестве только летом; в южных морях они живут в течение всего года.

В качестве примера годовой смены пресноводного планктона можно привести наблюдения над озерами Пестово Новгородской области и Белым Московской области. В озере Пестово объем зимнего (декабрь — март) планктона под 1 м<sup>2</sup> поверхности (до глубин 16 м) падает в среднем до 100 см<sup>3</sup>. Летом и осенью он, напротив, увеличивается до 800 см<sup>3</sup>, причем наблюдается обычно два максимума, разделенных между собой понижением. Объем планктонного осадка зимних и весенних проб характеризуется преимущественно более или менее сильным развитием животного планктона: коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков. Объем летних и осенних проб отражает главным образом размножение растительных планктонных организмов.

В Белом озере все планктонное население разделяется на следующие четыре сезонные группы. К первой относятся постоянные формы, живущие в планктоне круглый год; сюда относятся *Microcystis* sp., *Anuraea aculeata*, *Anuraea cochlearis*, *Daphnia longispina* var. *crinata*, *Bosmina longirostris*, *Diaptomus gracilloides*. Вторую группу образуют летние формы, которые не встречаются ни осенью ни зимой. Эту группу образуют: *Anabaena affinis*, *Anabaena spiroides*, *Conferva* sp., *Ceratium hirundinella*, *Peridinium* sp., *Fragillaria* sp., *Diurella stylata*, *Pompholyx sulcata*, *Brachionus angularis*, *Daphnia longispina* var. *cucullata*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina coregoni*, *Leptodora kindtii*, *Cyclops leuckarti*, *C. oithonoides*, *C. dybowskii*. Третью группу образуют весенне-осенние организмы, максимум развития которых приходится на весну или осень и которые часто совсем выпадают из состава летнего планктона; сюда принадлежат: *Asterionella gracillima*, *Dinobryon sertularia*, *Conochilus unicornis*, *Asplanchna priodonta*, *Triarthra longiseta*, *Polyarthra platyptera*, *Notholca longispina*. К четвертой группе зимних форм относятся: *Dileptus trachelioides*, *Conochiloides natans* и *Cyclops insignis*. Эти формы появляются только поздней осенью и процветают всю зиму.

Годовая смена бентоса. Подобно планктонным организмам и бентическое население данного бассейна (во всяком случае определенная его часть) не остается постоянной в течение года. Годовая смена бентоса, как и планктона, наиболее ясно выражена в умеренной области или в субарктической.

В тропической области при господстве круглый год почти постоянной температуры годовая смена, насколько можно судить, повидимому, отсутствует или же выражена слабо, либо иначе, чем в умеренной области.

Наиболее наглядно проходит годовая смена прикрепленных водорослей. Если обратимся к близкому к тропической области Средиземному морю, то увидим, что там «сезоном водорослей», периодом их наибольшего количественного и качественного расцвета является весна, время с февраля до апреля, особенно март и апрель; после образования органов размножения с мая — июня водоросли начинают постепенно исчезать. В сентябре скалы сравнительно с весенним их роскошным обрастанием кажутся голыми. Целый ряд форм начинает развиваться зимой, постепенно подготавливая весенний расцвет. Эти наблюдения касаются верхних слоев, до глубин около 20 м. В более глубоких слоях, где лето запаздывает, «сезон водорослей» переносится на более поздний срок, на лето и осень.

В связи с годовым ходом температуры в наших широтах стоит и годовое передвижение донной фауны как в пресноводных, так и в морских бассейнах; летом донная фауна подходит к берегам, зимой уходит от берегов. Поворотными месяцами для германских озер являются февраль и октябрь.

Размеры передвижений у отдельных видов, конечно, различны. В пресных водах самые большие передвижения прodelывают *Chironomus bathophilus*; в Черном море *Nassa reticulata*, объедающая наживку на крючках у рыбаков, летом в большом количестве живет на глубинах около 6 м, а зимой уходит на глубины в 20 м и более. Также уходят на зиму в глубину и многие черноморские рыбы, как султанка, белуга и др. С передвижениями донной фауны связано и передвижение кормежной зоны рыб, о чем более подробно будет сказано ниже, в главе о пище.

#### Сезонные явления в жизни гидробионтов, связанные с температурой

Целый ряд явлений в жизни отдельных гидробионтов является сезонным и тесно связанным с годовым ходом температуры прямо или косвенно.

Периоды размножения гидробионтов; цветение воды. В общем можно сказать, что большинство водных организмов размножается в более теплое и спокойное время года; температурные условия при этом будут, конечно, совершенно различными, смотря по географическим областям. Животных, которые размножаются круглый год, немного; к ним относятся преимущественно формы, имеющие широкое горизонтальное и вертикальное распространение; прибрежные формы, живущие в условиях, вообще наиболее подверженных годовому ходу температуры, осадков и пр., обыкновенно размножаются только в определенные сроки.

На рис. 131 изображен ход температуры Черного моря у Севастополя по месяцам и распределение, тоже по месяцам, количества размножающихся видов в процентах ко всему (основному) населению. Совершенно ясно видно, что параллельно увеличению температуры увеличивается и количество размножающихся видов, причем периодом массовых размножений является лето. Однако и в Черном море и в каждом бассейне субарктической и умеренных областей мы имеем не только такие организмы, периодом размножения которых является теплое и спокойное лето, но и такие, период размножения которых падает на весну, осень или даже зиму. Объясняется это целым рядом других привходящих явлений. Совершенно ясно установлено, например, что животное, переселившееся, вероятно, не

так давно из одной географической области в другую, почти всегда в новой области размножается при тех же температурах, при которых оно размножалось на своей родине. При этом, конечно, очень часто календарные сроки размножения (дни и месяцы) становятся уже совершенно другими. Например, арктическая голотурия *Cuscutaria frondosa*, живя в бореальных условиях, размножается в феврале и марте при температуре 3—4°, хотя большинство бореальных форм размножается летом.

В Средиземном и Черном морях большинство рыб, будучи тепловодными по происхождению, размножаются весной и летом; однако морской

налим (*Motella tricirrata*) в обоих морях размножается зимой, в самое холодное время года, так как относится к семейству тресковых, процветающему в северных водах.

Вторым привходящим фактором, влияющим на сроки размножения, являются образ жизни и способ размножения; большинство рыб, имеющих пелагические яйца, и основная масса организмов прибрежной зоны размножаются летом; это понятно, поскольку зима с ее бурями и приboями неблагоприятна для спокойного развития яиц, но рыбы, имеющие приклеивающиеся яйца, защищенные крепкой оболочкой, как зеленушки, морские собачки и бычки, размножаются в самом начале весны. В портах, в застойной воде, при наличии гниющих органических остатков основная масса населения (30 из 42 видов у Неаполя) размножается зимой и весной, когда вода в портах более благоприятна для жизни; между тем это население состоит в основе из мелководных прибрежных форм, которые, как правило, размножаются летом.

Многие формы, попадая из более благоприятных условий в менее благоприятные, сокращают сроки своего размножения; так, теплолюбивая рыба султанка (*Mullus barbatus*) в Средиземном море размножается в течение четырех месяцев (май — август), а в Черном море у Севастополя — только 1.5 месяца (май и до середины июня).

Ц и к л о м о р ф о з. Цикломорфоз, или сезонные вариации, вернее — сезонные формы, наблюдается у целого ряда пресноводных планктонных организмов: водорослей, жгутиковых, ряда коловраток и ракообразных. Это явление состоит в том, что вполне взрослые организмы, относящиеся к одному и тому же роду и виду и к той же расе, имеют в различные времена года различную наружную форму. Различия этих сезонных вариаций выражаются в изменении размеров и особенно в присутствии или отсутствии различных выростов и выступов. На рис. 132 изображены в верхнем ряду летние сезонные формы нескольких организмов, а внизу соответствующие им зимние. Летним формам теплой воды свойственны умень-

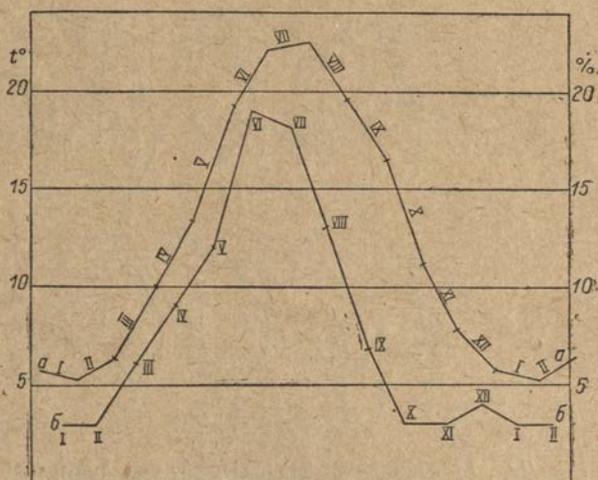


Рис. 131. Годовой ход температуры в Черном море у Севастополя по месяцам года (кривая а) и распределение размножающихся видов в процентах к основному населению по месяцам года (кривая б).

шение размеров организма и увеличение выростов, головного шлема у *Daphnia*, хобота у *Bosmina* и пр. На рисунке изображены лишь крайние формы цикломорфоза; в природе они незаметно переходят один в другой через ряды поколений с промежуточными формами тела. Получается необычайное разнообразие наружной формы тела у одного и того же животного. До того момента, пока не было установлено явление цикломорфоза, каждая сезонная форма описывалась как самостоятельный вид; учение о цикломорфозе свело к двум видам прежнюю сотню видов *Bosmina*; более ста видов *Daphnia* свелись тоже к одному или двум видам (рис. 133, 1, 4).

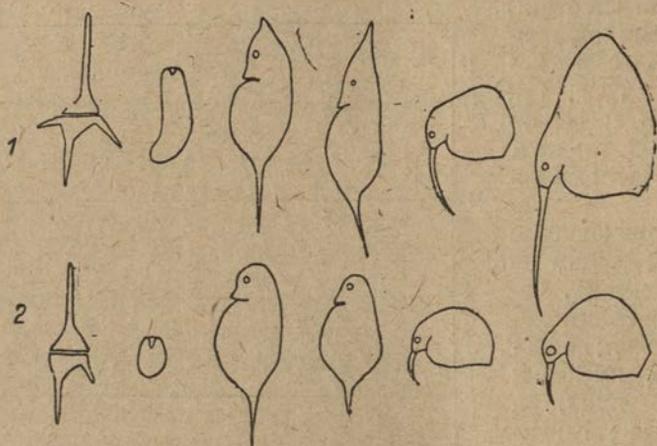


Рис. 132. Цикломорфоз (сезонные вариации) планктонных организмов.

1 — летние формы (слева направо) *Ceratium hirundinella*, *Asplanchna priodonta*, *Daphnia hyalina*, *Hyalodaphnia cucullata*, две расы *Bosmina coregoni*; 2 — зимние формы тех же видов.

По материалам для датских озер зимние формы переходят в летние очень быстро в течение двух-трех недель. При температуре 12—16° в период около 12 мая — 15 июня все виды животных, подверженных цикломорфозу, прорывают его одновременно. Поскольку цикломорфоз начинается при температуре 12—16°, виды, живущие в таких условиях, где температура до этой высоты не поднимается, цикломорфоза не прорывают (рис. 133, 2). Потом цикломорфоз не наблюдается, с одной стороны, в озерах арктической и субарктической областей, с другой стороны, в озерах высокогорных. Интересно, что как формы из этих областей, так и зимние формы видов, подверженных цикломорфозу, в значительной степени сходны между собой, между тем летние формы видов, подверженных цикломорфозу, различаются между собой в весьма значительной степени (рис. 133, 3).

О значении цикломорфоза в жизни гидробионтов мнения расходятся; очень долго господствовал взгляд Везенберг-Лунда, что уменьшение размеров и увеличение выростов являются приспособлением, улучшающим пловучесть организмов в теплой воде; известно, что вязкость воды, а с ней и легкость плавания, при увеличении температуры уменьшается весьма значительно; при 25° она равна только половине вязкости при 0°. Принимая летнюю форму, уменьшая размеры, организмы облегчают свой общий вес и увеличивают площадь трения путем образования выростов и выступов. В настоящее время, согласно работам Вольтерека, мы считаем, что выросты и выступы, развивающиеся летом у ряда планктонных организмов, не увеличивают трения, а являются рулями или стабилизаторами. Как при работе всякого руля, площади этих рулей не совпадают с направлением движения и поэтому его изменяют. Стабилизаторами называются такие выступы и площади, которые совпадают с направлением движения;

они служат для того, чтобы предмет или организм при своем движении мог легче сохранять направление движения, меньше, как говорится, «юлил» из стороны в сторону; стабилизаторами являются спинные плавники рыб и китов, узкая сдавленная справа и слева задняя часть тела у ряда дельфинов и горизонтальные выступы около хвоста у ряда рыб, например у меча-рыбы (*Xiphias gladius*).

Простым опытом можно доказать, что хобот у *Bosmina* является рулем. Если отрезать весь хобот, то *Bosmina* вместо того, чтобы плавать нормально, т. е. более или менее горизонтально, начинает кувыркаться голо-

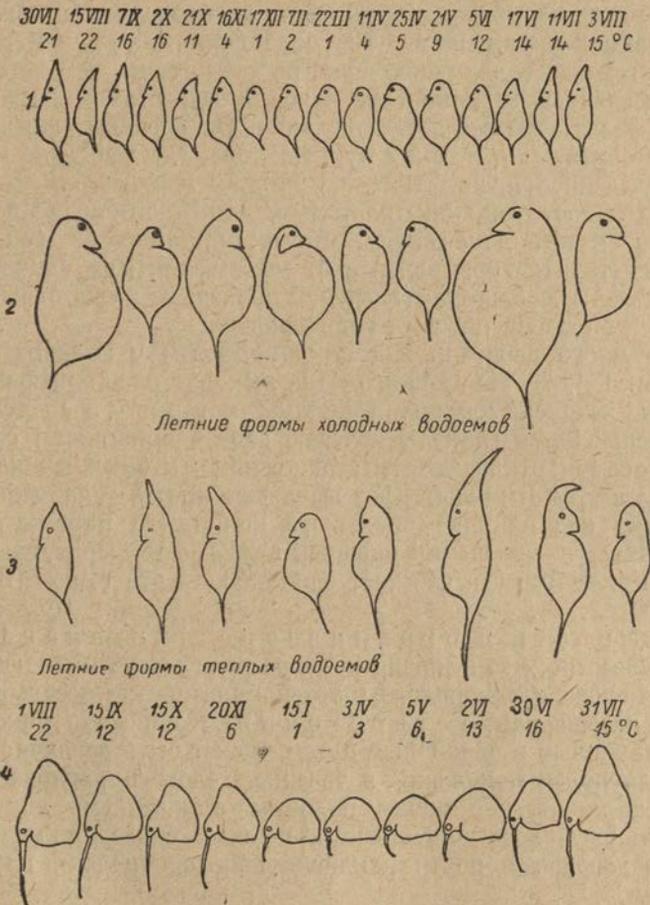


Рис. 133.

7 — сезонные вариации *Hyalodaphnia sicullata* с указанием чисел и месяцев лова и соответствующей температуры; 2 — *Daphnia hyalina* — летние формы из разных холодных озер, где температура обычно не доходит до 12—16°; 3 — летние формы того же вида в разных теплых озерах, где температура летом всегда бывает выше 12—16°; 4 — сезонные вариации *Bosmina coregoni*.

вой назад. Если отрезать от хобота куски разной величины, то движение будет становиться тем более вертикальным, чем больше был отрезанный кусок хобота. Летний шлем дафний (так называемая *crista*) и задний шип их раковины (*spina*) не являются площадями и выростами, увеличивающими трение, потому что при погружении основную роль играет горизонтальная проекция организма. Между тем дафнии плавают всегда таким образом, что продольная ось их тела держится под значительным углом

к горизонту; а при таком положении удлинение и *spina* и *crista* дает очень малое увеличение горизонтальной проекции.

Более вероятно, что *spina* и *crista* являются стабилизаторами, так как они совпадают с общим направлением движения. У некоторых видов дафний те же *spina* и *crista* стоят под углом к продольной оси тела; тогда они являются уже рулями.

Вольтерек думает, что многие рули, развивающиеся особенно летом, служат для того, чтобы сделать движение животного, например *Bosmina*, горизонтальным и мешать переходу из яруса в ярус по вертикали. Такое движение (более по горизонтали) летом выгодно животному, поскольку летом пища ряда планктонных организмов распределяется по горизонтальным слоям; зимой рули исчезают или ослабевают, но зимой и пища распределяется гораздо более равномерно по всем слоям, чем летом.

Непосредственной причиной увеличения выростов у дафний Вольтерек считает более хорошее летнее питание. Он обращает внимание на то, что выросты образуются в таких пунктах тела, где движение крови испытывает определенное препятствие, на крутых поворотах.

Для ряда коловраток, как, например, для *Brachionus pala*, *Br. amphicegos*, можно считать доказанным, что их цикломорфоз (рис. 134, 4,5) зависит не от температуры воды, а от увеличения или улучшения пищи (наннопланктона); доказательства будут приведены ниже, в главе, касающейся роли и способов питания гидробионтов.

Особенно много работали над цикломорфозом у коловратки *Anuraea aculeata* (рис. 134, 7). Из стойкого яйца выходят размножающиеся партеногенетически формы с длинными шипами, которые у последующих поколений все уменьшаются и наконец исчезают; тогда появляются самцы, оплодотворяющие самок; откладывается стойкое яйцо, и цикл начинается снова. Кретчмер думает, что цикломорфоз выражает просто ослабление и упадок сил организма под влиянием большого количества партеногенетических поколений. На ряд изменений внешней среды — температурных, солевых, вязкости и пр. — *Anuraea* отвечает одинаково — все тем же цикломорфозом (рис. 134, 2, 3).

Цикличность и ограничение партеногенеза на севере. Известно, что в жизни коловраток и дафний наблюдается чередование двуполого и однополого (партеногенетического) способов размножения, так называемая «гетерогония». Количество поколений, возникающих двуполым и однополым путем, может быть различно. Смотря по количеству двуполых поколений, в течение годового периода различают виды моноциклические — с одним половым поколением, дициклические — с двумя, полициклические — со многими, наконец более или менее ациклические — размножающиеся почти исключительно однополым, партеногенетическим путем.

У многих видов ветвистоусых ракообразных количество однополых и двуполых поколений может быть весьма различно, во-первых, в зависимости от типа бассейна и, во-вторых, от места расположения бассейна, как в отношении высоты над уровнем моря, так и в отношении географической широты данного пункта.

В мелких, сильно прогреваемых лужах количество двуполых поколений может быть больше, чем в озерах. Так, в Средней Европе *Simosera phyllus* в лужах является дициклическим, а в озерах моноциклическим.

Многие *Daphnidae* являются на крайнем севере моноциклическими, с одним, а может быть даже и совсем без партеногенетических поколений; по мере приближения в своем географическом распространении к югу вид может оставаться моноциклическим, но количество партеногенетических поколений увеличивается; с дальнейшим увеличением летнего теплого

периода *Daphniidae* оказываются уже не в состоянии беспрерывно размножаться партеногенетически и дают, кроме обычного осеннего, еще и летнее двуполое поколение и стойкие яйца; может получиться дициклическая, а южнее и полициклическая раса. Стойкое яйцо представляет собой вообще приспособление к переживанию плохих температурных и пищевых условий,

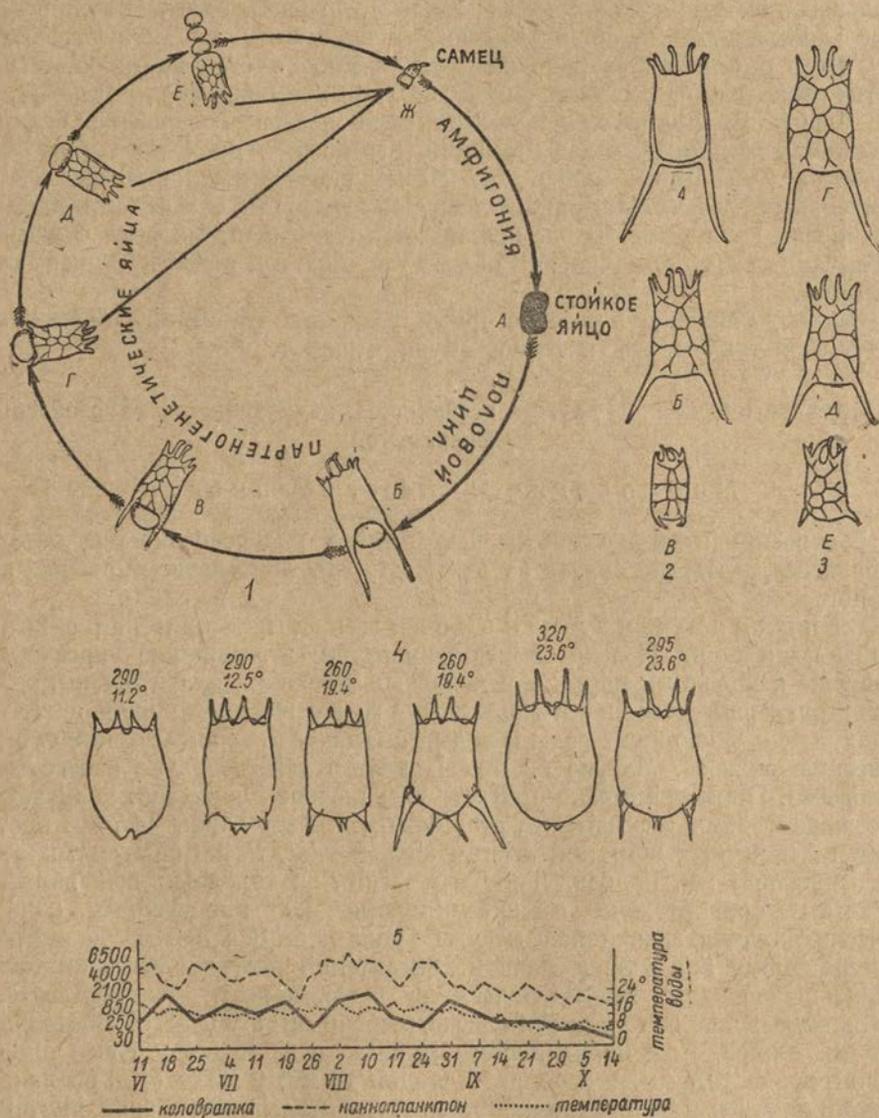


Рис. 134. Цикломорфоз коловраток.

7 — цикломорфоз *Anuraea* (А — стойкое яйцо; В — *A. aculeata* typical; В — *A. aculeata*; Г — *A. a. brevispina*; Д — *A. a. valga*; Е — *A. a. curvicornis*; Ж — самец; у Б, В, Г, Д — партеногенетические яйца, дающие самок, у Е — партеногенетические яйца, дающие самцов); 2 — редукционные формы *Anuraea* в глицериновой культуре; 3 — то же в клеевой культуре; 4 — цикломорфоз коловратки *Brachionus pata* (верхний ряд цифр — длина панцыря без шипов; нижний ряд — температуры); 5 — количество коловраток и наннопланктона в связи с ходом температуры в Саксонии.

однако стойкие яйца, откладываемые летом, образуются не под воздействием внешних факторов, а являются наследственными. В конце концов, однако, эти излишние половые поколения начинают исчезать; например у *Eurycecus lamellatus* из *Chydoridae* самцы, если и появляются летом, то в очень неболь-

шом количестве, всех самок она не оплодотворяют; начавшие образовываться у самок стойкие яйца рассасываются, и они снова начинают размножаться партеногенетическим путем. Таким путем опять получается моноциклия, в отличие от моноциклии в высоких широтах называемая вторичной. Дальнейшее развитие этого процесса на юге должно привести к исчезновению полового поколения; как правило, однако, этого не наблюдается, но отдельные ациклические колонии дафний, повидимому, существуют. Точно так же в определенных районах Средней Европы стал ациклическим *Chydorus sphaericus*. В тропиках самцы у *Daphnidae* появляются очень редко. Но у ряда *Euphylloroda* и *Ostracoda* дело обстоит совершенно наоборот: в высоких широтах у родов *Limnadia*, *Lepidurus*, *Arus* и др. самцы очень редки; а у некоторых видов даже совсем неизвестны; напротив, в экваториальных условиях у африканских видов этих родов самцы были найдены в большом количестве. То же наблюдается и в отношении ряда *Ostracoda*: в Германии *Cypridopsis newtoni* не имеет самцов, в Алжире и Тунисе самцы имеются.

Формы, живущие в высокогорных озерах, в отношении цикличности ведут себя так же, как и формы высоких широт.

## 2. Морфологические и другие особенности гидробионтов, обусловленные температурой

### Морфологические особенности

В строении гидробионтов мы имеем целый ряд особенностей, которые либо непосредственно связаны с температурой, либо зависят от нее косвенно.

Величина холодноводных и тепловодных организмов. Нельзя сомневаться в том, что морские организмы, живущие в холодных морях и в холодных глубинах, значительно превосходят размерами как своих собратьев того же вида, живущих в теплых водах, так и ближайшие роды и виды, населяющие тропическую и субтропическую область. Многие из них являются действительно своего рода гигантами. Примеров можно привести бесконечное множество: корненожка с песчаным домиком *Astroriza granulosa* достигает длины 14.7 мм против 6 мм в умеренных широтах; другая корненожка, *Miliolina tricarinata*, — 5 мм против 1 мм. Гидроид *Tubularia laevis* из холодных вод является гигантом сравнительно с экземплярами из Гвинейского залива. Агассиз находил экземпляры медузы *Cyanea arctica* в 2 м диаметром, с щупальцами более 30 м длиной. Гигантский рост наблюдается также среди холодноводных червей и иглокожих. Одностворчатка *Margarita groenlandica* имеет в области ветвей Гольфштрёма 10 мм, а у берегов Гренландии 18.5 мм длины. Еще поразительнее разница в величине у *Nassa clausa*: в Скагерраке 12.7 мм, у берегов Исландии 19 мм, у западной Гренландии 34 мм и наконец у Шпицбергена 38 мм. Антарктический гидроид *Myriotela austrogeorgiae* достигает величины 30 см, а глубинный с 3 000—5 000 м *Brachiocerianthus imperator* даже 2.2 м длины; такие размеры для гидроидов, которые описываются обычно по видам, живущим в умеренной области, как мелкие кустики, могут показаться даже маловероятными. Гигантские виды головоногих свойственны только холодной воде. В холодных глубинах была добыта и остракода *Gigantocypris* длиной 23 мм. Гессе справедливо называет этот вид голиафом среди *Ostracoda*, обычная величина которых 2—3 мм. В тех же условиях были найдены гигантские креветки, знаменитый японский краб *Caempfferia caempfferi* до 2 м в размахе и пикногон *Nymphon robustum* в 1 м. Гигантскими размерами отличаются антаркти-

ческие иглокожие: диаметр звезды *Priamaster* равен 44 см и т. д. Вообще обилие гигантских видов в холодных водах не представляет никакого сомнения.

Гигантские формы встречаются и в тропиках, но там они — исключение из общего правила о сравнительно мелких размерах тропических водных организмов. Отметим, что отдельные колонии коралловых полипов достигают размера до 1—2 м в поперечнике; на коралловых рифах живут громадные актинии *Stoichactis kenti* диаметром до 1 м и гигантские двустворчатки *Tridacna gigas* длиной до 2 м и в 250 кг весом. Эти гигантские размеры тепловодных форм объясняются, во-первых, необычайно благоприятными условиями жизни в литорали и сублиторали тропических морей, чего нет на севере, и тем общим явлением, что усиленное отложение Са в скелете организмов (кораллы и раковина *Tridacna*) происходит только в теплых, а не в холодных водах.

Одна из основных причин большого размера северных форм кроется, вероятно, в том, что при холодной температуре размножение, говоря вообще, наступает позднее, чем при теплой. Организм имеет более долгий период для своего роста, так как с наступлением размножения рост прекращается или во всяком случае замедляется; не без основания многие биологи считают размножение ростом за пределы организма. Само количество потомства в холодных водах тоже нередко ограничено. Все это оставляет северному организму материал и силы для дальнейшего роста.

Примером может служить целый ряд животных. *Sagitta bipunctata* в условиях средней Атлантики имеет длину 22 мм, а начинает размножаться, достигнув размера всего 5 мм; в Арктике она достигает величины вдвое большей, 44 мм, и начинает размножаться, имея длину уже в 30 мм. *Daphnia cucullata* в теплой воде меньше ростом и размножается после третьей линьки; в холодной воде больше ростом и становится половозрелой только после пятой линьки. Омар у южных и юго-восточных берегов Норвегии приступает к размножению в более молодом возрасте и при меньших размерах, чем у западных; сельдь у южных берегов Норвегии начинает размножаться на 2 года раньше, чем у северных, и т. д.

Имеются и прямые опыты по влиянию температуры на размеры: объем *Stylonichia mytilus* в культурах 705  $\mu^3$  при 10°, 532  $\mu^3$  при 17—19°, только 289  $\mu^3$  при 25°, т. е. более чем вдвое меньше сравнительно с объемом при температуре 10°. Вообще измельчание инфузорий при высоких температурах — общее явление.

Под влиянием высокой температуры были получены карликовые лягушата, вполне закончившие свое превращение из головастиков; лягушки, закончившие свой метаморфоз при 25°, оказывались вдвое меньше тех, которые росли при 10—12°.

О большем размере яиц у ряда животных в северных условиях см. ниже.

Увеличение количества позвонков у северных рыб. Одним из характерных и еще необъясненных явлений следует признать большее количество позвонков у холодноводных рыб сравнительно с тропическими. Это явление оказывается конвергентным у разных семейств рыб. Центром распространения колючеперых рыб несомненно являются тропики. Там почти все колючеперые рыбы имеют 24 позвонка, как *Scorpaena*, *Pterois* и др.; живущие в более холодных водах, у берегов Японии, например *Sebastes*, имеют 27 позвонков, а единственный антарктический вид *Sebastes* уже 37. Особенно большое количество позвонков имеют в приполярных областях камбаловые рыбы; у *Hippoglossoides platesoides* (ерш у нас на севере) 45, а у палтуса (*Hippoglossus hippoglossus*) даже 50. При увеличении количества позвонков тело рыбы удлиняется;

но длинные рыбы имеются и в тропиках, где тот же результат достигается не увеличением числа, а удлинением отдельных позвонков.

Большие подкожные скопления жира являются одним из характерных признаков в строении холодноводных млекопитающих. Основная масса китов и тюленей живет в области холодных вод, в силу чего им приходится испытывать громадную разницу между температурой окружающей среды, которая приближается к  $0^{\circ}$ , и температурой своего тела, достигающей  $36-37^{\circ}$ . Условия быстроты плавания потребовали у китов уничтожения согревающего волосяного покрова; роль изолятора перешла к мощному слою подкожного жира толщиной, например, у грен-



Рис. 135. Скелет кита *Neobalaena marginata*.

ландского кита до  $25-50$  см; но и у тюленей, покрытых волосами, слой жира все же достигает толщины в  $22$  см.

Подкожный жир не только согревает китов и тюленей, но несомненно придает им еще и пловучесть: убитый кит обыкновенно не тонет, но ободранный от жира погружается на дно.

Интересное приспособление к жизни среди пловучих льдов Южного Ледовитого океана имеется в скелете кита *Neobalaena marginata*: его задние ребра необычайно широки, тонки и плоски; весь контур грудной клетки напоминает обводы нансеновского судна «Фрам». И действительно этот кит постоянно держится среди плавающих льдов и мало плавает, и специфическое устройство его ребер, напоминающих шпангоуты корабля, представляет защиту от давления льда (рис. 135).

Передняя часть головы кашалотов, толстая и сильно развитая, содержит, однако, скелетные образования, челюстные кости, только в самом своем основании. Эти кости изогнуты жолобом, углубленным кверху, и на  $2$  м не доходят до конца морды. Вся же громадная толща от жолоба до поверхности головы и ее переднего конца заполнена рыхлой жировой тканью; при вскрытии ее вытекает жидкий жир — известный в технике с п е р м а ц е т, который на воздухе затвердевает в виде восковой массы.

Годовые кольца у рыб и моллюсков. Смены времен года благодаря главным образом изменению пищевого режима «записываются» в виде так называемых годовых колец на чешуях и костях рыб и на раковинах моллюсков. Относящиеся сюда данные будут изложены в главе о пище.

Отложения Са. Выпадение кальциевых солей под влиянием углекислого аммония при температуре  $26-29^{\circ}$  происходит гораздо быстрее, чем при температуре  $4-7^{\circ}$ . Вероятно, в связи с этим стоит и то явление, что организмы с очень большим количеством Са живут в более тепловодных бассейнах и особенно под тропиками.

Сюда относятся все организмы, строящие коралловые рифы, живущий на рифах развернутый брюхоногий моллюск *Magilus*, у которого более половины раковины сплошь заполняется известью, огромные двустворчатые тридакны, раковины которых весят более 200 кг, и т. д.

Скелеты живущих в холодных водах кокколитофорид и крылоногих моллюсков обладают сравнительно небольшим количеством Са.

В холодных океанических глубинах совершенно отсутствуют черви серпулиды с известковыми трубками, а из морских ежей процветают только формы с так называемым мягким скелетом (*Echinothuridae*).

Ракообразные теплых вод линяют чаще холодноводных; и вообще высших ракообразных в холодных водах гораздо меньше, и они менее разнообразны, чем в теплых.

### Особенности размножения<sup>1</sup>

Стойкие стадии гидробионтов. Водные организмы, если они оказываются не в состоянии выдерживать чрезмерное тепло или холод и другие неблагоприятные внешние обстоятельства, успешно борются с ними самыми разными путями.

Одним из такого рода приспособлений является инцистирование. Многие простейшие — корненожки, солнечники, некоторые жгутиковые и ресничные инфузории — обладают этой способностью инцистироваться, т. е. образовывать вокруг своего тела так называемые цисты. При этом они выделяют воду и другие вещества, отчего тело уменьшается в размерах, жгуты и ресницы исчезают, вся плазма округляется и окружается одноили многослойной оболочкой, более или менее плотной (рис. 42). Цисты выносят высушивание и служат могучим средством для распространения вида. При наступлении нормальных условий циста растворяется, и животное приобретает свой прежний вид. Цисты многих инфузورий в сильно заросших прудах вмерзают в толщу льда; при искусственном растаивании льда цисты, а затем и вышедшие из них инфузории нередко удается получить в громадных количествах.

Пресноводные малоцетинковые черви *Aeolosoma* и *Claparediella* для защиты от холода и высыхания образуют слизистые капсулы, из которых выходят при наступлении более благоприятных условий. Капсулы образует и пресноводная немертина *Stychostemnia*. У некоторых веслоногих, как у холодолюбивого *Canthocamptus microstaphylinus*, имеются кожные железы, с помощью которых образуются толстые капсулы, в которых *Canthocamptus* переживает на дне бассейна слишком жаркое для него время года, имея своего рода летний покой (эстивация).

Другой путь переживания неблагоприятных условий это: 1) редукция — упрощение всего организма или 2) образование специальных почек.

У некоторых пресноводных и морских губок при неблагоприятных условиях вся организация упрощается, и в конце концов получаются лишь округлые, состоящие почти из однородных клеток так называемые редукционные тела, которые при наступлении благоприятных условий дают начало новым губкам. В других случаях, у пресноводных губок, осенью образуются так называемые геммулы (*gemmulae*) — своего рода внутренние почки (рис. 42), богатые пищевыми веществами, окруженные шаровой оболочкой из спонгина и специальных или обычных иголок. Весной геммулы дают молодых губок. Колонии гидроидных полипов, смотря по климату, имеют летний или зимний покой, причем вся колония редуцируется, головки осо-

<sup>1</sup> В этом разделе описаны особенности размножения, не приведенные в разделе о сезонных явлениях (см. выше стр. 296).

бей исчезают, а затем из редуцированного материала образуются новые, причем вся колония начинает усиленно развиваться.

У сцифополипов на основании образуются так называемые подоцисты, окруженные плотной оболочкой; из подоцист затем выходит новая особь. Почти все наши пресноводные мшанки погибают на зиму; перезимовывают

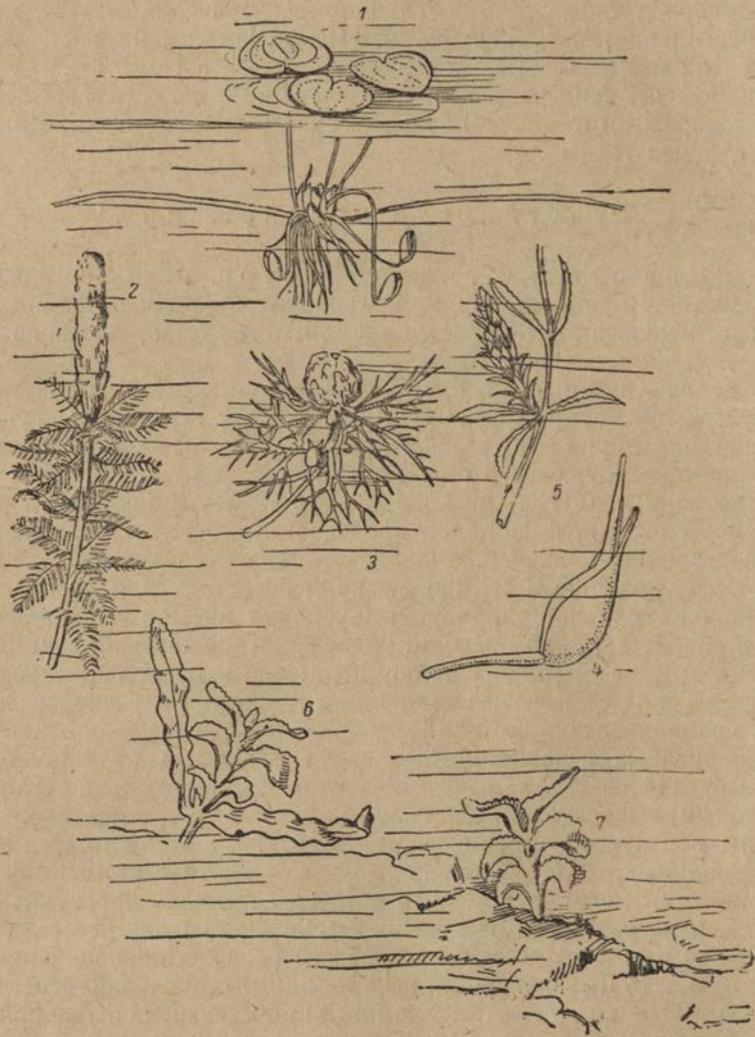


Рис. 136. Зимние почки (турионы) пресноводных растений.

1 — водокрас (*Hydrocharis morsus ranae*); 2 — уруть (*Myriophyllum*); 3 — пузырчатка (*Utricularia*); 4 — стрелолист (*Sagittaria*); 5, 6, 7 — рдест (*Potamogeton*).

только их зимние почки (статобласты), образования, снабженные крепкой оболочкой, часто с крючками, и заключающие внутри массу однородных клеток. Статобласты (рис. 42) аналогичны геммулам губок и подоцистам сцифополипов. У некоторых асцидий на зиму редуцируются многие органы, в том числе жабры, половые органы и другие (гибернация); у иных, как у *Clavellina*, образуются зимние почки. Некоторые колонии *Botrylloides* редуцируются на лето.

Многие водные цветковые растения, как подводные, так и плавающие, отмирая сами, оставляют на зиму особые зимующие почки, турионы.

Эти почки известны у *Myriophyllum*, *Hydrocharis*, *Hydrilla*, *Utricularia*, *Potamogeton* и др. (рис. 136). Турионы представляют собой известным образом измененные побеги с большим запасом органических веществ; вследствие этого они делаются тяжелее и падают на дно бассейна. Зимующие почки у *Elodea* и *Lemna* очень сходны с обычными, отличаясь только своей тяжестью. Весной побеги поднимаются со дна и прорастают. Имеются растения, как *Aldrovandia vesiculosa*, которые не дают зимующих почек в более теплых районах, но образуют их в более высоких широтах.

Наконец третий путь для переживания холода и других неблагоприятных условий — это образование стойких яиц. Стойкие яйца отличаются от обычных большей величиной, обилием желтка и — самое главное — гораздо более крепкими, часто толстыми оболочками. Прежде их называли зимними яйцами, но, как мы уже видели у дафний, они могут появляться и летом, а кроме мороза они способны выдерживать обычно и высушивание. Такие стойкие яйца мы находим у ресничных и круглых червей, у коловраток, а из ракообразных у *Phyllopora*, *Cladocera* и некоторых *Copepoda* (рис. 43). У дафний стойкие яйца заключены в так называемое седлышко (*ephippium*), которое образуется из части раковины материнского организма и яйцевых оболочек; у *Daphnia magna* (рис. 43) зимнее яйцо представляет собой две пары створок, из которых наружная пара содержит в себе многоугольные (в поперечном разрезе) газовые камеры; подобные же газовые камеры имеются и в ряде етабластов у мшанск.

Пресноводные водоросли, появляющиеся периодически, тоже имеют ясно выраженные стадии покоя: цисты у *Chrysophyceae* и *Dinoflagellata*, покоящиеся споры у диатомей, зиготы у вольвоксов, конъюгат, харовых и др. Все эти образования служат пресноводным водорослям для переживания плохих времен года и других неблагоприятных условий, как высушивание и пр., которые тянутся иногда в течение весьма долгого периода времени. Цисты *Ceratium* в большом количестве были найдены на дне Цюрихского озера; выведенные из цист *Ceratium* оказались весьма удобным объектом для целого ряда экспериментальных работ. В противоположность пресноводным морские водоросли, говоря вообще, лишены стадий покоя; зиготы *Bryopsis*, *Codium* и др. морских водорослей прорастают сейчас же, без всякого периода покоя. От многих зеленых, бурых и красных водорослей, появляющихся периодически, на неблагоприятный для них период времени остается только базальная часть, в то время как все остальное растение погибает; с наступлением благоприятных условий базальная часть дает новые побеги.

Такую разницу в переживании неблагоприятных времен года у морских и пресноводных водорослей можно свести, конечно, вообще на большее постоянство температуры и других условий жизни в море сравнительно с пресной водой.

Сокращение времени развития на севере. Мы говорили уже о связи сроков размножения с температурой, об ослаблении цикличности в теплых водах и об ограничении партеногенеза на севере. Над веслоногими раками было сделано интересное наблюдение: период времени от вылупления науплиуса до поступления яиц в яйцевые мешки на севере Швеции короче, чем в Средней Европе; так у *Cyclops scutifer* в Швеции этот период тянется максимум 1 месяц, а в Средней Европе более четырех. Для других форм разница разительнее, например для *Diatomus lacinjatus* — 2 месяца на севере Швеции и 10—11 в Средней Европе. Непосредственная причина этого явления еще неясна.

Живорождение и уход за потомством у северных форм. В связи с ограничением партеногенеза в холодных областях и на глубинах стоит усиленное развитие там живорождения и вынашивания

потомства. Этим путем северные формы защищают свое потомство от гнетущего действия северных условий. В таких случаях яиц бывает обыкновенно немного, но они отличаются большими размерами и богаты желтком.

Развитие является сокращенным, так как выпадают свободно плавающие личинки. Жюар считает правилом, что в определенной группе животных сокращенное развитие встречается тем чаще, чем более мы будем приближаться к полюсам (или уходить в глубины). Виды актиний сем. *Tealidae*, живущие в арктических условиях, имеют специальные выводковые камеры, причём один и тот же вид *Tealia crassicornis* у берегов Франции является яйшекладущей формой, а у Шпицбергена — живородящей. Насчитывается до 41 вида иглокожих, вынашивающих свое потомство; из них 32 вида живут в Антарктике и Субантарктике; в качестве примера можно привести морского ежа *Nemaster philippi* и морскую звезду *Asterias hexactis*.

Отдельные живородящие виды в арктических условиях имеются, кроме кишечнополостных и иглокожих, еще и среди других типов животных, у которых обычно живорождение не встречается.

### Образ жизни и особенности распределения

Изменение образа жизни более северных форм на юге. Мы видели выше, как под влиянием температурных условий меняется цикличность организмов. Вероятно, в значительной степени с температурой связано и то обстоятельство, что одни и те же виды планктонных организмов под различными широтами живут в различных биотопах пелагиали. Так, например, *Holopedium gibberum* и *Bosmina obtusirostris* в Швеции и Ямале живут и в пелагической области, и в прибрежной, и в небольших водоемах.

В водных бассейнах, расположенных в районе Новгорода и Москвы, они живут только в пелагической области, очевидно, избегая двух других сильнее нагретых биотопов. *Bosmina longirostris* и *Acroporus harpae* в Швеции не живут в пелагической области, а на Балканском полуострове живут и в пелагической и в прибрежной областях.

Отсутствие биоценозов в литорали на крайнем севере. Под влиянием температуры не только организм может менять свой биотоп, но целые биотопы могут оставаться без населения. Мы говорили об отсутствии биоценозов литорали на далеком севере. Как в Карском море, так и далее на восток льды покрывают море и его прибрежную зону в течение большей части года. Они достигают толщины 4 м и более и не дают возможности существования литоральному населению. Двигающиеся льдины стирают всех сидячих животных и прикрепленные растения от поверхности и до глубины почти в 6 м. А. А. Бируля указывает, что во время экспедиции 1900—1902 гг. он не нашел ни малейшего следа литорального населения у северных берегов Азии.

Ряд авторов считает отсутствие литорального населения одним из характерных признаков арктической области. Часть тех организмов, которые в Баренцевом море живут в литорали, как, например, *Gammarus locusta*, в Карском море уходит в более глубокие слои; с другой стороны, глубоководные организмы Кольского залива, как *Asterias panopla*, в Карском море поднимаются вверх и живут на глубинах 10—20 м.

### Температура тела гидробионтов и тепловой анабиоз

Как было указано выше (стр. 293), температура тела самих гидробионтов может почти полностью совпадать с температурой окружающей среды и меняться вместе с ее температурой или же мало от нее зависеть и быть в

некоторых случаях значительно выше. В первом случае мы имеем животных с переменной температурой тела, пойкилотермных, во втором — животных с постоянной температурой, гомойотермных. Из гидробионтов к первым относятся все беспозвоночные, рыбы, амфибии и рептилии. Только про водных птиц и млекопитающих можно сказать, что они не зависят в тепловом отношении от окружающей их водной стихии, являясь гомойотермными, теплокровными животными. Одно время господствовало мнение, что чем выше стоит организация какого-либо животного, тем выше поднимается и температура его тела над окружающей средой. При более точных исследованиях оказалось, однако, что такой зависимости не наблюдается: у иглокожих и раков разница между температурой их тела и наружной средой часто равна нулю; в других случаях разница у крабов (59 экз.) оказалась равной  $0.034^{\circ}$ , у морских звезд (45 экз.)  $0.029^{\circ}$ , у разных иглокожих  $0.025^{\circ}$ , у моллюсков  $0.5^{\circ}$  и т. д., у мелких рыб разница температуры равна нулю; у трески она не более одного градуса; у карпов и форелей в результате более энергично протекающих мускульной работы и процессов обмена веществ температура тела подымается над окружающей водой, однако тоже не более как на  $1.7^{\circ}$ ; у форелей эта разница достигает  $2^{\circ}$ ; у черепахи *Chelone*  $0.6^{\circ}$ — $3^{\circ}$ , лишь в отдельных случаях разница у амфибий доходит до  $4^{\circ}$ — $5.5^{\circ}$ , а у рептилий до  $4^{\circ}$ — $8^{\circ}$ ; только у свежес пойманных тунцов (*Thynnus thynnus*) наблюдалась разница в  $10^{\circ}$ .

Способность пойкилтермных организмов следовать в отношении изменений температуры своего тела за изменением температуры окружающей среды, конечно, сравнительно велика у эвритермных организмов и мала у стенотермных.

Известно, что отношение организмов к предельным для них положительным и отрицательным температурам различно. В то время как окочевшие от предельной положительной температуры организмы обычно при последующем охлаждении не возвращаются к жизни, организмы, окочевшие от холода, замерзшие, после постепенного оттаивания возвращаются к жизни, если температура тела не падала ниже определенного предела. По наблюдениям над насекомыми жидкости их тела, оставаясь жидкими, выносят переохлаждение до известной критической точки, около  $-10^{\circ}$ . При дальнейшем охлаждении температура соков быстро поднимается (вследствие выделения скрытой теплоты плавления) приблизительно до  $-15^{\circ}$ ; затем снова наступает охлаждение соков, и наконец они замерзают при  $-5^{\circ}$ . При дальнейшем охлаждении соки тела снова, второй раз достигают критической температуры  $-10^{\circ}$ . Если теперь охлаждение пойдет еще дальше, животное погибает, но до тех пор, пока температура твердых соков его тела остается в пределах от  $-1^{\circ}$  до  $-10^{\circ}$ , животное находится в анабиотическом состоянии; несмотря на то, что животное совершенно замерзло, стало твердым и хрупким, оно все же может быть обращено к жизни при осторожном постепенном оттаивании. Замерзшие гидробионты сливаются с окружающим их льдом в одно целое, но, вероятно, многие из них, прежде чем замерзнуть, продолжают двигаться и благодаря повышению температуры своего тела некоторое время мешают наступающему со всех сторон льду заморозить их и остаются в своего рода замкнутых со всех сторон ледяных камерах. Удавалось вынимать из таких камер, водяных пузырьков во льду, совершенно целых и живых клещей.

Если взять одинаковые литровые сосуды с водой, посадить в них пиявок, в первый — одну, во второй — две, в третий — три, и выставить на мороз, то окажется следующее: при охлаждении сосуда пиявки начинают быстро двигаться: в сосуде № 1 пиявка и вода замерзают через сутки; в сосуде № 2 через сутки оказывается еще небольшое свободное ото льда пространство, в котором плавают обе пиявки; замерзают они лишь через двое суток; наконец

в сосуде № 3 три пиявки плавают в небольшом свободном ото льда пространстве еще и на третьи сутки.

### Пагон и криопланктон

Указанная выше способность гидробионтов выносить в определенной степени замерзание и вызвало возможность существования того класса сообществ, которому дано название «пагон» и о котором была уже речь при

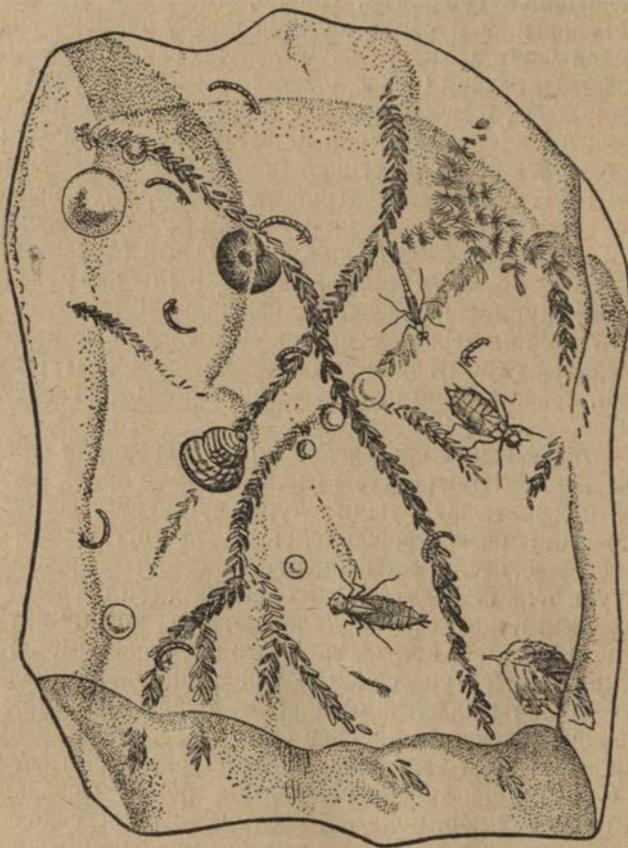


Рис. 137. Пагон — кусок льда со вмержшими в него личинками стрекоз и Chironomidae, моллюсками, ветками Elodea и Myriophyllum; круглые шары — пузырьки воздуха. Ориг. рис. П. П. Шарминой.

общем обзоре распределения организмов (см. главу II). Здесь биотопом является лед, а основная масса его населения, кроме форм, населяющих пузырьки воды, находится в нем в замерзшем анабиотическом состоянии (рис. 137). Всего по материалам для окрестностей Москвы в состав пагона входит более 100 видов растений и животных (табл. 24).

Из табл. 24 видно, что основными «ледяными» организмами в наших прудах являются простейшие, коловратки и насекомые и что представители пагона имеются среди всех основных групп водных организмов. В состав пагона входят как планктонные, так и бентические организмы. Некоторые организмы вмержают в лед в виде цист, другие в виде зимних яиц, третьи

Таблица 24

Организмы	Количество видов	Организмы	Количество видов
Растения . . . . .	7	Моллюски . . . . .	5
Простейшие . . . . .	34	Ракообразные . . . . .	7
Черви . . . . .	4	Насекомые . . . . .	26
Коловратки . . . . .	30	Паукообразные . . . . .	4

в обычном, молодом или взрослом, состоянии. Особенно богато среди «населения льда» представлены вмерзшие в лед растения.

При таянии льда в лаборатории всего скорее, через 10—20 минут и раньше, начинают появляться и двигаться некоторые жгутиковые, коловратки, личинки стрекоз и двукрылых и клещи; несколько позднее, через 20—50 минут, циклопы, ручейники и тихоходки; наконец развивающиеся из стойких яиц *Scladosega* появляются на 5-й и 6-й дни. Некоторые организмы замерзают в большом количестве; так, в двух литрах воды от растаявшего льда попало (в отдельных случаях) до 20—30 экземпляров *Chironomidae* или 15—25 личинок *Agrionidae*, 3—4 моллюска и т. д.

Если взятые с пруда куски льда оставить на сильном морозе, то весь пагон промерзает и погибает. Дело в том, что в естественных условиях пагон находится в своего рода термостате. Слои льда, в которых он заключен, предохраняются от вымерзания слоем снега сверху, а снизу водой. В то время как за зиму температура воздуха падала до  $-21.2^{\circ}$  и колебалась вообще в пределах  $30.2^{\circ}$ , температура снега над льдом колебалась в пределах только  $6^{\circ}$ , а льда, в котором заключен пагон, в пределах не более  $1^{\circ}$  (от  $+0.1^{\circ}$  до  $-0.9^{\circ}$ ); вода же под льдом почти все время оставалась при температуре равной  $+0.6^{\circ}$ .

При спуске рыбоводных прудов на зиму многие водные организмы закапываются в ил и зимой промерзают; весной же снова оттаивают и оживают. И здесь точно так же, как во льду, снег является защитой: в оголенных от снега местах на дне спущенного пруда оживает гораздо меньше животных, чем в тех пунктах, которые были покрыты снегом.

Наличию пагона обязан своим происхождением и весь тот мир животных и растений, который Нансен находил почти во всякой луже пресной воды на ледяных арктических глыбах и который он с таким энтузиазмом описывал. В арктической лед вмерзают в большом количестве и морские планктонные диатомеи, тоже сохраняющие в нем свою жизнеспособность.

Снег и лед на суше тоже имеют свое население, которое объединяется термином «криопланктон». Известен целый ряд таких криопланктонных организмов среди жгутиковых, циановых и десмидиевых водорослей, некоторых червей и насекомых. В толщу снега эти организмы проникают на глубину до 5 см; что касается льда, то они живут на его поверхности. При большом обилии организмов снег кажется окрашенным в разные цвета: в красный от *Chlamydomonas (Sphaerella) nivalis*, в коричневый — от десмидиевой водоросли *Ancylonema nordenskiöldi* (в Гренландии), в зеленый — от зеленых десмидиевых водорослей. Всего найдено более 70 видов таких криопланктонных водорослей. Из животных известны низшие насекомые, подуры *Desoria glacialis* и *Degeeria nivalis*, муха *Chionea araneoides*, коловратка *Philodina roseola* и нематода *Aphelenchus nivalis*.

Жизнь водорослей и жгутиковых криопланктона проходит крайне своеобразно. Большую часть года они находятся в замерзшем состоянии. Весной, при начале таяния льда и снега, случается так, что днем они живут в

ледяной воде, а ночью вмерзают в лед. Многие «снежные» водоросли, как и ряд других организмов, выносящих замерзание, способны выдерживать и высыхание.

### 3. Гидробионты и температурный коэффициент Вант-Гоффа ( $Q_{10} = 2$ )

Зависимость скоростей химических реакций от температуры выражается так называемым правилом Вант-Гоффа, по которому в пределах обычных температур скорость большинства химических реакций при повышении на каждые  $10^\circ$  удваивается или утраивается. Если обозначим  $V_t$  и  $V_{t+10}$  скорость реакции при температуре  $t$  и  $t + 10^\circ$ , то  $V_{t+10} = V_t \cdot Q_{10}$ ;  $Q_{10}$ , обычно равное 2 или 3, называется температурным коэффициентом. Обычно при более низких температурах ( $0-10^\circ$ )  $Q_{10}$  имеет тенденцию к увеличению до 5 или 6; наоборот, при более высоких температурах имеется тенденция к уменьшению  $Q_{10}$ . Правило Вант-Гоффа оказалось применимым к целому ряду жизненных проявлений как у водных, так и воздушных организмов.

$Q_{10}$  проявляется на деятельности мышц, в том числе и на работе сердца, на процессах дыхания и всего обмена веществ, на развитии яиц и пр.; здесь мы приведем только те случаи, которые представляют специальный интерес для гидробиологов.

Ряд работ был сделан над зависимостью от температуры скорости дробления яиц у морских ежей. Определили время, протекающее от момента сплотивления яиц *Strongylocentrotus purpuratus* до появления первой борозды при разных температурах. Оказалось, что по мере повышения температуры это время все падает, именно с 532 минут при  $3^\circ$  до 75 минут при  $20^\circ$ , причем  $Q_{10}$  уменьшается с 3.91 в интервале  $3-13^\circ$  до 1.74 в интервале  $12-22^\circ$ . При  $23^\circ$  дробление уже не имеет места (верхний температурный предел). Количество минут по мере повышения температуры падало все время следующим образом:

$3^\circ$ — 532 мин.	$8^\circ$ — 210 мин.	$15^\circ$ — 100 мин.
4 — 469 "	9 — 159 "	17.4 — 87 "
5 — 352 "	10 — 143 "	19 — 78 "
6 — 275 "	12 — 131 "	20 — 75 "
7 — 241 "	14 — 121 "	

Для яиц морского ежа *Arbacia* при повышении температуры  $Q_{10}$  изменялось следующим образом (табл. 25):

Таблица 25

При температуре	$Q_{10}$	При температуре	$Q_{10}$
От $7$ до $17^\circ$ . . . . .	7.3	От $15$ до $25^\circ$ . . . . .	2.6
" $8$ " $18$ . . . . .	6.0	" $16$ " $26$ . . . . .	2.6
" $9$ " $19$ . . . . .	4.0	" $17.5$ " $27.5$ . . . . .	2.2
" $10$ " $21$ . . . . .	3.9	" $20$ " $30$ . . . . .	1.7
" $12$ " $22$ . . . . .	3.3		

Таким образом, в пределах от  $7$  до  $30^\circ$   $Q_{10}$  упало с 7.3 до 1.7. Яйца трески *Gadus morhua* для своего развития требуют:

При температуре . . . . .	$1^\circ$	$3^\circ$	$4^\circ$	$5^\circ$	$6^\circ$	$8^\circ$	$10^\circ$	$12^\circ$	$14^\circ$
Дней . . . . .	42	23	20.5	17.5	15.5	12.75	10.5	9.7	8.5

Тепловодные карпы в среднем вылупляются из икры через неделю, холодолюбивые лососевые — через два или три месяца. Форель при 2° требует для своего развития около 205 дней, при 5° уже 82 дня, а при 10° всего только 41 день. Средний температурный коэффициент для 14 видов различных рыб, развивающихся как в теплой, так и в холодной воде, оказался равным 2.73.

Для ряда рыб установлено, что при каких бы температурных условиях они ни развивались, количество градусо-дней (т. е. произведение числа, показывающего температуру воды, на число дней развития) есть величина постоянная. Так для вышеуказанного случая форели:

При температуре	Срок развития в днях	Градусо-дни
2°	205	$2 \times 205 = 410$
5	82	$5 \times 82 = 410$
10	41	$10 \times 41 = 410$

Если температурный предел развития лежит ниже нуля, то при вычислении градусо-дней градусы ниже нуля прибавляются к градусам выше нуля. Речная камбала развивается при 6.3° в 6.5 дня, при 12.2° — в 3.7; соответствующее количество градусо-дней будет 41 и 45, т. е. мы имеем несовпадение, но, поскольку предел развития речной камбалы — 1.6°, вычисление градусо-дней несобходимо производить следующим образом:  $(6.3° + 1.6°) \cdot 6.5 = 51.35$  и  $(12.2° + 1.6°) \cdot 3.7 = 51.06$ , т. е. получаем почти полное совпадение.

Для морской камбалы количество градусо-дней равно 151, для сельди 128.

Вся зависимость формулируется как «правило суммы температур» Блунка, который детально изучил ее на примере продолжительности развития личинок плавунца в зависимости от температуры окружающей воды. В общей форме правило суммы температур Блунка выражается формулой  $(v - k)t = \text{константа}$ , величина постоянная. В этой формуле  $v$  — есть температура в градусах С,  $t$  — продолжительность развития в днях, а  $k$  — определенное количество градусов, особое для каждого вида и каждой стадии развития (этим коэффициентом ряд авторов пренебрегает). Графически продолжительность развития плавунца Блунк изображает кривой, близкой к гиперболе (рис. 138, 2). Обсуждая этот вопрос, Яниш обратил внимание на то, что нельзя продолжительность жизни смешивать со скоростью развития. Скорость развития есть величина обратная (обращенная, реципрока) продолжительности жизни. Если зависимость продолжительности жизни от температуры графически изображается гиперболой, то ее реципрока, скорость развития, графически по данным аналитической геометрии, изобразится прямой (рис. 138, 3; кривая III).

Однако рядом опытов установлено, что зависимость развития и других явлений от температуры выражается прямой лишь в узких пределах температурного процветания организма; при выходе за эти пределы скорость уменьшается как в холодную, так и в теплую сторону, и вместо прямой графически получается S-образная кривая; реципрока же S-образной кривой есть не гипербола, а так называемая цепная линия, т. е. та линия, форму которой принимает цепь, нить, прикрепленная в двух точках с большой слабиной (рис. 138, 1, 3). Ряд зависимостей между температурой и некоторыми явлениями в жизни гидробионтов, графически изображаемых цепной линией и ее производными, представлен на рис. 138, 4, 5, 6, 7, 9, 10; то же в жизни наземных — на рис. 138, 1. Эта форма цепной линии выражает, по мнению Яниша, не только зависимость жизненных явлений от температуры, но и целый ряд других зависимостей живой и мертвой природы

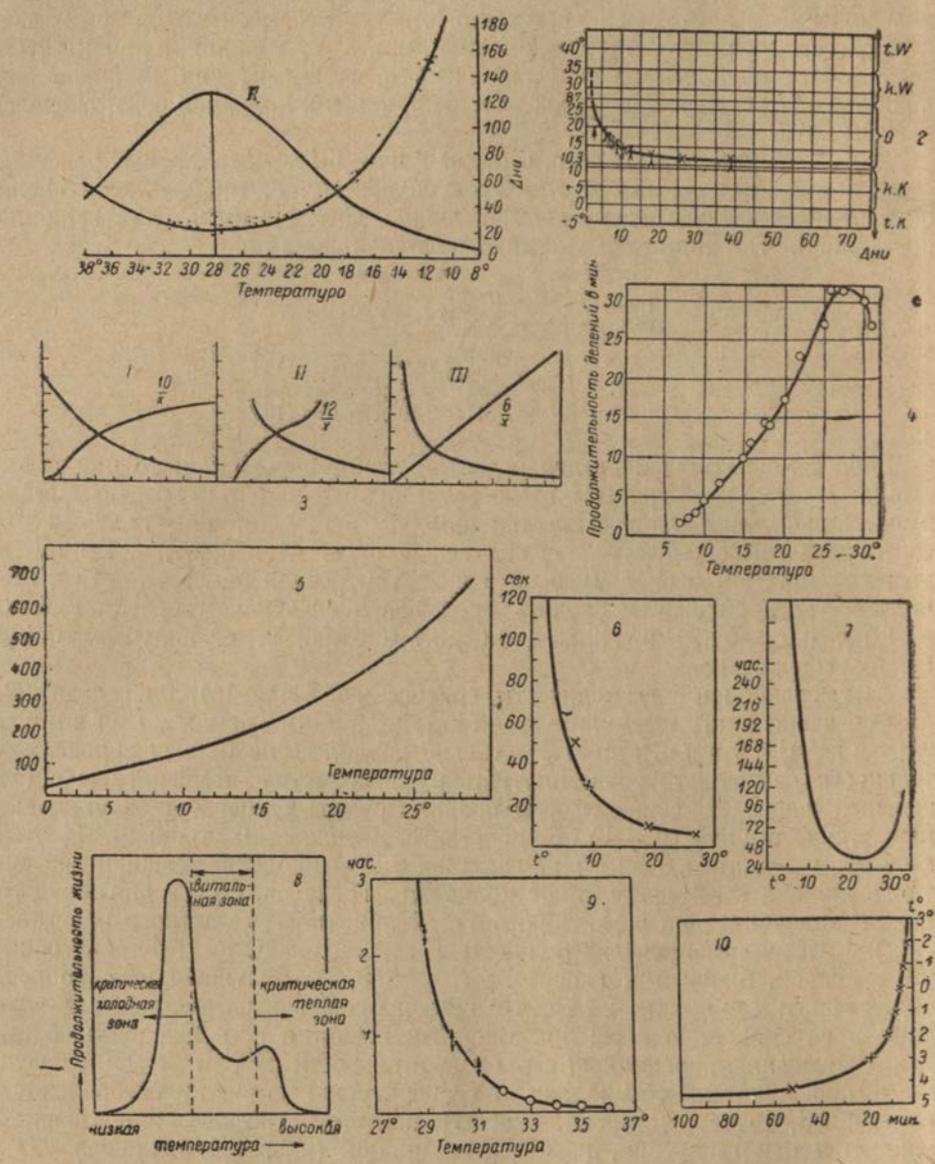


Рис. 138.

7 — зависимость эмбрионального развития клеща *Margaropus annulatus* от температуры (I — продолжительность развития — цепная линия, II — скорость развития — S-образная кривая, реципрока цепной линии); 2 — продолжительность развития личинки *Duyscus marginalis* и температура — гипербола; 3 — простейшая экспоненциальная линия (I), цепная линия (II) и гипербола (III),

а также их обратные формы — реципроки —  $\frac{10}{x}$ ,  $\frac{12}{x}$ ,  $\frac{6}{x}$ ; 4 — температура и скорость развития морского ежа *Arbacia* — реципрока цепной линии; 5 — круговая нормальная кривая интенсивность дыхания в зависимости от температуры; среднее между прямой и экспоненциальной линией; 6 — температура и продолжительность одной пульсации вакуоли у инфузории *Glaucostoma colpidium*; цепная линия; 7 — температура и прорастание цист *Ceratium hirundinella*; цепная линия; 8 — температура и продолжительность жизни; 9 — предельное время пребывания *Tubularia* в морской воде, после которого гидрод не теряет еще способности к регенерации в интервале 29—37°; 10 — низкие температуры и время для превращения отрицательного геотропизма *Paramecium aurelia* в положительный.

(Ян и ш, Экспоненциальный закон как основа сравнительной биологии, 1927; математики переводят слово — «экспоненциальный» словом «показательный» — по показателю степени, который имеется в форме каждой экспоненциальной кривой. — простейший случай  $k = ab^t$ , — в том числе и цепной линии). Так называемая Кротовская нормальная кривая, выражающая результаты большого количества его опытов по изменению интенсивности дыхания при разных температурах у жаб, рыб и собак (рис. 138, 5) представляет собой среднее между прямой и экспоненциальной кривой.

Очень наглядный опыт можно произвести над лягушачьей икрой. Искусственно оплодотворенные яйца распределяются на 4 партии, из которых одна продолжает свое дальнейшее развитие при  $10^\circ$ , другая при  $15^\circ$ , третья при  $20^\circ$  и четвертая при  $24^\circ$ . Уже через три дня обнаруживается большая разница в развитии отдельных партий; яйца при  $10^\circ$  образовали только гастролу с круглым blastoporem; на яйцах, развивавшихся при  $15^\circ$ , наблюдаются уже медулярные выступы; при  $20^\circ$  успела развиться личинка в 5 мм длиной с коротким хвостовым выростом и жаберными бугорками; при  $24^\circ$  личинка достигла длины в 7.5 мм, имеет хорошо развитый плавательный хвост и ветвящиеся жабры (рис. 139).

Крайне интересны и важны для понимания роли температурных границ в водной жизни наблюдения над влиянием температуры на продолжительность жизни. Оплодотворенные яйца морского ежа *Strongylocentrotus* помещались в условия различной температуры, более высокой, чем нормальная, и записывалось предельное время их пребывания при данной температуре от 20 до  $32^\circ$ ; это предельное время падает с 3 дней до 1.6 дня, уменьшаясь почти ровно вдвое на каждый градус; при этом  $Q_{10}$  будет равна  $2^{10} = 1024$ , т. е. величине, более чем в 300 раз превосходящей обычную  $Q_{10} = 2.3$ . Иначе говоря, продолжительность жизни при пониженной температуре быстро возрастает, откуда можно заключить, что в холодных водах при прочих равных условиях население должно быть благодаря более продолжительной жизни отдельных особей гораздо более плотным, чем в теплых водах. При понижении температуры на  $10^\circ$  скорость развития уменьшается всего в три раза, а продолжительность жизни увеличивается в тысячу и более раз; и действительно это явление может быть принято как одно из объяснений количественного богатства планктона в более высоких широтах сравнительно с тропиками, — явления, для северных широт всеми признанного, о котором еще не раз будет идти речь ниже. Необычно быстрое сокращение продолжительности жизни при температуре  $25-30^\circ$  было указано для гидроида *Tubularia*; исследовалось предельное время пребывания его в данной температуре, после которого он не терял еще способности регенерировать; это время при  $25^\circ$  было равно 60 часам, а при  $36^\circ$  только 2 минутам; в определенные интервалы температуры  $Q_{10}$  равнялось даже 3900. Однако, как мы видели выше, скорость целого ряда жизненных процессов при предельных высоких температурах начинает понижаться. Поэтому зависимость между окружающей температурой и продолжительностью

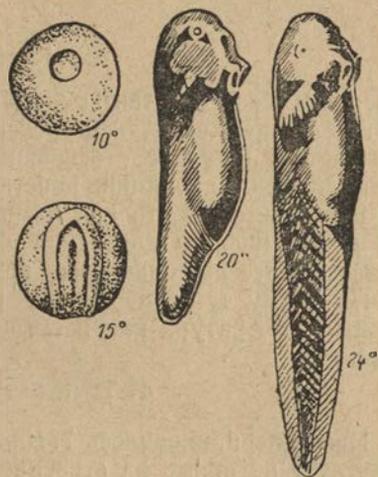


Рис. 139. Через 3 дня после оплодотворения развивающиеся яйца лягушки оказываются на совершенно разных стадиях, смотря по тому, развивалось ли яйцо при  $10^\circ$ ,  $15^\circ$ ,  $20^\circ$  или  $24^\circ$ .

жизни организмов Яниш выражает кривой, изображенной на рис. 138, 8. Вся температурная шкала разбивается им на три отрезка (зоны): средний — жизненный, или витальный, слева критический холодный и справа критический теплый. На границе жизненной зоны как со стороны тепла, так и со стороны холода вследствие замедления жизненных процессов продолжительность жизни повышается с тем, чтобы потом уже стремительно упасть до нуля — смерти. Предсмертное повышение продолжительности жизни на холодной границе гораздо выше, чем на теплой.

В заключение следует отметить, что для более точной температурной характеристики жизненных явлений, в особенности для более точного определения точек перехода от одной температурной константы к другой, американским автором Кризье предложено вернуться к основному уравнению Аррениуса для необратимых химических реакций:

$$K_2 = K_1 e^{\frac{\mu}{2} \left( \frac{T_2 - T_1}{T_1 T_2} \right)}$$

(где  $K_2$  и  $K_1$  — константы скорости химических реакций, а в случае биологического процесса — непосредственно измеряемая скорость при  $T_1$  и  $T_2$  по абсолютной шкале,  $e$  — основание натуральных логарифмов,  $\mu$  — характеристическая для каждой реакции константа). По мнению Кризье, эта формула имеет то преимущество, что для разных реакций значения  $\mu$  весьма различны и что коэффициент  $\mu$  для одной и той же реакции при разных температурах гораздо более постоянен, чем коэффициент  $Q_{10}$ .

По всему вышесказанному понятно, какую решающую роль может играть температура как в смысле пределов водной жизни, так и темпа ее развития.

#### 4. Температура и другие факторы

Нам уже приходилось говорить о том, что в ряде случаев температура действует не прямо на строение и жизнь гидробионтов, а косвенно, через посредство другого фактора, который она непосредственно изменяет. Ниже рассматриваются некоторые из подобных факторов.

#### Температура и пловучесть организмов

В обыкновенную формулу пловучести температура прямо не входит, но в формулу входит вязкость (или внутреннее трение воды), которая находится в очень большой непосредственной зависимости от температуры; вязкость при температуре  $25^\circ$  вдвое меньше, чем при  $0^\circ$ , а потому при прочих равных условиях организм погружается в воде при температуре  $25^\circ$  вдвое скорее, чем при  $0^\circ$ . Отсюда целый ряд принципиальных различий в строении планктонных организмов холодных и теплых вод. Холодолобивые планктонные организмы, говоря вообще, могут быть гораздо крупнее тепловодных, например:

Организмы	Длина в арктических условиях в мм	Длина в Северном море в мм
<i>Ceratium tripos</i> . . . . .	0.6	0.3
<i>Calanus hyperboreus</i> . . . . .	9.0	6.5
<i>Clione limacina</i> . . . . .	36.0	20.0

Разного размера виды радиолярий Challengeridae ясно группируются в море по вертикали, а именно: более мелкие — в верхних теплых слоях, более крупные — внизу в холодной воде. Один и тот же вид радиолярий, например *Aulacantha scolymantha*, встречается в виде двух вариантов:

а) *typica* — очень мелкая, живущая в разных условиях, и б) *bathybia* — во много раз крупнее, населяющая только глубинные, холодные слои воды. Интересны и другие примеры разницы в строении одного и того же вида



Рис. 140. *Ceratium* холодных и теплых вод.

7—7 — тепловодные формы; 8—9 — холодноводные формы; 10 — *C. palmatum* из Атлантического океана; 11 — тот же вид из Индийского океана; 12 — *C. reticulatum* из Атлантического океана; 13 — тот же вид из Индийского океана.

при разных температурах (рис. 140, 10—13): *Ceratium palmatum* (10—11) и *C. reticulatum* (12—13) живут и в более суровых условиях Атлантического океана и в сильно прогретом Индийском; у обоих видов экземпляры Индий-

ского океана отличаются необычайным развитием выростов сравнительно с экземплярами из Атлантического океана, а усиленное развитие выростов, как известно, есть приспособление к плаванию в более трудных условиях, в данном случае — в более прогретой воде, с ослабленной вязкостью. Необычайно нагляден рис. 140, 1—9, где сопоставлены разные виды тепловодных *Ceratium* (1—7) с холодноводными (8—9); первые ясно отличаются от вторых развитием и изгибами выростов и плоскостей.

### Отношение организмов к солености при разных температурах

Наблюдается определенная связь между отношением гидробионтов к температуре и солености. В общем эвригалинные организмы являются в то же время и эвритермными. В прибойной и прибрежной полосе, где живут многие эвригалинные организмы, кроме частой смены солености, постоянно меняется и температура воды, гораздо в больших пределах, чем в открытом море.

При опытах непосредственной пересадки самых различных морских организмов в пресную воду все 70 взятых для опыта видов выживали тем дольше, чем ниже была температура взятой для пересадки пресной воды. Пересаженная в морскую воду ( $32^{\circ}/_{\infty}$ ) пресноводная *Daphnia magna* жила в ней тем дольше, чем ниже была температура морской воды, причем температурный коэффициент  $Q_{10}$  колебался в пределах 1.8—2.3 при исследованных температурах от 2 до  $35^{\circ}$ . Под Одессой *Moina rectirostris* живет в пресной воде, в соленых лужах и в Хаджибейском лимане, соленость которого равна 50— $80^{\circ}/_{\infty}$ ; оптимум температуры для этой дафнии в соленой воде гораздо ниже, чем в пресной. В пресной воде она является летней, в соленой — осенней формой. В лимане летом она не выносит солености в  $60^{\circ}/_{\infty}$ , а осенью выдерживает соленость в 70— $80^{\circ}/_{\infty}$ ; осенью в соленой воде она размножается партеногенетически при таких низких температурах, при которых ее сородичи в пресной воде умирают; соленоводные особи выдерживают опреснение, но только при температуре более высокой, чем та, при которой они жили в соленой воде. Если *Artemia salina* начинает погибать в слишком разведенной воде, то можно спасти ее, повысив на несколько градусов температуру. Если же *Artemia salina* погибает от чрезмерной солености, спасти ее приходится уже понижением температуры (Шманкевич, 1877).

### Вертикальное распределение $T^{\circ}$ , $O_2$ , $CO_2$ и $S^{\circ}/_{\infty}$

Данные по вертикальному распределению температуры,  $O_2$ ,  $CO_2$  и  $S^{\circ}/_{\infty}$  были уже приведены выше. Здесь мы напомним только, что в ряде балтийских озер, как, например, в Плёнском, летом кривая распределения температуры с ее скачком очень похожа на кривую распределения  $O_2$  (рис. 119). Кривая вертикального распределения свободной и полусвязанной  $CO_2$  имеет ту же картину, но изгиб в области температурного скачка направлен в другую сторону; температура и  $O_2$  после этой области уменьшается, а  $CO_2$  увеличивается (рис. 119).

В озерах субальпийского типа такого соответствия кривых не наблюдается. Для Люнцского озера в Австрии мы имеем сопоставление вертикального распределения температуры и электропроводности; кривые сходны, но изгибы, как и при сравнении температуры и  $CO_2$ , направлены в разные стороны, после температурного скачка температура уменьшается, а электропроводность (соленость) увеличивается (рис. 119).

С кривой вертикального распределения  $O_2$  часто бывает сходна кривая рН.

### Температура и гелиотропизм

На основании целого ряда опытов можно считать вполне установленным, что гелиотропизм, принудительная ориентировка животных в отношении направления световых лучей (см. главу IX), находится в сильной зависимости от температуры окружающей среды. Именно при охлаждении отрицательный гелиотропизм (движение от света) переходит в положительный (движение на свет), а положительный усиливается. При согревании — наоборот: отрицательный усиливается, а положительный гелиотропизм переходит в отрицательный. Так, например, если мы имеем положительно гелиотропических дафний при температуре около  $12^{\circ}$ , то стоит только прилить теплой воды до температуры  $18-24^{\circ}$ , и почти все дафнии из положительно гелиотропичных превратятся в отрицательно гелиотропичных; личинки червя *Polygordius*, только что перенесенные с моря, где они находились в холодной воде, положительно гелиотропичны; но уже через два часа стояния в теплой комнате, при температуре  $20^{\circ}$ , они меняют положительный знак своего гелиотропизма на отрицательный, при охлаждении аквариума до  $7^{\circ}$  их снова можно немедленно сделать положительно гелиотропичными.

### Температура и пища

Можно привести доказательства, что в ряде случаев, например при цикломорфозе, влияет не температура сама по себе, а пища, которой больше летом и меньше зимой; например цикломорфоз коловратки *Brachionus pala* — *Br. amphiceros*, совершенно не совпадая с ходом температуры, совпадает с ходом количества наннопланктона, которым эта коловратка питается. Подробнее этот вопрос излагается ниже, в главе о пище.

## ГЛАВА ДЕВЯТАЯ

### ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВОДНЫМИ ОРГАНИЗМАМИ И СВЕТОМ

Наличие в воде того или иного количества света является непременным условием существования в ней автотрофных растений — первоисточника пищи для большинства животных. С этой точки зрения свет обуславливает существование, все разнообразие и красоту всех известных нам водных растений и животных.

Но для самих животных непосредственно, говоря вообще, свет не является непременным условием их существования. Действительно имеются целые биотопы, как громадные области морской абиссали, где в силу отсутствия света растения не встречаются, а процветают одни животные, получающие свою пищу в конечном счете из верхних слоев в виде детрита и трупов животных и растений.

Однако, если свет не является принципиально необходимым условием существования животных, то это вовсе не значит, что вообще животные не зависят от света; наличие и отсутствие света сказываются на окраске животных, на их органах зрения, на их распределении и пр., о чем речь будет ниже.

Лишь для некоторых организмов, именно для определенных видов бактерий, свет является прямо губительным фактором.

С другой стороны, необходимо отметить, что если свет и необходим водорослям для ассимиляции  $\text{CO}_2$ , то расти и размножаться многие водоросли могут и без света. В течение многомесячной полярной ночи у берегов Шпицбергена дают новые побеги и фруктифицируют *Delesseriae*, развиваются спорангии у *Laminaria digitata* и др. Происходит это за счет резервных материалов, которые были накоплены этими водорослями в течение светлых летних месяцев. Аналогичные явления имеются под тропиками на суше; многие растения дают цветы и плоды в то время, когда листья уже опали из-за засухи или по другим причинам.

#### 1. СВЕТОВОЙ ДИАПАЗОН И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СВЕТА В ВОДЕ

В общем не может быть никаких сомнений в том, что света в воде гораздо меньше, чем на воздухе, даже в верхних слоях воды, не говоря уже о более глубоких, где господствуют вечные сумерки, которые на еще больших глубинах сменяются вечной ночью.

Всякий водный бассейн в естественных условиях все основное количество света, которым он располагает, получает сверху от источников света — солнца, луны и пр., которые находятся вне его самого, над его поверхностью. Источники света, находящиеся внутри самого бассейна, именно светящиеся животные и растения, как мы увидим ниже, в общей жизни воды играют лишь крайне незначительную роль. Как известно, свет, падающий на воду, частью от нее отражается, частью проникает внутрь воды. Чем ниже стоит

солнце, тем большее количество лучей отражается от поверхности воды и тем меньше проникает внутрь ее, вследствие чего день под водой короче, а ночь длиннее, чем на земле.

Оставшиеся от отражения лучи проникают в воду, среду более плотную, чем воздух. При этом они преломляются, приближаясь к перпендикуляру, опущенному на поверхность воды в точке падения. Благодаря этому все лучи, падающие в данную точку под различными (от 0 до 90°) углами к перпендикуляру и образующие конус с предельным углом при вершине в 180° (90° + 90°), образуют под водой расходящийся конус лучей с предельным вершинным углом всего в 97° (48.5° + 48.5°). Известно, что пути лучей падающего и преломленного не изменяются, если свет пойдет по ним обратным путем, т. е. падающий луч пойдет по пути прежнего преломленного, то, преломившись, он пойдет по пути прежнего падающего; поэтому лучи, идущие из-под воды под углом больше чем 48.5° к перпендикуляру, уже не могут выйти из воды; они отражаются от ее поверхности, как от зеркала. Вследствие этого для водных организмов верхняя поверхность обитаемого ими бассейна, его «потолок», будет казаться серебристо-блестящим.

Вода для света не является прозрачной средой. Прошедший в воду и преломленный свет частью поглощается водой, частью рассеивается в ней, при этом свет разной длины волн поглощается и рассеивается не одинаково. Первыми на малой глубине поглощаются красные лучи и последними, только на очень большой глубине, синева-зеленые; что же касается рассеяния, то дело происходит обратно: сильнее всего рассеиваются синие лучи, наименее поглощаемые, и слабее всего красные, наиболее поглощаемые. Окраска моря, с которой, как мы увидим ниже, сходна окраска многих планктонных организмов, зависит главным образом от внутреннего света, т. е. от тех лучей, которые вследствие рассеяния в конце концов выходят из-под воды и попадают в глаз наблюдателя. Из-под чистой воды выходят преимущественно синие лучи, наиболее рассеиваемые; при мутной воде рассеиваются сильнее лучи и другого цвета. На рис. 141, А, изображены 7 кривых: первая (1) представляет собою кривую поглощения водой света разной окраски, разной длины волн, от 0.48  $\mu$  (синих) до 0.64  $\mu$  (красных); кривые 2, 3, 4 представляют поглощения и рассеяние света для трех разных морей и наконец 5, 6 и 7 — окраску этих морей. Рассеяние (2, 3, 4) увеличивается в более мутной воде; поэтому окраска первого моря (кривые 2 и 5) будет почти синяя, окраска второго, более мутного моря (кривые 3 и 6), — зеленого, а третьего, еще более мутного (кривые 4 и 7), — оливкового. Вследствие различной высоты солнца над горизонтом и продолжительность водного дня в одном и том же бассейне, но на разных глубинах, будет различной; по мере углубления день будет становиться все более коротким, а ночь все более долгой; так, по измерениям около острова Мадейры водный день на глубине 20 м оказался равным 11 часам, т. е. на 4 часа короче наземного, на глубине 30 м было светло в течение уже только 5 часов, а на глубине 40 м — в течение всего только 15 минут. Так может изменяться количество света по глубинам в течение одного дня в одном и том же пункте. Не менее значительно изменение количества света, поступающего в воду, и по временам года. Для берегов Англии имеется такое наблюдение для зимнего минимума и для летнего максимума света (см. табл. 26)

Таким образом летом под воду поступает 93% света из атмосферы, а зимой только 32%. На рис. 142, А, представлены линии одинаковой интенсивности света по временам года и глубинам; из него видно, например, что на глубине между 20 и 25 м летом господствует та же интенсивность света, что в декабре на поверхности моря (см. также рис. 142, В).

В высоких широтах количество света, поступающего в воду, меньше, чем в более низких; так, при одном и том же положении солнца мы

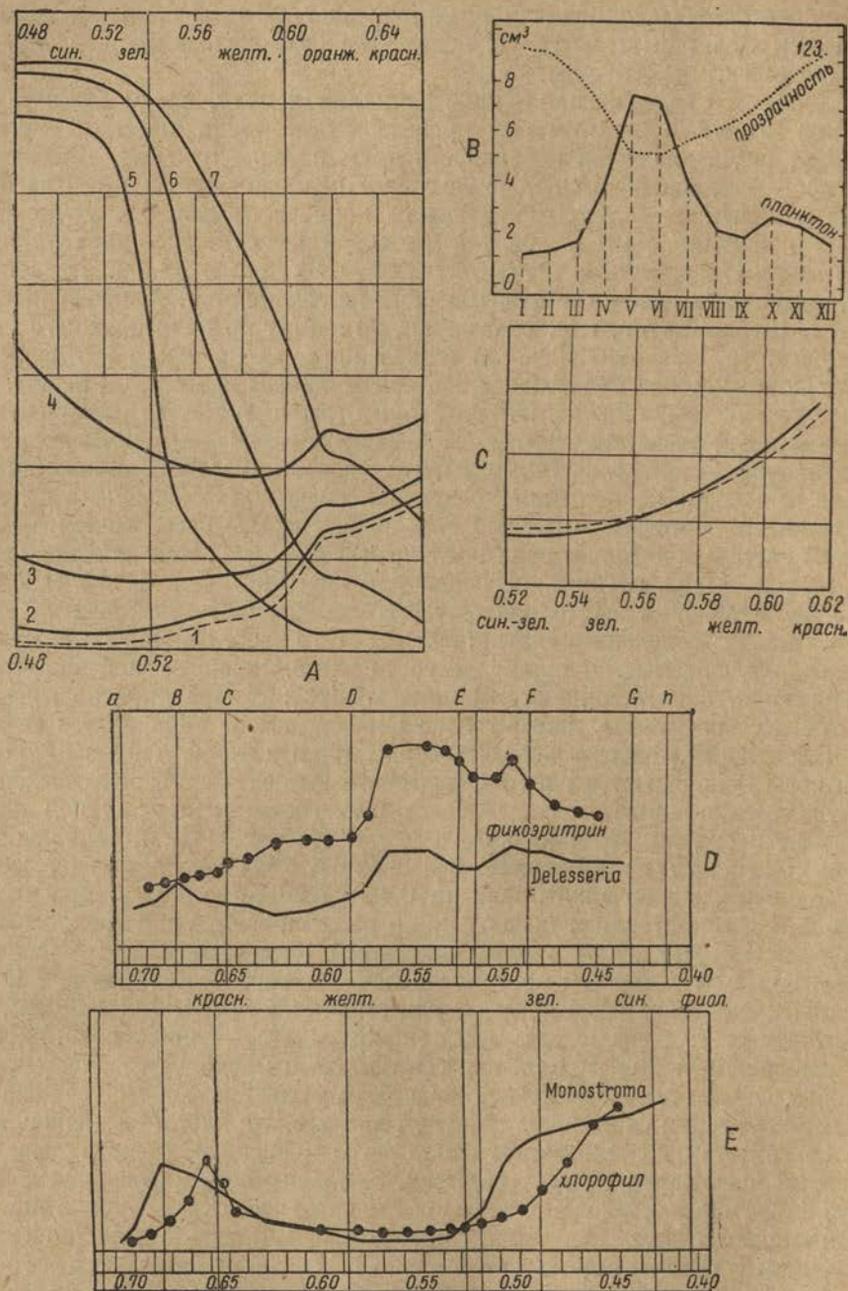


Рис. 141.

A — окраска морей; относительная яркость исходящих из глубин моря лучей различных цветов (1 — кривая поглощения разных цветов; 2, 3, 4 — величины, характеризующие поглощение и рассеяние света в воде трех разных морей; 5, 6, 7 — цвет воды тех же морей); B — изменение количества планктона по месяцам для озера Аннеси (во Франции) и соответствующая прозрачность на основании десятилетних наблюдений; C — окраска морской звезды *Pontaster tenuispinus* с глубины 114 м (сплошная линия — фактическая отражательная способность кожи животного по наблюдениям с помощью спектрофотометра; пунктирная линия — теоретическая кривая той же способности в предположении, что животное окрашено в строго дополнительный цвет к цвету воды на данных глубинах); D — кривая поглощения света раствором фикоэритрина и красной водорослью *Delesseria*; E — то же для раствора хлорофилла и зеленой водоросли *Monostroma*.

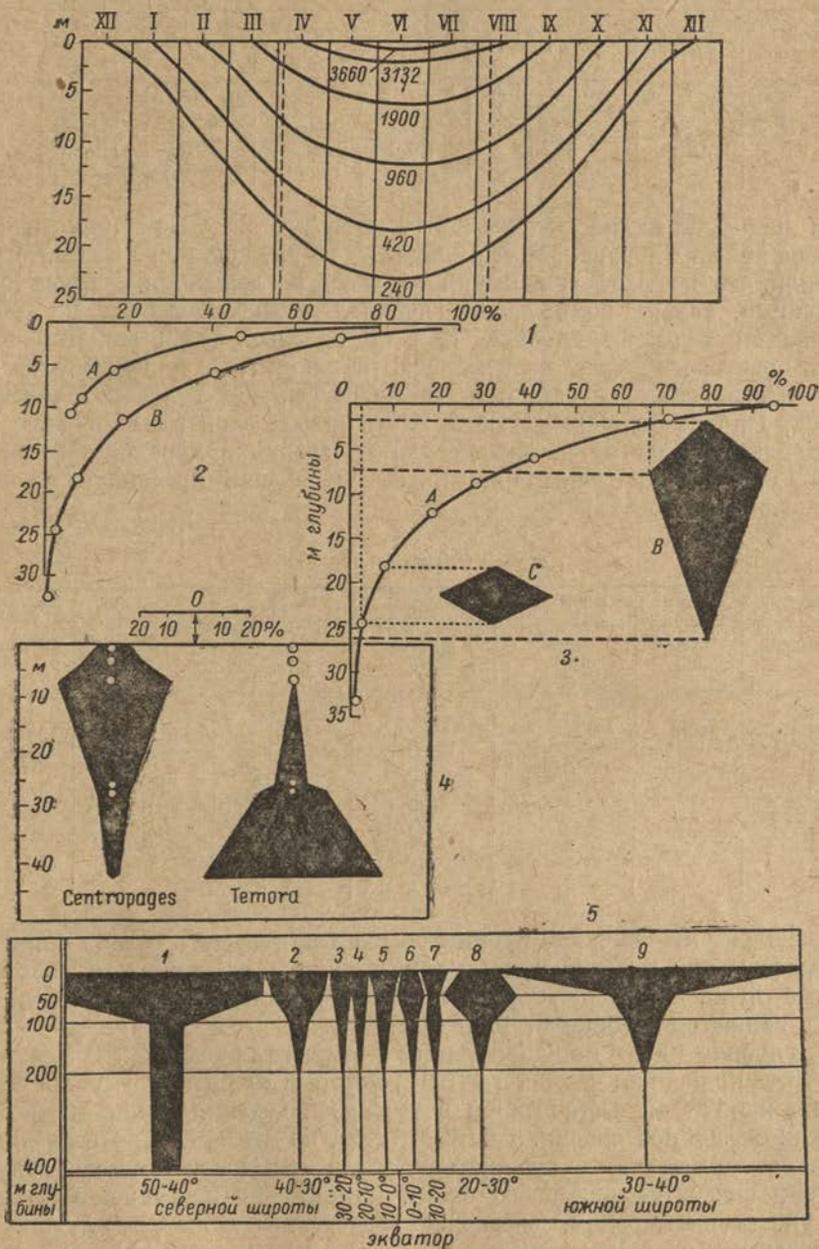


Рис. 142.

1 — сезонное распределение интенсивности света в море по вертикали; кривые изоинтенсивности в 3660, 3132, 1900, 960, 420 и 240 английских фут-свечей (англ. фут-свеча равняется 0.99 международной); 2 — количество света, передаваемого в глубину с поверхности моря у берегов Англии в процентах (A — прибрежные воды, B — в 10 милях от берега); 3 — A — падение интенсивности света с глубиной в процентах; B — диаграмма вертикального распределения светлюбивых (эврифитных) организмов; C — то же для стенофитных, более или менее фотофобных организмов; 4 — распределение рачков *Centropages* и *Temora* по вертикали в процентах общего количества; 5 — плотность населения (в 1 л) и вертикальное распределение *Protophyta* в Атлантике под разными широтами.

Таблица 26  
Количество света в фут-свечах

Время наблюдения	Воздух	Вода под самой поверхностью	Вода на глубине				
			5 м	10 м	15 м	25 м	35 м
21 XII	750	240	108.12	48.71	18.84	1.93	0.28
21 VI	4 100	3 813	2 128.10	1 188.30	593.34	112.33	27.44

имеем под 33° с. ш. на глубине 800 м свет той же самой интенсивности, как под 50° на глубине 500 м и под 67° на глубине всего 200 м. Мы уже говорили, что по мере углубления первыми поглощаются красные лучи и последними, только на большой глубине, синевато-зеленые; по данным для чистой воды на глубине 10 м от красных лучей остается только 2%, от оранжевых 8%, от желтых 32%, от синих 75%; на глубине же 100 м от желтого и зеленого остаются только следы, а от голубого и синего все еще 6%. На глубине 500 м остаются почти только фиолетовые лучи.

По данным одного из фактических измерений в море ослабление световых лучей разной длины волн по мере углубления представляется в следующем виде (табл. 27).

Таблица 27

Цвет	Красный	Оранжевый	Зеленый	Голубой	Синий	Фиолетовый
Длина волны (в $\mu$ )	0.680— 0.610	0.620— 0.585	0.570— 0.515	0.545— 0.486	0.475— 0.420	0.435— 0.400
1 м глб.	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000
10 " "	2.7	2.0	166.0	166.0	437.0	800.0
100 " "	—	0.0001	0.0300	0.0330	5.5000	10.0
200 " "	—	—	0.0040	0.0100	0.0400	1.0
500 " "	—	—	0.0016	0.0040	0.0140	0.10000
1 000 " "	—	—	—	0.0003	0.0010	0.00300
1 500 " "	—	—	—	—	—	0.00001

Поскольку мы измеряем проникновение света в глубь океана с помощью фотографических пластинок, воспринимающих и фиолетовые и ультрафиолетовые лучи, удалось установить, что границей проникновения света в море являются глубины от 1000 до 1700 м.

На глубине 1000 м по наблюдениям в открытом океане оказалась только одна трехмиллионная часть того света, который имелся на глубине 1 м, на глубине же 1700 м выставленная в течение 2 часов пластинка не показала никаких следов почернения. Таким образом, по мере углубления в воду мы имеем все более густые сумерки—сначала зеленого, а ниже голубого, синего и синевато-фиолетового цвета, которые в области абиссали сменяются уже вечным мраком, совершенно недоступным солнечным лучам. Такое распределение световых волн разной длины, как увидим ниже, тесно связано с распределением водорослей разной окраски (зеленых, бурых и красных) и с господством у животных на определенных глубинах одной определенной, как бы «форменной» для них окраски.

В пресноводных бассейнах, где вода вообще менее прозрачна и более рассеивает свет, чем в море, свет проникает на гораздо меньшие глубины, чем в море, и, например, в Женевском озере полная темнота для чувствительной фотографической пластинки наступает уже на 200—240 м глубины.

За годы 1929—1932 североамериканские исследователи выпустили ряд работ по изучению проникновения света в глубины американских озер. Они работали с помощью особого фотоэлектрического прибора «спирлимометра» (pyrlympometer), причем определялось как общее количество света,

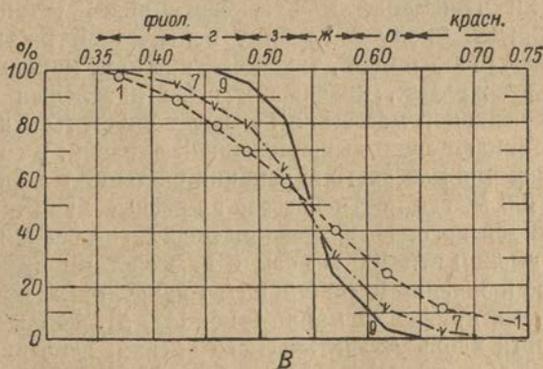
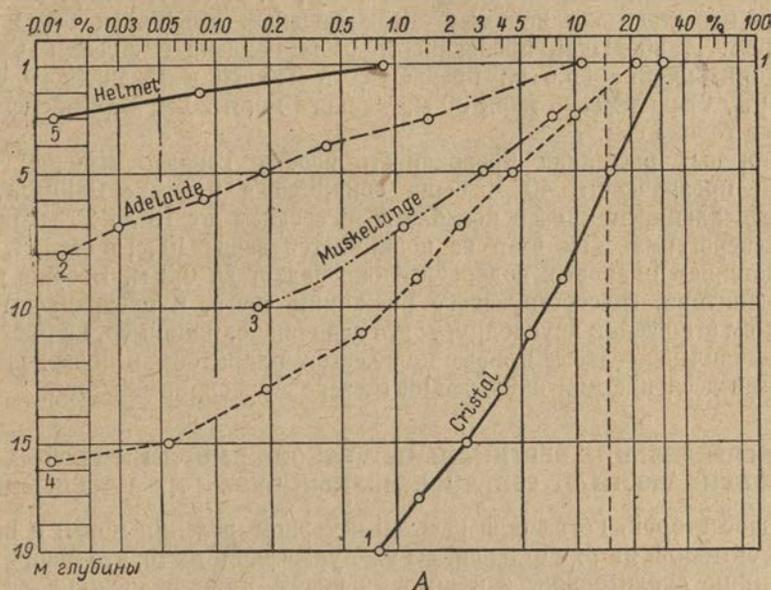


Рис. 143.

А — количество света, проникающего в глубину американских озер в процентах к свету (радиации), падающему на поверхность озера (1 — тип прозрачных озер; 2 — тип озер, в которых падение света выходит за пределы работы прибора, так называемого спирлимометра; 3 — большие и глубокие озера, где наблюдение было ограничено длиной кабеля; 4 — озера, где в области гипolimниона наблюдается значительное падение трансмиссии света; 5 — озера с сильно загрязненной водой), В — процентное распределение световых лучей разной окраски на глубинах 1, 7, 9 м 21 августа 1930 г. в озере «Черный дуб» (Black oak) в Америке.

так и количество лучей определенной длины волн на разных глубинах в процентах к свету на поверхности озера днем. Как видно по рис. 143, в озерах разного типа количество света с глубиной уменьшается очень различно, причем если на глубине одного метра количество света в разных озерах колеблется приблизительно от 1 до 30% дневного, то на глубинах от 3 до 19 м количество света выражается величинами от 0.01 до 1%. На рис. 143 В, видно, что в одном из озер на глубине 1 м 6 лучей разной длины волн

распределены почти равномерно, но на глубине 9 м осталось только 4 луча, причем более половины всего света занято желтыми лучами.

Плавающая растительность и грязные притоки, конечно, сильно ослабляют проникновение света в глубину.

Для решения ряда биологических вопросов бывает достаточно знать только так называемую прозрачность воды, т. е. ту глубину, на которой внезапно перестает быть видимым так называемый белый диск Секки в 30 см диаметром. Наибольшая прозрачность была найдена в области Саргассового моря, именно 66.5 м; прозрачность Тихого и Индийского океанов 59 и 50 м, Средиземного моря 30 м, Черного моря 20 м, Балтийского 13 м, а Белого только 8 м.

В пресных бассейнах прозрачность вообще гораздо меньше. Максимальная прозрачность 40 м была обнаружена в озере Байкале. Прозрачность альпийских озер колеблется в среднем от 16 до 20 м, прозрачность северогерманских озер не поднимается выше 10 м; в озерах с сильным цветением циановых водорослей она падает до 0.3 м. Вообще количество планктона, способствующего рассеянию света, и прозрачность стоят в обратном отношении друг к другу; это ясно видно, например, на рис. 141, В, где представлены годовые кривые количества планктона и прозрачности на основании десятилетних наблюдений в озере Аннеси во Франции.

## II. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕРТИКАЛЬНЫХ РАЙОНОВ МОРЯ И ПРЕСНЫХ ВОД В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СВЕТА И ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ИХ НАСЕЛЕНИЯ

В главе второй, когда шла речь об основном делении морей и пресных вод по вертикали на ряд отделов, мы уже указывали на то, что в морях нижняя граница сублиторали, а в пресных водах нижняя граница литорали (по терминологии Тинеманна и Везенберг-Лунда) устанавливается там, где наступает предел уходу в глубину бентической растительности. Для водной флоры, как планктонной, так и бентической, максимум ассимиляции лежит в пределах желтых, красных и отчасти зеленых лучей спектра; поэтому в своей основной массе она не может спуститься ниже тех глубин, куда уже не проникают лучи вышеуказанной окраски, в связи с чем теоретическим пределом для массового опускания растений в море следует считать глубины около 100 м, где почти исчезают красные лучи и остаются только следы желтого и зеленого. На основании ряда своих работ в Атлантическом океане Ломанн именно эти 100 м воды и называет «производственными мастерскими морской жизни» и «пастбищем планктонных животных».

На прилагаемых кривых Ломанна (рис. 142, 5), показывающих распределение *Protophyta* вдоль Атлантического океана, ясно видно, что именно на глубине около 100 м отделяется верхняя область процветания растений от нижней области замирания.

В северных широтах граница растительности поднимается; так, в Норвежском море количество диатомей на глубинах 0—25 м падает только с 148 800 до 127 300 на литр, но уже на глубине 50 м происходит быстрое падение до 10 500 и на глубине 100 м остается всего только 70 экземпляров.

В пресной воде в силу ее меньшей прозрачности растительность не опускается глубже 30 м; эта граница очень сильно варьирует, ввиду большого разнообразия пресноводных бассейнов и может подниматься до 1—2 м глубины.

В особо прозрачных бассейнах флора уходит гораздо ниже указанных выше границ; так, в Средиземном море у острова Капри — до 130 м; в Боденском озере диатомей еще довольно многочисленны на 75 м глубины, а отдельные виды доходят до 160 и более метров.

Замечательно, что планктонные водоросли вообще опускаются глубже прикрепленных; так, в Боденском озере эта разница в опускании может достигать величины 20 м. В океаническом планктоне некоторые виды диатомей (*Coscinodiscus*, *Planktoniella* и др.) и зеленая водоросль *Halosphaera* специально предпочитают более глубокие слои воды от 80 до 350 м в тропиках и до 200 м в Северной Атлантике, образуя специальную теневую флору или, точнее, «теневого планктон». Теневым планктон имеется и в пресной воде, но, конечно, на гораздо более мелких глубинах; его образуют в германских озерах некоторые синезеленые и жгутиковые (*Lyngbia compressa*, *Mallomonas caudata*).

Чрезмерный свет оказывается вредным не только для специальных видов, входящих в состав теневого планктона, но и для многих прикрепленных водорослей. От излишнего света эти водоросли избавляются самыми различными способами. Мелкие виды с кратковременной жизнью при наступлении неблагоприятных, чрезмерных для них световых условий переходят либо на большие глубины, либо в затененные гроты. Некоторые многолетние водоросли при подобных условиях даже лишаются отдельных частей своего таллома, другие водоросли обладают способностью иризировать, отбрасывая то голубой свет, как некоторые виды *Cystosira*, то зеленый, как *Dictyota*. Ряд водорослей покрывается при сильном свете пучками бесцветных волосков; имеются еще и другие приспособления, все с той же задачей — ослабления действия света.

Весь океанический теплопроводный планктон в связи с освещением соответствующих глубин рядом исследователей разделен на следующие планктонные ярусы.

Первый ярус — световой, хорошо освещенный, полифотный, где процветают водоросли, где идет основная ассимиляция  $CO_2$  и готовится первоисточник пищи почти всех водных животных; он идет от поверхности моря (от нуля) до 30, 50 и 80 м глубины в разных морях; соответствующий ему планктон носит название светового; в общем этот ярус не идет ниже 100 м, которые были указаны выше как предел массового развития водных растений.

Ниже идет второй ярус — полусветовой, мезофотный, слабо освещенный; он включает в себе вышеуказанную теневую флору и часто бывает богат животным планктоном; нижний предел этого яруса идет в разных морях по глубинам 200, 350, 400 и 500 м; планктон этого яруса носит название сумеречного, полусветового; его предел около 400—500 м глубины, где имеются почти только фиолетовые лучи; глубже растения вообще не встречаются.

Третий ярус — малосветовой, олигофотный, идущий до глубины около 1500 м, где лежит предел действия света на фотографическую пластинку; он часто бывает заполнен животными организмами; этот ярус населяет почти бесцветный планктон.

Заканчивает вертикальное распределение океанического планктона четвертый ярус — бесцветной, афотный, темный, идущий до 5000 м и далее; населяющие его специфические формы образуют бесцветной, ночной планктон.

Третий и четвертый ярусы можно соединить в один: неосвещенный ярус, поскольку дело идет о распределении растительного планктона; но для некоторых животных, как, например, для детально изученных в этом отношении радиолярий, эти два яруса различаются вполне определенно.

Из океанических животных особенно типично распределяются по четырем ярусам радиолярии: именно в первом ярусе живут *Collidae*, *Collozoum* и *Perme*, во втором — *Challengeridae*, в третьем — род *Tuscarora*, в четвертом — *Pharyngellidae*.

Конечно, в отдельных морях и океанах и на отдельных широтах глубинные пределы могут изменяться очень сильно; но по крайней мере три яруса — освещенный, слабоосвещенный и неосвещенный с соответствующими им биоценозами планктона светового, полусветового и бессветового — мы можем отличить почти всегда. Зоны, на которые в настоящее время разделяют Каспийское море, близки к предыдущим. Нижней границей верхней зоны является глубина приблизительно до 150 м, а ее верхней половины — до 33—40 м, вторая зона идет до 450 м, что вполне совпадает с нижней границей полусвещенного яруса в океанах; третья идет до предельных глубин Каспия в 945.5 м, что исключает в нем возможность наличия четвертого яруса.

### III. ФОТОТРОПИЗМ, ИЛИ ГЕЛИОТРОПИЗМ

#### 1. Описание и вероятное объяснение фототропизма

Явление принудительной ориентировки животных и растений в отношении направления световых лучей носит название фототропизма, или гелиотропизма. Подвижные организмы в установке продольной оси своего тела и в направлении своего движения, а неподвижные только в ориентировке своей продольной оси стремятся своим передним концом либо навстречу световым лучам — положительный гелиотропизм, либо в обратную сторону — отрицательный гелиотропизм. И в том и в другом случае ориентировка бывает часто настолько определена и принудительна, что организмы, по образному выражению Ж. Лёба, много работавшего над этими вопросами, действительно становятся «рабами света». Поскольку направление, количество и качество света в каждом бассейне не остаются постоянными, а подвержены суточным и годовым изменениям, поскольку количество света в бассейнах изменяется в связи с глубиной, понятно, какое большое влияние имеет фототропизм на жизнь и особенно на распределение гидробионтов.

Фототропизму подвержены организмы, ведущие самый различный образ жизни, не только планктонные, но также бродячие и неподвижно прикрепленные. Если взять пробирку с зелеными эвгленами или с личинками *Leras* и положить ее длинной осью перпендикулярно к окну, то все эти организмы, будучи положительно гелиотропичными, соберутся на свет в конце пробирки, ближайшем к окну.

Помещенные в сосуд *Scapholeberis mucronata* (рис. 144, 9, 10) при отсутствии света распределяются равномерно по всему сосуду; если же осветить сосуд сбоку, то все *Scapholeberis* разместятся только по освещенной стороне (положительный фототропизм). Если мы заполним высокий цилиндр свежешоупманном планктоном, состоящим из *Polyphemus pediculus* и *Daphnia longispina*, и осветим его сверху с силой 300 тыс. МС (метр-свечей), то увидим (рис. 144, 3, 4), что при таком освещении (если взятая вода была совершенно прозрачна) полифемусы расположатся у поверхности воды, а дафнии — около дна сосуда; в этих условиях полифемусы являются положительно, а дафнии отрицательно фототропичными животными. Если же мы ослабим освещение до 2500 МС, то полифемусы сохранят свое прежнее положение, а дафнии распределятся по всему сосуду. Если вода будет окрашенной, гумусной (рис. 144, 1, 2), то при 30 тыс. МС организмы распределяются так же, как в прозрачной воде при ослабленном освещении в 2500 МС, а при освещении гумусной воды в 2500 МС полифемусы сохраняют свое положение около поверхности воды, а дафнии разместятся более плотным слоем на некотором расстоянии книзу от слоя с полифемусами. На следующем рисунке (145, 5 и 6) изображены те положения, которые принимает *Ranatra* при освещении ее спереди и сзади; эти позы значительно

сходны с теми положениями, которые принимают многие организмы при пропускании через их тело электрического тока.

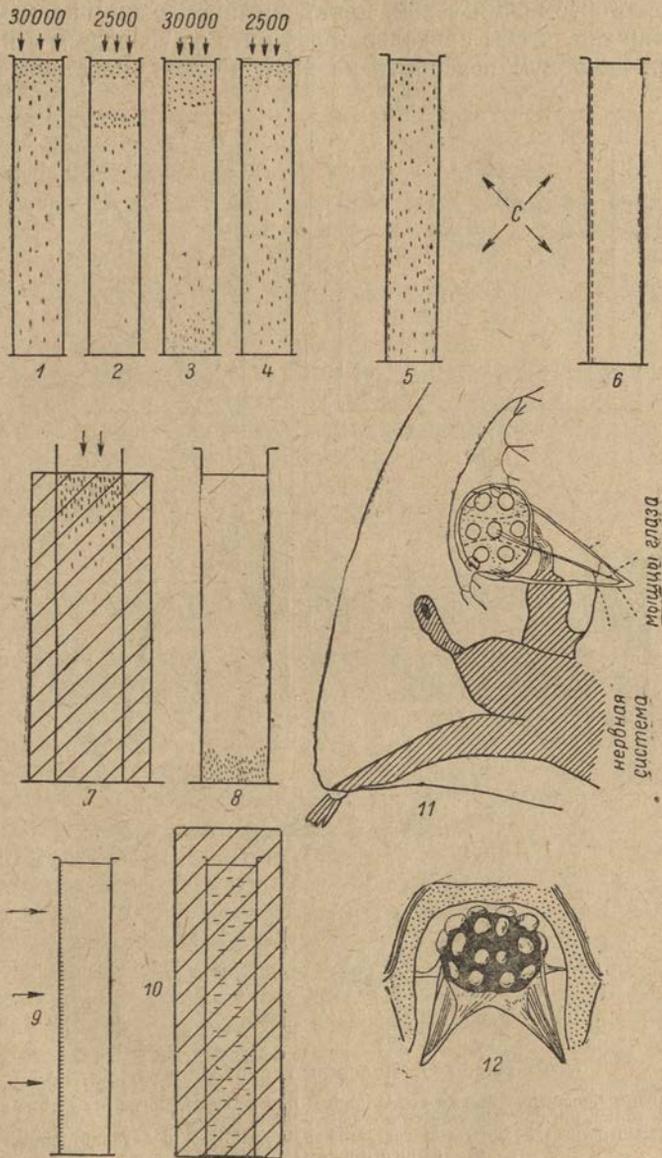


Рис. 144. Влияние освещения на распределение организмов.

Распределение *Polyrphemus* (точки) и *Daphnia longispina* (вертикальные линии):  
 1—4 — в гумусной воде при силе света наверху 30 000 и 2500 метр-свечей; 5—6 — распределение *D. longispina* при источнике света (С) в 1200 метр-свечей (5 — в гумусной воде, 6 — в прудовой цветущей воде); 7 — распределение *Daphnia* при падении света только сверху (бока сосуда затемнены); 8 — то же, но сейчас же после удаления бокового затемнения; 9 — распределение *Scapholeberis* при боковом освещении; 10 — то же в затемненном сосуде; 11 — фотостатический орган (глаз) *Hyalodaphnia cucullata*; 12 — то же у *D. magna* спереди.

Ил Азовского моря содержит большое количество мелких *Hydrobia* (из брюхоногих), которых очень трудно отбирать вручную; но стоит только сосуд с илом и водой покрыть картонкой с прорезанным в ней отверстием,

как моллюски сотнями вылезают из ила и располагаются на освещенной стороне сосуда. Если на дно аквариума (рис. 145, 3, 4) положить *Spirographis spallanzanii* с их трубками головой на свет, падающий сбоку аквариума, то через некоторое время черви, прикрепившись задним концом, приподнимут передний так, чтобы продольная ось их тела совпала с направлением света. Если аквариум повернуть на  $180^\circ$ , то через некоторое время черви

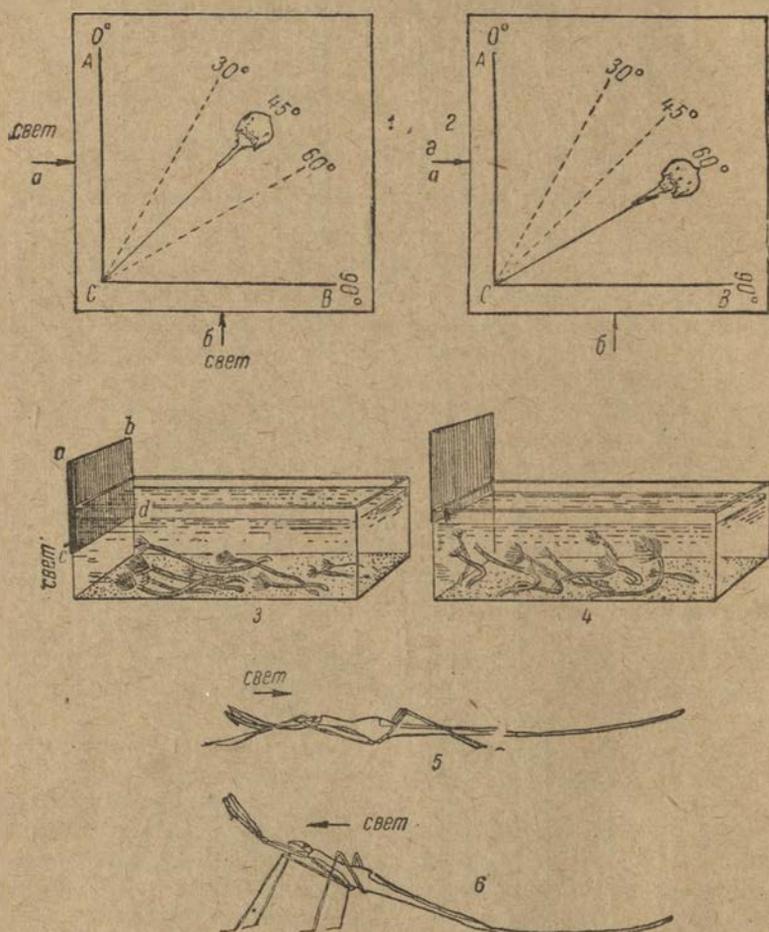


Рис. 145. Явления гелиотропизма.

1 — гелиотропичное положение мечехвоста (*Limulus*) при условии, когда освещение со стороны *a* и *b* одинаково; 2 — то же, когда освещение со стороны *b* в два раза слабее, чем со стороны *a*; 3, 4 — положительный гелиотропизм полихеты *Spirographis spallanzanii*; 5, 6 — гелиотропические реакции водяного клопа (*Ranatra*).

изогнут свои трубки дугой, и передний конец их тела снова будет направлен навстречу падающему сбоку свету.

Известно, что фототропизм у растений, как, например, изгиб молодых стеблей навстречу падающему свету, объясняется более усиленным ростом стебля на теневой его стороне, сравнительно с ростом освещенной. Объяснение фототропизма у животных наталкивается на большие затруднения. Лёб, согласно своей «мышечной» теории, полагает, что фототропизм есть выражение влияния света на соответственные напряжения симметричных мускулов у многоклеточных и ресничек и жгутов у одноклеточных.

В простейшем случае движения к свету двухсторонне симметричного организма Лёб представляет себе дело так, что свет, действуя на глаза или на светочувствительные элементы кожи, производит в них какую-то химическую реакцию, которая дает продукт, действующий посредством нервной системы на тонус симметричных двигательных мускулов по обеим сторонам тела. Если фототропичный организм плывет прямо на свет, светочувствительные части его тела освещены одинаково, симметричные двигательные мускулы имеют одинаковый тонус, и направление движения сохраняется. Если организм в силу чего-либо отклоняется от прямого пути на свет, светочувствительные части его тела получают неодинаковое освещение; тонус, напряженные мышцы, становится неодинаковым, и работа органов движения изменяется так, что продольная ось тела животного снова приводится в совпадение с направлением света.

Некоторые животные в условиях опыта, в цилиндре, собираются не на стороне, обращенной к источнику света, и не на противоположной стороне, а в промежутке между ними, где имеется не предельный в данных условиях, а относительный минимум света; так располагаются, например, планарии, которые, очевидно, чувствительны к определенным световым различиям. Сюда же относится и описанное выше распределение дафний в гумусной воде при освещении в 2500 МС. Ниже при изучении распределения и суточных передвижений планктона мы увидим, что действительно каждый вид, а в пределе быть может даже каждый индивидуум, имеет свой собственный, характерный для него оптимум света.

## 2. Влияние на фототропизм других факторов

Если мы признаем, что в основе фототропизма лежит фотохимический процесс, то нам не будет казаться удивительным, что целый ряд внешних факторов, как в природе, так и в условиях опыта, может изменять фототропизм данного организма из положительного в отрицательный и обратно; не будет изумлять и то обстоятельство, что фототропизм бывает различен на разных стадиях жизни того же организма и в различные моменты жизни той же стадии. Наиболее сильное влияние на фототропизм оказывают температура, соленость и реакция среды; влияют и те факторы, которые воздействуют непосредственно на нервную систему. Температура, особенно в пределах выше  $20^{\circ}$ , является мощным фактором, способным изменять даже знак фототропизма; в главе о температуре мы уже говорили о том, что понижение температуры усиливает положительный фототропизм и отрицательный изменяет на положительный, а повышение температуры, усиливая отрицательный, изменяет положительный фототропизм в отрицательный. Повышение солености путем прибавления 1 г NaCl на 100 см<sup>3</sup> морской воды делало отрицательно-гелиотропичных личинок *Polygordius* положительно-гелиотропичными; понижение концентрации путем прибавления 30—60 см<sup>3</sup> дистиллированной воды на 100 см<sup>3</sup> морской превращало положительно-гелиотропичных животных в отрицательно-гелиотропичных. При возрастании количества Na в морской воде личинки *Leras* становились более положительными, при возрастании Mg — более отрицательно-гелиотропичными.

У некоторых видов калифорнийских *Daphnia*, *Copepoda* и *Gammarus*, которые не обнаруживали никакого фототропизма, удавалось пробудить весьма сильный положительный гелиотропизм, подкисляя воду CO<sub>2</sub>, хотя бы путем простого приливания сельтерской воды или пива. Оказалось, что подобно CO<sub>2</sub> действует еще целый ряд кислот и спиртов. Индифферентный к свету *Diaptomus* делался в высшей степени отрицательно-гелиотропичным при прибавлении к воде слабого раствора кофеина и т. д. Как пример из-

менения знака гелиотропизма с возрастом можно привести личинок *Limulus polyphemus*: только что вылупившиеся из яиц личинки положительно-гелиотропичны; позднее у них развивается отрицательный гелиотропизм.

### 3. Фототропизм и геотропизм

Известно, что в бурную погоду планктонные организмы уходят в более глубокие слои. Можно думать, что фототропизм в этих условиях оказывается недействительным и заменяется положительным геотропизмом. Действительно свежеринесенный в лабораторию планктон сначала лежит определенное время на дне и только впоследствии распределяется по всему цилиндру, согласно господствующему в лаборатории освещению. Если в диффузном свете сосуд с дафниями затемнить по бокам, то все дафнии соберутся к свету, у поверхности воды; при снятии затемнения они все сразу падают на дно, — их гелиотропная ориентировка исчезает (рис. 144, 7, 8).

### 4. Фототропизм при двух источниках света

Интересно поведение подверженных фототропизму организмов в тех случаях, когда они имеют перед собой не один, а два источника света.

Часть водных животных, как личинки *Zoëa*, *Megalopa* и *Podoceras lobatus*, при довольно близком расположении друг от друга одинаковых источников света проплывают между источниками света как бы по равнодействующей между одинаково сильным для них притяжением того и другого источника. Большинство же животных плывет либо прямо на один из источников света (1-й путь), либо сначала доплывает до критической «решительной» точки, которая лежит по середине между обоими источниками света, или немного не доходя до этой точки, и затем уже поворачивает либо к одному, либо к другому источнику света (2-й путь). 1-й путь предпочитают *Eupagurus*, *Carcinus*, *Mysis* и др.; 2-й путь — *Littorina*, *Daphnia*; наконец *Nassa*, *Diastylis*, *Asterias* и др. идут то первым, то вторым путем.

Удивительные опыты можно проделать над *Limulus* при двух источниках света (рис. 145, 1, 2); если оба источника имеют одинаковую силу, то животное направится по середине между ними, если же один источник будет вдвое сильнее другого, то животное пойдет по линии, лежащей ближе к более слабому источнику света. При этом если, например, до начала опыта животное было помещено на вершине прямого угла, а источники — на одинаковом расстоянии от вершины по катетам, то животное направится совершенно точно по линии, лежащей под  $60^\circ$  от катета с источником, вдвое более сильным, и под  $30^\circ$  от катета с источником, вдвое более слабым (например при разнице освещения в 150 и 75 МС). Одним словом, *Limulus* всегда направляется так, чтобы обе стороны его тела были освещены с одинаковой интенсивностью.

Фототропически действуют не только искусственные источники света и солнечные лучи, но и луна. Именно с фазами луны связано появление в поверхностных слоях моря около островов Самоа, Фиджи и других так называемого тихоокеанского палоло. Палоло — это полихета *Eunice viridis* длиной около 40 см. В октябре и ноябре, — весной этих тропических областей — оторвавшиеся задние концы этих червей, наполненные половыми продуктами, появляются у поверхности моря такими массами, что прозрачность моря падает до 10 см. Это явление происходит совершенно точно накануне и в самый день последней четверти луны (день новолуния). Эти дни хорошо известны туземцам, которые массами собираются на берег, где ловят палоло, который в сушеном и жареном виде является, повидимому, очень ценной пищей.

Двадцатипятилетние наблюдения на острове Фиджи показали, что палоло появляется всегда через 353 и 382 дня, т. е. совершенно точно через 12 или 13 лунных месяцев. Оставшиеся на дне моря передние концы палоло снова регенерируют. Японский палоло, nereida *Ceratocephale ozawae*, появляется четыре раза в году, в октябре и ноябре, после новолуния и полнолуния.

#### IV. СЕТ И ДВИЖЕНИЕ

Вольтерек, изучая способы плавания *Cladocera*, пришел к убеждению, что свет действует как интенсификатор на число ударов антенн у дафний. В сумерки антенны делают 49 ударов в минуту; при диффузном освещении — 72, при концентрированном верхнем свете — 88, 120 и 138 ударов в минуту; при затемнении после диффузного освещения (через 3 минуты) — 56 ударов; новое усиление света дает 80 ударов и т. д.

Что же касается глаза дафний, то он является своего рода фотостатическим аппаратом (рис. 144, 11, 12). Действительно, известно, что сложный глаз дафний состоит из двух половин; в каждой половине имеется 11 линз: 4 спинных, 4 брюшных и 3 боковых. Глаз и тело дафнии ориентируются всегда так, чтобы основание глаза, где входит нерв, выставилось всегда на самый сильный свет, а противоположный полюс глаза, который называется «темной точкой», оставался в самой сильной тени. При таком положении глаза все симметричные его секторы получают одинаковое количество света, а глаз пребывает в оптическом, вернее, в «фотохимическом» равновесии. Если какой-либо сектор глаза будет затемнен, то его глазной мускул сокращается, и глаз снова вводится в состояние «оптического равновесия». Тонус брюшного глазного мускула действует как регулирующее раздражение на движение антенн, которые и приводят тело дафний в такое положение, при котором его продольная ось будет лежать под углом в 25—30° к горизонту; в этих условиях глаз и его мускулы будут находиться в спокойном состоянии.

#### V. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СУТОЧНАЯ МИГРАЦИЯ ПЛАНКТОНА

Кривая А на рис. 142, 3, изображает в процентах падение интенсивности света с глубиной в Английском канале 1 октября 1925 г., определенное с помощью фотоэлектрического прибора, особенно чувствительного к глубоко проникающим лучам. Если мы представим себе организм, для которого световой оптимум 35% полного света, а весь диапазон в 65%, например от 67.5 до 2.5%, то по кривой А мы можем определить те глубины, на которые приходится означенные интенсивности света в 2.5, 35 и 67.5%; это будут глубины в 26.5, 7 и 2 м. Если мы захотим представить себе диаграмму распределения этого организма по глубинам, то получится фигура типа В, наиболее широкая в области оптимума на глубинах в 7 м и сходящая на нет в области глубин, как соответствующих максимуму света для данного организма на 2 м глубины, так и минимуму его — на 26.5 м. Фигура С изображает распределение организма менее светлюбивого с диапазоном в 5% и с оптимумом при 5%. Фактические диаграммы распределения в том же Английском канале ракообразных *Centropages typicus* и *Temora longicornis* (рис. 142, 4) имеют действительно ряд общих черт с теоретическими диаграммами В и С.

На рис. 146, 1 изображено вертикальное распределение рачка *Calanus finmarchicus* и медуз *Turris pileata* и *Cosmetira pilosella* в Английском канале (Ламанше) в различные часы дня 17, 18 и 19 июня 1925 г. Медуза *Cosmetira* замечательно строго поднимается в верхние слои к 10 часам вечера, а в 2 часа утра уже уходит в более глубокие слои; к тем же 7—10 часам

вечера переходят в верхние слои из более глубоких и *Calanus finmarchicus*; напротив, медуза *Turris* к 10 часам, когда *Cosmetira* поднимается в верхние слои, уходит в более глубокие, а поднимается в верхние слои в 7 часов вечера и в 2 часа утра.

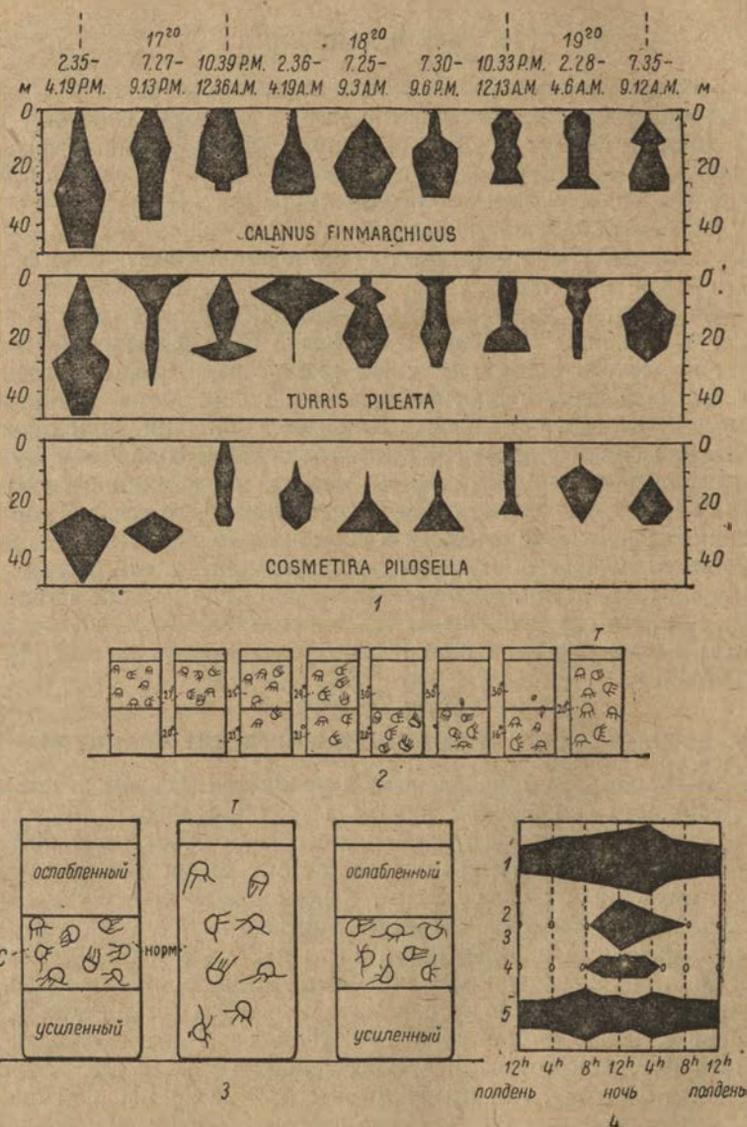


Рис. 146. Суточные миграции планктона.

1 — суточное вертикальное передвижение планктонных организмов в Ламанше; 2 — влияние температуры на суточные миграции планктона; 3 — влияние химического состава (S‰ и пр.) на суточные миграции планктона; 4 — количество планктонных рачков на поверхности Пленского озера в разные часы дня в августе 1910 г.

Удивительно велик размах суточных передвижений у мизид в Каспийском море, описанный Н. М. Книповичем. Днем они держатся на глубинах от 250 до 350 м и не встречаются выше 150 м. С наступлением темноты они быстро поднимаются в верхние слои и ловятся на глубине всего в несколько метров. Вместе с мизидами так же странствуют веслоногий рачок *Limpo-*

*Calanus* и ряд других животных, в том числе и личинки каспийских килек; во время этих суточных передвижений мизиды и их спутники переходят из слоев с довольно низкой температурой, малым количеством  $O_2$  и большим давлением в слои гораздо более теплые, с большим количеством  $O_2$  и малым давлением.

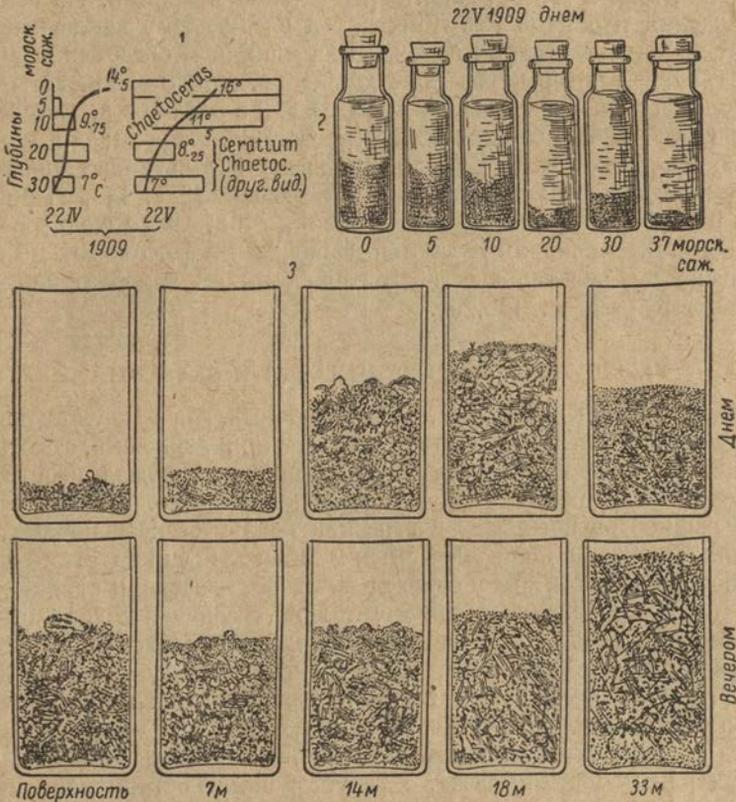


Рис. 147. Вертикальное распределение планктона.

1 — ход температуры и количество планктона на глубинах 0, 5, 10, 20 и 30 морских саженей у Севастополя; 2 — фактические уловы на тех же глубинах там же; 3 — дневное и вечернее распределение планктона у Плимута.

*Calanus finmarchicus*, производящий, как мы видели, у берегов Англии и в других районах весьма правильные суточные вертикальные странствования, размахом иногда до 500 м, в условиях полярного лета, когда солнце остается над горизонтом в течение целых суток, например у берегов Новой Земли, обнаруживает лишь небольшие вертикальные суточные передвижения.

В пресноводных бассейнах тоже наблюдается дневной уход планктона в глубину. Размах этих передвижений различен; в прозрачных альпийских озерах он гораздо больше (40—50 м), чем в балтийских (несколько метров). В Фирвальдштетском озере максимум *Daphnia hyalina* приходится на глубины 20—60 м днем и 0—10 м ночью. На рис. 146, 4 изображено суточное распределение планктонных рачков в Плёнском озере в поверхностных слоях; из него видно, что, например, *Leptodora* и *Eurytemora* появляются на поверхности только ночью, а *Hyalodaphnia* хотя и остается наверху круглые сутки, но имеет два количественных максимума — в 8 часов вечера и 4 часа утра (сумеречные максимумы).

Поскольку миграция планктона связана с фототропизмом, а фототропизм зависит от целого ряда факторов, понятно, что объяснение суточной миграции является очень сложным делом, и в одних случаях причиной миграции могут быть одни факторы, в других — другие.

В 1925 г. вышла большая французская работа Роз (M. Rose), посвященная биологии планктона и его суточной вертикальной миграции. На основании ряда наблюдений и опытов Роз приходит к следующему заключению. Суточная вертикальная миграция обусловлена влиянием следующих внешних факторов: 1) свет, который вызывает движение, его направляет и частично прямо регулирует уровень плавания; 2) температура, которая действует, более или менее изменяя действие световой энергии; она может изменить знак фототропизма; температура выше 20° вызывает погружение планктона, и ее роль может стать господствующей (рис. 146, 2; рис. 147); 3) соленость, химический состав, растворенные газы в обычных условиях являются добавочными факторами, но при некоторых очень исключительных обстоятельствах им может принадлежать и главнейшая роль (рис. 146, 3).

## VI. ОРГАНЫ ВОСПРИЯТИЯ СВЕТА И ОКРАСКИ

В наиболее совершенном виде, у позвоночных, глаза служат для восприятия различия света и темноты, направления, движения, расстояний, изображений и наконец окраски. У беспозвоночных глаза несут нередко только часть этих функций в той или иной комбинации. В связи с этим и стоит необычайное разнообразие в строении глаз у беспозвоночных, которое объясняется еще и полифилетическим происхождением этих органов, т. е. тем обстоятельством, что у самых различных классов и отрядов беспозвоночных глаза образовались самостоятельно, независимо друг от друга. У беспозвоночных глаза развились на самых разных частях их тела, поскольку эти части доступны действию света и поскольку именно с данного места они могут с наибольшей выгодой для животного контролировать его движения. У радиально построенных животных, как у медуз и морских звезд, глаза помещаются по концам радиусов, — по краю колокола у медуз и на концах рук у морских звезд. У двусторонних организмов, особенно обладающих сильным движением, глаза расположены на переднем конце тела обычно в числе двух, как у десятиногих раков или у головоногих моллюсков. У двусторчатых, как *Pecten* и *Cardium* (рис. 148, 6), глаза помещаются по краям мантии, часто в виде ряда точек, блестящих как драгоценные камни. У хитонов и многих *Turbellaria* глаза распределены почти по всей спинной части тела; у *Branchioma* и других трубчатых червей — на жабрах, которые выставляются из трубки (рис. 148, 10, 11). Очень редко глаза бывают на брюшной стороне, как, например, на каждом сегменте в задней части тела червя *Eunice viridis* (палоло), которая, будучи наполнена половыми продуктами, как известно, отрывается и ведет планктонный образ жизни.

У одних планктонных организмов — особенно активных охотников — глаза получили усиленное развитие, например у планктонной полихеты *Aciorea*, у килевого моллюска *Pterotrachea* (рис. 150, 3, 4), у ряда головоногих и рыб. Напротив, другие планктонные формы и почти все сидячие организмы совершенно не имеют глаз, особенно во взрослом состоянии. Так, из планктонных организмов лишены органов зрения многие медузы, все гребневики; сифонофоры, крылоногие моллюски и асцидии; среди иглокожих глаза имеются только у морских звезд.

Свободно плавающая трохофорная личинка почти всех червей имеет два глаза — даже у таких видов, которые во взрослом состоянии лишены

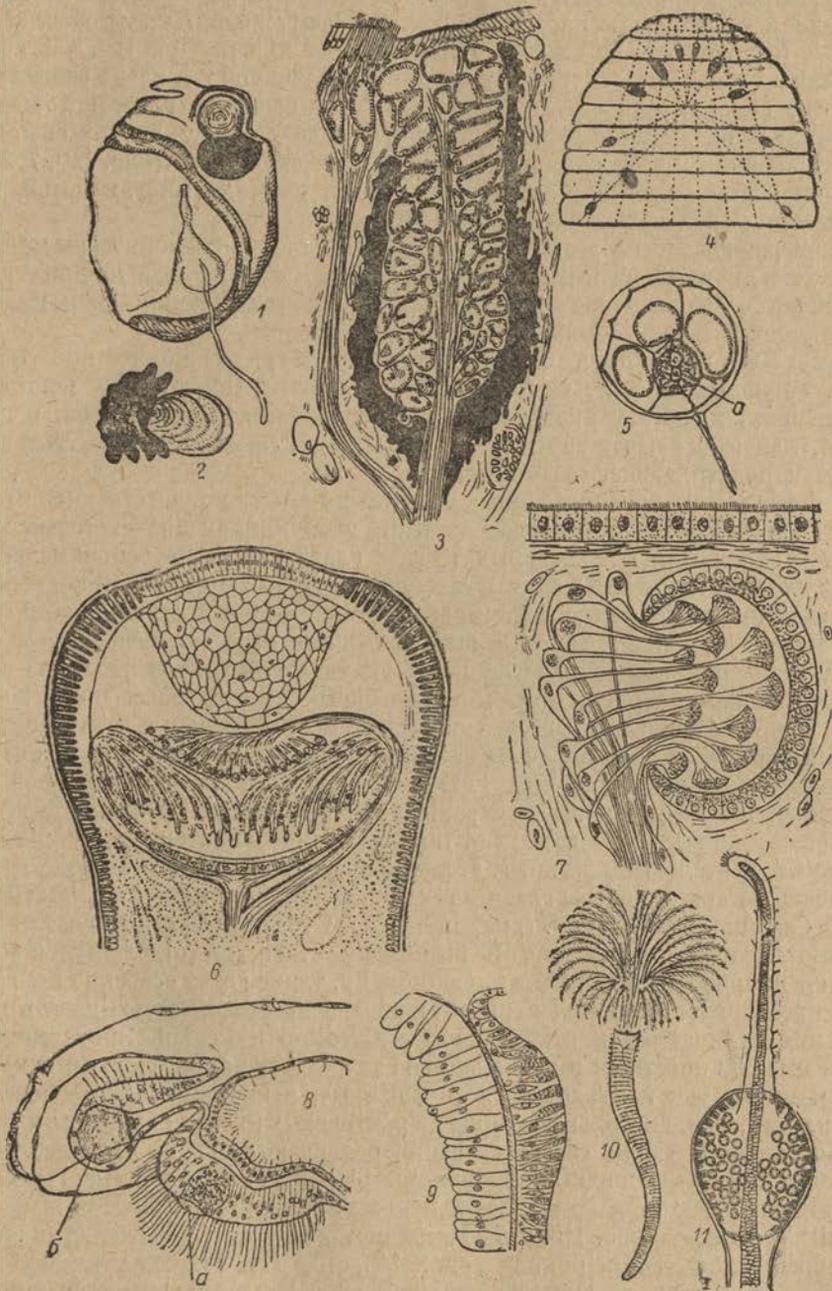


Рис. 148. Различные типы глаз.

1 — стигма *Pouchetia cornuta*; 2 — ее же линза с раздвоенным пигментом; 3 — глаз *Hirudo medicinalis*; 4 — распределение глаз у *Hirudo*; 5 — светочувствительная клетка пиявки *Pontobdella* (а — клеточные ядра); 6 — мантийный глаз моллюска *Pecten*; 7 — инвертированный бокальчатый глаз *Planaria gonosephala*; 8 — краевой орган сцифомедузы *Nausithae albida* (а — линза, б — стаголит); 9 — разрез глазка при основании щупальца антормедузы *Catalema eurystoma*; 10 — трубчатый червь *Branchiometra vigilans* с глазами на каждой жабре; 11 — конец жабры *Br. vigilans* с сложным глазом.

глаз, так как закапываются в ил и песок. Наружные паразиты, как пиявка и другие, сохранили глаза, но внутренние паразиты, живущие в темноте и давно перешедшие к паразитическому образу жизни, их утратили. Пещерные и глубинные организмы обнаруживают или полную или частичную редукцию глаз. Часть глубинных организмов, живущих в слабо освещенной области, обнаруживает, напротив, усиленное развитие глаз, которые отличаются у одних необычайно крупными размерами, у других специальным строением, — так называемые телескопические глаза (рис. 150, 1, 2, 5).

Количество глаз колеблется от одного и двух до многих сотен, как, например, у некоторых видов планарий.

Размеры глаз беспозвоночных колеблются от микроскопически малых и до 37 см в диаметре у гигантских головоногих. В общем самые крупные глаза встречаются у очень подвижных животных, затем у хищников и наконец у живущих в большей или меньшей темноте.

**Строение глаз беспозвоночных.** Наиболее простые органы, ощущающие свет, так называемые стигмы, имеются у некоторых простейших, именно у ряда настоящих жгутиковых, как *Euglena*, и перидиней, как *Pouchetia cornuta* (рис. 148, 1, 2). Стигма *Pouchetia* состоит из линзы и подстилающего ее пигмента.

У более высокоорганизованных животных наиболее существенной частью всех глаз являются зрительные клетки, воспринимающие световые колебания. По строению зрительных клеток глаза все беспозвоночные делятся на две группы. Первая — небольшая группа, у которой зрительные клетки не имеют палочек, а снабжены внутренними блестящими телами круглой, продолговатой или иной формы, несущими на своей поверхности оболочку из воспринимающих штифтиков. Из таких элементов устроены глаза малощетинковых червей, пиявок и некоторых других форм (рис. 148, 3, 4, 5). Вся остальная масса беспозвоночных имеет зрительные клетки с внешними или внутренними палочками. Эта вторая группа глаз в свою очередь распадается на две подгруппы: глаза субэпидермальные, лежащие под эпидермисом, и эпидермальные, связанные с эпидермисом. Субэпидермальные глаза в большинстве случаев имеют так называемые обращенные, или инвертированные, зрительные клетки, т. е. дистальные концы их зрительных клеток обращены от света; таковы глаза у ресничных червей и немертин, мантийные глаза *Cardium*, *Pecten* и др. (рис. 148, 6, 7). Субэпидермальные глаза имеют обычно бокальчатую форму, и поскольку отверстия отдельных бокалов бывают направлены в определенную сторону, такие глаза особенно пригодны для распознавания направлений. Наибольшей способностью давать изображения отличаются мантийные глаза *Cardium* и *Pecten*. Эпидермальные глаза бывают простыми и сложными. И те и другие за немногими исключениями имеют так называемые необращенные, неинвертированные зрительные клетки, т. е. дистальные концы их зрительных клеток обращены к свету.

По основной форме своего строения различаются глаза плоские, диско-видные, затем бокаловидные, или ямочные, и наконец шаровидные. Примером плоских глаз могут служить глаза у медузы *Catablema* без линзы и у медузы *Nausithae* с линзой (рис. 148, 8, 9). Примером плоских сложных глаз являются жаберные глаза *Branchioma* (рис. 148, 10, 11). Плоские глаза могут служить, вероятно, только для различия света и темноты. Типичными бокаловидными глазами снабжена, например, медуза *Sarsia* (рис. 149, 1). По тому же принципу построены раковинные глаза хитонов (рис. 149, 2, 3). Сложные бокаловидные фасеточные глаза имеют все ракообразные, кроме *Soropoda* и *Cirripedia*. Число отдельных фасеток в их глазах колеблется от 4 до 3000 и более. Глаз дафний (рис. 149, 4), работающий как фотостатический аппарат, был описан выше. Глаза глубинной изоподы *Systisoma* (рис. 149, 6) отличаются необычайно большими размерами; они

занимают почти одну треть длины всего тела. У глубинных планктонных мизид, как, например, у *Stylocheiron mastigophorum*, глаз каждой стороны распадается на два совершенно самостоятельно работающих сложных глаза,



Рис. 149. Различные типы глаз.

1 — бокаловидный глаз медузы *Sarsia mirabilis* (а — стекловидное тело; 2 — тропический вид *Chiton* с многочисленными глазами на пластинках раковины; 3 — глаз *Schizochiton incisus* (а — хрусталик, б — ретина); 4 — глаз *Hyalodaphnia cucullata*; 5 — глаз глубоководной мизиды *Stylocheiron mastigophorum* (а — лобный глаз, б — боковой глаз, в — светящийся орган); 6 — глубоководная амфипода *Cystisoma neptuni*; 7 — голова амфиподы *Ampelisca siphipes* (а, б, в — три глаза с каждой стороны, г — статический орган).

с которыми связан еще светящийся орган (рис. 149, 5). Один из этих глаз — теменной или лобный — направлен вверх, другой, боковой — вперед и

вниз. Лобный видит лучше вблизи; он служит для отыскания самок и добычи, но его поле зрения уже, — это охотничий глаз; фасетки бокового глаза короткие и сильно расходятся во все стороны; он видит хуже, но поле его зрения больше, — это сторожевой глаз, замечающий всякое подозрительное движение в окружности. У амфиподы *Ampelisca* имеется с каждой стороны даже по три глаза, из которых один направлен вверх, другой вперед и третий назад; первый и второй имеют большую кутикулярную линзу, задача которой направить возможно большее количество света в глаз животного, обитающего обычно в песке или в иле (рис. 149, 7). Двойные глаза имеются еще у жука-вертячки *Gyrinus* и у водных клопов, причем у *Notonecta glauca*, которая плавает брюхом вверх, и у *Hydrometra* (водомерки), которая бегаёт по поверхности воды, более дифференцирован брюшной глаз, а у плавающих под водой брюхом вниз *Ranatra*, *Nera* и *Nausoris*, — спинной. Отметим здесь же, что двойные глаза имеют и некоторые рыбы, как *Anableps tetraphthalmus*. Двойной глаз образуется у них из простого путем разделения зрачка и сетчатки на две части; верхняя часть приспособлена для зрения в воздухе, нижняя — для зрения в воде; *Anableps* часто так и плавает, держа верхнюю часть глаза над водой, а нижнюю под водой.

Третью группу эпидермальных глаз после плоских и бокаловидных образуют шаровидные глаза, имеющиеся, например, у червя *Vanadis* (рис. 150, 3) и головоногих.

Оптические свойства глаз более изучены у водных позвоночных. На рис. 150, 6 изображен глаз щуки; бросаются в глаза почти шаровидный хрусталик и сильно развитая склеротика. Известно, что преломляющая сила хрусталика зависит от кривизны его поверхности и от вещества хрусталика. Так как вода сама преломляет сильнее воздуха, то хрусталик, работающий в воде, для получения того же эффекта, что и на воздухе, должен быть или более выпуклым, круглее, или состоять из вещества, сильно преломляющего свет; иначе ясного изображения не получится. Оба эти требования осуществлены у рыб и китов. Если мы возьмем отношение диаметра хрусталика к его продольной оси, то у акулы и скатов оно почти равно единице (1—1.14), т. е. хрусталик имеет шаровидную форму; то же и у дельфинов, где отношение равно 1—0.5. Совершенно иное отношение имеем у наземных: у человека 1.7 и у ласточки даже 1.85. Сами волокна линзы у водных животных плотнее и сильнее преломляют свет, чем у наземных. В связи с общим слабым освещением в воде такой хрусталик у рыб является приспособлением к рассмотрению близких предметов; глаза подавляющего большинства морских и пресноводных рыб в спокойном состоянии являются близорукими, миопическими от 3 до 12 диоптрий.<sup>1</sup> Для рассмотрения более отдаленных предметов рыбы приближают хрусталик к сетчатке. Полной противоположностью с основной массой рыб является известный ильный прыгун (*Periophthalmus*); в спокойном состоянии его глаза слабо дальнозорки, гиперметропны или нормальны, а не близоруки; это вполне гармонирует с тем обстоятельством, что прыгун охотится на отмелях, преимущественно за воздушной добычей, и глаза его торчат на воздухе, как перископы подводных лодок, в то время как остальное тело может оставаться в воде.

Такие птицы, как бакланы (*Phalacrocorax*), которые принуждены одинаково хорошо видеть и в воде и на суше, имеют необычайно развитую аккомодацию в 40—50 и более диоптрий. Аккомодация у человека даже в юности равна лишь 14 диоптриям, а у ночных птиц всего 2—3. Живущая сходно с бакланами выдра *Lutra* отличается удивительно развитой мускулатурой

<sup>1</sup> Диоптрия — единица преломляющей силы хрусталика; сама же преломляющая сила — это обратная величина фокусного расстояния хрусталика, измеренного в метрах.

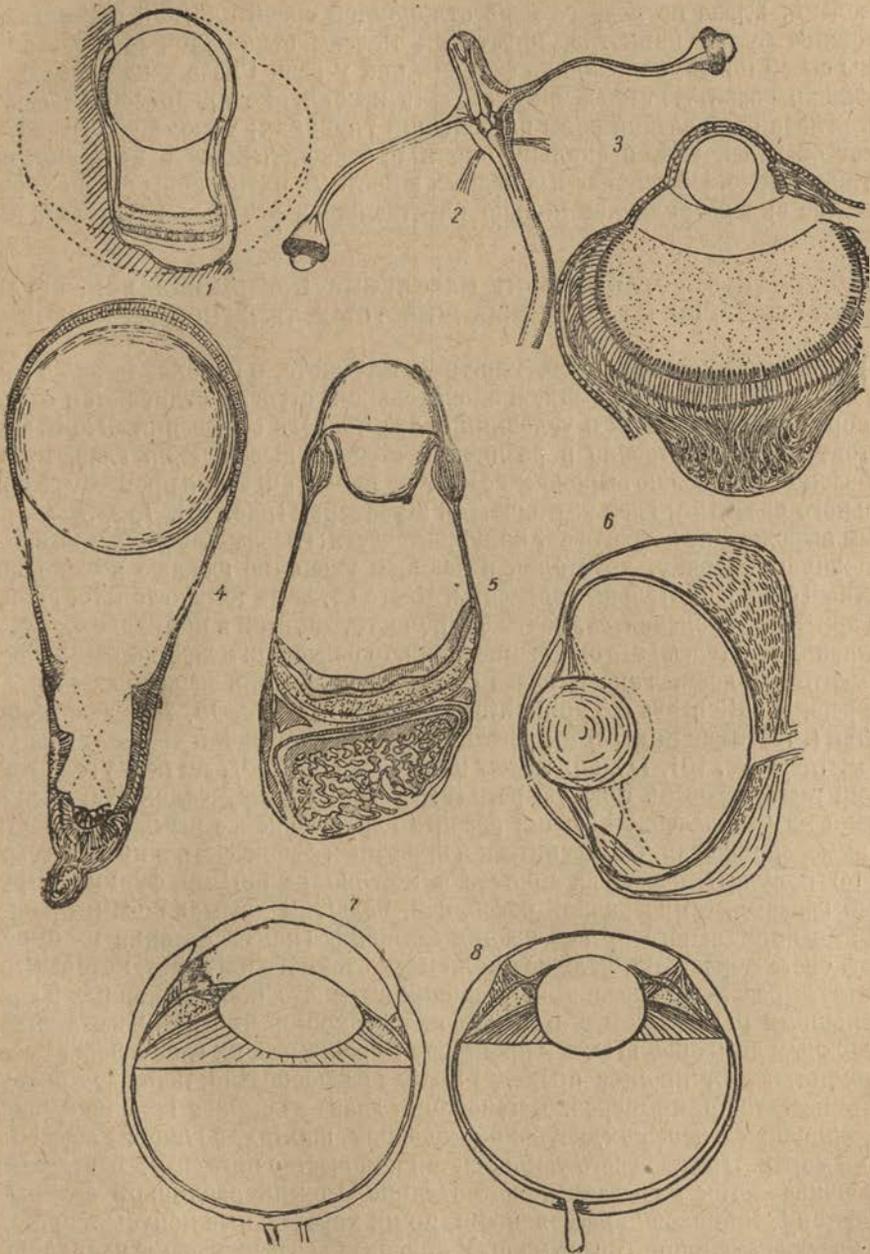


Рис. 150. Различные типы глаз.

1 — телескопический глаз глубинной рыбы *Argyropelecus*, врисованный в контур нормального глаза; 2 — эксцессивные телескопические глаза *Stylophthalmus paradoxus*, личинки рыб сем. *Stomiatidae*; 3 — глаз планктонного червя *Vanadis formosa*; 4 — глаз гетероподы *Pterotrachea coronata*; 5 — телескопический глаз головоногого *Amphitretus*; 6 — глаз щуки (*Esox lucius*); 7 — глаз пумы (*Felis concolor*); 8 — глаз тюленя (*Phoca vitulina*).

радужной оболочки, очевидно, содействующей изменению формы хрусталика.

На рис. 150, 7, 8, изображены в горизонтальном разрезе глаза пумы и тюленя. Глаза последнего явно отличаются своей плоской роговицей от роговицы пумы; напротив, хрусталик тюленя отличается от хрусталика пумы своей почти шаровидной формой, как у рыб. Глаза у кита имеют необычайно развитую склеротику; это есть несомненно приспособление к защите глаза от давления воды на больших глубинах; у тюленей склеротика имеет обычный вид, поскольку они в противоположность китам ныряют не так глубоко. Из ископаемых водных животных ихтиозавры имели хорошо развитое склеротикальное кольцо из отдельных костных пластинок.

## VII. ГЛУБИННЫЕ ОРГАНИЗМЫ И НАСЕЛЕНИЕ ПОДЗЕМНЫХ ВОД; ОРГАНЫ ЗРЕНИЯ ПЕЩЕРНЫХ И ГЛУБИННЫХ ЖИВОТНЫХ, ТЕЛЕСКОПИЧЕСКИЕ ГЛАЗА

Глаза многих организмов, живущих в темноте, в глубине морей и океанов и в подземных водоемах, в значительной степени отличаются от глаз их сородичей, живущих в условиях более полного освещения. Это отличие состоит преимущественно в различной степени вырождения глаз, причем у позвоночных обычно вырождение идет по линии, обратной процессу эмбрионального развития; глаз уменьшается в размерах (рис. 151, 1, 2, 3, 4, 5, 6), затем вырождение затрагивает наружные части: глазные мускулы, роговицу, радужную оболочку, хрусталик и наконец уже само глазное яблоко, пигментный слой и зрительные элементы. Часто остается только толстое скопление зрительных элементов, почти без полости, занятой в нормальных глазах стекловидным телом; это скопление покрыто более или менее сохранившимся пигментным слоем. Таковы глаза североамериканских пещерных рыб *Amblyopsis*, *Troglichthys* и *Typhlichthys* (рис. 151, 13, 14, 15, 16). У взрослого протей (*Proteus anguineus*) — известной пещерной амфибии — глаза снаружи незаметны (рис. 151, 17), они лежат на глубине около  $\frac{1}{4}$  мм под утолщенной кожей и имеют очень толстую ретину; роговица и хрусталик отсутствуют; однако на определенной стадии развития хрусталик все же закладывается, и Каммерер показал, что, воспитывая животных с молодости в красном свете, можно получить взрослых протеев с хорошо развитыми функционирующими глазами, с прозрачной роговицей, большим хрусталиком и прочими частями нормального органа зрения амфибий. При воспитании в обычном белом свете образуется большое количество темного пигмента, который препятствует развитию глаза. Для живущих в темноте беспозвоночных в связи с большими различиями в строении их органов зрения не представляется возможным дать общую схему процессов вырождения их глаз в зависимости от темноты; этот процесс проходит крайне разнообразно; поэтому приведем лишь несколько примеров. Дегенерация глаз — обычное явление у амфипод, живущих в пещерах, глубоких колодцах, шахтах, в глубине озер (Байкал) и морей. Прежде всего уменьшается количество пигмента, и отдельные «глазочки» — так называемые «омматидии» — очень различной величины, являются беспорядочно рассеянными, но их хрустальные конусы и зрительные клетки изменяются очень мало. У других видов вырождение идет глубже, захватывая не только пигмент, но и клетки хрустального конуса вместе с хрустальным конусом. В дальнейшем, как, например, у *Harpinia*, глаз представляет собой только утолщение гиподермиса, снабженное нервом. Что касается *Decapoda*, то у пещерной креветки *Palaeomon cavernicola* сравнительно с ее родоначальным видом *P. hendersoni* глаза только уменьшились в размерах, но продолжают функционировать (рис. 151, 1, 2). Напротив, у пещерного пресноводного рака *Cambarus pellucidus* от глаз осталась только кучка ядер с протоплазмой и очень большим ганглием; у краба

*Symphonotus granulatus* с глубин около 1000 м вместо глаз имеются два неподвижных выроста, покрытых осязательными волосками. В противо-

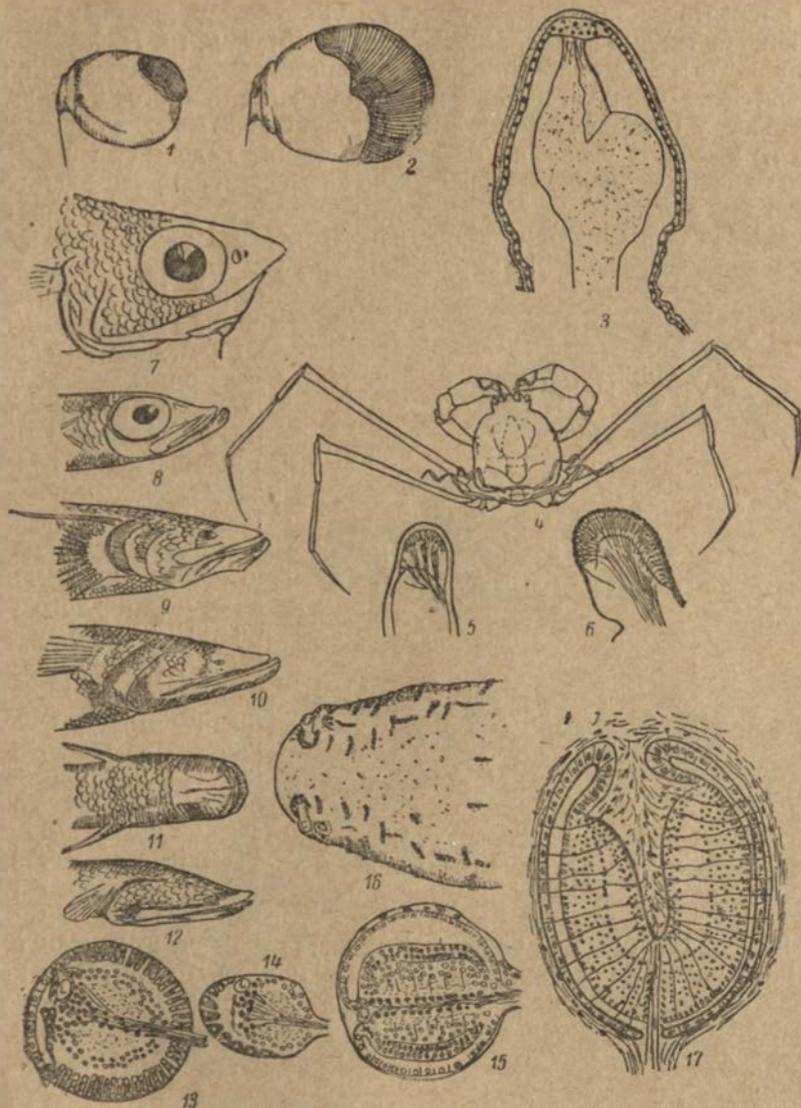


Рис. 151. Глаза глубоководных и пещерных животных.

1 — глаз пещерного *Palaemon cavernicola*; 2 — глаз родоначального вида *P. hendersoni* при том же увеличении; 3 — разрез через глаз пещерного рака *Sambarus pellicidus*; 4 — *Cycloporippe uncifera*; 5 — глаз глубоководной формы *S. uncifera*; 6 — то же мелководной формы; 7 — *Macrurus fasciatus* с глубины 260 м; 8—12 — глаза разных видов *Scopelidae* (8 — *Chlorophthalmus productus* с глубины 575 м; 9 — *Bathypterois dubius* с глубины 843—1635 м; 10 — *Benthosaurus grillator* с глубины около 3000 м; 11 — *Ignorps murrayi* с той же глубины; 12 — *Bathymicrops regis* с глубины около 5000 м); 13—16 — редукция глаз у американских пещерных рыб (13 — *Amblyopsis spe-laeus*, 14 — *Troglichthys rosae*; 15 — *Tuphlichthys subterraneus*; 16 — голова последнего вида сверху); 17 — глаз протей (*Proteus anguineus*) лежит под кожей и снаружи незаметен.

положность часто встречающейся редукции глаз у ракообразных, имеется только один слепой вид головоногих моллюсков.

Весьма интересно то обстоятельство, что живущие на разных глубинах подвиды одного и того же вида крабов в ряде случаев имеют глаза разного строения; так, краб *Cycloporippe uncifera* (рис. 151, 4, 5, 6), живущий на

глубине 50 м, имеет нормально развитые глаза; у его варианта *S. glaucopma* с глубины 700 м глаза меньше размером, лишены фасеток, кристаллических тел и пигмента. Аналогичные сведения указываются для ряда представителей глубинных рыб из сем. *Scopelidae* (рис. 151, 8, 9, 10, 11, 12). Живущий на глубине 575 м *Chlorophthalmus* имеет очень большие глаза, у *Bathypterois* с глубин 843—1635 м глаза очень маленькие, у *Benthosaurus* с 3000 м глаза еще меньше, у *Ignops* с 3000 м и *Bathymicrops* с 5000 м глаза наружу совершенно не выходят; у первого из двух последних родов вся голова, в том числе и то место, где должны были бы выходить глаза, покрыта пластинками, у второго — чешуей.

Большие глаза *Chlorophthalmus* не есть явление случайного порядка; пропорционально еще более крупными глазами снабжен изображенный

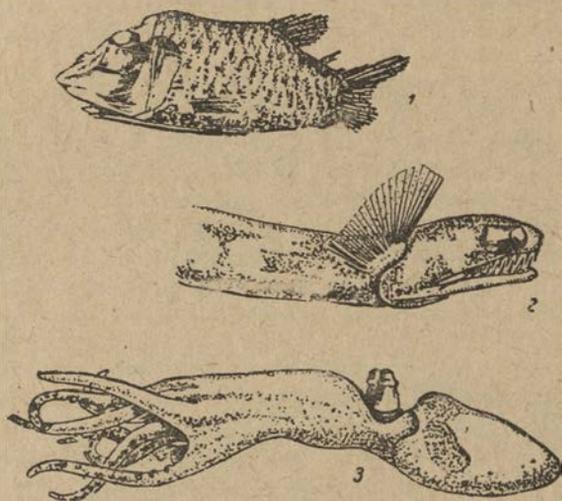


Рис. 152. Телескопические глаза.

1 — *Opisthopterus soleatus*; 2 — *Gigantura* (Индийский океан); 3 — *Amphitretus pelagicus*.

*perturni* (рис. 149, 6) и пр., описанные выше; громадную шаровидную линзу (рис. 150, 4) имеет и пелагический килевогий моллюск *Pterotrachea*, который охотится за своей добычей в верхних слоях воды, но преимущественно только в сумерки и ночью. Совершенно так же увеличиваются размеры глаза и у наземных ночных животных, как совы или полуобезьяны маки-домовой (*Tarsius*).

Но в определенных условиях такой увеличенный глаз может не найти себе достаточного пространства в голове животного; тогда он получает цилиндрическую форму и вылезает из орбиты наподобие зрительной трубы. Образуются так называемые телескопические глаза; развитые у глубинных рыб и головоногого *Amphitretus* (рис. 152; рис. 150, 5). В некоторых случаях они своей формой поразительно напоминают бинокли. По своему строению такой глаз является цилиндрической вырезкой из нормального глаза, соответствующего данной величине хрусталика (рис. 150, 7). Ретина в таких глазах занимает основание цилиндра; стенки цилиндра покрыты пигментным эпителием. Помещающийся наверху цилиндра хрусталик очень велик. У одной глубинной рыбки (близкой к *Priacanthus*), длина которой всего 17.9 см, диаметр шаровидного хрусталика оказался равным 12 мм, т. е. на 2 мм больше, чем у взрослого человека, а расстояние хрусталика от сетчатки у этой рыбки почти равно соответствующему расстоянию в че-

на рис. 151, 7 *Macrurus fasciatus*, пойманный с глубин 250 м. Действительно, целый ряд как рыб, так и беспозвоночных, живущих преимущественно в сумеречной области, имеет глаза не редуцированные, а напротив, увеличенные сравнительно с глазами организмов, живущих в условиях нормального освещения. С такими увеличенными глазами организмы получают возможность утилизировать и то небольшое количество света, которое имеется в сумеречной области. Сюда же относятся увеличенные глаза мизиды *Stylocheiron* (рис. 149, 5), гигантские глаза глубинной амфиподы *Cystisoma*

ловческом глазу. Кроме основной ретины, в телескопических глазах рыб была найдена еще добавочная ретина, помещающаяся на стенке глаза около хрусталика и расширяющая поле зрения в общем малоподвижного телескопического глаза.

### VIII. ТЕРМИНОЛОГИЯ ОТНОШЕНИЙ ГИДРОБИОНТОВ К СВЕТУ

В отношении светового диапазона, как и в отношении других внешних факторов, организмы распадаются на две основных группы: на эврифотных (широкосветовых) и стенофотных (узкосветовых). Первые могут приспособляться к свету весьма различной интенсивности, вторые — к свету только определенной силы. Однако точных числовых данных, выражающих количество света и отношение к ним гидробионтов, особенно животных, имеется еще очень недостаточно, и отсутствуют сводки.

К эврифотным организмам в первую очередь мы должны отнести арктических гидробионтов, живущих в условиях долгомесячных полярных дня и ночи. В ту же группу войдут и все эврибатные организмы, т. е. все формы с очень широким вертикальным распространением.

Что касается стенофотных, то здесь как границы по световой шкале, так и соответствующие им гидробионты точно еще не установлены. Выше, говоря о распределении тепловодного планктона по вертикали, мы различали четыре яруса: поли-, мезо-, олиго- и афотный и характерные для каждого яруса стенофотные группы радиолярий. Другие авторы, различая тоже 4 основных для распределения гидробионтов отрезка в интенсивности света, обозначают их как прямое солнечное, диффузное, сумеречное и ночное освещение.

Относительно водорослей уже было указано, что многие из них приспособлены к совершенно определенной интенсивности света и имеют ряд приспособлений для защиты от излишнего света. Ниже еще будет идти речь о последовательном распределении по вертикали сверху вниз зеленых, бурых и красных водорослей в связи с ослаблением света и изменением его окраски по вертикали; все характерные для такого распределения водоросли тоже будут стенофотными.

Многие полипы, актинии, черви, одно- и двустворчатые моллюски ищут преимущественно затемненных мест; определенные актинии, губки, черви и другие формы часто живут только на нижней стороне свободно лежащих камней, избегая сильного света и непосредственного удара волн. Разница в населении верхней и нижней стороны камней часто бывает разительной. Все специальное население затемненных мест тоже будет стено- и притом олигофотным; специальное население верхних слоев пелагиали является тоже стено-, но уже полифотным.

### IX. ОКРАСКА ВОДЫ И ГИДРОБИОНТОВ

#### 1. Окраска водных животных

Общий обзор окраски гидробионтов и окрашивание ими водоемов

Насколько известно, окраска водных животных и растений не представляет собой ничего такого, что было бы свойственно специально водной среде. В воде мы имеем: 1) постоянную окраску ее населения, сходную с окраской окружающей среды, покровительственную окраску, или — вернее — гомохромию; 2) организмы, способные менять свой цвет согласно цвету и даже рисунку окружающей среды и могущие проделывать это в течение очень короткого периода времени, — активная гомохро-

м и я; наконец, 3) виды, окрашенные в дополнительный цвет к окружающей среде. Однако, несмотря на отсутствие принципиально водных отличий, связь ряда окрасок с условиями водной среды является во многих случаях необычайно разительной.

Отсутствие освещения вызывает неопределенные серые или белые тона. Классическим примером являются камбалы; они лежат на дне на правом или левом боку — в зависимости от того, к какому семейству они относятся, и всегда обращенная ко дну бассейна сторона является белой, а противоположная более или менее темной, окрашенной. Однако при искусственном помещении камбал в аквариуме со стеклянным дном, освещенным снизу, у них всегда окрашивается прилегающая ко дну сторона, бывшая до этого опыта совершенно белой.

Мягкое тело устриц, спрятанное в створки, почти не окрашено; но если верхнюю створку удалить и заставить устрицу жить на свету, то в ее мантии и жабрах образуется большое количество темнокоричневого пигмента. Равным образом почти не окрашены все виды, закапывающиеся в ил и песок, и формы, сверлящие скалы; примером может служить живущий в песчаных ходах рачок *Calionassa*. Вся фауна подземных вод — планарии, низшие и высшие ракообразные, рыбы и амфибии — обычно почти не окрашены, часто прозрачны; глубинная байкальская рыба голомянка (*Comerphorus*) полупрозрачна и окрашена лишь в слабозеленый цвет; ее большие плавники совершенно бесцветны.

Гидробионты, живущие на свету, окрашены более разнообразно, особенно животные в противоположность водорослям. Прибрежные морские водоросли окрашены только в один из трех своих монотонных как бы излюбленных ими цветов: зеленый, бурый или красный; за немногими исключениями, не существует пестроокрашенных, пятнистых или полосатых водорослей и морских трав. У водорослей нет цветов, у морских трав они незаметны.

Роль пестроокрашенных наземных цветов в воде, преимущественно в море, играют пестроокрашенные животные, особенно сидячие. Быть может, даже ярко окрашенные венчики кораллов и актиний привлекают к ним добычу, подобно тому как цветы привлекают насекомых, и старинное название животнорастений (*Zoophyta*) для них с экологической точки зрения не так уже лишено смысла.

Наиболее ярко и пестро окрашено население литоральной, пронизанной светом зоны тропической области и специально ее коралловых рифов. Там имеются рифовые медузы с синими, темнозелеными и желтыми щупальцами, темносиние и яркозеленые губки; коричневые, красные, зеленые и лиловые кораллы; яркочерные голые моллюски и пестрые планарии; пестрые рыбы, лазоревые, желтовато-зеленые, бархатисто-черные и полосатые; рыбы носят среди пестрых кораллов как бабочки среди цветов.

Очень ярко и пестро, в красный, желтый и синий цвета, бывают окрашены некоторые зоопланктоны пресной воды, как *Bythotrephes*, *Polyphemus*, *Holopedium*, некоторые *Diaptomus*, коловратки *Pedalion* и т. д. Некоторое время эту окраску считали связанной с половым подбором; более точные наблюдения указали, однако, на отсутствие этой связи, и причиной окраски приходится считать или богатую пищу или нагревание воды при наличии света. Но в общем по мере удаления из литоральной области в область планктона и глубины разнообразие окраски все более и более падает; намечаются как бы форменные одежды определенного цвета, в который однотонно окрашены животные различных групп. Даже один и тот же планктонный организм, если он живет вблизи берегов или в малом водоеме, будет окрашен ярче и пестрее, чем живущий в открытом

море или по середине озера. Такие наблюдения были сделаны над рядом пресноводных рачков и многими планктонными медузами.

Наиболее явным приспособлением к жизни в прозрачной и самой по себе неокрашенной воде следует признать явление полной прозрачности и неокрашенности многих планктонных организмов как в пресной, так и в морской воде. Нередко присутствие их в окружающей среде выдают только окраска глаз или половых органов, где пигмент или способствует той или иной световой работе, или, напротив, защищает от света те или другие органы. Прозрачности и неокрашенности таких животных способствует, конечно, громадное количество заключающейся в их теле воды. Сквозь неокрашенное и прозрачное тело световые лучи проходят, вероятно, не задерживаясь и не влияя на организмы.

Вредное влияние усиленного света наблюдалось на диатомеях и отчасти на передних тропических морей. У нас, в Южном Каспии, максимум фитопланктона в подавляющем количестве станций (12 из 15) лежал в слое ниже 10 м. Если планктонные организмы окрашены, то их форменным цветом в море являются синий и фиолетовый, реже — красный с его оттенками и черный цвета; напротив, в пресной воде господствует зеленый цвет, в который из планктонов в море окрашены только водоросль *Halosphaera* и немногие другие.

В синий цвет, покровительственный, гомохромный, цвет «морской пустыни», окрашены в море многие плейстонные сифонофоры, как *Physalia*; в фиолетовый — моллюск *Janthina* и др. В красный цвет окрашен массовый рачок северных морей *Calanus finmarchicus*. Красными являются в высокогорных озерах *Cyclops strenuus* и разные виды *Diaptomus*; в красный же цвет окрашены рачки наших весенних луж. Некоторые веслоногие пресной воды летом окрашены в синий, а зимой в красный цвет. В ту же серию фактов мы должны отнести и красную окраску глубинных форм, живущих в областях постоянно низкой температуры; в этих областях красный цвет является и защитным, так как в окружающих зеленовато-синих сумерках при отсутствии красных лучей света их красный цвет кажется черным.

Зеленая водоросль *Bothryococcus braunii* в швейцарских озерах зимой бывает красного цвета, а летом зеленого; в датских же озерах та же водоросль имеет обратную окраску — летом красную, а зимой зеленую. Объяснить это можно, если признать, что в данном случае красная окраска служит защитой от чрезмерного освещения; действительно наибольшее количество ясных дней в Швейцарии приходится на зиму, а в Дании — на лето.

Кровавая эвглена (*Euglena sanguinea*) оправдывает свое название лишь в тех высокогорных бассейнах, которые наиболее прогреваются; интенсивность красной окраски жгутиковой солоноводной *Dunaliella* пропорциональна степени освещения. Кроме красного и коричневатого-красного цвета, глубинные зоопланктонты окрашены в темнофиолетовые и черный цвета, как глубинная медуза *Atolla* и многие глубинные рыбы.

Рыбы рода *Cyclothone* являются тем более темноокрашенными, чем глубже они живут. Интересно, что часть тела живущей в глубине личинки сифонофоры *Verella* окрашена в яркокрасный цвет, который после подъема личинки в верхние слои и после превращения ее во взрослую особь переходит в синий.

Собираясь в большом количестве, окрашенные планктонты изменяют цвет воды обитаемого ими бассейна. Это явление известно под названием цветения воды. Наиболее известное и обычное зеленое и зеленовато-синее цветение пресных вод обуславливается массой зеленых водорослей *Bothryococcus* и синезеленых *Clathrocystis*, *Rivularia*, *Anabaena*, *Aphanizomenon* и др. *Aphanizomenon* и *Rivularia* вызывают цветение и слабосоленых морей, как Балтийское и Азовское.

При массовом развитии перидиней *Exuviella*, *Goniaulax* и др. вода Азовского моря (в августе) окрашивается в красно-бурый цвет. В красные и коричневые цвета пресные воды окрашиваются зимой от массы *Diatomus* и других красных видов, указанных выше; в зеленовато-желтый — от диатомей и *Dinobryon*. Определенную шкалу окраски от планктона в течение года проходят балтийские озера; прозрачная зимой вода к маю окрашивается в желтовато-коричневые тона от массы диатомей; летом одни озера становятся зелеными и синевато-зелеными от развития синезеленых водорослей, другие остаются желто-коричневыми от массы *Ceratium*; осенью все озера снова окрашены в желтовато-коричневый цвет от массы диатомей, вторично развивающихся осенью.

И в океане планктон может вызвать нередко частичное окрашивание морской воды; *Trichodesmium erythreum* из циановых окрашивает море в красный цвет; в красноватые тона окрашивают воду перидиниевые водоросли и веслоногие раки, особенно на севере.

Во время планктонной экспедиции Гензена судно «National» прошло по краю Лабрадорского течения около 70 морских миль среди коричнево-красных пятен, представлявших собой как бы облака, которые состояли из *Calanus finmarchicus*.

### Зрение и окраска водных животных

Как было уже указано выше, кроме организмов, постоянно окрашенных в цвет гомохромный с окружающей их средой или в дополнительный к ней, имеются еще гидробионты, могущие иногда очень быстро менять свою гомохромную окраску на новую, тоже гомохромную, при переходе в среду иной окраски, чем прежняя. Особенно развита такая активная гомохромия у некоторых ракообразных и рыб. Основной особенностью такой окраски является ее неразрывная связь с органами зрения. С потерей зрения животное теряет и способность активно менять свою окраску. Как один из примеров можно привести прибрежного морского таракана *Idothea*. На темном фоне он окрашен в темносерый цвет, и хроматофоры его растянуты; при переходе на светлый фон хроматофоры быстро сокращаются, и идотея через 10 минут становится совершенно светлой и прозрачной. Эта способность менять свой цвет исчезает, если идотее замазать глаза черным лаком. Интересно, что частичное замазывание глаз вызывает потемнение животного тем большее, чем больше будет замазанная поверхность глаза. Отсюда можно думать, что идотея, быть может, не столько различает цвет своего фона, сколько как бы отвечает своей окраской на большее или меньшее количество света, попадающего в ее глаза в связи с окраской окружающего фона.

Еще более разительный пример дает небольшая креветка, живущая у берегов Европы и в Черном море, *Hippolyte varians*, которая помещается обыкновенно на морской траве *Zostera* и на разных водорослях. Окраска ее весьма разнообразна: на зостере она сплошного зеленого цвета; на бурых водорослях она коричневая, на красных — красная. Если у красной водоросли, как у *Ceramium*, чередуются окрашенные и неокрашенные части, то подобная окраска будет и у *Hippolyte*; на таких ветках она окрашивается не сплошь, а тонкими полосками. Различить таких креветок, когда они спокойно сидят на водоросли, может только самый опытный глаз. Ночью эта разнообразная окраска исчезает, и все креветки оказываются одинаково окрашенными в равномерный светлоголубой цвет. Если мы возьмем днем разнообразно окрашенных креветок с самых различных водорослей и дадим в их распоряжение только одну водоросль одной окраски, то через более или менее короткий срок при некоторых определенных условиях они все

примут одинаковую окраску — именно одной этой водоросли. Если этим же креветкам дать в распоряжение все их прежние водоросли, то через несколько часов каждая из них поместится именно на ту водоросль, окраску которой она имела при поимке. Можно думать, что у них образуется как бы цветовой тропизм, вынуждающий их перемещаться на водоросль той окраски, к которой они привыкли раньше, а не иной. Ослепленные *Hippolyte* теряют, как и *Idothea*, свою способность менять окраску; неослепленные меняют окраску путем большей или меньшей степени сокращения и расширения своих хроматофоров, окрашенных в различные цвета — желтый, красный и синий. Хроматофоры довольно крупны, и игра их видна на живых креветках при очень небольших увеличениях микроскопа. На рис. 153 изображен двуцветный хроматофор креветки *Crangon*, помещенной на разного цвета грунтах.

Маскирующиеся крабы, как *Huys*, *Maia* и др., имеют на панцире и отчасти на ногах особые крючочки, на которые они надевают водоросли, гидроиды и другие предметы, гармонирующие цветом с окружающей средой. Приученные некоторое время жить в аквариуме с искусственно окрашенными в красный цвет стеклами они, получив в свое распоряжение для маскировки различно окрашенные бумажки, выберут из них и нацепят на себя

именно красные, а не другие; в зеленом аквариуме они выберут зеленые и т. д. Конечно и здесь, быть может, они отличают не цвет, а только яркость окраски. Той же способностью, что и *Hippolyte*, обладает и обычная креветка *Palaemon*; но интересно, что в темноте, или будучи ослеплена, она через некоторое время приобретает ту ржавокрасную окраску, которая свойственна очень многим глубинным десятиногим ракам.

Активной гомохромией в высшей степени обладают и головоногие с их весьма сложно устроенными хроматофорами; известная окраска вызывается у них не только путем зрения, но и путем осязания с помощью присосок; нащупывая скалы, они принимают темную окраску, нащупывая песок, — светлую.

Уже у *Hippolyte* наблюдалась способность к активному воспроизведению не только цвета, но и рисунка окружающего фона. Максимум этой способности обнаруживается у камбал; зрячая камбала осуществляет окраской своей спины не только сплошной светлый и сплошной темный грунт, который она видит, но она способна имитировать и пестрый грунт из разнообразно окрашенных крупных или мелких камней (рис. 154, 1, 2); она воспроизводит и рисунок грунта в одном случае в виде крупных, в другом — в виде мелких пятен.

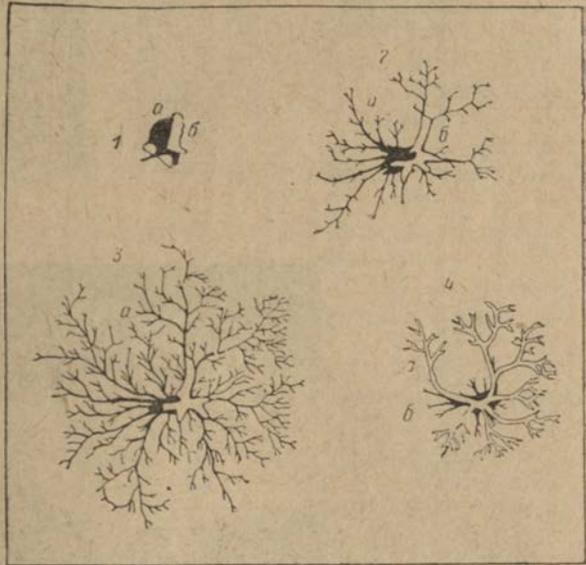


Рис. 153. Хроматофор креветки *Crangon vulgaris*.

Один и тот же хроматофор при нахождении животного; 1 — на белом грунте, 2 — на светлосером, 3 — на темнокоричневом, 4 — на желтом; а — темнокоричневый пигмент, б — коричнево-желтый пигмент.

Если разрисовать дно бассейна в виде шахматной доски, один раз на крупные поля, другой раз на мелкие, сохраняя, однако, всегда одно и то

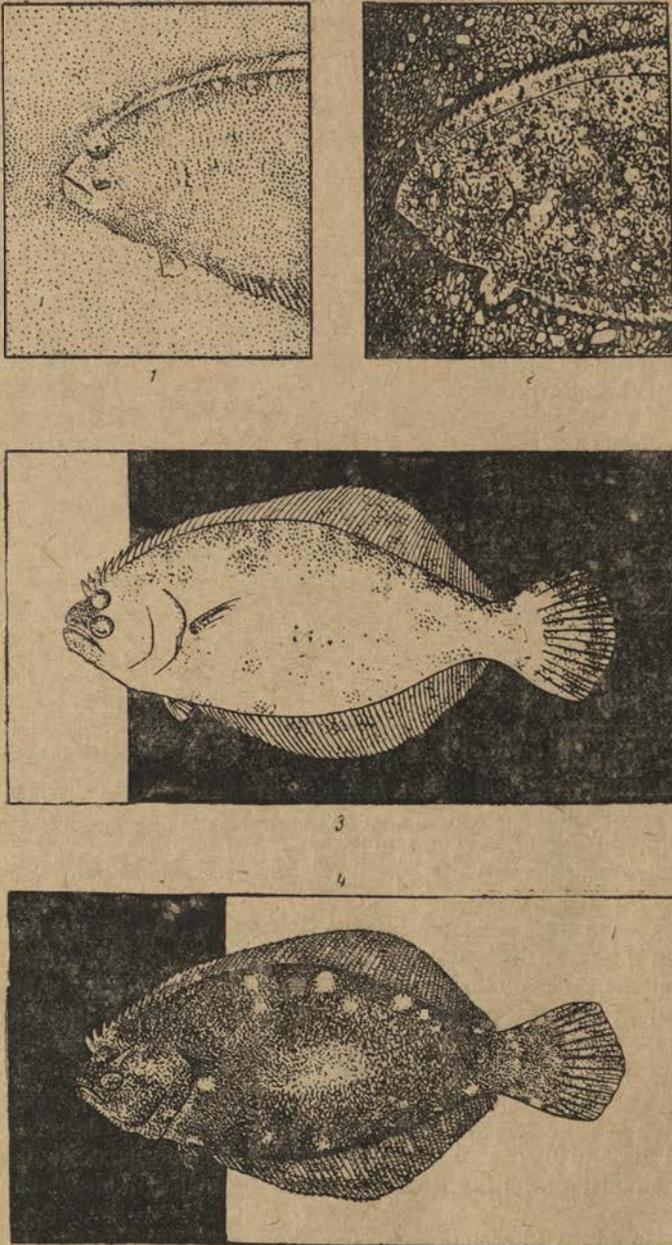


Рис. 154. Покровительственная окраска камбалы *Paralichthys albigitatus*.

1 — окраска, принимаемая на одноцветном грунте; 2 — на пестром грунте; 3 и 4 — камбала принимает окраску того грунта, на котором лежит ее голова и который она видит своими глазами.

же отношение всей черной площади ко всей белой, то и камбалы воспроизведут на своем обращенном к свету боку в первом случае крупные пятна,

во втором — мелкие; на сплошном фоне белого бассейна камбала будет совершенно светлой, на сплошном черном — почти черной; ослепленная камбала на изменение окраски фона и среды не отвечает.

Очень простой опыт (рис. 154, 3, 4) доказывает, что камбала принимает окраску того грунта, который она видит. Если голова камбалы лежит на светлом грунте и она видит светлый фон, а все тело ее помещается на черном грунте, все равно вся камбала будет окрашена в светлый тон и ярко выделится на черном грунте; обратно, если глаза камбалы видят черный грунт, все ее тело будет окрашено в темный цвет, хотя бы фактически она лежала и на совершенно светлом грунте.

В распоряжении рыб имеются хроматофоры черные, оранжевые, светло-желтые, фиолетовые, зеленоватые, кроме того особые перламутровые, а у некоторых еще и диффузная голубая окраска. При наличии такого богатства аппарата становятся понятными замечательная игра и смена окраски, так хорошо всем известные у домашних макроподов или черно-морского *Srenilabrus*, на теле которого может появляться и бесследно исчезать чернobarхатный рисунок в виде широкоячеистой, очень толстой сетки.

Изучение окраски усложняется еще тем обстоятельством, что на хроматофоры ряда животных — головоногих и ракообразных — свет может действовать и непосредственно, растягивая хроматофоры при отсутствии промежуточного участия органов зрения и при полном исключении работы нервной системы.

Выше было указано, что многие глубинные организмы подобно пещерным являются неокрашенными; так, лишены пигмента или снабжены им в малой степени многие глубинные губки, кишечнополостные, черви и моллюски; имеются неокрашенные раки и рыбы, часть их закапывается в грунт, они бывают бесцветными вследствие такого образа жизни и в мелкой прибрежной зоне. Другие потеряли окраску вследствие отсутствия света. Но многие раки и другие животные окрашены, как указывалось, в красные, фиолетовые и черные тона и не теряют органов зрения. Имеются наблюдения, которые заставляют думать, что сохраняют красный цвет и глаза те глубинные раки, которые часть жизни проводят в виде личинок в поверхностных слоях моря.

По этому вопросу о взаимоотношении черной и других окрасок у живущих в темноте организмов интересны наблюдения над золотой рыбкой. При содержании ее в темноте в первый год она становится темнее, чем прежде, вследствие расширения черных хроматофор; при дальнейшем содержании в темноте хроматофоры постепенно исчезают, и рыбка снова становится золотой, но уже совершенно без черных хроматофор, которые были у нее прежде при ее жизни на свету, но оставались тогда в сокращенном состоянии.

### Восприятие цвета водными животными

В настоящее время, повидимому, еще остается нерешенным вопрос о том, способно ли большинство низших организмов, считая в том числе и рыб, отличать цвета различной длины волны от наиболее длинных красного цвета до наиболее коротких фиолетового или же они этой способности лишены и могут ощущать только различные ступени яркости света или только определенные цвета.

Для нормального человека на дневном свету из всех лучей спектра наиболее яркими кажутся желтые лучи около спектральной линии D. Иначе, повидимому, ощущают рыбы, как, например, молодые *Atherina*. В нормальных условиях они являются всегда светолюбивыми формами; будучи по-

мещены в лучах спектра, они в подавляющем количестве сосредоточиваются в зеленых лучах около линии *Eb*. Можно думать, что именно эти зеленые лучи кажутся им наиболее яркими, а не желтые, наиболее яркие для нормального глаза человека. Точно так же у головоногих моллюсков зрачок всего более сокращается от яркости освещения в зеленых, а не в желтых и не в голубых лучах. Однако для людей, пораженных цветной слепотой, не могущих различать цветовой окраски, наиболее яркими кажутся те же зеленые лучи, что и для рыб.

Другим примером являются дафнии. При определенной степени бокового освещения они распределяются равномерно по всему аквариуму; если усилить освещение или пустить голубые лучи, то в том и другом случае все дафнии направятся от источника света; если, напротив, ослабить освещение или пустить оранжево-красные лучи, то в обоих этих случаях дафнии направятся к источнику света. Если с одной стороны действуют одинаково усиленное освещение и голубые лучи, а с другой стороны — ослабленное освещение и красные лучи, то можно предположить, что голубые лучи ощущаются дафниями очень сильно (они бегут от них), а оранжево-красные — очень слабо. Однако, если мы возьмем среднее освещение и прибавим к нему оранжево-красную лампу, т. е. во всяком случае дадим усиленное освещение, дафнии все же пойдут к источнику света; между тем если бы они не ощущали красного цвета как цвета, они ввиду общего усиления освещения должны были бы идти от источника света; равным образом оказалось, что и голубой цвет показал свое отрицательное действие как при повышении, так и понижении общего освещения. Поэтому необходимо признать, что дафнии отличают красный и голубой цвета именно как цвета, а не как понижение или усиление яркости света (освещение).

В отношении рыб тоже удалось установить путем кормления, что некоторые из них, как, например, голяны, отличают красные, голубые и зеленые цвета от серого, но не отличают красного от желтого.

## 2. Распределение и окраска водорослей в морских и пресноводных бассейнах

Уже давно было сделано наблюдение, что населяющие прибрежную зону зеленые, бурые и красные водоросли не образуют пестрого ковра, а, напротив, распределены вполне закономерно: именно выше всего поднимаются зеленые водоросли, глубже них поселяются бурые, а ниже бурых, уже в слабо освещенной воде, роскошно развиваются красные водоросли. Среди красных водорослей особую группу составляют пропитанные известью литотамнии (иначе *Nulliporae*). Определенные их виды часто скопляются в очень больших количествах в более глубоких слоях моря и являются обычно последними массовыми растительными донными организмами, которые ниже всех других спускаются в глубину. Таковы многочисленные нуллипоровые банки на разных «*secca*» (остатках подводных вулканов) в Неаполитанском заливе, литотамниевые грунты у Шпицбергена, идущие на протяжении 4—5 миль и пр.; сюда же относится и филлофорное поле в Черном море, занимающее площадь в 50 миль длины, 40 миль ширины с господствующими глубинами в 40—50 м и сплошь заваленное красной водорослью *Phyllophora*. Такая последовательность в распределении водорослей осуществляется лишь постольку, поскольку дело идет о массовом распределении большинства видов. Отдельные роды тех же красных водорослей предпочитают слои воды около самого уровня моря, как, например, *Corallina*, *Melobesia* и другие, образующие по берегам Средиземного моря так называемые «кораллиновые тротуары». С другой стороны, некоторые зеленые водоросли опускаются очень глубоко; так, зеленая *Cladophora* из всех водорослей

Черного моря уходит наиболее низко — до 88 м. Далее мы увидим, что глубинная последовательность водорослей — зеленые, бурые, красные — имеет за собой чисто физиологические основания; и если в современных морях эта последовательность не осуществляется во всей чистоте, то она могла осуществляться в морях более древних. Классы зеленых, бурых и красных водорослей могли образоваться на соответствующих им последовательных глубинах, и затем уже при дальнейшем геологическом развитии отдельные зеленые водоросли ушли в глубину, а отдельные красные поднялись наверх.

Как известно, зеленые растения, применяющие для синтеза органического вещества лучистую энергию солнца (фотосинтезирующие), наиболее плодотворно используют из всех лучей спектра на прямом солнечном свете менее рассеиваемые красные лучи (длина волны 0.68  $\mu$ ), которые в этих условиях господствуют и которые поглощают хлорофил *a* (рис. 141, *E*). При рассеянном свете господствуют более преломляемые лучи (длина волны 0.486  $\mu$ ), которые и поглощают хлорофил *b*. Водоросли, кроме хлорофила *a* и *b*, содержат в себе и другие красящие вещества, от которых и зависит преимущественно окраска синезеленых, красных и бурых водорослей; именно синезеленые водоросли заключают фикоциан, красные — фикоэритрин (рис. 141, *D*) и бурые — фикоксантин. Роль этих пигментов не совсем ясна, но, по видимому, они подкрепляют работу хлорофила.

З. П. Тиховская дала крайне интересное описание годового хода фотосинтеза у бурых водорослей на крайнем севере при наличии полярной ночи. Наблюдения были сделаны на Мурманской биологической станции в Дальне-Зеленецкой губе Баренцова моря на 69°04' с. ш. У *Laminaria saccharina* наивысший подъем фотосинтеза происходит в течение периода февраль — май; затем начинается падение. Фотосинтез у этой формы прекращается в течение полярной ночи с конца ноября по конец января и на глубине 10 м в июне. У *Fucus vesiculosus* при нулевых глубинах фотосинтез всегда выше, чем у *Laminaria*; после летнего падения он снова начинает увеличиваться, в полную противоположность *Laminaria saccharina*, у которой падение продолжается. На глубине 10 м у *Fucus vesiculosus* фотосинтез не имеет места в мае и в июне; у *Laminaria* только в июне; при нулевой глубине кривая фотосинтеза у *Fucus vesiculosus* весь год идет параллельно кривой освещения; у *Laminaria* после мая эти кривые совершенно расходятся. В период максимального фотосинтеза *Laminaria* пользуется ослабленной радиацией, силой около 40 000 люксов против максимума в 89 000 в июне, имеет наименьшую за год температуру +0.4 и 2.5°, высокую соленость 34.27—34.38‰, большое количество фосфора и азота и молодую сравнительно тонкую пластинку. Летнее снижение фотосинтеза в июне обязано падению солености до 33.89—31.83 и даже 27.68‰ во время таяния снегов в окрестностях Дальне-Зеленецкой губы; тогда же имеется максимальная температура воды 10—11°C и наименьшее количество фосфора и азота.

Разница в фотосинтезе *Laminaria* и *Fucus* объясняется их образом жизни, принадлежностью их к различным биологическим типам. *Fucus* живет в основном в литоральной зоне и способен выносить все имеющиеся там большие колебания температуры, света, солености и других факторов, приливы и отливы, которыми определяется эта зона. *Laminaria* живет глубже, в сублиторальной зоне, обнаруживается только при максимальных отливах и подвержена гораздо меньшим колебаниям всех других вышеуказанных факторов. Балансовый коэффициент  $\frac{\text{ассимиляция}}{\text{дыхание}}$  достигает у *Laminaria* наибольшей величины в период февраль — май, доходя до 10 при наибольшем фотосинтезе и наименьшей энергии дыхания. Летом при высокой температуре энергия дыхания увеличивается, а фотосинтез при сильном свете снижается,

и коэффициент  $\frac{\text{ассимиляция}}{\text{дыхание}}$  падает до 1—2; осенью у *Laminaria* имеется новое, но меньшее повышение этого коэффициента. У *Fucus* весь год коэффициент не падает ниже 4.2. Отсутствие фотосинтеза в период полярной ночи не служит препятствием для роста молодой годовой пластинки *Laminaria*, которая, судя по весу, непрерывно увеличивается с января и до августа.

Зеленые водоросли живут в общем от 0 до 6 м глубины и используют красные лучи и синие, пропуская почти бесследно зеленые; у красных водорослей максимум ассимиляции приходится не на красные, а на желто-зеленые лучи длиной около 0.567  $\mu$ . И в том и в другом случае наиболее используются для фотосинтеза лучи дополнительные к окраске самого растения; у зеленых водорослей — красные, а у красных — желто-зеленые. Выше было указано, что на глубине 10 м от красных лучей остается только 2%. Отсюда понятно, что без особой нужды зеленые водоросли не будут спускаться глубоко. Между тем на той же глубине в 10 м от желтых лучей остается 32%, от зеленых еще больше. Ясно, что красные водоросли, для работы которых особенно пригодны именно эти лучи, будут жить в этих глубинах ниже зеленых водорослей, на глубинах, где для зеленых условия крайне тяжелы и невыносимы. Для бурой водоросли *Laminaria* доказано, что ее цвет является вполне точно дополнительным цветом к цвету воды на тех глубинах, где она процветает. Дополнительными оказались и окраска красного коралла к свету в воде на глубинах около 50—100 м и окраска морской звезды *Pontaster*, живущей на глубине 114 м (рис. 141, С).

Это явление дополнительной окраски организмов к окраске света в воде на данных глубинах носит название «хроматической адаптации». Хроматическая адаптация впервые была открыта при культуре синезеленых водорослей *Oscillaria sancta* и других в монохроматическом свете. Оказывается, что эти водоросли становятся в красных лучах голубовато-зелеными, развивая особенно сильно фикоциан, а в зеленом свете — красными, развивая особенно сильно фикоэритрин. В голубом они становятся коричнево-желтыми.

В пресноводных бассейнах, именно в чистых холодных озерах альпийских предгорий, водоросли определенной окраски оказались тоже распределенными по зонам глубин: первая зона — от 0 до 6 м — занята зелеными водорослями, вторая — от 6 до 12 м — водорослями красного цвета и третья — неокрашенными. В общем получается параллель распределению водорослей в море: сверху — зеленые, ниже — бурые, ниже бурых — красные; и здесь и там водоросли красного цвета живут глубже зеленых. В пресных водах эта красная зона заселена не настоящими красными водорослями, не *Rhodophyceae*, а окрашенными в красный цвет циановыми, криптомонадами (*Rhodomonas*), перидиниями и хризомонадами, т. е. красная окраска водорослей на определенной глубине, вернее — при определенной интенсивности и окраске господствующего там света, является признаком конвергентным, обнаруживается у различных по происхождению групп водорослей и вообще неразрывно связана с биотопом. Все эти водоросли, окрашенные в красный цвет, являются не только стенолигофотными, но и стенолиготермными организмами; сама красная окраска у водорослей пресных вод является частью наследственной, частью же это только окрашенные в красный цвет формы, которые на меньших глубинах окрашены в голубой или коричневый цвета.

## Х. СВЕЧЕНИЕ МОРЯ И ГИДРОБИОНТОВ

В предыдущей главе были указаны те вольные и невольные отношения, которые существуют между организмами, населяющими данный бассейн, и тем светом, который в том или ином виде проникает в этот бассейн извне.

Теперь, как антитезу, мы опишем так называемые светящиеся организмы, которые сами обладают способностью производить свет и являются внутренним, а не внешним источником света в бассейне.

Светящиеся организмы имеются и на суше, но там число видов, обладающих этой способностью, крайне ограничено — всего несколько бактерий, шляпочных грибов и небольшое количество насекомых. Почти отсутствует свечение и в пресных водах. Зато грандиозное явление свечения моря и нахождение глубоководных организмов, например рыб и головоногих, сплошь усеянных органами свечения, породили мнение о том, что светится почти весь планктон, а в глубинах моря, куда солнечные лучи почти не проникают, свет их заменяется лучами, идущими от светящихся глубинных животных. Однако с дальнейшим развитием морских исследований такое мнение в конце концов оказалось все же поэтическим увлечением. Достаточно указать хотя бы на то обстоятельство, что из 1007 видов настоящих глубоководных рыб только 112 видов, всего лишь одна девятая часть, обладают этой способностью, а из планктонных организмов светятся далеко не все, как бы грандиозно ни было само явление свечения моря. Далее было выяснено, что донные рыбы, прикованные к темным глубинам и не поднимающиеся в верхние слои, против всякого ожидания не светятся, а как светящиеся рыбы, так и ракообразные в подавляющем большинстве случаев являются или прибрежными организмами или обитателями сумеречной полусвещенной зоны или наконец формами, хотя и более глубоководными, но поднимающимися ночью в поверхностные слои. Однако все же имеется ряд сильно светящихся неподвижных организмов, живущих и на весьма значительной глубине. Для всех моряков и жителей морских побережий свечение моря представляется обычным явлением, особенно усиливающимся в определенное время года, явлением то безразличным, то, наоборот, крайне досадным, когда блестят и загораются холодным огнем поставленные в море сети, и испуганная рыба отходит от готовых изловить ее орудий.

Естествоиспытатель в сотый и тысячный раз готов созерцать блестящую расплавленным серебром поверхность взволнованного моря или в тихую погоду следить за горящим следом, который остается сзади идущего своим путем парохода. Ныряющие вокруг парохода дельфины кажутся тогда облаченными в широкие парчевые ризы, а планктонная сетка идет в море и приходит на борт вся в горящих мелких звездах с вершиной конуса, как бы залитой доведенным до белого каления металлом.

Рассматривая пойманный планктон под микроскопом, мы без труда и при небольших увеличениях заметим и виновников этого горящего и не жгущего холодного пламени; то будут в более северных морях *Peridinium* и *Ceratium* из перидиней, ночесветка (*Noctiluca miliaris*) из цистофлагеллат и др.; без микроскопа бросится в глаза полуторасантиметровый шар ктенофоры *Pleurobrachia*; те же формы вызывают свечение и у нас в Черном море. Под тропиками место *Noctiluca* занимают огненные шары *Rugocystis*; там же и в Средиземном море светятся большие огненные тела *Rugosoma* и цепи сальп из оболочников, различные медузы, ракообразные, моллюски и рыбы. В Индийском океане вода нередко горит ровным немерцающим пламенем от наличия светящихся бактерий.

В настоящий момент нельзя сомневаться в органическом источнике свечения моря и должны быть отброшены все прежние теории вроде того, что в море светится фосфор (откуда еще и до сих пор не исчезнувший термин «фосфоресценция моря»), или теория вроде электризации воды или отдачи водой поглощенных днем лучей солнца и многие другие.

Море светится по-разному и разным цветом — в зависимости от того, какие именно организмы являются источником его свечения. Часть организмов светится непрерывно, другая, — и, повидимому, наибольшая, —

только при раздражении от волн, от весел и движения парохода, при ударе о другие организмы и пр.

Действительно непрерывное свечение дают, повидимому, лишь бактерии. Мелкие организмы, как жгутиковые, дают только в общей массе кажущееся нам непрерывным свечение моря; фактически каждый из них то гаснет, то снова загорается. Большими светлыми искрами блестят мелкие рачки и небольшие медузы. Большие медузы и сальпы горят, как «морские фонари», по выражению арабов, или как слегка закрытый облаками месяц, по мнению других.

Окраска света светящихся планктонных организмов весьма разнообразна и воспринимается человеческим глазом весьма различно — в зависимости от состояния сетчатки наблюдателя. Свет перидиней описывается как голубоватый, зеленовато-белый и цвета расплавленного серебра. *Noctiluca* горят как голубоватые, белые или светложелтые звездочки; *Pleurobrachia* светит зеленым. *Veroë* — голубым цветом, пирозомы меняют свои светлые лучи из яркокрасного в оранжевый, зеленый и голубой; у головоногого моллюска *Pterygoteuthis* одни органы горят ультрамариновым, другие голубым, третьи красным светом рубинового оттенка. Большинство рыб светится зеленоватым светом, у других наблюдается игра цветов из белого в желтый, зеленоватый и голубой.

Светятся не только планктонные, но и донные организмы. Когда участники экспедиции «Travailleur» и «Talisman» подняли драгу, заполненную горгониями, и отнесли улов в темную лабораторию, все большие и мелкие ветки кораллов загорелись и горели, то ослабевая, то усиливаясь и перебиваясь при этом разными огнями — фиолетовым, пурпурным, красным и оранжевым, голубым и всеми оттенками зеленого; другие горели иногда, как раскаленное добела железо.

У одноклеточных организмов свечение связано с маслянистыми каплями, включенными в протоплазму клетки. У кишечнополостных, у низших червей и большинства моллюсков, у некоторых ракообразных имеются специальные железы, которые выделяют светящееся вещество. У других червей и ракообразных, у головоногих моллюсков и рыб имеются более сложные светящиеся органы, заключающие в себе не только железы, выделяющие светящееся вещество, но и целый ряд добавочных приспособлений. В конце концов сложный светящийся орган уподобляется светящемуся фонарю с собственным источником света, с рефлектором и сложно устроенными стеклами: с линзой, отражающим зеркалом и даже с цветными экранами.

Особых органов свечения не найдено у акалеф, *Campanularidae* и *Penatulidae*. У кольчатых червей, как *Acholoe ostericola*, светящиеся папиллы сидят по краям чешуй. На руках у офиуры *Ophiopsila annulosa* подсчитано до 20 тыс. светящихся иголок, покрытых светящимися железистыми клетками. *Pholas dactylus* выделяет из своих желез в особенно большом количестве светящуюся слизь. Светящиеся кожные органы головоногих окружены уже пигментным покровом, который защищает внутренние части тела головоногого от действия им же выделяемого света. Кроме пигментного покрова, имеются еще рефлектор из веретеновидных клеток и линзоподобное образование, с помощью которого животное, быть может, способно концентрировать свет. Изображенный на рисунке 155, 3 светящийся орган *Calliteuthis reversa* снабжен, кроме пигментного покрова, рефлектора и линзы еще расположенным впереди линзы слабо отражающим параболическим зеркалом, а снаружи перед зеркалом еще хроматофорами, которые служат, вероятно, цветными дисками, окрашивающими выделяемый *Calliteuthis* свет. Свечение происходит у головоногих обычно в самом органе, но некоторые выделяют слизь, которая светящейся полосой тянется за животным.

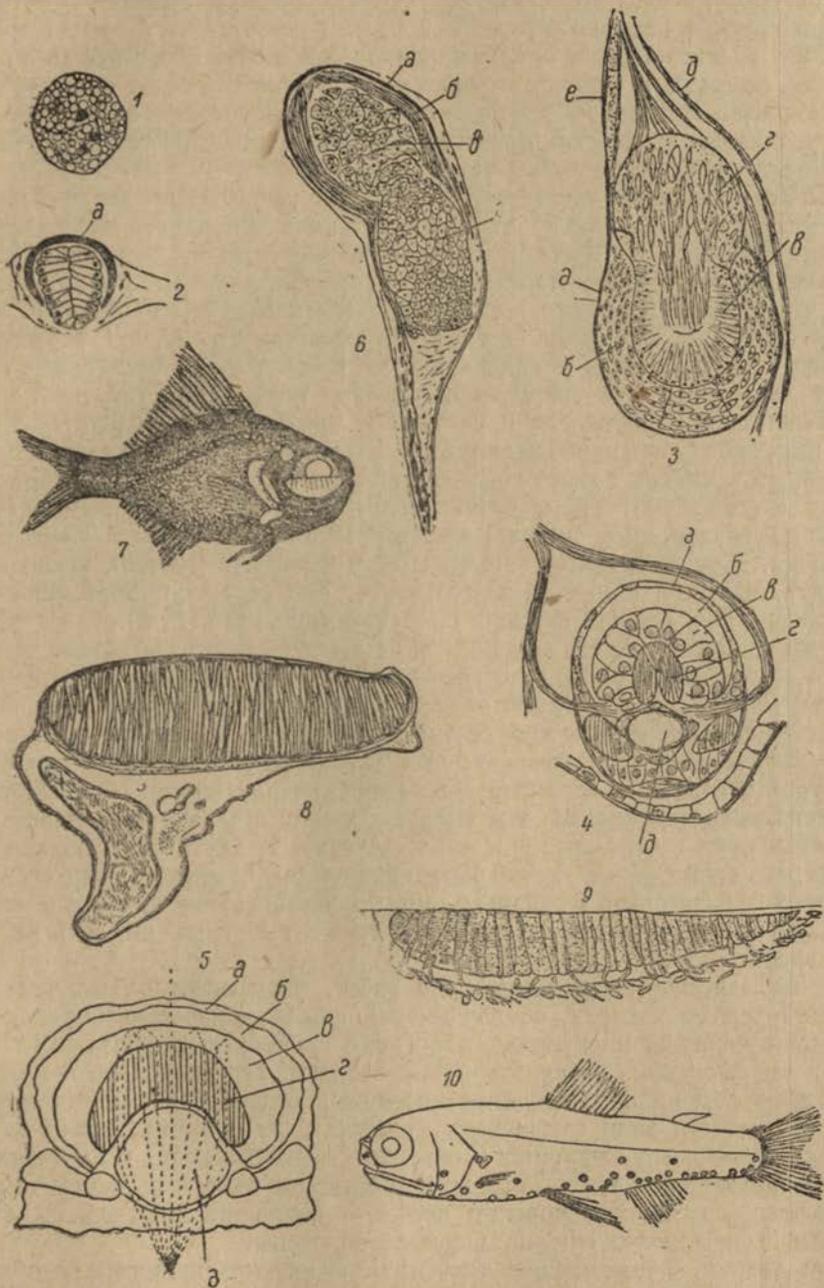


Рис. 155. Органы свечения водных животных.

1 — простой, без пигмента, светящийся орган глубоководных рыб; 2 — такой же орган, но пигментированный (а — пигмент); 3 — светящийся орган головоногого *Calliteuthis reversa* (а — пигмент, б — рефлектор, в — светящееся тело, г — линза, д — хроматофоры перед зеркалом, е — зеркало); 4 — светящийся орган мизиды *Nematoscelis mantis* (а — пигмент, б — рефлектор, в — светящийся орган, г — рефрактор, д — линза); 5 — схема торакального светящегося органа *Nucliflaphes conchii* (*Malacostraca*, *Euphausiacea*) (а — пигмент, б — рефлектор, в — светящееся тело, г — рефрактор, д — линза); 6 — светящийся орган рыбы *Argyropelecus affinis* (а — пигмент, б — рефлектор, в — светящееся тело, г — линза); 7 — *Protoblepharon palpebratus* со светящимся органом под глазом; 8 — разрез светящегося органа *Pr. palpebratus*; 9 — светящаяся пластинка глубоководной рыбы; 10 — распределение светящихся органов у *Mystophidae*.

У низших ракообразных имеется простая железа, выделение которой начинает светиться только в воде. У высших ракообразных, как у *Euphausiacea*, и у головоногих мы находим пигментный покров, рефлектор и линзы, а между железой и линзой полосатые тела — рефракторы (рис. 155, 5).

Светящиеся органы рыб устроены весьма разнообразно. Насчитывается до 20 различных типов этих органов, которые распределяются у рыб в определенных пунктах по всему телу (рис. 155, 10).

В общем намечается такая эволюция этих органов. Наиболее простые — это шарообразные скопления светящихся клеток без какого-либо участия пигмента (рис. 155, 1). Затем появляется пигментный покров (рис. 155, 2) и наконец линза. У немногих рыб имеется выводной проток; у одних он замкнут, у других расширяется в складчатое мешковидное образование. Происходит ли у рыб выделение светящегося вещества в воду, как это делают некоторые ракообразные и головоногие, с точностью не установлено.

Все вышеописанные светящиеся органы животных в противоположность светящимся растениям и бактериям светятся либо только при раздражении, либо (у высших организмов) — быть может, по их воле. Однако у одной из немногих прибрежных светящихся рыб, именно у *Protoblepharon*, ее светящийся орган работает непрерывно. Он помещается в углублении под глазом, имеет длину 1 см и закрывает нижнюю часть глаза рыбы до зрачка. Этот светящийся орган снабжен хрящевой ножкой, мышцами и обладает известной степенью подвижности. Его свет «тушится» при натяжении органа темной кожной складкой (рис. 155, 7, 8).

В чем состоит сущность свечения, в настоящее время еще далеко неясно. Твердо установлено только, что свечение связано с процессом окисления и при отсутствии свободного кислорода не происходит. Светящиеся органы фоллад, остракод, как и наземных светящихся насекомых, содержат два вещества — люциферин и люциферазу; люцифераза уничтожается высокой температурой и является, вероятно, ферментом, каталитически обуславливающим окисление люциферина; эти вещества можно разделить одно от другого; при соединении в пробирке они дают свечение. У других светящихся животных эти вещества не могли быть обнаружены. Известно, что свечение не связано обязательно с жизнью самого животного; очень многие животные начинают светиться и после многолетнего высушивания, если их смочить водой.

За последнее время появился ряд работ, доказывающих, что свечение у некоторых головоногих, оболочников и наземных насекомых происходит благодаря наличию в светящихся органах симбиотных светящихся бактерий; эти бактерии, если судить по препаратам, передаются из поколения в поколение через яйца светящихся организмов. Однако фактически бактерии были выделены и дали светящиеся культуры, повидимому, только у светящихся головоногих, живущих в поверхностных слоях моря и имеющих открытые наружу светящиеся органы. Эти бактерии оказались неотличимыми от обычных светящихся морских свободно живущих бактерий. У очень молодых головоногих они не были обнаружены.

Для теории, объясняющей свечение организмов наличием симбиотных светящихся бактерий, значительное затруднение представляет то обстоятельство, что многие животные светятся только после раздражения, другие же способны произвольно давать и гасить свой свет, между тем как бактерии вообще светятся непрерывно.

Можно объяснить дело так, что нервы, связанные с светящимися органами, ведают не самим свечением, а, например, притоком кислорода или крови, и, регулируя последние, они регулируют свет бактерий. Некоторые анатомические данные для этого имеются. Однако несомненны и такие факты, когда (как, например, у светящихся ракообразных) мощный нерв входит

в самую толщу светящегося органа; такое строение светящегося органа говорит уже против работы симбионтных светящихся бактерий.

Весь вопрос несомненно требует еще дальнейших углубленных исследований.

Что касается значения светящихся органов, то в своей общей совокупности они исполняют, по видимому, четыре задачи:

1) освещение ближайших пространств, как, например, углубинного ракообразного *Stylocheiron*, где светящийся орган тесно связан с так называемым боковым глазом;

2) для приманивания добычи служат светящиеся органы, расположенные на переднем конце тела, особенно около рта. Что светящиеся органы действительно пригодны для такой цели, доказываете опытом малайцев, которые ловят рыбу, употребляя в качестве приманки светящиеся органы только что описанной рыбы *Protoblepharon* (рис. 155, 7);

3) избавление от врагов, ослепление врага светом наподобие того, как головоногие, спасаясь от врагов, ослепляют их, выпуская в воду облака туши;

4) как отличительный признак для распознавания в темноте особей своего же вида, что особенно важно при отыскивании самцами самок в целях размножения.

Кроме живых организмов, в море часто и очень сильно светятся самые разнообразные мертвые морские организмы и особенно мертвые рыбы. Свечение наступает обыкновенно через день-два после смерти организмов и обязано своим происхождением развитию светящихся бактерий *Bacillus photogenus*, *B. luminescens* и др. При дальнейшем разложении гнилостные бактерии берут верх над светящимися, и свечение прекращается.

## ГЛАВА ДЕСЯТАЯ

### ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ МЕЖДУ СОБОЙ И СРЕДОЙ, УЧЕНИЕ О ПИЩЕ (ТРОФОЛОГИЯ)

#### 1. ПЕРВОПИЩА, ПРОИЗВОДИТЕЛИ, ПОТРЕБИТЕЛИ И ВОССТАНОВИТЕЛИ (ПРОДУЦЕНТЫ, КОНСУМЕНТЫ И РЕДУЦЕНТЫ)

Наличие в воде определенного количества пищи является для гидробионтов таким же внешним условием их существования, как и описанные выше факторы — соленость, температура и пр., но в то время как диапазон этих факторов мы легко определяли в граммах, градусах и других единицах и они изучены сравнительно хорошо гидрологами и географами, к изучению диапазона пищи в разного рода бассейнах мы только едва приступаем и дать ответ на вопрос о диапазоне пищи в масштабе вод всего земного шара совершенно еще не можем; несколько более изучены только пресные воды. Между тем вопрос об условиях питания гидробионтов является для гидробиологов одним из коренных; с ним неразрывно связаны как вопрос о количестве и составе населения в данном водоеме с точки зрения проблемы питания, так и более специальный вопрос о так называемой «производительности водоемов», т. е. главным образом о связи между количеством и составом беспозвоночных, служащих пищей рыбе, и количеством и составом самой рыбы. Вопрос о производительности водоемов мы будем обсуждать в главе XI, здесь же будем говорить непосредственно о составе пищи гидробионтов и применяемых ими способах добывания ее.

Автотрофные организмы, или производители (продуценты) органической пищи в бассейнах. Ряд бактерий, так называемых хемосинтезирующих, обладает совершенно исключительной способностью питаться и строить свое тело прямо и только из минеральных солей без всякого участия света и красящих пигментов. В этом отношении хемосинтезирующие бактерии противопоставляются основной массе всех растений, фотосинтезирующих, которые тоже строят свое тело из неорганических солей, но которым для этого необходимы еще солнечный свет и их собственный зеленый пигмент — хлорофилл — и дополнительные пигменты, как фикоциан у синезеленых, фикоэритрин у красных водорослей и др.

Хемосинтетики, не нуждающиеся для своей жизни ни в солнце, ни в органических веществах, называются прототрофными, первичнопитающимися организмами, «первичными едоками», как их называет Осборн. К хемосинтетикам относятся азотусвояющие, серные, водородные бактерии и особенно важные в круговороте веществ в воде и на суше нитрифицирующие бактерии, а также некоторые другие. Все они пользуются энергией окисления; нитрифицирующие бактерии окисляют  $\text{NH}_3$ , серобактерии —  $\text{H}_2\text{S}$ , водородные бактерии —  $\text{H}_2$ , железо-бактерии —  $\text{FeO}$ . Сходные с хемосинтетиками организмы были, вероятно, первыми ор-

ганизмами, первыми существами, которые развились на земле из неорганических веществ.

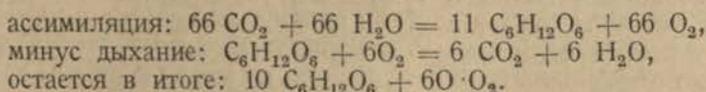
Нитрифицирующие бактерии окисляют аммонийные соли до азотной кислоты. Весь процесс протекает в две фазы. Первая фаза — работа нитрозных (нитритных) бактерий, как *Nitrosomonas* и др., — идет по формуле:  $2\text{NH}_3 + 3\text{O}_2 = 2\text{HNO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$ ; вторая фаза — работа нитратных бактерий, как *Nitrobacter*, — протекает по формуле:  $2\text{HNO}_2 + \text{O}_2 = 2\text{HNO}_3$ .

Минеральный раствор, в котором живут и процветают нитрозные бактерии, имеет следующий состав:

$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — 2 г	NaCl — 2 г
$\text{KH}_2\text{PO}_4$ — 1 г	FeO — 0.4 г
$\text{MgSO}_4$ — 0.5 г	Дистиллированная вода — 1 л.

Ничего больше для питания нитрозных бактерий не требуется. Органические вещества, как пептон и сахар глюкоза, являются для них ядом и задерживают их развитие даже в таких ничтожных количествах, как растворы в 0.025%. Нитратная *Nitrobacter* чувствительна к органическим веществам гораздо меньше, чем *Nitrosomonas*. В живой природе нитратные и нитрозные бактерии встречаются в почве вместе, и в богатых органическим гумусом почвах нитрификация протекает весьма энергично. Объясняется это тем, что в хорошо аэрируемой почве разлагающие органическое вещество бактерии, как *B. gamsum*, работают настолько энергично, что в почве образуются участки, почти лишенные органического вещества, где и развивают свою работу нитрифицирующие бактерии. В результате работы этих трех групп бактерий умершие организмы дают азотнокислые соли, которые снова усваиваются зелеными растениями.

В главе о газах мы говорили о том, что первым процессом фотосинтеза зеленых растений является, вероятно, формальдегид —  $\text{HCOH}$ ; уплотнением формальдегида образуется виноградный сахар —  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ , или же по старому более распространенному мнению сахар в зеленых растениях образуется по формуле:  $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$ . Правда, часть сахара сжигается растением в процессе дыхания, однако на свету эта величина сравнительно со всем образуемым сахаром весьма незначительна; наглядно это можно представить себе следующим образом:



Как прототрофные бактерии, так и зеленые и другие окрашенные фотосинтезирующие растения не нуждаются для своего питания в органических веществах; поэтому они называются автотрофными (от *autos* — сам и *trophe* — пища).

В гидробиологии принято называть автотрофные водные растения и соответствующих бактерий производителями (в том смысле, что они являются производителями органического вещества пищи из неорганического) или иначе продуцентами.

Гетеротрофные организмы, или потребители (консументы) органической пищи в бассейнах и другие группы организмов с иными способами питания. Все животные к синтезу органического вещества прямо из неорганического совершенно неспособны. Они получают нужные им органические вещества в готовом виде, как органические вещества растений или других животных; поэтому они называются гетеротрофными (от *heteros* — другой и *trophe* — пища). Обычно оба процесса — и синтез органических веществ растениями и питание животных — одинаково на-

зываются питанием; однако многие ботаники выделяют синтез органических веществ растениями в особую функцию и полагают, что собственно питание начинается у растений, как и у животных, с одного момента — с начала усвоения органических веществ; только растения приготавливают себе это органическое вещество сами, а животные получают его извне в готовом виде.

Если оставить в стороне все те затруднения по вопросу о пище, о которых мы будем говорить ниже, и обратить внимание только на состав оформленной пищи, то всех водных животных, как и наземных, можно разделить на две группы: эврифагов (широкоядных), мало ограниченных в выборе пищи, и стенофагов (узкоядных), ограниченных в своем выборе пищи, своего рода специалистов; некоторые выделяют еще монофагов (одноядных), приспособленных к одному роду пищи. Монофагов всего более на суше, особенно среди насекомых; однако они встречаются и в море. Так, морской еж *Stongylocentrotus droebachiensis* в своем распределении тесно связан с распределением гидроидов, которыми он преимущественно питается. С большей или меньшей степенью эврифагии вообще связано все распределение животных: эврифагия, понятно, содействует широкому распространению животных, стенофагия, наоборот, его ограничивает.

Количество видов, поглощаемых одним организмом, особенно при питании планктоном, может быть громадно: в состав пищи молодых рыбок *Dorosoma cepedianum* входит 140 видов животных и растений из числа Мухорophyceae, Euglenidae, Peridineae, Diatomeae, Desmidiaceae, протоккокковых и нитчатых водорослей, затем ветвистоусых и веслоногих раков, коловраток и простейших. В 1 мм<sup>3</sup> содержимого кишечного канала одного экземпляра асидии *Styela* было найдено более сорока видов различных животных и растений (рис. 162). Количество поглощенных особей животных в одном желудке рыбы, не говоря уже о китообразных, может достигать до многих десятков тысяч, например до 50 000 экземпляров *Bosmina* в желудке сига *Coregonus*.

К водным организмам приложимо и обычное деление животных на всеядных (питающихся и животными и растениями), хищников и растительноядных. Рыбоводы совершенно искусственно, руководясь своими целями, делят рыб на хищников и мирных, причем хищниками они называют всех рыб, питающихся другими рыбами, а мирными — питающихся планктоном, растительной пищей и беспозвоночными.

Если обратить внимание не на разнообразие и состав пищи, а на те районы моря, из которых она добывается, то прежде всего довольно ясно выделяется группа сестоноядных животных — сестонофагов, пожирающих с выбором или без выбора планктонные организмы (планктон и нектон) или плавающий детрит, или то и другое вместе.

Антитезой сестонофагов являются организмы, которых можно назвать бентофагами, придонноядными; они питаются не планктонными, а придонными, бентическими организмами, как животными, так и растениями, и донным детритом.

Из группы сестонофагов можно выделить подгруппу нектонофагов, пожирающих нектонные организмы, преимущественно рыб и крупных головоногих, и группу планктоноядных, питающихся живым планктоном.

Из группы бентофагов выделяется группа специально грунтоядных. Грунтоядные забирают в свой кишечник самый грунт, ил и песок с большим или меньшим количеством детрита и питаются фактически как детритом (детритоядные), так и разнообразными мелкими животными и растениями, которые им попадают вместе с грунтом.

В области ила основной пищей, потребляемой донными организмами, является детрит. Поскольку он разлагается при участии кислорода и минерализуется, мы в данном случае должны сказать, что количество пищи и количество кислорода ( $O_2$ ) находятся между собой в обратном отношении. В схеме иловые организмы принуждены делать выбор между двумя биотопами ила, из которых один богат пищей и беден  $O_2$ , а другой богат  $O_2$  и беден пищей.

В пресноводных бассейнах высшая растительность, а в морях бентические водоросли, несмотря на все их обилие, как непосредственная пища животных играют весьма незначительную роль. Так, в пресных водах живые растения используются почти только личинками насекомых, которые минируют листья, и моллюсками. Примером рыбы, питающейся растительной пищей, может служить пресноводная храмуля (*Varicorhinus carolæta*), водящаяся в Куре. В этом отношении разница между сушей и водой разительна, только на суше мы имеем растительноядных и специально травоядных животных.

Некоторую роль как пища играют наросты на высших растениях и водорослях. Наросты и обрастания подводных предметов, состоящие в пресноводных бассейнах преимущественно из мелких водорослей, служат пищей части моллюсков, как *Limnaeidae*, ряду хирономид и некоторым рыбам. Но отмершая растительность, ставшая детритом и составившая часть ила, играет решающую роль в питании, пожалуй, основной массы донных животных, которая является детритоядной. Примером в пресной воде могут служить массами живущие в илу *Tubificidae*, *Chironomidae* и моллюски. Только одна *Corethra* ведет хищный образ жизни и питается мелкими ракообразными, особенно циклопами.

Грибы, всегда лишённые хлорофиллоносного аппарата, а также большинство бактерий, тоже являются гетеротрофными организмами. Гетеротрофные растения распадаются на две основных группы: на сапрофитов и паразитов. Для нас особенно важны первые: они питаются мертвыми остатками животных и растений, причем минерализуют эти остатки, доводя их нередко до углекислоты, аммиака и воды, и таким образом снова делают их доступными для автотрофных растений — продуцентов. Поэтому эти организмы носят в гидробиологии название редуцентов, или восстановителей.

Все же гетеротрофные организмы объединяются термином консументы, или потребители, поскольку они употребляют в качестве пищи готовое органическое вещество.

Итак, в отношении имеющихся и образующихся в воде пищевых органических веществ все водное население распадается на три основных группы: продуцентов, консументов и редуцентов. Однако эти группы, хорошо выраженные в лице типичных представителей, не являются изолированными, а связаны переходными организмами, утилизирующими растворенные в воде органические вещества. Так, например, имеются растения амфитрофные, как *Scenedesmus*, который, наряду с усвоением углекислоты усваивает и органический азот. Еще чаще встречаются миксотрофные растения, которые, наряду с усвоением углекислоты, усваивают и углерод органических углеродистых соединений, как, например, диатомеи, хроматофоры которых часто бледнеют при жизни в воде, богатой органическими соединениями. Сюда же относится и ряд перидиней; поэтому, например, *Peridinium willei* живет у нас в воде сфагновых озер, где минеральных солей имеется самое ничтожное количество. В глубинных слоях озер развита специальная формация гетеротрофных жгутиковых, которые живут, с одной стороны, на счет трупов из верхних слоев планктона, а с другой — на счет продуктов выщелачивания ила.

Поскольку первопищей для гидрофауны являются в основе автотрофные зеленые растения, в зависимости от света не опускающиеся ниже определенных глубин (см. главу IX), мы можем различать в пищевом отношении районы бассейнов самостоятельные, или независимые, и зависимые; зависимыми являются, следовательно, сублиторальная и глубинная зоны пресных вод и батинальная и абиссальная — морей и океанов. Население этих зон получает пищу в виде трупов животных и растений и детрита, падающих из верхних слоев. При этом принято говорить о дожде трупов. Однако в общем это едва ли справедливо: дождь трупов пока нигде не уловлен, а заведомо известно, что трупы определенных организмов растворяются еще в верхних слоях. Трупы, конечно, падают, но, повидимому, не в таком количестве, какое требуется понятием дождя.

## II. ЯВЛЕНИЯ, ОСЛОЖНЯЮЩИЕ ИЗУЧЕНИЕ ПИЩИ ГИДРОБИОНТОВ

Пища главная, побочная, случайная, заменяющая и вынужденная. При изучении пищи пресноводных рыб путем обычных вскрытий и исследования содержимого желудка совершенно точно установлено, что почти каждая из них, кроме главной, основной пищи, наряду с ней, а также при ее отсутствии или недостатке питается целым рядом других организмов, так что у этих рыб, кроме главной, можно отличать еще пищу побочную, случайную, заменяющую и вынужденную. Главной пищей карпа является хирономус, при его обилии он им исключительно и питается; если нет хирономуса, он поедает червей, коретр, поденок и гаммарусов — побочную пищу; в прудах ему часто кидают луины, он охотно их ест, но это его случайная пища. Главной пищей ерша тоже является хирономус, как и у карпа; но при определенных условиях он не может достать хирономусов и тогда переходит на заменяющую пищу — моллюсков; главная пища уклейки — воздушные насекомые, падающие в воду; осенью с исчезновением насекомых она переходит на заменяющую пищу — планктон. Вынужденной пищей, к которой рыба обращается при нужде, во время голода, почти для всех рыб является планктон; так, планктон пожирает при нужде взрослая плотва (*Rutilus rutilus*). Пища меняется с возрастом рыб и по временам года.

Все эти осложнения в питании рыб имеются, конечно, и у остальной гидрофауны, но в этом отношении сделано еще очень мало наблюдений.

Из того факта, что тот или иной организм находится в желудке данного животного, еще нельзя делать вывода, что это животное данным организмом и питается. Многие водоросли проходят через кишечник веслоногих и ветвистоусых рачков, почти не изменяясь; можно думать, что пищевая роль их в данном случае равна почти нулю. Установлено, что зимние яйца ветвистоусых рачков и обычные яйца циклопов проходят, не перевариваясь, через весь кишечник рыбы и, выйдя из него с испражнениями, развиваются в воде далее во взрослый организм без всякого для себя ущерба.

Способность голодать. Многие водные организмы способны голодать и притом некоторые в течение очень продолжительного времени. Лентовидная планктонная личинка угря, известная под именем *Leptocephalus*, во время всего процесса своего превращения, который тянется около года, не принимает никакой пищи, причем уменьшается в своих размерах. Длина личинки доходит до 73 мм, а длина выходящего из нее угорька не превосходит 66 мм. Входя в Рейн, лососи остаются там, смотря по обстоятельствам, 5, 10, 12 и даже 15 месяцев, и за все это время ничего не едят. Между тем они совершают большую работу, поднимаясь вверх против течения вплоть до самых мелких, быстро текущих притоков, где совершается

икрометание. Яичник самки, составлявший вначале только  $\frac{1}{4000}$  часть ее веса, в конце оказывается равным почти  $\frac{1}{3}$  всего ее веса. Вся работа движения и развитие половых продуктов совершаются за счет боковых мышц тела, претерпевающих жировое перерождение. Вес мышц, управляющих плавниками, и сердца остается неизменным. То же наблюдается у печорской семги, у дальневосточных лососей и др. Во время нереста обычно перестают принимать пищу многие рыбы. Личинка жабы-повитухи (*Alytes*), достигнув величины 8 см, перестает принимать пищу и 5 недель живет за счет своего пятисантиметрового хвоста, развивая в то же время свои конечности. Зимой карпы, залегшие в ятовых (ямах), красная рыба, лещи и другие тоже почти не питаются.

Мы думаем, что именно из-за сложности вопроса один из исследователей пищи пресноводных рыб пришел к выводу, что в конце концов рыба ест то, что приходится, что ей попадает; это едва ли правильно, так как известны случаи, когда рыбы умирали с голоду еще при наличии в бассейне организмов съедобных для других рыб.

### III. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

#### 1. Теория Пюттера о питании водных организмов растворенными органическими веществами

В отношении изучения пищи далеко еще не закончен даже простой просмотр содержания кишечника всей гидрофауны; соответствующая литература еще очень недостаточна. Еще более осталось сделать по указанному выше вопросу об использовании пищи, что может быть решено только экспериментально; тем же путем должен быть решен вопрос о том, насколько выбирает или вообще не выбирает животное свою пищу, особенно при питании планктоном; этот вопрос связан с предыдущим, и можно думать, что чем больше выбор, тем больше будет и использованность пищи, и обратно. Надо решить также, как часто возобновляется содержимое кишечника, без чего все наши количественные исчисления по использованию пищевых запасов бассейна будут крайне неосновательны, а сделано в этом отношении еще очень мало.

Еще более трудным оказалось решение вопроса о пище после появления в 1909 г. работы Пюттера «Die Ernährung der Wassertiere» («Питание водных животных»). Автор следующими словами резюмирует свою работу: «Питание большей части форм совершается не так, как полагали до сих пор, по грубой аналогии с млекопитающими и птицами, а именно, что принимается оформленная (в виде организмов) пища, которая при пищеварении распадается и растворяется, а затем уже в таком виде всасывается; напротив, большое число животных и специально абсолютно мелкие формы всех типов, поскольку они живут в воде, принимают свою пищу прямо из воды в растворенном виде». Пюттер, следовательно, полагает, что многие водные животные питаются осмотически наподобие гетеротрофных растений или внутренних паразитов, окруженных готовой, растворенной пищей. Растворенными органическими веществами, по его мнению, являются главным образом продукты жизнедеятельности водорослей и бактерий. В настоящее время имеются данные, что планктонные водоросли ассимилируют органических веществ гораздо больше, чем может поместиться в их теле, избыток выделяется в воду более или менее в виде слизи.

Если бы все это было справедливо, то питание водных животных в корне отличалось бы от питания воздушных, так как в воздухе растворенных органических веществ нет. Поэтому интересно проследить тот путь, которым шел Пюттер для доказательства своих положений. Прежде всего он опре-

Делает количество кислорода, поглощаемого организмом в единицу времени. Это количество кислорода дает возможность вычислить то количество органического вещества, которое будет сожжено этим кислородом и которое организм затратит на свои жизненные процессы. Для того чтобы пополнить убыль своего тела, организм должен получить это количество органического вещества извне в виде пищи. Количество пищи для планктоноядных животных, заключающееся в виде планктона в определенном объеме воды, известно. Проведя всю эту работу, Пюттер нашел, например, что губка *Suberites domuncula* объемом в 60 см<sup>3</sup> для своего питания планктоном должна пропускать через свое тело ежечасно 240 л морской воды, т. е. количество, в 40 тыс. раз превышающее ее собственный объем, что, конечно, невозможно. Произведя новые анализы морской воды, он доказывает, что в ней имеется углеродистых соединений в 30 раз более, чем принималось до сих пор. Он находил в литре чистой воды 92 мг углерода; это количество оказывается в 24 тыс. раз более, чем количество углерода, заключающегося во всех организмах, населяющих тот же литровый объем воды. То же оказалось и относительно азота: на 0.248 мг азота в организмах он нашел растворенных азотистых комплексных соединений в воде 360 мг, т. е. в 1450 раз более. Он полагает поэтому, что едва ли возможно, чтобы углерод и азот оказались в море в минимуме и могли быть целиком использованы организмами.

Эти органические соединения, растворенные в морской воде, попадают в животных, по Пюттеру, или через поверхность тела, если она это допускает, или через специальные, более проницаемые оболочки, например жабры; тогда один и тот же орган будет служить и для дыхания и для питания; этим Пюттер думал объяснить кажущееся излишним развитие жабер у некоторых животных. Например медуза *Rhizostoma* и сальпа *Salpa tilesii* имеют одинаковый живой вес и одинаковое количество сухого вещества; между тем не имеющая жабер медуза поглощает в час 0.808 мг кислорода, а снабженная жабрами сальпа только 0.159 мг. Согласно Пюттеру выходило, что жабры у сальпы играют главным образом роль аппарата, воспринимающего растворенные органические вещества.

Оформленная пища, нужная для ризостомы, заключается в 5580 см<sup>3</sup> воды; то же самое количество пищи в растворенном виде содержится всего в 44 см<sup>3</sup> воды из того же самого места, а количество кислорода, нужного той же ризостоме, — в 109 см<sup>3</sup> воды. Пюттер воспитывал золотых рыбок, асцидий и актиний в растворе аспарагина, глицерина и соматозы и всюду искал доказательства тому, что водные организмы, даже высшие, усваивают растворенные в воде простые органические вещества.

Пюттеру возражали сначала очень сильно; указывали и на ошибочность его химических анализов и на то, что организмы, с одной стороны, могут долго обходиться без пищи, а с другой, — могут питаться и наннопланктоном, который был открыт вскоре после появления работы Пюттера и который подобно бактериям может размножаться очень быстро. Затем вышел ряд работ, которые говорили то в пользу теории Пюттера, то против; в 20-х годах появились работы, говорящие в пользу теории. Было изучено, например, питание *Paramecium*, *Colpoda*, веслоногих рачков и головастиков. Чистая культура парамеций, происшедшая путем деления одной особи в стерильных условиях, в течение трех месяцев быстро росла и размножалась в жидкости, составленной из разных неорганических солей и органических веществ, как глюкоза, лейцин и пр., при реакции среды 7.4 и при полном отсутствии какой-либо оформленной пищи. *Colpoda* прекрасно жили в растворе неорганических солей и аммония глицерофосфата. Головастики *Rana temporaria* были разделены на две порции; одна голодала в чистой воде, другая жила в растворе из пептона и сахарозы (1—5 г на 1 л), или в растворе (0.5—4 г на 1 л) биоклейна

(из ростков злака); через три недели головастики в чистой воде умерли; биоклейнные нормально превратились в лягушат; пептонные развивались медленно, но все же дали одного лягушонка. У опытных животных увеличивались и длина тела и вес, как живой, так и сухого вещества. При прибавлении к нормальной пище как биоклейна, так и пептона рост животных увеличивался сравнительно с обычным на 49%, живой вес — на 248%, а сухое вещество — на 241%.

Около 1924 г. вышел ряд работ Пюттера над питанием *Sopropoda*. В этих работах Пюттер разбирает доступные его анализу пути питания этих рачков и приходит к заключению, что 97—98% их потребности в пище покрываются растворенными веществами и только 2—3% — той или иной оформленной пищей. Последняя, по Пюттеру, при всем своем незначительном количестве является тем не менее крайне важной как источник получения дополнительных веществ, вероятно витаминов.

Оставаясь на почве своей прежней методики — определения кислорода, поглощенного организмом, Пюттер прежде всего устанавливает косвенным путем (путем определения коэффициента корреляции), что существует корреляция, соотношение, между количеством кислорода, поглощенного определенным количеством рачков в определенном объеме за определенное время, и следующими четырьмя, относящимися к тому же объему воды, величинами: 1) объемом крупных планктонных водорослей, 2) объемом мелких, карликовых водорослей, не улавливаемых ситом № 25, 3) поверхностью всех водорослей и 4) количеством света, падающего на поверхность моря. После установления математическим путем корреляции оставалась еще большая задача — выяснить, в чем именно эта корреляция заключается. Для этого необходимо было знать все возможные пути питания. Пути эти следующие.

1. В планктоне имеются крупные планктонные водоросли, но в кишечном тракте веслоногих они почти совершенно не встречаются; поэтому можно быть вполне уверенным, что установленная математическая связь между объемом крупных водорослей и количеством поглощенного рачками кислорода кроется в чем-то другом, а не в прямом питании рачков этими водорослями.

2. Более мелкие карликовые планктонные водоросли, как некоторые *Thalassiosira*, *Coscinodiscus*, *Coccolithophoridae* и ряд других, несомненно и далеко не редко встречаются в кишечнике веслоногих. Однако нельзя не отметить, что многие водоросли проходят кишечник проглотивших их веслоногих, повидимому, не перевариваясь. Если допустить все же, что они перевариваются целиком, тогда, зная количество рачков и наннопланктона в определенном объеме воды, можно (предположив, что эти рачки нацело съели и усвоили весь наннопланктон) выяснить разницу между тем количеством кислорода, которое фактически потребляли рачки, и тем количеством, которое необходимо для сжигания всего имеющегося в их распоряжении наннопланктона. Оказывается, что всегда рачок потребляет кислорода в среднем в 2—3 раза более, чем его нужно для сжигания всего наннопланктона (от минимум 1.32 до максимум 8.95 раза); значит, пожирание наннопланктона не удовлетворяет всей потребности рачков в пище. Далее, приняв во внимание, что фактически наннопланктон никогда не уничтожается целиком, можно установить, что таким путем удовлетворяется только от 2.5 до 3% всей потребности *Sopropoda* в пище. Иначе говоря, роль наннопланктона как пищи в количественном отношении сводится к небольшим величинам; следовательно, и здесь установленная корреляция кроется не в прямом поедании рачками наннопланктона.

3. Предположим, что рачки питаются бактериями. Однако, даже допустив, что в 1 см<sup>3</sup> имеется 5 млн. бактерий, все их количество

в 100 л может потребовать на свое сжигание только 7 мг кислорода, а живущие в тех же 100 л воды рачки фактически потребляют летом от 17 до 22 мг кислорода.

4. Еще одним источником питания может быть растительный детрит, который играет такую большую роль в круговороте веществ у берегов Дании в Каттегате и в большинстве других водоемов. Веслоногие рачки, живущие под 1 м<sup>2</sup> поверхности Северного моря, берут в год 390 г кислорода, иначе около 1300 калорий; поскольку установлено, что обмен веществ у бактерий моря в 5 раз больше обмена его у *Copepoda*, а бактерии не могут полностью утилизировать детрита, — общее количество детрита под 1 м<sup>2</sup> поверхности должно дать и рачкам и бактериям вместе по меньшей мере в шесть раз (5 + 1) более 1300 калорий, т. е. не менее 7800 калорий. Этот источник пищи для ветвистоусых рачков, согласно работам В. М. Рылова (1930, 1931), вопреки мнению Пюттера, оказывается весьма существенным. Пищевая ценность детрита повышается еще тем, что детрит в массе своей состоит не только из растительных остатков, но и из колоссального количества покрывающих их бактерий, служащих пищей для многих животных (А. Г. Родина, 1940).

5. Пищевой дождь, или дождь трупов. Казалось бы, что, поскольку растения несомненно являются первопищей животных, слой планктона с наибольшим количеством растений должны бы быть населены и наибольшим количеством животных; однако на деле такое предположение не оправдывается. Один из примеров распределения планктонных животных и растений представляется в следующем виде:

Глубина в м	Число растений	Число животных
0—200	122 334	53 631
1300—1500	35	1000

т. е. в слоях 1300—1500 м глубины, сравнительно с поверхностными, число растений уменьшается почти в 3500 раз, а количество животных только в 50 раз.

В океане даже при наличии теневой планктонной флоры, связанной с глубинами 80—200 м, ниже 200 м (от 200 до 400) растений почти нет, равно как нет их и глубже; между тем планктонные животные — *Copepoda*, *Ostracoda*, *Amphipoda* и *Euphausiacea* — именно в этих слоях (200—400 м) особенно процветают. Одним словом, оказывается, что планктонные животные находят себе пищу всего более в тех слоях, которые лежат ниже границы растительного планктона; иначе — масса животных живет ниже массы растений. Отсюда и из теоретических соображений и возникло весьма распространенное учение, что животные более глубоких слоев, и специально абиссальных, питаются трупами организмов, которые дождем падают из верхних, производительных слоев воды. Однако этот дождь трупов есть, вероятно, в большой степени умозрительное построение. Фактические наблюдения, например, над кокколитофорами показали, что их мертвые раковинки (оболочки) совершенно точно отражают картину распределения живых, с очень небольшим сдвигом книзу. Максимум живых (2980 в 1 л) и максимум пустых раковин (244 в 1 л) оба одинаково приходятся на глубину около 50 м; на глубине 431 м имеем лишь 2 живых и 8 пустых раковин, а на глубине 631 м живых нет совершенно, но и раковин только 6, — минимальное число сравнительно со всеми вышележащими слоями. Но пустые раковины в пищу веслоногом не годятся. Более крупные водоросли и животные после смерти опускаются глубже с нерастворенной целиком плазмой, но они как раз и не служат пищей рачкам; поэтому

учение о дожде трупов к питанию веслоногих не применимо, а ведь именно веслоногие образуют основную массу животного планктона.

6. Коллоидные ассимилянты водорослей, образующие пылевую детрит. Науман, изучая питание пресноводных рачков и убедившись в недостаточности для них оформленной пищи, пришел к убеждению, что животные отфильтровывают себе и питаются пылевидным детритом, который образуется коллоидными ассимилянтами, выделяемыми водорослями в окружающую их воду. Таким образом, водоросли являются для этих животных скорее пищевыми фабриками, а не самой пищей. Такого рода питание очень хорошо согласовалось бы с установленной корреляцией между поглощаемым рачками количеством кислорода, с одной стороны, и поверхностью всех водорослей и количеством света на поверхности моря, — с другой. Пюттеру казалось, если путем ультрафильтрации (т. е. фильтрования через шамберленовский фильтр из неглазированного фарфора, через коллоидные пленки и пр.) можно удалить из воды более грубые дисперсные коллоиды, то освободить рачков от нормально окружающей их воды с могущим быть в ней детритом совершенно не удастся. Поэтому Пюттер не мог поставить опытов, которые категорически решили бы вопрос.

Итак, несмотря на то, что, казалось бы, теоретически веслоногие могли получать себе пищу, идя по всем шести вышеупомянутым путям, по Пюттеру, ни один из этих путей сам по себе, ни все они в общей совокупности не могут дать веслоногим столько пищи, сколько веслоногие фактически потребляют.

Оставался еще один, седьмой, путь — питание растворенными веществами, которое Пюттер и сделал центром своих суждений.

7. Растворенные питательные вещества. Найдено, что в воде Кильской бухты содержится в 1 л воды до 13 мг органического углерода, что соответствует 34.7 мг сахара. Для сжигания этого углерода до  $\text{CO}_2$  требуется до 37 мг кислорода. Между тем для сжигания всех водорослей, живущих в 1 л, надо только 0.092 мг, т. е. по крайней мере в 365 раз меньше. Отсюда ясно, насколько велики эти запасы растворенного органического вещества. Могут ли ими питаться животные? Спрашивал Пюттер и отвечал на этот вопрос следующими рассуждениями, в которых факты подменялись более или менее тонкой софистикой. Все согласны, что бактерии питаются растворенными органическими веществами осмотически, через всю поверхность своего тела. Что же мешает допустить такой же способ питания и для водных животных, в частности — для веслоногих? Быть может, то обстоятельство, что последние покрыты хитином? Но ведь определенный хитин, по наблюдениям над насекомыми, оказался проницаемым для кислот и щелочей. Далее не забудем, что была найдена очень определенная корреляция между количеством кислорода, поглощаемого рачками, и количеством кислорода, поглощаемого бактериями; это снова указывает на возможное единство их пищи. Мы видели, что поглощение кислорода рачками коррелирует и с солнечным светом, падающим на поверхность моря, и с общей поверхностью всех водорослей; все это было бы вполне понятно, если бы мы приняли, что пищу рачков в основе составляют растворенные в воде ассимилянты водорослей.

Точного химического анализа этих ассимилянтов мы еще не имеем; теоретически можно считать их близкими к виноградному сахару, мылам и глицеринам, и опыт действительно показывает, что это предположение может иметь за собой основания. Опыт состоял в том, что рачки содержались в двух различных аквариумах: в одном — с обычной водой, в другом — с прибавлением сахара в количестве 10 мг на 1 л. Во всех случаях, когда прибавлялся сахар, при всех прочих равных условиях потребление рачками кислорода непре-

менно возрастало более, чем в 4 раза. При таких данных трудно было сомневаться в возможности для рачков питаться растворенными органическими веществами.

Оставался, конечно, следующий вопрос: если рачки в основе питаются растворенными органическими веществами, то к чему у них служит хорошо развитый кишечник, к чему разные, часто сложные приспособления для лова добычи (например наннопланктона), составляющей якобы всего 2—3% общей потребности в пище? Можно было думать, что эти 2—3% дают рачкам необходимые для их существования витамины. А витамины в водорослях действительно найдены.

В. Н. Беклемишев (1928 г.), следуя за Пюттером, воспитывал личинок *Aporheles maculipennis* в профильтрованной воде из реки Камы, причем сосуд мылся, а вода сменялась каждый день. Никакой оформленной пищи в такой воде не было, и тем не менее оказалось возможным довести часть личинок до четвертой линьки. Кишечники у личинок были либо пусты, либо содержали небольшое количество желтоватого бесструктурного вещества. В. Н. Беклемишев полагал, что растворенные органические вещества, белки, жиры и углеводы находятся в воде в коллоидном состоянии и что личинки *Aporheles* способны своим коловращательным аппаратом отфильтровывать эти коллоидные частицы. Поставленные опыты показали, что личинки *Aporheles* действительно способны отфильтровывать и заполнять свой кишечник частицами туши размером от 1 до  $\frac{1}{10}\mu$ , а также и настоящим коллоидным раствором коларгола. Автор должен был признать частичную возможность для личинок малярийного комара питаться растворенными органическими веществами, что не казалось удивительным, если принять во внимание значительную фильтровальную способность личинок.

Для *A. fossi* было установлено, что в первой своей фазе развития они профильтровывают приблизительно  $178 \text{ мм}^3$ , а в четвертой фазе  $714 \text{ мм}^3$  воды в сутки. Несмотря на то, что в четвертой фазе фильтруется воды в 4 раза больше, чем в первой фазе, однако на единицу объема тела личинки профильтрованной воды приходится во много раз меньше; этим и можно объяснить гибель личинок в опыте после четвертой фазы.

Однако во всех рассуждениях и опытах Пюттера и его последователей совершенно недостаточно учитывалась роль бактерий в питании водных животных. В самое последнее время советскими учеными (Н. С. Гаевская, А. Г. Родина и др.) было выяснено, что бактерии дают поедающим их животным белки, жиры, углеводы и необходимые ростовые вещества (витамины). Кроме того было установлено, что некоторые copepody ведут хищнический образ жизни, питаясь соками других животных.

Что касается значения растворенных веществ как пищи водных животных, то еще Круг и его сотрудники (1934) подвергли критике взгляды Пюттера. На основании своих разносторонних исследований Круг пришел к выводу, что, во-первых, растворенные в естественных водах органические вещества, в главной своей массе, представляют собой соединения, мало доступные использованию животными, и, во-вторых, возможность проникновения питательных веществ через внешние покровы для большинства водных животных исключается. В последнее же время точными опытами (А. Г. Родина) было установлено, что, хотя в экспериментальных условиях растворенные органические вещества и усваиваются водными животными (через пищеварительный канал), но концентрация их должна быть большей, чем это наблюдается обычно в естественных водах.

## 2. Питание с помощью симбионтов. Внутриклеточный симбиоз

Обычная первопища водных животных, будут ли то водоросли или продукты их ассимиляции, или растительный детрит, находятся вне самого животного. В явлениях так называемого **внутриклеточного симбиоза** мы имеем такие случаи, когда первопища готовится внутри самого животного. Среди простейших, кишечнополостных, особенно кораллов, и некоторых червей мы имеем виды и роды, ярко окрашенные в желтые, зеленые и коричневые тона. Типичными примерами могут служить зеленая амёба (*Amoeba viridis*), зеленая парамеция (*Paramecium bursaria*), зеленая гидра (*Hydra viridis*), коричневая *Polystomella crista* и др. При отливе у берегов Англии и Нормандии можно видеть целые полосы темнозеленого цвета, тянущиеся на несколько километров; они образуются мелкими, в 3 мм длиной, ресничными червями *Convoluta roscoffensis*, которые живут в количестве до 3.35 млн. на 1 м<sup>2</sup>.

Яркая окраска вышеуказанных организмов вызывается не рассеянным в их теле пигментом, а живущими в них интрацеллюлярно водорослями. Зеленые водоросли носят общее наименование *Zoochlorellae*, а желтые и коричневые — *Zooxanthellae*; водоросль, живущая в *Peneroplis*, есть жгутиковая коричневая *Cryptomonas*, а водоросль, живущая в *Convoluta* и в других животных, тоже жгутиковая зеленая *Carteria* из *Pleurococcaceae*. Эти водоросли внутри клеток животного получают себе помещение и влажную среду, а затем углекислоту и азотистые соединения, выделяемые животным; само животное получает от них кислород, а затем пищу путем переваривания, смотря по обстоятельствам, большего или меньшего количества живущих в его клетках водорослей. Путем наблюдения над целым рядом кораллов — *Pocillopora*, *Madrepora* и др. — установлено, что на свету они выделяют большое количество кислорода; в гастроваскулярной полости этих кораллов не находили никаких указаний на наличие оформленной пищи, а у некоторых, как *Prionastrea*, исчезает даже просвет между перегородками, и можно думать, что этот коралл питается исключительно своими водорослями. Кораллы, ярко окрашенные в желтый, желто-красный и красные тона, встречаются только в верхних, освещенных слоях воды; полипы глубинных кораллов бесцветны. *Carteria* в яйцах *Convoluta* отсутствует, но молодая личинка последней погибает, если ее лишить возможности заразиться картерией. Однако для ряда других животных это питание — путем интрацеллюлярного симбиоза — является только подсобным. Можно предположить также, что, и не поедая живущих в них водорослей, животные могут питаться выделяемыми этими водорослями ассимилятами.

## 3. Частичное переваривание пищи вне организма

Одной из типичных особенностей ряда водных животных является их способность к **перевариванию пищи вне своего организма**. Верхние челюсти личинки плавунца (рис. 156, 1, 2, 3) снабжены каналом и являются сосущим органом; несмотря на всем известный хищный образ жизни и прожорливый характер этих личинок, добычей которых являются не только мелкие организмы, но и молодые рыбешки и головастики, они не разрывают своей добычи, а высасывают ее целиком; для этого через каналы своих челюстей они впрыскивают в тело своей добычи желудочный сок, который и растворяет все ее мышцы и прочие мягкие части. Растворенная пища всасывается затем через каналы челюстей. Подобным же образом питаются и медузы-корнероты; они лишены настоящего ротового отверстия, — вместо него имеется ряд сильно складчатых углуб-

лений, как бы воронок, на дне которых помещаются мельчайшие поры, через ряд канальцев ведущие в общую гастровазкулярную полость. Края воронок способны сильно растягиваться и захватывать даже довольно крупную добычу, вплоть до рыбок. Добыча переваривается в этих наружных воронках, и в гастровазкулярную полость поступают уже только растворенные пищевые продукты. На суше подобное явление наблюдается редко, например

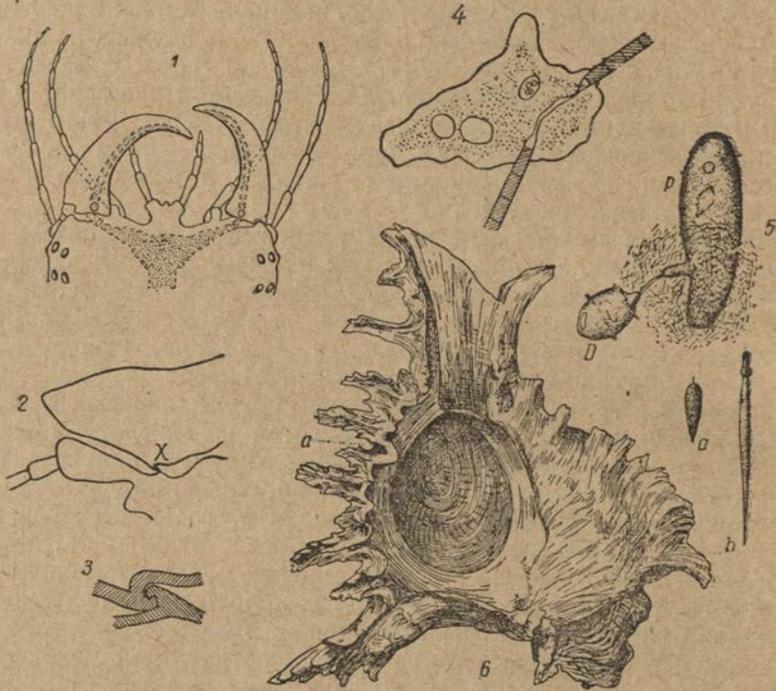


Рис. 156.

1 — передняя часть головы личинки *Cybistes*; 2 — продольный разрез через рот личинки *Dytiscus*; 3 — часть предыдущего разреза в точке *x* при более сильном увеличении; 4 — *Amoeba duffeyi*, переваривающая водоросль; 5 — *Paramecium caudatum* (*P*), подвергшийся нападению *Didinium nasutum* (*D*); видна масса трихоцист, выделенных парамецией; *a*, *b* — отдельные трихоцисты при более сильном увеличении; 6 — *Murex fortispina*; на раковине виден специальный зуб (*a*), который служит *Murex* для открывания раковины двусторчатых моллюсков, мясом которых она питается.

у личинок муравьиного льва, которые почти совершенно не имеют ротового отверстия.

Водным организмам, конечно, не приходится прилагать много забот для добывания воды для питья. Скорее следует отметить обратное явление, что, повидимому, многие животные способны заглатывать пищу под водой, почти не заглатывая самой воды; так, у рыб содержимое желудка нередко бывает почти сухим. Киты при ловле планктона выпускают лишнюю воду через углы рта, причем приподнимают морду над поверхностью воды.

Наличие в воде всюду рассеянной пищи в виде планктона и большая плотность воды сравнительно с воздухом обуславливают то, что только в воде существуют сидячие, прикрепленные животные, которые совершенно отсутствуют среди аэриобионтов. Влияние прикрепленного образа жизни на форму тела животных было уже описано выше в главе IV. Способы добывания ими пищи принципиально ничем не отличаются от добывания пищи другими водными животными, и поэтому их описание идет ниже совместно с прочими.

#### IV. ПИЩА ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ И НАСЕКОМОЯДНЫХ РАСТЕНИЙ

Общие пищевые взаимоотношения животных и растений изображены на двух нижеследующих схемах (табл. 28 и 29).

Первая (табл. 28) представляет собой пищевые взаимоотношения во всем мировом океане и во всех пресных водах. На второй (табл. 29) более узкого содержания, изображены пищевые отношения в реке Иллинойс (Северная Америка).

Однако эти схемы, поскольку в них приняты во внимание лишь крупные систематические единицы, могут дать, конечно, только общую картину, из которой можно вывести лишь то общее заключение, что в схеме для очень многих групп животных, как моллюски, раки и рыбы, пищей служат почти все остальные группы водных животных.

Ниже мы приводим более детальное описание состава пищи отдельных групп, родов и видов водных животных. Из этого описания видно, что, говоря вообще, пожалуй, большинство форм является в достаточной степени эврифагами, всеядными, и что таких стенофагов, одноядных, какие имеются на суше, особенно среди насекомых, как гусеницы бабочек, которые часто питаются только одним видом растений, в водной среде сравнительно немного.

Эврифагия, конечно, содействует распространению животных, и с этим вполне гармонируют широкие ареалы многих морских и пресноводных форм.

##### 1. Растительная пища

Мы начинаем с нее как с первого посредника между органическим и неорганическим миром.

**Простейшие.** У корненожек, амёб (рис. 156, 4), солнечников, фораминифер и радиолярий, у жгутиковых, как перидиней, и пр. в качестве пищи очень часто встречаются диатомовые и зеленые водоросли. Растительная пища инфузории сравнительно редки, но некоторые, как *Nassula aurea*, питаются синезелеными водорослями, отчего и получают свою яркую фиолетовую окраску.

**Кисечнополостные** являются почти исключительно хищниками.

**Черви.** Некоторые виды рода *Nereis* специально грызут водоросли, не говоря уже о питании многих червей растительным детритом; мелкие круглые и кольчатые черви питаются диатомовыми и другими одноклеточными водорослями.

**Моллюски.** Многие брюхоногие являются исключительно растительноядными; так, морской заяц (*Aplysia*) грызет зеленый «морской салат» (*Ulva*) и уничтожает сплошные заросли этой водоросли. Прибрежные и придонные формы, как *Patella*, *Haliotis*, *Fissurella*, *Acmea*, *Chiton*, постоянно объедают прибрежные зеленые, бурые и красные водоросли, даже известковые и счищают растительность со скал. Пресноводные *Limnaea* и *Planorbis* тоже счищают налеты, а затем переходят на высшие водные растения, живые и отмершие. Многие двустворчатые поедают детрит и мелкие растения. У устриц и мидий кишечник часто бывает набит диатомеями, причем применяемые в пищу человеком и высокоценные за свой вкус зеленые устрицы питаются специальными видами диатомей. Червеобразный моллюск древоточец (*Teredo navalis*) точит все деревянные подводные предметы и сооружает и несомненно переваривает древесину (рис. 83), часто наносит крупный ущерб деревянным судам и пристаням. Пресноводные двустворчатые, в том числе и пресноводная жемчужница (*Margaritana*), питаются преиму-

Таблица 28

Общая схема пищевых отношений<sup>1</sup>

Каким водным организмам	Кто и что съедит пищи																									
	Бактерии	Взрослые	Высшие растения	Простейшие	Губки и кишечно-полостные	Иглокожие	Черви	Моллюски	Ракообразные	Насекомые	Оболочники	Рыбы	Амфибии	Рептилии	Птицы	Млекопитающие	Детрит с сучья	Плактон и септон	Бентос	Ил, песок, донный илрий	Древесина	Растворенные органические вещества	Воздушные насекомые			
Бактериям . . . . .	+																									
Водорослям . . . . .																										
Высшим растениям . . . . .																										
Простейшим . . . . .		+																								
Губкам и кишечнополостным . . . . .																										
Иглокожим . . . . .																										
Червям и червеобразным . . . . .																										
Моллюскам . . . . .																										
Ракообразным . . . . .																										
Насекомым . . . . .																										
Оболочникам . . . . .																										
Рыбам . . . . .																										
Амфибиям . . . . .																										
Водным рептилиям . . . . .																										
Водным птицам . . . . .																										
Водным млекопитающим . . . . .																										

<sup>1</sup> Если организм питается специально планктоном, как, например, оболочники, то его пища обычно указана только в рубрике "планктон", а не по отдельным группам организмов, входящих в состав планктона.

щественно растительным детритом и бактериями. Головоногие моллюски являются хищниками.

**Ракообразные.** Листоногие и веслоногие рачки питаются и животными и растениями, но в определенное время года *Soropoda* истребляют в большом количестве диатомей, осцилляторий, десмидиевые и другие водоросли. Для культур с дафниями хорошей пищей оказались зеленые *Chlorella*, бактерии и грибки. Среди изопод у морского таракана (*Idothea tricuspidata*) были найдены в большом количестве растительные остатки, но встречалась и другая пища — ракообразные и моллюски. Морские бокоплавы (*Amphipoda*), как живущие в прибрежной зоне *Gammarus* и *Ogcheatia*, наряду с животной пищей, грызут прибрежные водоросли, морской салат (*Ulva*) и морскую траву *Zostera*. Пресноводные ослики (*Asellus*) и пресноводные бокоплавы тоже являются растительоядными; они часто обгрызают упавшие в воду листья деревьев. Мизиды уничтожают, вероятно, специально диатомей и другие планктонные растения.

Таблица 29

Пищевые отношения в реке Иллинойс

Каким водным организмам	Кто и что служит пищей															
	Детрит с суши	Бактерии	Водоросли	Высшие растения	Простейшие	Коловратки	Низшие раки	Черви	Десятиногие раки	Насекомые	Моллюски	Рыбы	Лягушки	Черепахи	Змеи	Птицы
Бактериям . . . . .	+															
Водорослям . . . . .	+															
Высшим растениям . . . . .	+						+			+						
Простейшим . . . . .	+	+	+		+	+										
Коловраткам . . . . .	+	+	+		+	+										
Низшим ракам . . . . .	+	+	+		+	+						+				
Червям . . . . .	+	+	+		+	+		+			+	+				
Десятиногим ракам . . . . .	+	+	+		+	+		+		+	+	+				
Насекомым . . . . .	+	+	+		+	+		+		+	+	+				
Моллюскам . . . . .	+	+	+		+	+		+		+	+	+				
Рыбам . . . . .	+	+	+		+	+		+		+	+	+	+			
Лягушкам . . . . .	+											+	+			
Черепахам . . . . .				+			+				+	+	+			+
Змеям . . . . .									+	+	+	+	+			
Птицам . . . . .				+					+	+	+	+	+		+	
Человеку . . . . .											+	+	+			+

Большинство высших раков ведет хищный образ жизни, но отличающаяся своей покровительственной окраской креветка *Hippolyte* и другие виды едят и водоросли. Пальмовый вор (*Birgus latro*), как и многие наземные крабы, является растительоядным; он питается плодами панданусов, саговой пальмой и даже кокосовыми орехами и действительно залезает на деревья. *Paratelphusa* истребляет молодые побеги сахарного тростника. Равноногий рачок *Limnoria* и амфипода *Chelura* прогрызают ходы в дереве под водой.

**Рыбы.** Среди морских рыб растительоядных очень мало; специально растительным планктоном бывает набит желудок у сардинок вблизи французских берегов; имеются данные относительно питания дальневосточной

сардины (*Sardinops*) фитопланктоном; растительноядным является семейство морских лещей (*Sparidae*); у *Voors* необычайно длинная, как у наземных травоядных, кишка забита водорослями, особенно *Ulva*, и морскими травами. Среди пресноводных подуст (*Chondrostoma nasus*), как показывает его название, имеет рот на нижней стороне головы, специально приспособленный для поедания растительных образований.

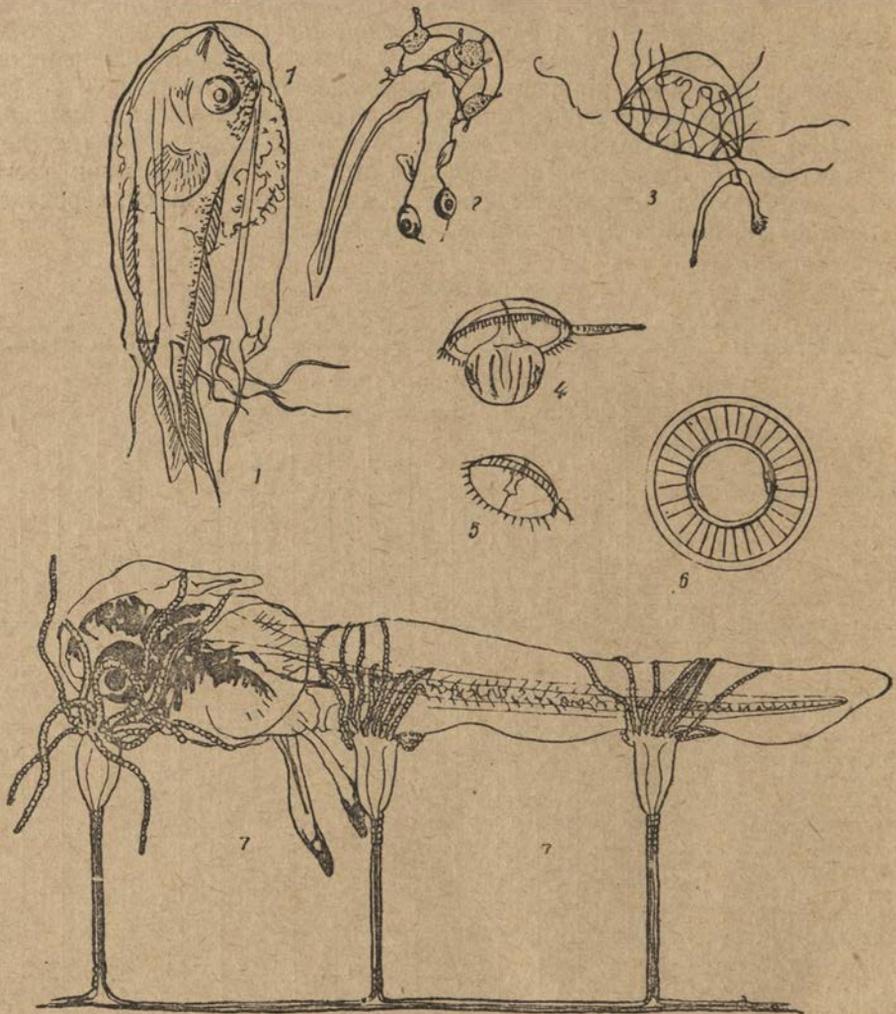


Рис. 157. Пища беспозвоночных.

7 — медуза *Turris pileata*, 25 мм длиной, пожившая малька трески; 2 — медуза *Bougainvillea britannica*, около 1 мм длиной, пожирающая малька *Ammodytes tobianus*; 3 — медуза *Willisia stellata*, около 4 мм длиной, поймавшая сагитту; 4 — медуза *Cosmetira pilosella*, поймавшая ктенофору *Pleurobranchia* и молодую зеленушку (*Labrus*); 5 — медуза *Obelia*, поймавшая веслоногого рачка; 6 — медуза *Aequorea*, поймавшая двух морских игл; 7 — гидроиды, пожирающие умирающего малька морского чорта (*Lophius*).

**Рептилии.** Многие черепахи растительноядны, например *Chelone mydas*. Исключительным является образ жизни морской ящерицы (*Amblyrhynchus cristatus*), которая живет на Галапагосских островах и специально ныряет в море для добывания водорослей, служащих ей пищей.

**Млекопитающие.** Исключительно растительноядны морские сирены, или морские коровы. *Manatus*, имеющий зубы, живет под тропи-

ками у атлантических берегов Америки и Африки и часто заходит в реки. *Naliscoe* живет в Индийском и Тихом океанах; у нее рано выпадают зубы, и она грызет водоросли специальными роговыми пластинками. Такой же образ жизни и такие же пластинки были у истребленной в XVIII в. (последний экземпляр в 1770 г.) стеллеровой морской коровы Берингова моря (*Rhytina stelleri*).



Рис. 158. Пища беспозвоночных.

1 — ктенофора *Pleurobrachia pileus*, 18 мм длиной, заполненная личинками сельдей; 2 — пелагический червь *Tomopteris heigolandica*, поймавший личинку сельди; 3 — червь *Sagitta bipunctata*, поймавший сельдь; 4 — веслоногий рачок *Anomalocera pattersoni*, поймавший личинку морского чорта (*Lophius piscatorius*); 5 — личинка *Squilla*, пожирающая личинку *Urogebia*; 6 — коловратка *Aparus ovalis*, высасывающая *Ceratium hirundinella*.

## 2. Животная пища и детрит

Простейшие питаются другими простейшими, но иногда захватывают и более крупных животных. У корненожек *Globigerina* находили остатки веслоногих раков. Ночесветки (*Noctiluca*) нередко проявляют признаки крайней прожорливости: пищевая вакуоль, заполненная планк-

тоном, занимает у них 2.5 оборота их тела; даже личинки червей и морские листоногие являются их жертвой.

**Кишечнополостные** (рис. 157, 158) — почти исключительно хищники. Гидроиды поедают рачков и сагитт; актинии, кораллы и медузы — рачков и рыбок; ктенофоры едят ктенофор и личинок сельдей. Вероё у берегов Америки уничтожает большое количество рыбьих мальков. Медуза *Rathkea* поедает личинок сельдей и шпротов.

**Иглокожие.** Морские звезды являются заклятыми врагами моллюсков; в их желудках было найдено более 12 видов различных моллюсков как одностворчатых, так и двустворчатых (*Dentalium*, *Chiton*, *Littorina*,

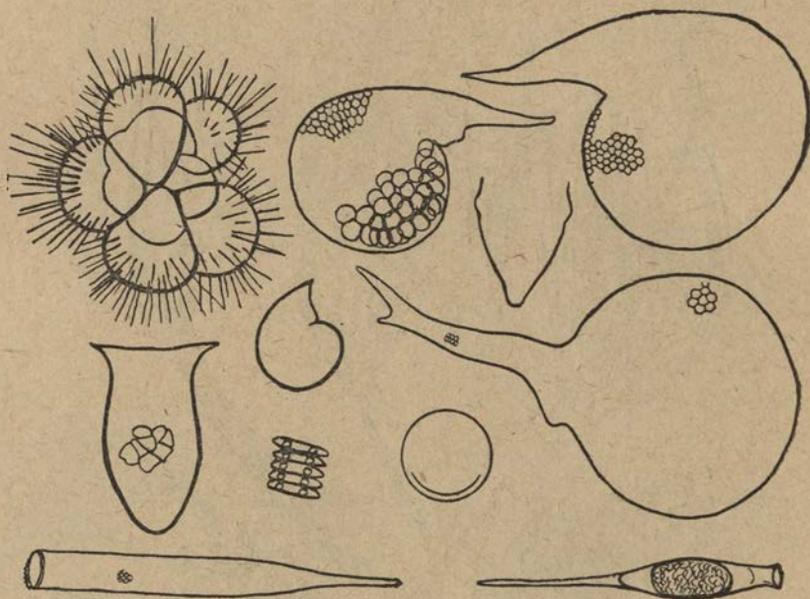


Рис. 159. Планктонная пища морской лилии *Antedon*.

*Terebra*, *Strombus*, *Murex*, *Mytilus*, *Tellina*, *Cardium*, *Venus*, *Ostrea*, *Pecten*, *Donax* и др.), черви, правильные и неправильные ежи, другие виды морских звезд, раки и рыбы. Убыток от звезд, нанесенный в 1888 г. в штате Коннектикут устричному промыслу, был исчислен в полмиллиона долларов. Некоторые офиуры обгрызают роговые кораллы. Ежи заглатывают песок, переваривая его мелкое население. Морская лилия *Antedon* питается планктоном (рис. 159).

**Черви.** *Sagitta* является известным врагом молодых сельдей (рис. 158, 3), их же поедают и планктонные черви (рис. 158). По способу питания среди полихет можно различать четыре основные группы: 1) в основе — хищники, как *Aphrodite aculeata*, которая питается мелкими рачками, моллюсками, кольчатыми червями, гидроидами и губками; 2) в основе — растительноядные, питаются крупными водорослями, как *Nereis*, грызущая ульву; 3) в основе — питающиеся мелкими организмами и детритом, как *Spirographis spiranzanii* и др., *Serpulimorpha*; их часто особенно сильно развитые головные щупальца и другие придатки служат или для того, чтобы образовать около рта постоянный приток воды и пищи, или для того, чтобы фильтровать воду и получать путем фильтрации пищу; наконец 4) в основе — пожиратели детрита, как, например, *Arenicola marina*, которая заглатывает прямо

ил. Сюда же относятся и многие пресноводные олигохеты, как *Tubifex*. Пиявки *Serpine* питаются пресноводными моллюсками.

**Червеобразные.** Изобилующая в Баренцовом море *Alcyonidium disciforme* питается диатомеями (рис. 160); вообще же пищей червеобразных является планктон.

**Моллюски.** Из низших моллюсков *Neomenia* объедает роговые кораллы; Из заднежаберных *Acolidae* объедает гидридов. Лазурного цвета планктонный *Glaucus* выедает сифонофор, особенно *Veella*, и остатки по-

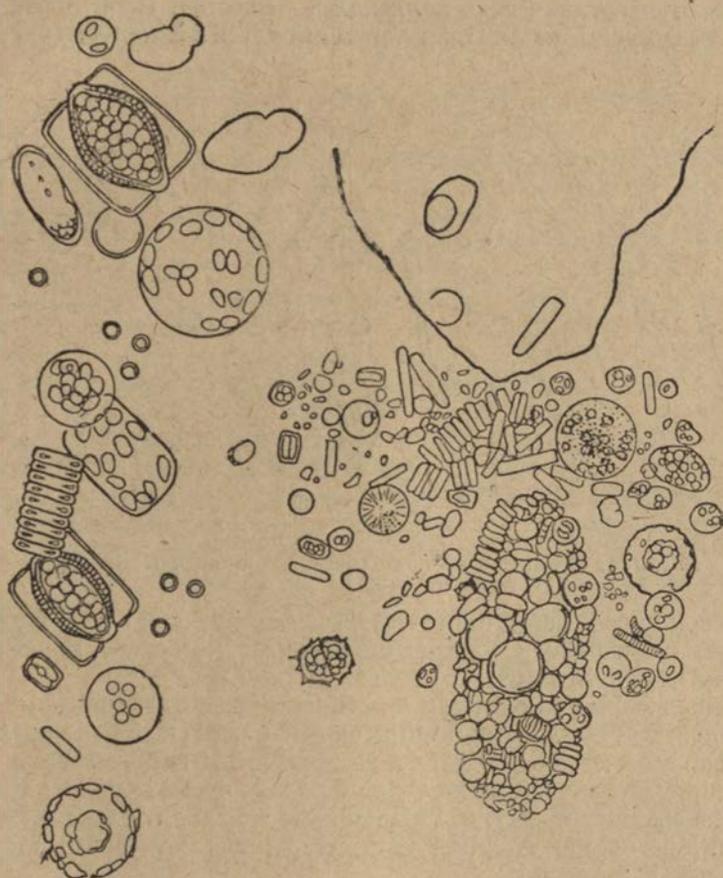


Рис. 160. Пища мшанки *Alcyonidium disciforme* (по экземпляру, пойманному в Баренцовом море 3 сентября 1921 г.). (По С. А. Зернову.)

крывает кучками своих яиц. На счет той же пищи живет и *Janthina*. Поедание одних моллюсков другими развито необычайно. Крупные планктонные киленогие *Heteropoda* и *Phyllirhoë* из *Opisthobranchia* поедают более мелких *Gymnosomata*. Последние — сами яростные хищники, часто снабжены присосками, как головоногие моллюски, и поедают *Thecosomata*. Например морские ангелы (*Clione*) поедают мелких *Limacina*; *Limacina* и другие *Thecosomata* питаются мелкими организмами, часто кокколитофорами и детритом. Крупные брюхоногие *Doliolidae*, *Cassidae* и *Tritoniidae* уничтожают иглокожих; *Murex* и *Urosalpinx* протачивают устриц; *Natica* и *Purpura* сверлят раковины *Littorina* и *Trochus*. Некоторые моллюски поедают червей. На раковине *Murex forbispirina* имеется специальный зуб, которым она

открывает раковины двустворчатых (рис. 156). Головоногие являются хищниками; они поедает крабов, креветок и рыб.

**Ракообразные.** Большинство планктонных Branchiopoda добывает себе пищу путем фильтрации окружающей воды; фильтратом и пищей являются голые Flagellata, мелкие Ciliata, Heliozoa, Chrysomonadinae и вообще все водоросли и мельчайшие животные организмы без панцирей и толстых оболочек. Кроме того, Branchiopoda отфильтровывают себе для питания и так называемый перитриптон, т. е. мельчайший пылевидный детрит и органические коллоидные вещества. Перитриптоном особенно богаты гумусные воды. Планктоном питаются и баланусы (рис. 161).

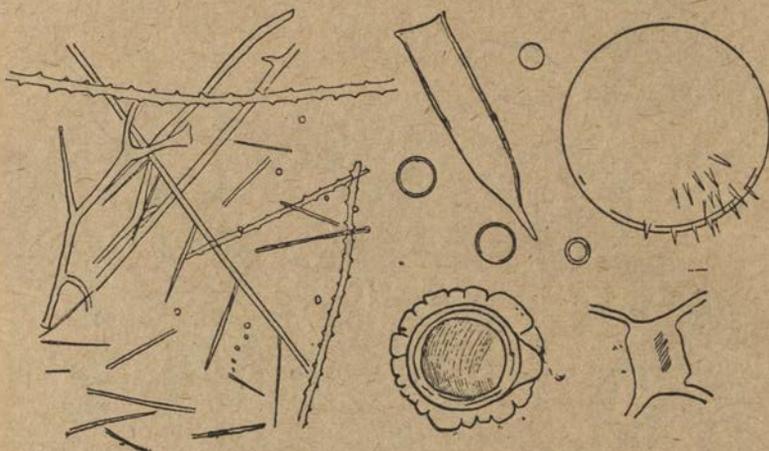


Рис. 161. Планктонная пища морского жолудя (*Balanus*).

В Азовском море *Balanus improvisus*, господствующий в ряде биоценозов, конкурирует из-за пищи с массовыми формами Азовского моря *Cardium edule* и *Mytilaster lineatus*.

Из амфипод морские козочки (*Caprellidae*) объедают гидроидов; *Hyperina* выедаёт медуз и оболочников; *Squilla mantis* питается рыбой; крабы питаются мертвой добычей, но охотятся и за живыми. У гигантского японского краба *Caempferia* находили в желудке большие куски кораллов и морских звезд. Пресноводные креветки *Palaemonetes varians* поедает мелких *Eptomotraca*. Многие, как *Amphipoda* и другие, поедают червей. Моллюсков ракообразные едят редко.

**Насекомые.** И взрослые и личинки многих водных жуков, клопов, стрекоз, однодневков, ручейников, личинки *Sialis*, некоторые *Chironomidae* и *Euculicidae* являются хищниками, поедая других насекомых, червей, ракообразных, молодых рыбок. О своеобразном способе переваривания пищи у *Dytiscidae* см. стр. 371; о постройке ловчих сетей ручейниками будет сказано ниже.

Что касается специально личинок двукрылых, то представители группы *Tanyrus* питаются зелеными и другими водорослями (*Closterium*, *Diatomeae*). Напротив того, кишечник красных *Chironomus* заполнен органическим и неорганическим детритом с примесью большого количества мертвых и живых планктонных организмов. *Chironomus*, быть может, даже и совсем неспособен переваривать живую пищу, если она к нему попадает. Те и другие получают пищу вместе с током воды, который возникает от волнообразных движений их тела. По способу питания они походят на моллюсков, червей *Serpulidae*, на ряд актиний и вообще на все те формы, обычно сидя-

чие или малоподвижные, которые получают пищевой материал либо сверху, либо в области самой поверхности ила. Этим они совершенно отличаются, например, от Tubificidae, которые берут свою пищу из глубины не менее 3 см от поверхности ила. Поэтому Tubificidae и Chironomidae могут жить вместе в большом количестве на одной площади, поскольку они не являются соперниками в пище. Corethra питается дафниями и особенно циклопами.

Обо лочники являются специально планктоноядными организмами; их удивительные приспособления для лова планктона будут описаны ниже, в отделе о способах лова. Насколько разнообразен видовой состав их пищи, показывает рис. 162, на котором изображено более 28 видов организмов, найденных в 1 мм<sup>3</sup> содержимого кишечного канала асцидии *Styela gustica* из Баренцова моря.

Что же касается вообще планктона как пищи, то им во взрослом или личиночном состоянии питаются все основные группы водных животных, за исключением, пожалуй, только амфибий и рептилий.

**Рыбы.** В лице тех или иных своих представителей рыбы добывают себе пищу едва ли не из всех типов и классов животного мира, начиная с простейших (карпы объедают заросли сидячих инфузорий) и кончая млекопитающими; последних пожирают некоторые акулы, а также *Serrasalmo*, распространенные в бассейне Амазонки, — они нападают стадами не только на других рыб, черепах, крокодилов, водных птиц, но и на заходящих в воду рогатый скот, лошадей, тапиров, собак и купающихся людей; их острые зубы действуют, как клещи: они вырывают ими куски мяса у своих жертв, которые и погибают от кровоизлияния.

Ввиду той важной роли, которую играют рыбы в водном хозяйстве, мы ознакомимся с составом их пищи несколько подробнее. Не менее половины всех европейских пресноводных рыб («мирные» рыбы) питается донной фауной непосредственно; остальные либо являются «хищниками» — по терминологии рыбоводов, — либо «мирными» рыбами, но употребляют в пищу планктон, падающих в воду и на воду насекомых (воздушная пища) и ил (по Лундбеку).

В главе о газах мы указали уже на чувствительность рыб к количеству кислорода, растворенного в воде. Действительно:

	Достаточно см <sup>3</sup> O <sub>2</sub> на 1 л	Недостаточно см <sup>3</sup> O <sub>2</sub> на 1 л	Смертельно см <sup>3</sup> O <sub>2</sub> на 1 л
Для форели . . . . .	5—8	2—3	1.5
Для карпа . . . . .	3—5	2	0.5

Между тем 2 см<sup>3</sup> на 1 л — обычная величина O<sub>2</sub> в более глубоких слоях целого ряда озер. Поэтому кормовая зона для рыб очень часто ограничивается снизу слоем скачка температуры, которому соответствует и скачок уменьшения кислорода. Этот дефицит кислорода мешает рыбам проникать глубже и использовать часто большие запасы пищи, находящиеся ниже скачка температуры. Зато на границе этой запретной зоны рыбы истощают запасы пищи иногда чуть не нацело. Только таким образом мы можем объяснить значительное уменьшение в этих пределах целого ряда животных, которые в большом количестве оказываются и выше и ниже этих пределов.

Граница кормовой зоны в озерах Средней Европы весной лежит очень высоко (4—8 м), летом опускается до нижней границы сублиторали (около 12 м) и осенью лежит в верхних слоях профундали (около 15 м). Ранней осенью в период максимальной циркуляции (сентябрь — октябрь) происходит и максимальная жировка рыб. Поздней осенью, в период полной осенней циркуляции, до зимней стагнации (ноябрь — декабрь), донные животные начинают отходить вглубь, и зимой кормовая зона почти пуста.

Фактически пищевой режим у отдельных групп и видов рыбобразных и рыб представляется в следующем виде.

**М и н о г и** (Cyclostomata) во взрослом состоянии питаются только животной пищей, в состав которой входят рыбы, черви и членистоногие; многие сосут у других рыб их кровь и пожирают их мясо. Миноги вгрызаются в полость тела других рыб.

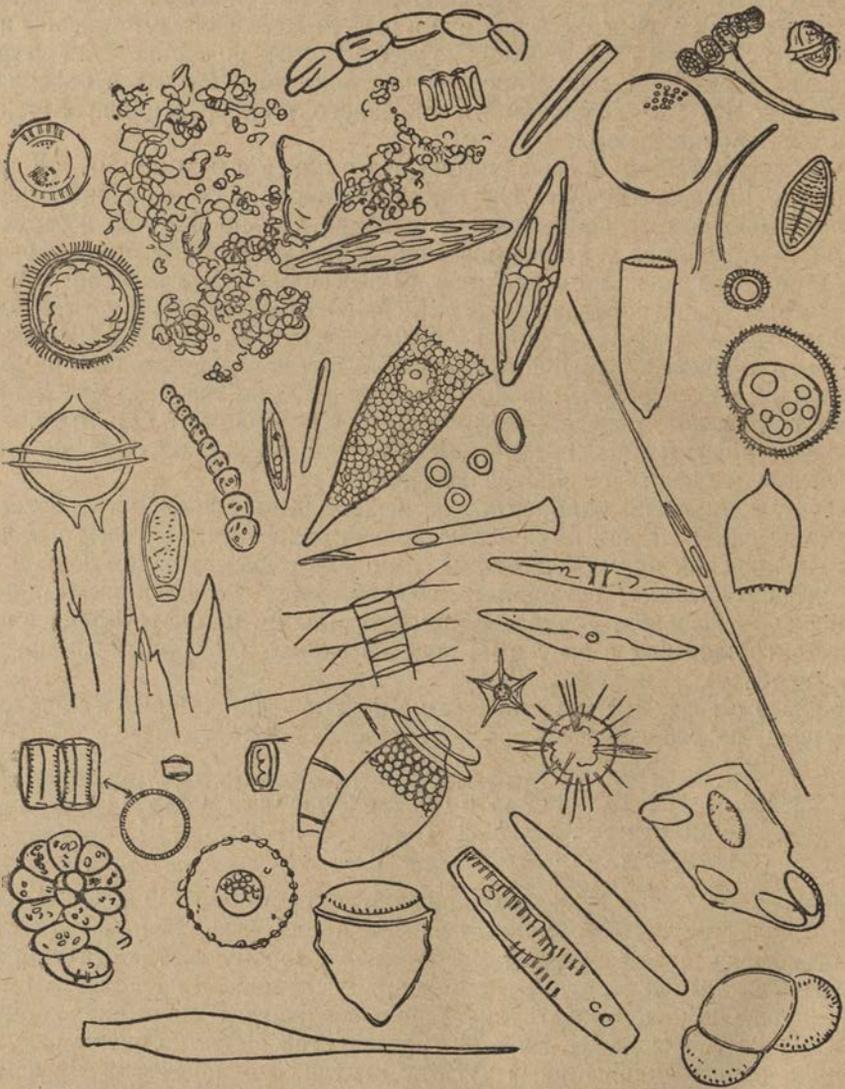


Рис. 162. Состав пищи асцидии *Styela rustica*, пойманной в Баренцовом море 25 сентября 1921 г. (По С. А. Зернову.)

**С к а т ы** (Batoidei) поедают моллюсков и ракообразных; для раздавливания раковин у них приспособлены мостовидные зубы (рис. 170, 5).

**М о р с к и е п и л ы** (Pristidae) употребляют свое орудие, так называемые пилы, преимущественно для охоты за головоногими моллюсками; по другим указаниям, они вспахивают ими дно моря в поисках добычи.

**А к у л ы** (Selachoidei). Ниже будет указано на питание ряда крупных акул планктоном; остальные являются типичными хищниками, поедая

рыб, моллюсков, ракообразных и пр. *Lamna cornubica* поедает сельдей и лососевых; *Squalus acanthias* — беспозвоночных и рыб, сельдей и скумбрию. Полярная акула *Somniosus microcephalus* поедает рыб, тюленей, остатки китов, беспозвоночных (крабов, голотурий, ракушек, *Buccinum*) и трупы своего вида. Восьминоги и кальмары служат пищей акулам: *Scyliorhinus*, *Lamna*, *Squalus* и *Caecharias*; многие акулы едят ежей и офиур.

**Д в о я к о д ы ш а щ и е** (*Dipnoi*). *Ceratodus* и *Lepidosiren* питаются моллюсками; в неволе едят катушек (*Planorbis*). *Protopterus* истребляет насекомых, лягушек и рыб.

**Осетровые** (*Acipenseridae*). **Калуга** (*Huso dauricus*) пожирает кету и сазанов; в желудке одной особи было найдено 29 штук кеты; в желудке другой — 13 сазанов около 6 кг каждый. **Белуга** (*Huso huso*) в Каспийском море ест воблу и селедок; мелкие экземпляры питаются моллюсками и ракообразными; в Черном море взрослые истребляют султанку (*Mullus*), «пикшу» (*Odontogadus merlangus euxinus*), хамсу (*Engraulis*) и других рыб, а также медуз, креветок *Crangon*, даже гребневиков и сравнительно редко моллюсков. На Волге в желудке одной белуги было найдено 25 штук стерлядей. **Шип** (*Acipenser nudiventris*) в Аральском море питается преимущественно моллюсками, мотылем и бокоплавами. **Стерлядь** (*Ac. ruthenus*): мальки стерлядей едят преимущественно личинок *Simulium*, *Dixa*, *Chironomus*, мелких ручейников, *Hydropsychidae*, мелких *Amphipoda* (*Gammarus*, *Corophium* и пр.), в иных случаях — личинок перепончатокрылых *Polydora*; в общем в их пище преобладают личинки двукрылых и ручейников; взрослые стерляди истребляют главным образом личинок *Chironomus* и *Simulium* и икру других рыб. **Осетр** (*Ac. guldenstaedti*) и **севрюга** (*Ac. stellatus*) в Черном море питаются мелкими двустворчатыми *Syndesmya*, заполняющими ил.

**Сростночелюстные** (*Plectognathi*) своим мощным зубным аппаратом разгрызают кораллы; в желудке одного *Diodon* нашли куски кораллов до 800 г весом; кроме того, они поедают моллюсков и медуз. **Улунырыбы** (*Mola*) находят преимущественно пелагических ракообразных и медуз.

**Сом** (*Silurus*). Молодые сомы едят насекомых, их личинок и более крупных ракообразных, мизид и гаммарусов; взрослые хищники ловят себе на пищу все — вплоть до лягушек и водных птиц.

**Карповые** (*Cyprinidae*) в большинстве случаев питаются смешанной пищей из животных и растений как живых, так и мертвых; червей и личинок добывают прямо из ила; в илу после их работы обычно остаются воронкообразные углубления. **Сазан** (*Cyprinus carpio*) в молодости питается планктонными ракообразными, растительными веществами и экскрементами, истребляет икру других рыб. **Пескари** (*Gobio gobio*) предпочитают личинок хирономусов и других насекомых и крупных и мелких ракообразных. **Линь** (*Tinca tinca*) питается червями, ракушками, личинками насекомых, водорослями, отмершими частями растений. **Голоавль** (*Leuciscus cerhalus*) и **жерех** (*Aspius aspius*) питаются преимущественно рыбой; первый — также лягушками и водными полевками. **Плотва** (*Rutilus rutilus*) и **вобла** (*R. rutilus caspicus*): их мальки питаются сначала почти исключительно животной пищей (рачками *Bosmina* и *Chydorus*, колесовратками) и в меньшем количестве — циановыми водорослями; по мере роста летом питаются то водорослями (*Cladophora*, *Spirogyra*, диатомовыми *Gomphonema* и синезелеными *Nostoc* и др.), то моллюсками *Valvata* и личинками *Chironomus*; зимой в валдайских водоемах истребляют коловраток *Anuraea*, *Notholca* и рачков *Chydorus*.

Взрослая вобла в Каспийском море питается на 82% моллюсками и на 7% ракообразными, но ее молодь в 3 см поедает исключительно ракообразных, именно гаммарид. По мере дальнейшего роста вобла переходит на пи-

тание моллюсками; экземпляры в 7 см питаются поровну ракообразными и моллюсками. П л о т в а, как и я з ь, л е щ, о к у н ь и другие, питаются планктоном лишь временно.

Щ у к а (*Esox lucius*) — известный хищник; мелкие экземпляры усиленно истребляют насекомых; у одной щуки в 16 см длиной было найдено 26 личинок стрекоз *Agrionidae* и 79 однодневок. Взрослые едят рыбу, лягушек и себе подобных; у одной щуки в 53 см длиной была найдена в желудке щука в 27 см, а у последней в ее желудке снова щука в 17 см.

Л о с о с е в ы е (*Salmonidae*). Виды, снабженные хорошо развитыми зубами, питаются в море другой рыбой, особенно сельдями — песчанкой, мойвой; остальные же — мелкими водными организмами и отчасти растениями; в молодости — планктоном, мизидами.

Ф о р е л ь (*Salmo fario*) питается амфиподами, личинками ручейников, поденок и хирономусов, другими насекомыми и мелкой рыбой; ловит и воздушную пищу.

К о р ю ш к и (*Osmerus eperlanus*) в молодости питаются планктоном, взрослые — мелкой рыбой, собственной икрой и молодь.

С и г и (*Coregonus*). Желудок печорских сигов заполнен мелкими двусторчатками; ряпушка и многие другие питаются планктоном; крупные сиви питаются также рыбой.

С е л ь д и (*Clupeidae*) питаются ракообразными, моллюсками и другими беспозвоночными, но иногда и мелкой рыбой; х а м с а (*Engraulis*) — планктоном.

А з о в с к а я х а м с а (*Engraulis encrasicolus maeoticus*), в громадных количествах ловимая в Азовском и Черном морях, входит в Азовское море в период апрель — июнь, а уходит в период вторая половина августа — конец ноября. В Азовском море она размножается и питается; зимой, в Черном море, почти не питается; основной ее пищей летом является планктон, специально веслоногие рачки (до 30%) и черви (до 40%). Индекс наполнения желудка доходит до 128. Во второй половине октября фитопланктон при своем массовом развитии дает 40% пищи хамсы, веслоногие 38%, а черви выпадают. В среднем в годовом пищевом спектре хамсы планктонные ракообразные составляют более 50%, черви 10.5, а фитопланктон 21.5%.

Планктон является также основной пищей т ю л ь к и (*Harengula delicatula*), а т е р и н ы (*Atherina pontica*) и с е л ь д и - п у з а н к а (*Caspialosa tanaica*).

Сопоставляя индекс суточного потребления пищи (т. е. отношение веса съеденной за сутки пищи к весу тела рыбы) с количеством планктоноядных рыб в Азовском море, А. Окул вычислил, что за 1937 г. на их питание ушло 1700 тыс. т планктона, в том числе не менее 1200 тыс. т веслоногих рачков. Если принять во внимание эту цифру, то отношение продукции к биомассе Р/В рачков окажется едва ли менее 30.

Кормовой коэффициент, т. е. количество корма, необходимого для нагула единицы веса тела, оказался для хамсы равным 10.9, поскольку отношение  $\frac{\text{съеденных хамсой } 920\,000 \text{ т планктона}}{\text{к приросту веса стада хамсы } 84 \text{ тыс. т}} = 10.9$ .

Для тюльки тот же коэффициент равен 10.3.

Т р е с к о в ы е (*Gadidae*) — хищники; пищей им служит мелкая рыба, ракообразные, черви, моллюски и иглокожие. Состав пищи трески, по данным для Северного моря, изображен на рис. 163.

По данным М. С. Идельсона для Баренцова моря (рис. 164), треска (*Gadus morhua*) питается преимущественно рыбой и плавающими ракообразными, а пикша (*Melanogrammus aeglefinus*) — преимущественно донной фауной. Соответственно этому и пути передвижений трески и пикши в поисках пищи будут различны. Однако на Канинских банках и у Шпицбергена пища

трески становится похожей на пищу пикши, поскольку рыба в ее составе начинает играть подчиненную роль.

Песчанка (*Ammodytes*) питается мелкими беспозвоночными, особенно червями.

Камбаловые (*Pleuronectoidei*) — хищники; питаются ракообразными, моллюсками, червями; палтус — рыбой; в составе его пищи попадались даже ныряющие птицы.

Клюचेперые (*Acanthopterygii*). Окунь (*Perca fluviatilis*) — хищник; мальки предпочитают ракообразных; во взрослом состоянии уничтожает ракообразных, моллюсков, насекомых и рыб.

Ерш (*Acerinascernua*) массажи поедает *Chironomus*, моллюсков, икру сегов.

Судак (*Lucioperca lucioperca*) — определенно хищник; мальки питаются преимущественно веслоногими; в дельте Волги — особенно *Eurythemora* и также *Cladocera*; взрослые едят рыб, мизид и очень редко насекомых.

В Азовском море, где судак в определенные годы является основной рыбой, дающей до половины всего улова, его мальки с питания веслоногими рачками и *Cladocera* переходят на питание мизидами, имея длину около 50 мм (по другим данным, 21—30 мм). Затем, по мере роста, с мизидного питания они переходят на питание мальками и со второго года жизни питаются исключительно только мелкой рыбой, 10—11 см длиной.

Основной пищей взрослого азовского судака являются в порядке убывающего значения: тюлька, пуголовки, бычки и перкарина, т. е. мелкая, в большинстве не важная или совсем не промысловая рыба, почему хозяйственники и дают судаку название «полезной рыбы».

Скумбрейка (*Saranx trachurus*) грызет медуз, под зонтиком которых находит себе убежище.

Макрели (*Scombridae*) питаются планктоном и рыбой, очень редко моллюсками.

Тунец (*Thynnus thynnus*) преследует сельдей, макрелей и других рыб.

Бычки (*Gobiidae*) в Азовском и Черном морях питаются моллюсками, кроме того ракообразными, насекомыми и редко мелкими рыбами.

Кефали (*Mugilidae*) заглатывают ил и песок с органическими остатками.

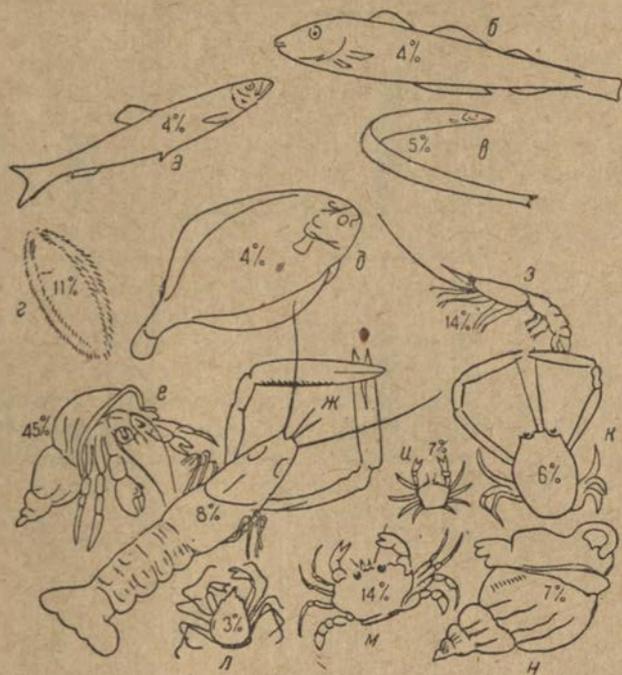


Рис. 163. Животные, служащие пищей треске (*Gadus morhua*).

*a* — *Clupea harengus*; *b* — *Odontogadus merlangus*; *c* — *Ammodytes lanceolata*; *d* — *Aphrodithe aculeata*; *e* — *Pleuronectes limanda*; *f* — *Eupagurus bernhardus*; *g* — *Nephrops norvegicus*; *h* — *Pandalus montagui*; *i* — *Portunus pusillus*; *k* — *Corysteus cassivelanus*; *l* — *Hyas coarctatus*; *m* — *Portunus holsatus*; *n* — *Buccinum undulatum*. Проценты, написанные на каждом животном, указывают, в желудках какого процента исследованных экземпляров трески было обнаружено данное животное («частота встречаемости»).

Планктон как пища рыб. Выше мы уже говорили о питании планктоном мальков рыб. Но планктон является пищей очень многих рыб и во взрослом состоянии. Сюда относятся сельди, сардинки, хамса, макрели, сиги и т. д. даже акулы, как десятиметровые *Cetorhinus (Selache) maxima* и *Rhinodon*. Почти у всех у них имеется конвергентное приспособление, особое сито для лова планктона. Оно состоит из частого ряда жаберных тычинок, высоких и узких, расположенных на жаберных дугах со стороны, противоположной жаберным листочкам (рис. 166).

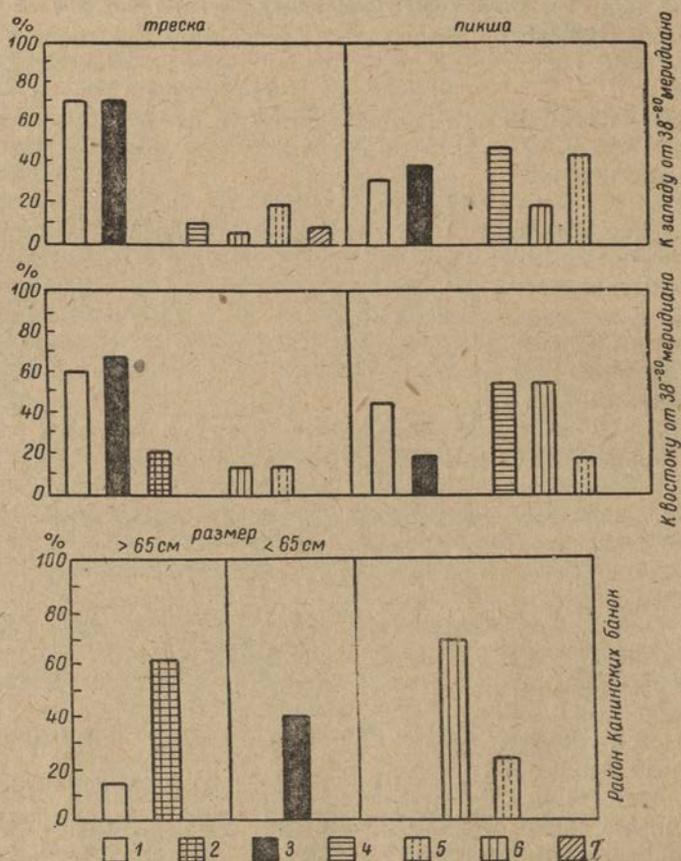


Рис. 164. Состав пищи трески (*Gadus morhua*) и пикши (*Melanogrammus aeglefinus*). (По Идельсону).

1—Pisces; 2—Hyas, Eupagurus (Hyas); 3—Crustacea (Rhoda, Pandalus); 4—Echinodermata; 5—Vermes; 6—Mollusca (Lamellibranchiata); 7—Medusae, Ctenophora.

Плывущая с раскрытым ртом рыба пропускает через эти тычинки воду для дыхания жаберными листочками и одновременно задерживает планктон для питания. Такое же использование движения всего тела для собирания пищи мы видели у аппендикулярий. Кроме наличия фильтровального аппарата, для планктоноядных рыб характерно еще присутствие большого желудка с длинными пилорическими выростами и короткой кишкой. Таких рыб мы можем назвать постоянными потребителями планктона. Как пример для более детального описания содержимого желудка можно указать на снетка, который питается в одних местах лептодорой (*Leptodora*), а в других, например в озерах Велье и Пестове Новгородской области, истребляет *Hyalodaphnia*, *Bosmina*, *Cyclops* и коловраток *Anuraea*. В желудке одного сига,

*Coregonus schinzii*, было найдено 2900 рачков *Bythotrephes longimanus*, образующих глубинный планктон в Нёшательском озере; у *Coregonus oxyrinchus* оказалось в желудке не менее 50 тыс. экземпляров *Bosmina obtusirostris*. Сельдь питается главным образом ракообразными (*Copepoda*, *Euphausiacea*), на втором месте — личинками и пр. Сельди у западных берегов Балтийского моря питаются преимущественно веслоногими рачками *Temora* и *Oithona*, у норвежских берегов — крупными *Calanus finmarchicus*.

Насколько сложны пищевые отношения сельди разных возрастов к отдельным компонентам планктона в Северном море, показывает детальная схема Гарди (Hardy), воспроизведенная ниже на рис. 174.

Очень многие рыбы являются временными потребителями планктона. Сюда относятся преимущественно те виды, которые питаются планктоном в молодом возрасте и в личиночном состоянии.

К временным потребителям планктона можно отнести и тех взрослых рыб, для которых планктон, как было указано выше, является вынужденной пищей. Можно думать, что многие рыбы мальки захватывают свою планктонную добычу активно. Планктоном, как увидим ниже, питается и большинство видов беззубых китов.

Известно, какие громадные количества планктона поднимаются каждую ночь в Каспийском море из нижних слоев в самые верхние. Вместе с этим меняется, конечно, и кормовое значение отдельных слоев воды для планктоноядных организмов. В связи с этим В. Г. Богоров установил два термина: кормовое значение слоя воды и кормовая интенсивность слоя. Под кормовым значением понимается произведение средней биомассы в слое на число часов, соответствующее данной биомассе; под кормовой интенсивностью частное от деления тех же величин. В отношении рачка *Eurytemora grimmeri*, одного из важнейших пищевых планктонтов Каспийского моря, кормовое значение и кормовая интенсивность отдельных слоев воды дают следующие величины:

Слой воды (в м)	Кормовое значение	Кормовая интенсивность
0—10	48	1.3
10—25	210	0.9
25—50	120	0.5
50—83	180	2.2

т. е. самые нижние слои имеют очень большое кормовое значение и максимальную кормовую интенсивность. Велика интенсивность и верхнего слоя—0—10 м. В нем, как и в самом нижнем слое, на короткое время собирается очень большое количество планктонов. Максимальное кормовое значение имеют слои 10—25 м глубины. Интересно наблюдение Л. Чайновой, что планктоноядный пузанок в мелких частях Каспийского моря питается круглые сутки, а в более глубоких районах, где суточное передвижение планктона по вертикали имеет большой количественный размах, — только ночью.

Птицы. Водные птицы при их большом изобилии несомненно играют немалую роль в хозяйстве водоемов, поскольку большинство их питаются или рыбой или водными беспозвоночными. Многие из птиц, как зимородок, скопа, цапли, часть пластинчатоклювых, пеликаны, бакланы, являются прямыми врагами рыбного хозяйства, питаются почти исключительно рыбой. Другие вредят рыбам косвенно, будучи распространителями паразитов рыб, в том числе и ременца (*Ligula simplicissima*), который нередко вызывает среди рыб целые эпидемии (лигулёз). Вынося свою добычу на сушу и оставляя там свои экскременты, птицы при определенных условиях навсегда изъедают из круговорота бассейна определенное количество органических

и неорганических веществ, что особенно ясно видно из отложений гуано, о которых будет сказано ниже.

**Зимородки** (Alcedinidae) питаются рыбами, раками и насекомыми.

**Скопы** (Pandionidae). Скопа (*Pandion haliaëtus*) питается почти исключительно рыбой, причем ловит и очень крупных особей.

**Пластинчатоклювые** (Anseriformes). **Крохали** (Merginae) питаются рыбой; **савки** (Eristaturinae) — водными беспозвоночными и рыбой; **нырки** (Fuligulinae) — той же пищей с добавлением растений. **Утки** (Anatinae) пожирают насекомых, слизняков, лягушат, иногда рыб, затем тину, а также корни и стебли водных растений. **Лебеди** (Cyginae) питаются насекомыми, слизняками и водными растениями; **гуси** (Anserinae) — исключительно растительной пищей. Таким образом, пластинчатоклювые являются более или менее всеядными, кроме растительноядных — гусей и рыбадных — крохалей. **Поганки** (Podicipitidae) едят насекомых, слизняков, рыб и лягушек. **Гагары** (Colymbidae) — только рыбу. **Тупики, чистики и другие Alcidae** — тоже рыбу и редко слизняков.

**Буревестниковые** (Tubinares). **Глухыши** (*Fulmarus*) питаются мертвой рыбой, специально отбросами трескового, китобойного и тюленьего промыслов, слизняками, головоногими моллюсками и водорослями; **буревестники** (*Puffinus*) — головоногими, водорослями и рыбой.

**Длиннокрылые** (Longipennes). **Поморники** (*Stercorarius*) питаются рыбой; **чайки** (*Larus*) — рыбой, рачками, леммингами, отбросами и экскрементами китообразных; **крачки** (*Sterna*) — рыбой, насекомыми и водными беспозвоночными.

**Кулики** (Limicolae) питаются насекомыми, личинками, червями и мелкими слизняками.

**Цаплевые** (Herodiones). **Цапли** (*Ardea*) питаются преимущественно рыбой; рыбаководы считают их очень вредными животными. Кроме рыб цапли истребляют лягушек, ящериц, насекомых, моллюсков.

**Фламинго** (*Phoenicopterus antiquorum*) питаются преимущественно моллюсками.

**Пеликановые** (Steganopodes). **Пеликаны** (*Pelicanus*) и **бакланы** (*Phalacrocorax*) питаются рыбой. Бакланы, как известно, приручаются китайцами и японцами специально для лова рыбы; с этой целью им надевается на шею кольцо, лишаящее птицу возможности проглотить пойманную рыбу, которая затем отбирается у птицы рыбаком.

**Пингвины** (Spheniscidae) питаются восьминогами, разной рыбой, ракообразными и планктоном.

У западных берегов Южной Америки, Африки и в ряде других мест водные птицы живут громадными массами. Их экскременты в районах с тропической температурой и отсутствием влаги с течением веков скопились такими массами, что образовали мощные отложения так называемого «гуано», слои которого достигают до 30 м толщины. Кроме экскрементов, в гуано входят кости морских птиц, остатки их яиц, перья и пр. Кроме того, гуано содержит много морских диатомей различного видового состава, смотря по местонахождению гуано. Известно, что в Чили и других местах гуано разрабатывается с промышленной целью и служит удобрением. Перуанское гуано состоит из аммониевых соединений (33.2—50.6%), минеральных солей магния, калия, натрия, кальция (31.4—39.2%), органических веществ и случайных примесей (29.7—33.2%). Все гуано является, конечно, продуктом жизни моря и представляет собой вещества, изъятые из круговорота морской жизни и остающиеся на суше.

**Млекопитающие. Насекомоядные** (Insectivora). **Водяная кутора** (*Crassopus fodiens*) является одним из самых страшных

хищников пресноводных бассейнов и их побережий. Кутора поедает червей, насекомых, моллюсков, раков, лягушек, рыб (особенно молодых), птиц и мелких млекопитающих (мышей). Выхухоль русская (*Myogale moschata*), по старым данным, питается пиявками, червями, моллюсками, ручейниками и другими насекомыми, икрой рыб и самими рыбами; однако дальнейшие исследователи (Пономарев) находили в желудках выхухоли только остатки растений, вероятно, корневища кувшинок.

Хищные (*Carnivora*). Белый медведь (*Thalassarctos maritimus*) питается преимущественно тюленями и рыбой. Известными истребителями рыб являются выдра (*Lutra vulgaris*) и норка (*Putorius lutreola*). Камчатский «бобр», точнее — камчатская морская выдра (*Enhydra lutris*), известный своим драгоценным мехом, питается морскими раками, моллюсками, мелкой рыбой и отчасти водорослями.

Ластоногие (*Pinnipedia*). Ушастые тюлени (*Otariidae*) питаются моллюсками и рыбой. Сивуч (*Eumetopias stelleri*) предпочитает головоногих. Морские котики (*Callorhinus ursinus*) питаются восьминогами и рыбой; в желудках котиков было найдено до 7 различных видов рыб (2 вида трески, из лососевых — кижич и др.).

Моржи (*Odobenidae*) питаются главным образом моллюсками *Mya* и *Saxicava*, раками *Sclerocrangon* и гефиреями *Priapulus*, которых они, повидимому, выгребают из ила своими бивнями или (что кажется нам более вероятным) усами. Остатки рыб, тюленей и даже птиц гораздо реже встречаются в желудках моржей.

Тюлени (*Phocidae*). Пищу тюленей составляют ракообразные, моллюски, англокожие и рыбы. В Северном море при вскрытии 500 тюленей было установлено, что основной их пищей являются крабы, креветки, камбалы и палтусы. В желудке морского зайца (*Erignathus barbatus*) были найдены в большом количестве планктонные *Euphausiacea*.

Грызуны (*Rodentia*). Мускусная крыса, или ондатра (*Fiber zibethicus*), североамериканская форма, которая теперь у нас разводится из-за ее меха, питается водными растениями и ракушками.

Парнокопытные (*Artiodactyla*). Бегемот (*Hippopotamus amphibius*) со своими громадными зубами является растительноядным, питается, однако, не только речными растениями, которые составляют его основную пищу, но нападает на поля и плантации, причиняя страшные опустошения.

Сирены (*Sirenia*), как мы указывали выше, питаются исключительно морскими и пресноводными растениями.

Киты (*Cetacea*). Беззубые киты (*Mystacoceti*). Гренландский арктический кит (*Balaena mysticetus*) и голубой кит (*Balaenoptera musculus*) питаются планктоном. В желудке голубого кита находили более 1 000 л пищи, которая состояла из мелких *Euphausiacea* — *Rhoda inermis*. Летом эти *Euphausiacea* массами появляются в фиордах северной Норвегии, а за ними идет туда голубой кит. В планктоне, похищаемом беззубыми китами, кроме *Euphausiacea* в большом количестве встречаются веслоногие рачки *Calanus finmarchicus* и *C. hyperboreus*. Мелкая рыба в желудках этих китов попадает редко, но другие беззубые киты, как *Balaenoptera physalus*, *Megaptera boops* и *Balaenoptera borealis*, кроме планктона, питаются еще и рыбой, особенно мойвой (*Mallotus villosus*) и сельдями (рис. 165, 4, 5, 6, 7).

Зубастые киты (*Odontoceti*), как кашалот (*Physeter macrocephalus*) и *Hyperoodon ampullatus*, питаются преимущественно головоногими моллюсками (рис. 165, 1). В желудке у *Hyperoodon* находили тысячи роговых клювов головоногих рода *Onychoteuthis*. Вообще желудки этих китов содержат в себе целые коллекции разнообразных головоногих моллюсков, частью глубоководных, которых зоологам не удавалось ловить на воле и которые

так и описаны только по экземплярам, найденным в желудках у кашалотов. Некоторые из этих головоногих достигают весьма значительных размеров, и кашалотам приходится вести с ними настоящую борьбу. На коже кашалотов нередко находят круглые диаметром до 25 мм следы от присосок головоногих,

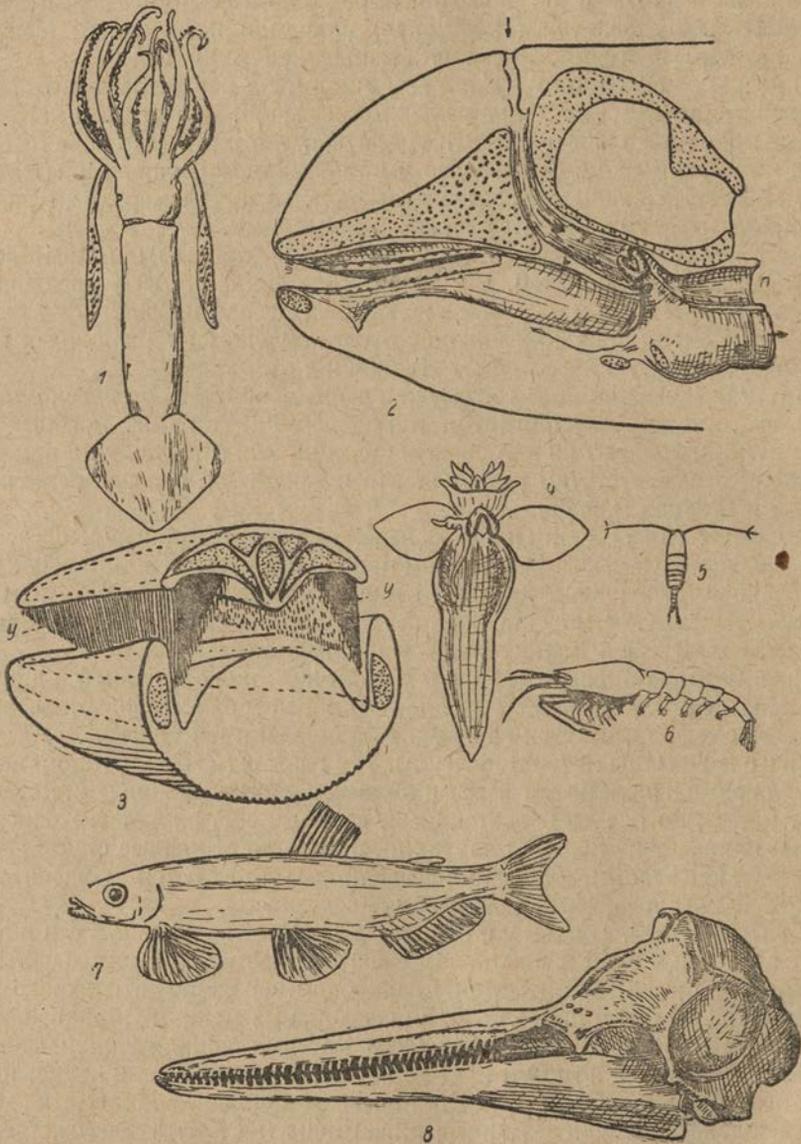


Рис. 165. Киты и их пища.

1 — головоногие *Illex illecebrosus* (длиной 25 см) — пища крупных зубатых китов; 2 — продольный разрез головы *Phocaena* (п — пищевод; стрелки показывают путь вдыхаемого воздуха); 3 — кит-полосатик, разрез головы, вид сзади (у — пластинки так называемого китового уса); 4, 5, 6, 7 — пища беззубых китов (4 — *Clione limacina*, 5 — *Calanus finmarchicus*, 6 — *Rhoda inermis*, 7 — мойва; 8 — череп *Delphinus delphis*.

а в желудках куски их щупалец до 17 см в поперечнике. Целый ряд данных позволяет думать, что в глубинах, куда заходят нарвалы, живут головоногие, длина тела которых достигает 4 м и более, а длина щупалец 11 м; общая же длина их (15 м) почти равняется длине гренландского кита. Д е л ь ф и н ы

(Delphinidae) в основе питаются рыбой. Только к а с а т к а (*Orca gladiator*) является единственным представителем китообразных, который питается теплокровными животными. Она нападает даже на больших китов и сильно их ранит, вырывая своими большими зубами куски их тела. Она отгоняет от китов их детенышей и пожирает их; заглатывает также мелких дельфинов и тюленей. В желудке одной касатки длиной 5 м были найдены остатки 14 тюленей и 13 дельфинов. А ф р и к а н с к и й р е ч н о й д е л ь ф и н, повидимому, питается исключительно растениями.

О д н о п р о х о д н ы е (*Monotremata*). У т к о н о с (*Ornithorhynchus anatinus*) питается водными моллюсками, насекомыми и червями, которых выбирает из ила с помощью своего утинообразного клюва.

#### V. СПОСОБЫ ЛОВА ПИЩИ И НОМЕНКЛАТУРА ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ ПО СПОСОБУ ЛОВА И ПО СОСТАВУ ПИЩИ

По способу лова добычи всех водных животных можно разделить на 7 основных групп. В ряде случаев отдельные формы пользуются не одним, а несколькими способами, но это явление встречается сравнительно не так часто.

Г р у п п а. Щ у п а л ь щ и к и, к которым относятся корненожки, актинии, сифонофоры и др., нащупывают добычу псевдоподиями или щупальцами.

Добыча состоит преимущественно из простейших, коловраток, мелких нематод и мелких ракообразных. Несмотря на всю кажущуюся простоту строения корненожек, все же различаются четыре способа заглатывания ими пищи: заливание (обтекание), втягивание, обволакивание, вдавливание (инвагинация).

Все кишечнополостные (*Coelenterata*, или *Cnidaria*), как актинии и кораллы, которые ловят свою добычу щупальцами, или сифонофоры и ктенофоры, пользующиеся силками, имеют частью на поверхности своего тела, а особенно на органах лова так называемые стрекательные капсулы, служащие органами нападения и защиты. Эти капсулы представляют собой маленькие пузырьки с жидким или студенистым содержанием. Капсула имеет крепкие стенки и длинную нить, которая в спокойном состоянии вдавлена и спирально свернута в пузырьке; на поверхности стрекательной капсулы (стрекательной клетки) имеется выдающийся придаток «клиндоциль». При прикосновении добычи к клиндоцилю крышечка, прикрывающая капсулу, раскрывается, длинная нить капсулы вывертывается, и содержимое капсулы попадает в добычу, обжигая ее и расслабляя.

Удивительно, однако, что на целый ряд животных, которые, как мы видели выше, питаются кишечнополостными, стрекательные капсулы не действуют. Более детально этот вопрос еще не разработан; известно только, что у голожаберных моллюсков *Aeolis*, которые питаются гидроидами, стрекательные капсулы последних, не разряжаясь, переходят в стенки спинных выростов самих зоид. Имеется основание предполагать, что зоиды пользуются этими съеденными стрекательными капсулами как орудиями борьбы со своими врагами. Щупальцы у *Coelenterata* достигают часто значительной величины, например у гидроидов до 25 см при длине тела самих гидроидов 1,5—2 см, а у медуз и сифонофор — даже до 30 м. При слабом развитии органов чувств у кишечнополостных щупальцы заменяют им другие органы.

У инфузорий парameций и др. имеются образования, аналогичные стрекательным капсулам кишечнополостных, и с той же функцией — так называемые трихоцисты, которые в выброшенном состоянии имеют вид мельчайших нитей (рис. 156, 5).

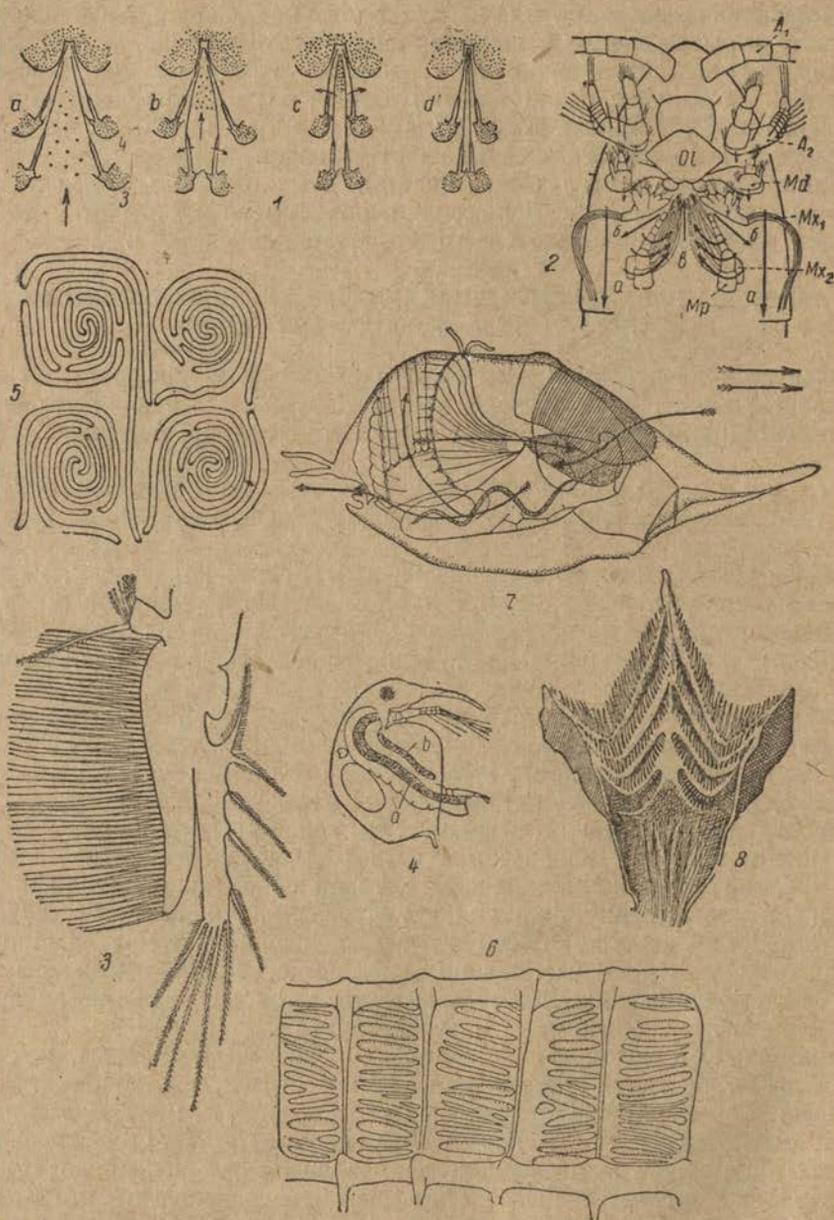


Рис. 166. Активные фильтровальщики.

7 — идеальный разрез через фильтрующие ножки *Daphnia* (a, b, c, d — четыре последующие стадии фильтрации); 2 — *Diaptomus* (A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> — антенны, Ol — верхняя губа, Md — мандибула, Mx<sub>1</sub> — Mx<sub>2</sub> — максиллы, Mp — челюстная ножка), стрелки (a, b, a) показывают ход токов воды при фильтрации; 3 — фильтрующая ножка *Diaphanosoma brachyurum* с фильтрующим гребнем; 4 — *Bosmina* (a — со-держимое кишечника, b — plankton ante os); 5 — жаберные щели аспидохелоне *Molgula geomeri*; 6 — жаберные щели аспидохелоне *Phallusia*; 7 — *Oikopleura albicans* (загущена пунктиром) в своем домике; двойная стрелка указывает направление движения животного, остальные стрелки — пути фильтрующей и выходящей из домика воды; 8 — жаберный аппарат *Alosa alosa*.

II группа. Глотальщики. Ее образуют населяющие ил и песок черви, голотурии, часть морских ежей и звезд, одним словом все те формы, которые заглатывают весь находящийся около них грунт, не делая никакого различия между его питательными и непитательными составными частями.

III группа. Активные фильтровальщики (фильтраторы), которые с помощью тех или иных приспособлений, путем активных движений, так или иначе отфильтровывают от воды нано- и ультрасесонные. Активными фильтровальщиками являются ракообразные (листоногие, веслоногие и усонogie), личинки комаров, все оболочники, часть рыб, беззубые киты. По образу жизни активных фильтровальщиков можно разделить на неподвижно прикрепленных (сидячих) и подвижных.

Перистые ножки усоногих раков, ножки дафний и других листоногих, ротовые придатки веслоногих, пучки щетинок на верхней губе у личинок комаров, жаберный аппарат оболочников и пр. представляют собой образования, которые производят ток воды и фильтруют воду для лова планктона. Как обилен может быть этот лов, видно хотя бы из длинного колбасовидного скопления так называемого «предротового планктона» (планктон «ante os») у *Bosmina* (рис. 166, 4).

Как ветвистоусые рачки (*Cladocera*), так и веслоногие (*Copepoda*) являются фильтровальщиками наннопланктона и сестона. У тех и других имеются торакальные ножки, но у *Copepoda* они являются органами плавания, а у *Cladocera* фильтрами, отфильтровывающими пищу; единственным органом движения у *Cladocera* являются вторые антенны. Наоборот, вторая пара антенн у *Copepoda* вместе с другими ротовыми придатками не только служит для движения, подобно торакальным ножкам, но и участвуют в процессе фильтрации.

По способу фильтрации *Phyllozoa* распадаются на две основных группы. К первой относятся так называемые *Anomopoda*, т. е. *Cladocera* с разно устроенными парными абдоминальными ножками; сюда принадлежат семейства *Daphnidae*, *Bosminidae*, *Chydoridae* и *Macrothricidae*. Ко второй группе принадлежат многие *Euphyllopoda*, а из *Cladocera* — триба *Stenopoda*, т. е. семейства *Sididae* и *Holopedidae*.

Фильтрующий аппарат первой группы работает в общем аналогично нагнетательному насосу. Основное участие в фильтрации принимают парные ножки; их эндоподиты (рис. 166, 3) снабжены целыми гребнями фильтрующих перистых щетинок. Тело, части раковины и прилегающие друг к другу с каждой стороны ножки образуют своего рода ящик, открытый спереди для входа воды; при сближении ножек вход замыкается, и вода вытекает сквозь фильтрующие щетинки (рис. 166, 1); оставшиеся в фильтровальном пространстве (ящике) пищевые частицы с помощью челюстных придатков второй пары ног препровождаются ко рту. В процессе фильтрования образуются следующие токи воды (рис. 167, B): входящий ток для фильтрации (1); выходящий ток после фильтрации (2); вихревой ток вне раковины животного (3), образующийся благодаря первым двум токам; фильтрующий ток (4); ток, несущий пищу ко рту (5).

У второй группы фильтрующих *Phyllozoa* (часть *Euphyllopoda* и *Stenopoda*) фильтрующий аппарат устроен гораздо проще. Все ножки у них одинаковы по своему строению; фильтрующие пары ножек работают последовательно одна за другой, благодаря чему фильтрация идет непрерывно, а не толчками, как у первой группы; в общем получается работа целого ряда всасывающих насосов. Образующиеся при этом токи изображены на рис. 167, C.

*Polyphemidae* и *Leptodora* являются хищниками; триба *Conchostraca* (*Lynceidae*, *Limnadiidae* и др.) в основной массе является илоядной. Их

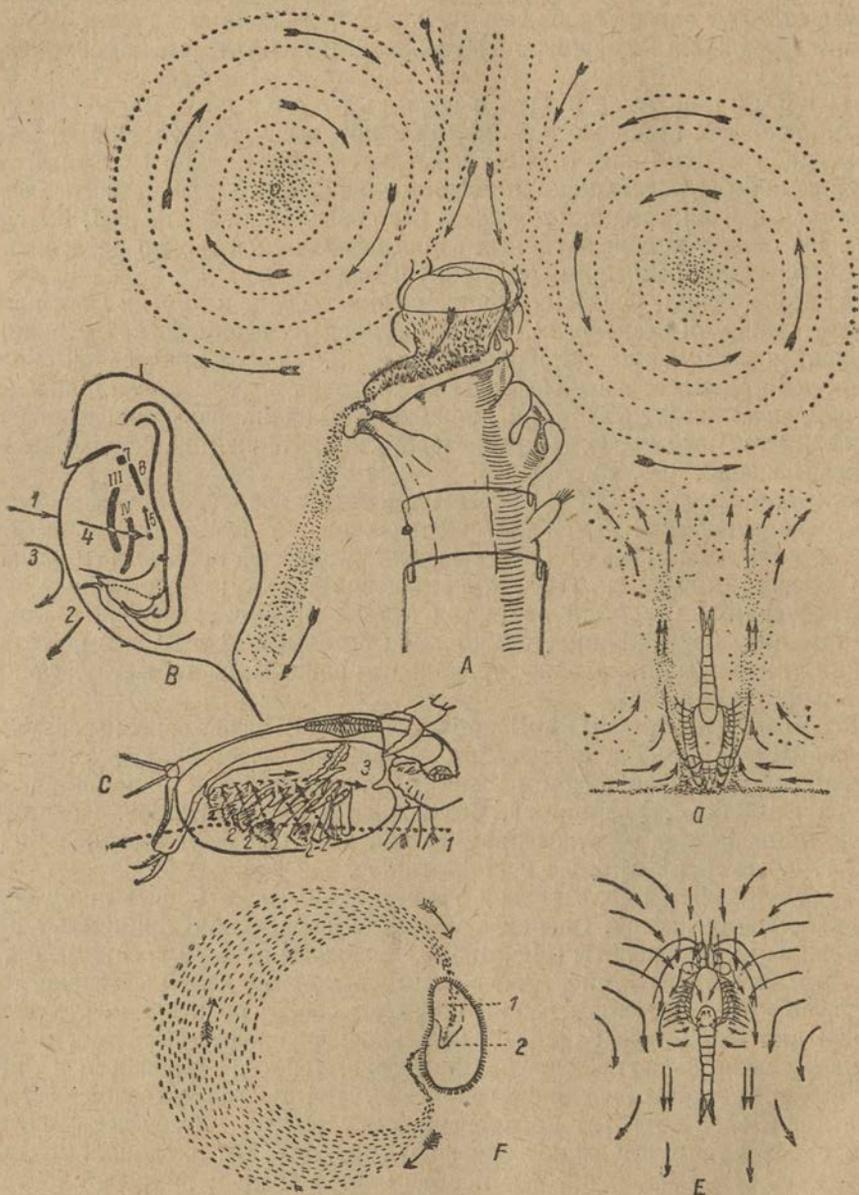


Рис. 167. Активные фильтровальщики и седиментаторы.

А—передний конец тела коловратки из сем. Phylodinae; токи, вызванные коловращательным аппаратом, и пути пищевых частиц; В—водяные токи, вызываемые работой ножек *Daphnia* (1—входящий ток; 2— выходящий ток; 3— вихревой ток, вызываемый двумя предыдущими; 4— ток, приносящий пищевые частицы через фильтры в брюшную щель; 5— ток, продвигающий пищу вперед по брюшной щели; 6— колбасовидное скопление пищи перед ртом; 7— мандибулы, III и IV— края 3-й и 4-й пары ножек); С— водяные токи, вызываемые работой ножек *Sida cristallina* (1— главный ток; 2— вертикальные приносящие токи; 3— ток, продвигающий пищу вперед по брюшной щели); D— мизиды *Metimysis lamornae* добывает пищу, фильтруя детрит; E— она же при плавании; изображены токи двигательный, дыхательный и пищевой; F— пищевой ток *Paramecium bursaria*.

ножки, лишенные фильтрующих гребней, приспособлены к подаче ила вверх, к брюшному углублению тела и к дальнейшему продвижению этой пищи вдоль по углублению ко рту.

Фильтрация у веслоногих рачков происходит следующим образом (рис. 166, 2): вторая антенна, мандибулярное щупальце и первая максилла своими движениями образуют с каждой стороны тела сильный ток воды (*a*), идущий снизу по бокам животного спереди назад (двигательный ток). Этот ток, действуя наподобие водяного всасывающего насоса, вызывает косо идущий аспирационный ток (*b*), получающий воду из пищевого тока (*в*), который проходит через фильтрующие гребешки второй максиллы, представляющие собой неподвижные фильтры. Пищевые частицы, оставшиеся в пространстве между гребешками обеих вторых максилл, препровождаются ко рту придатками первой максиллы.

Активными фильтровальщиками являются и мизиды (*Mysidacea*); токи воды, которые они производят, изображены на рис. 167, *D—E*.

Ловчий аппарат комаров *Aporheles* изображен на рис. 169, *б*. Он представляет собой пучки щетинок на верхней губе личинки; пучки находятся в постоянном движении и дают до 200 ударов в минуту; они производят два тока воды, сходящиеся у ротового отверстия; самое отсеивание пищи, фильтрация, производят пучки щетинок на остальных частях ротового аппарата.

Весьма совершенным фильтровальным аппаратом обладают аппендикулярии из оболочников (*Tunicata*). Как известно, они выделяют вокруг себя студенистый домик, внутри которого и помещаются сами (рис. 166, 7). Хвост аппендикулярии производит волнообразные движения, благодаря которым образуется ток воды, выходящий из домика (по рисунку влево), а домик с аппендикулярией в силу реверсивного удара движется в противоположную сторону (на рисунке — вправо). Часть энергии движения используется животным на добывание пищи, состоящей из наннопланктона. Этот планктон аппендикулярия собирает следующим образом: на той стороне домика, в которую он движется, имеются как бы два окна, затянутые очень частой решеткой с длинными узкими щелями шириной в 9—46  $\mu$ , а длиной 65—127  $\mu$ ; ячеи этой решетки гораздо мельче, главным образом ниже, уже, ровнее и аккуратнее, чем ячеи наших планктонных сеток, сделанных из самого частого шелкового сита. Эти окна служат для того, чтобы при движении домика внутрь его попадала вода только с мельчайшим центрифужным планктоном, обычно организмы в 3—20  $\mu$  диаметром; более крупный планктон — рачки, длинные диатомеи, радиолярии, личинки и пр. — не может проникнуть внутрь домика из-за этой предохранительной решетки. Прошедшая внутрь домика вода поднимается там вверх и вперед в направлении движения домика и попадает на новую решетку вроде верши, в конце которой имеется мешковидный канал, за который и держится своим ртом аппендикулярия. Центрифужный планктон, состоящий из бактерий, жгутиковых, кокколитофор, мелких диатомей и корненожек, собирается на дне канала, и аппендикулярия время от времени делает глотательные движения, чтобы препроводить его в свой желудок. У аппендикулярий с хорошим домиком желудок бывает постоянно набит, у лишенных домика он остается пустым.

Через несколько часов работы эти решетки закупориваются, аппендикулярия бросает такой испорченный домик и в течение около часа выстраивает новый. Планктонное содержимое домика представляет собой результат фильтрации около 100 см<sup>3</sup> воды, и домик можно употреблять поэтому не только для качественного, но и для количественного изучения наннопланктона.

Жаберный мешок асцидий представляет собой мощный фильтровальный и вместе с тем дыхательный аппарат; он весь продырявлен щелями, края

которых покрыты мерцательным эпителием (рис. 166, 5, 6). Работа ресничек дает непрерывный ток воды. Слизь, выделяемая эндостием, захватывает и склеивает планктон, ресницы окологлоточной борозды и спинного выроста подгоняют эту пищу к ротовому отверстию.

Так же соединены вместе дыхательный и фильтровальный аппарат у рыб, питающихся планктоном. Фильтровальным аппаратом у них служат жаберные тычинки, сидящие на внутренней поверхности жаберных дуг, в то время



Рис. 168. Беззубый кит, пойманный в Антарктике.

Ясно видны распределение усов и канал под глазом (угол рта), по которому стекает вода после ее фильтрации через усы.

как несущие дыхательную функцию жаберные лепестки сидят на наружной поверхности тех же дуг (рис. 166, 8).

Своеобразные фильтры имеются у гигантов водного мира — беззубых китов. Их настоящие зачаточные зубы выпадают очень рано, и функциональную роль зубов как органов лова исполняют роговые небные пластинки, так называемый китовый ус. Эти усы представляют собой иногда довольно длинные, широкие, треугольные пластинки, свешивающиеся поперечными рядами с неба, справа и слева от языка (рис. 165, 3 и 168); внутренняя сторона этих пластинок, обращенная к языку, распадается на массу бахромок из грубых нитей. Длина пластинок у некоторых китов достигает 4,5 м, так что даже при открытой пасти они доходят до самого ее дна. Число рядов пластинок доходит до 360. Чтобы собрать планктон, кит плавает некоторое время с открытой пастью, втянув язык, затем закрывает ее и поднимает морду из воды, чтобы дать стечь лишней воде через углы рта. Все планктонные организмы застревают в пространстве между ставшим на место языком и ситом, образованным как самими пластинками, так и их бахромчатыми краями.

IV группа. Пассивные фильтровальщики фильтруют воду либо посредством специально устроенных ими сетей, не входящих в организацию их тела, как ловчие сети личинок ручейников, или же фильтруют органами своего тела, но не производят при этом никаких движений,

как личинки мошек *Simulium*. Пассивные фильтровальщики свойственны текучей воде. Отсутствие движений тела им заменяет текучая вода (рис. 169, 3, 4, 5). С ее помощью работают полужилища-полуловушки, которые устраивают так называемые камподеовидные (похожие на низших насекомых

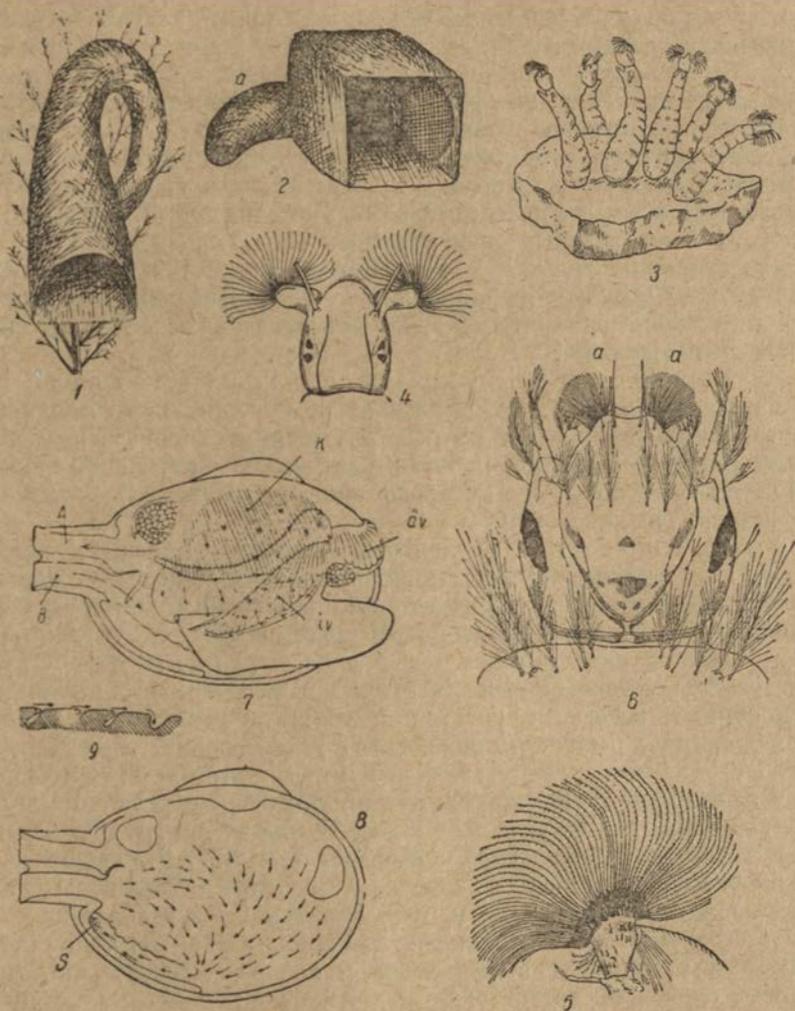


Рис. 169. Пассивные и активные фильтровальщики.

7 — ловчая сеть *Neureclipsis bimaculata*; 2 — схематический рисунок домика *Hydropsyche*: в правой стенке окно, заткнутое ловчей сеткой; 3 — личинки *Simulium*, прикрепившиеся венчиком крючков к камню; 4 — голова *Simulium* с двумя фильтровальными придатками (головными веерами); 5 — фильтровальный придаток *Simulium nölleri*; 6 — колесчатые аппараты (а) — придатки верхней губы у *Aporheles superpictus*; 7, 8, 9 — двустворчатый моллюск *Schizothorus mutalli* (работа ресничного покрова); 7 — вид тела *Schizothorus* после удаления правой раковины и мантии (к — жабра; av, iv — внешний и внутренний velum; А — выводной, В — вводной сифоны); 8 — вид на мантию изнутри, после удаления всех органов (S — место, где собираются удаляемые материалы); 9 — поперечный разрез через velum; три щели закрыты, одна открыта.

Camprodea) личинки ручейников (Trichoptera). В большинстве случаев эти постройки (чехлики) имеют форму так или иначе устроенных воронок и мешков из очень частой шелковистого характера ткани с мелкими, неразличимыми невооруженным глазом ячейками. Аналогом этих построек являются

наши планктонные сетки, а на воздухе — сооружения пауков. Большинство таких ручейников живет в проточной воде, которая распирает сеть и оставляет в ней пищу личинок — планктон и детрит. В суженной части воронки или в ее носике сидит сама личинка. В виде простого мешка, обращенного отверстием к течению, устроены ловушки *Polycentropus*; у *Neureclipsis* кончик воронки загнут наперед. Входное отверстие в воронке и сама воронка у разных родов поддерживается более или менее густой сетью неправильно расположенных клейких нитей, служащих также и для лова добычи. Наиболее сложна ловушка у *Hydropsyche*, населяющих быстро текущие воды. В схеме это тоже воронка, но фильтрует только часть ее, как бы затянутое сетью окно, расположенное очень косо к направлению течения; носик воронки, служащий жилищем, тоже загнут в сторону от течения, чтобы его не размывала быстро текущая вода. В зависимости от времени года планктон окрашивает сети в разные цвета; весной они коричневые от диатомей и детрита, летом — сине-зеленые от цианофидей (рис. 169, 1, 2).

Пучки щетинок на голове у мошек симулий (рис. 169, 5) очень похожи на подобные же образования у комаров. Однако у неподвижно прикрепленных симулий ловчий аппарат тоже является неподвижным и только направлен навстречу течению.

**Группа. Осаждающие (седиментаторы).** Относящиеся сюда инфузории, губки, коловратки, мшанки, часть моллюсков и другие формы или производят круговорот, водяную воронку, на дне которой осаждается мезо-, микро-, нано- и ультрасетон, служащий им пищей, или образуют ток воды, из которого пищевые частицы вылавливаются каким-либо другим способом.

**Ловчие воронки.** Устроить водоворот или прогнать мимо себя воду часто является задачей всех прикрепленных и даже свободно плавающих организмов, питающихся планктоном и взвешенным детритом. Для достижения этой цели у ресничных инфузорий, например туфельки (*Paramecium*), имеется околоротовое углубление тела (*peristoma*), у трубача (*Stentor*) — околоротовая спираль. За этими приспособлениями лежит глотка, и таким образом всегда получается нечто вроде воронки. Окружающие перистом и спираль реснички производят в такой воронке водоворот, несущий с собой планктон и детрит, которые и отлагаются в нижней части воронки, в глотке, где почти нет движения, совершенно подобно тому, как текущая вода отлагает все несомые ею предметы во всех встречных ямах, бухтах и заливах, где ее течение ослабевает (рис. 167, E). Такого же рода ловчие воронки образуют щупальца сидячих червей, щупальца голотурий и мшанок, руки морских лилий и руки брахиопод, часто извитые — либо подковообразно аналогично мшанкам, либо спирально аналогично стентору; подковообразную форму в общем имеет и плавательный аппарат многих коловраток, служащий часто также и для добывания пищи (рис. 167, A). Большинство этих образований покрыто ресничками, дающими определенно направленный ток воды. Приспособления помещаются обычно на голове около рта, причем сама голова не обособлена.

**Токи воды.** Известно, что все тело губок пронизано каналами, по пути которых размещены так называемые жгутиковые камеры, выстланные воротничковыми клетками; жгутики этих клеток производят постоянный ток воды, приносящий питательные частицы, которые осаждаются на внутренней стенке жгутиковых камер и на воротничках и поглощаются клетками.

У двустворчатых моллюсков силой, производящей ток воды, необходимой для дыхания и добывания пищи, и служит мерцательный эпителий, покрывающий жабры, ротовые паруса (губные щупальца) и внутреннюю сторону гантии; образуемые им токи изображены на рис. 169, 7, 8. Ток воды

входит через нижний сифон, омывает все тело животного и выходит через верхний.

Интересно наличие совершенно конвергентных образований в виде торчащих как две, иногда очень длинных, трубы — вводного и выводного сифонов у моллюсков и ротового и клоакального отверстия у оболочников. У тех и других вода входит через одно отверстие и выходит через другое. Как и у оболочников, пищевые частицы, застревающие в слизи, которая покрывает жабры моллюска, работой ресниц переносятся к нижнему краю жабер, а затем вдоль этого края продвигаются ко рту.

Очень сложно работают мерцательные ресницы на ротовых парусах. Там можно различить четыре системы ресниц: одни гонят пищу ко рту, другие препятствуют пище попасть на нижний, брюшной край парусов; третьи гонят от рта вдоль по нижнему краю парусов те частицы, которые все же иногда туда попадают; четвертые, скрытые на дне углублений щелей парусов (рис. 169, 9), гонят пищу от рта в тех случаях, когда она является излишней или неподходящей; вообще же эти щели остаются закрытыми и не работают. Вся излишняя и ненужная пища, а равно и та, которая попадает на внутреннюю сторону мантии, собирается у заднего края мантии, около входного сифона снизу, и время от времени выбрасывается через этот сифон.

Насколько хорошо работают вышеописанные аппараты, можно легко увидеть, если посадить одну или две устрицы в соответствующего размера аквариум, загрязненный бактериями или взвешенным детритом; уже через сутки вода станет совершенно светлой, а вся грязь окажется между жабрами устриц. Подобным же образом инфузории парамеции способны очистить каплю загрязненной воды.

**VI группа. Охотники.** Многие моллюски, часть раков, многие рыбы, водные птицы, зубатые киты и другие водные млекопитающие активно преследуют и ловят свою добычу, а потому вполне заслуживают название охотников.

**VII группа. Засадчики** тесно связаны с предыдущей группой, охотниками, отличаясь от них только тем, что сидят обыкновенно спокойно, как бы в засаде, высматривая добычу. Так поступают сидячие на скалах головоногие, закапывающиеся рыбы и пр.

У групп охотников и засадчиков, повидимому, мало приспособлений, которые были бы свойственны специально водным организмам. Отметим лишь ряды конвергентных образований. Морды и клешни животных, хватающих в воде быстро плавающую добычу, в целом ряде случаев представляют собой в схеме удлиненную пластинку, вооруженную однородными зубами или выростами. Сюда относятся челюсти дельфинов (рис. 165, 8), рептилий, ихтиозавров, костистых рыб, например шук (рис. 170, 2) и *Belone*, из *Holostei* — костистых ганоидов — *Lepidosteus* с щучьим рылом и т. д. У беспозвоночных конвергентным образованием к этим хватательным челюстям являются хватательная левая клешня омаров (рис. 170, 3) и клешня глубоководного слепого рака *Taumatocheles* (рис. 170, 1). Даже у тюленей, несомненных хищников по происхождению, наблюдается тенденция к унификации, однородности зубов: у тюленей нет обособленных плотоядных зубов (последний ложнокоренной и первый коренной), а все ложнокоренные и настоящие коренные являются однородными.

Полной противоположностью этим хватательным зубам являются зубы и клешни, приспособленные к раздавливанию пищи с жестким скелетом, как раковины, ракообразные и кораллы. Примером служат мостовидные зубы скатов *Myliobatis* и др. (рис. 170, 5), челюсти с зубами рыбы *Chrysophrys* (рис. 170, 4) и правая клешня омара, устроенная у него совершенно иначе, чем левая. Все эти давящие приспособления

имеют или совершенно плоскую форму или состоят из ряда закругленных образований наподобие бульжной мостовой.

Специфическим образованием является рыло у пилы-рыбы (Pristidae) из скатов и Pristiophoridae из акул (рис. 170, 7); они служат для вспахи-

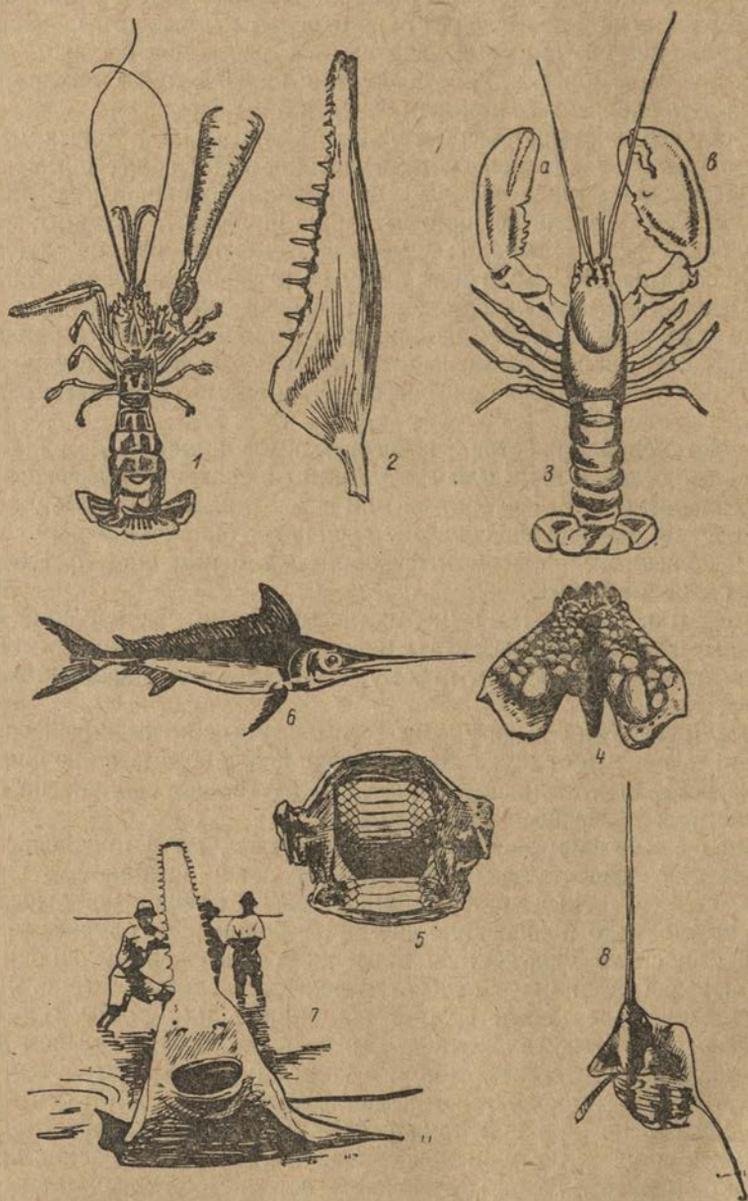


Рис. 170. Охотники и засадчики.

7 — слепой глубоководный десятиногий рак *Taumastocheilus zalenka*; 2 — нижняя челюсть щуки (*Esox*); 3 — омар *Homarus vulgaris* (a — левая клешня — хватательная, b — правая — давящая); 4 — верхняя челюсть рыбы *Chrysophrys aurata*; 5 — верхняя и нижняя челюсти ската *Myliobatis aquila*; 6 — меч-рыба (*Xiphias gladius*); 7 — пила-рыба (самец) длиной 9 м (весом 2,25 т); 8 — трилобит *Atrypa tascalumii*.

вания грунтов и извлечения оттуда добычи. Выросты некоторых трилобитов, как у *Апрух* (рис. 170, 8), принадлежат, вероятно, к серии тех же образований; их следует отличать от выростов планктонных форм.

Имеются и еще ряды конвергентных образований, как, например, трубчатые рыла у разных рыб (игл и др.), которые действуют наподобие пипеток, и другие образования, перечислять которые здесь мы не станем.

Способы лова живой пищи растениями. Пузырчатка (*Utricularia*) получила свое название благодаря своеобразным пузырям, которые имеются на ее листьях и служат для лова добычи (рис. 171). Добыча состоит из простейших, мелких червей, личинок насекомых и особенно низших ракообразных; попадают даже мальки рыб. Каждый пузырек в общем имеет облик дафнии и снабжен небольшим клапаном, дверцей, которая может открываться только внутрь пузырька, так как имеется специальная закраинка — порог, мешающий клапану открываться наружу. Клапан и края отверстия покрыты специальными булавовидными волосками, выделяющими слизь, служащую очень лакомой приманкой. Обычно говорят, что привлеченное приманкой животное толкает дверцу, попадает внутрь пузырька, как мышь в ловушку, и там переваривается. Пузырчатка, лишенная животной пищи, развивается очень плохо. Нередко можно видеть пузыри, сплошь набитые добычей. Несомненно, что в таких бассейнах, где пузырчатки много, она благодаря своему образу питания играет специальную роль в общем круговороте веществ бассейна.

Существуют данные, согласно которым можно думать, что пузыри действуют не так, как обычно описывают и как указано выше, а наподобие пузырька пипетки: при прикосновении животного сжатый пузырек *Utricularia* расширяется и вместе с током воды вытягивает в себя добычу. Только при таком взгляде на этот процесс можно объяснить, например, те случаи, когда малек рыбы попадает в пузырек хвостовым концом тела, а голова его остается торчать наружу.

Пища водных животных изменяется не только по сезонам, но и по мере роста каждого животного. При описании состава пищи осетровых, карповых и специально каспийской воблы мы уже указывали на эти изменения. У многих каспийских рыб возрастная смена питания идет в таком порядке: сначала ракообразные, потом моллюски, наконец рыбы. В общем, по наблюдениям над каспийскими рыбами, они питаются сначала более мелкими организмами, затем более крупными, хотя бы и более подвижными; в дальнейшем склонны переходить на менее подвижную пищу, хотя бы и более мелкую.

У рыб изменения в характере питания происходят еще в зависимости от их передвижений из района в район и от температуры (летом интенсивность питания выше) и от физиологического состояния рыбы. В период нереста питание часто почти прекращается, а за нерестом следует период усиленного откорма (жировка). Другие рыбы в период созревания половых продуктов изменяют пищу; так, вобла с моллюсков переходит на ракообразных. Поэтому вполне правильным является тезис А. Шорыгина о том, что изме-

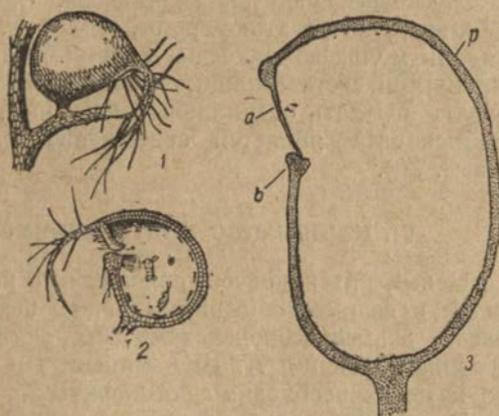


Рис. 171. Пузырьки *Utricularia vulgaris* L.

1 — с наружи, 2 и 3 — продольный разрез (3 — схема; на ней: а — клапан; б — утолщенный порог, в который упирается изнутри свободная — нижняя — часть клапана; р — стенка пузырька).

нение характера питания у рыб идет всю жизнь. Вероятно, что этот тезис приложим вообще к очень многим водным животным, хотя мы и не имели пока достаточно данных для доказательства этого положения.

Номенклатура водных животных по составу их пищи крайне затруднительна, поскольку эврифагия встречается чаще стено- и монофагии. О старинном, не точном, но укоренившемся делении рыб рыбоводами на хищников и мирных мы уже говорили. На основании работы А. Шорыгина о питании рыб северного Каспия, можно различить, по крайней мере среди каспийских рыб, кроме планктоноядов, следующие группы: черве- и мотылееды, моллюскоеды, ракоеды и рыбоеды. Однако, как видно из прилагаемой таблицы, кроме этих групп, более или менее монофагов, ясно выделяются моллюско-ракоеды, рако-рыбоеды и целый ряд рыб с другими комбинациями состава пищи, которым тоже, если идти по этому пути, следовало бы дать специальные названия, например: бычок *Knipovitschia longicaudata* является совершенно определенным черве-рако-рыбоедом (табл. 30).

## VI. КОЛИЧЕСТВО УПОТРЕБЛЯЕМОЙ ПИЩИ И КОРМОВАЯ БАЗА

Целый ряд вопросов, связанных с количеством употребляемой рыбами пищи и взаимоотношениями между бентоядными рыбами и их кормовой базой, донными биоценозами, был детально разработан на примере рыб северного Каспия А. Шорыгиным. Он оперирует рядом новых понятий, на которых необходимо остановиться.

В отношении питания отдельных особей он устанавливает индексы наполнения желудков, интенсивность питания, пищевую активность и биологическую пластичность рыб.

Питание неразрывно связано с борьбой за пищу; в связи с этим определяется степень сходства питания (коэффициент  $F_c$ ), объем конкуренции, ее напряжение и результирующие силы конкуренции.

По вопросу об отношениях между составом пищи рыб и распределением этого состава по дну бассейна А. Шорыгин отличает следующие 3 понятия: кормовые площади, пастбища рыб и районы преимущественного питания, причем определяется процент выедания рыбами отдельных форм данного биоценоза.

**Кормовые площади.** Это площади количественного распределения определенных пищевых организмов рыб. Вычерчиваются они на картах по изобентам, т. е. линиям, соединяющим точки с одинаковым количеством (биомассой) отдельных пищевых объектов или их групп.

**Пастбища рыб** — это площади, на которых рыбы фактически питаются; эти пастбища, конечно, не могут быть вне кормовых площадей, но обычно совпадают с ними только частично. Вычерчиваются они на картах по линиям, соединяющим точки с одинаковым индексом наполнения желудков определенным пищевым объектом или их группой. Замечательно, что по крайней мере летом в северном Каспии пастбища отдельных рыб почти не совпадают между собой, образуя своего рода мозаичный рисунок; так, например, пастбища леща лежат в западной части, а воблы — в восточной части северного Каспия. Между ними на севере лежат пастбища бычка (*Gobius fluviatilis pallasii*) и пуголовки (*Bentophilus macrocephalus*); отдельно расположены пастбища других бычков, осетра, севрюги. Пастбища таких рыб, как судак, который на 89% питается рыбой, перекрывают пастбища отдельных рыб, служащих ему пищей.

**Районы преимущественного питания.** Это те районы пастбищ, в пределах которых в питании данной рыбы имеет основное и преобладающее значение какой-либо один пищевой организм.

Таблица 30

Общий характер питания рыб в северном Каспии  
(в процентах)

Породы рыб	Группы по питанию	Состав пищи				Основные пищевые группы
		черви и хирономиды	моллюски	ракообразные	рыбы	
Стерлядь . . . . .	Черве- и мотылееды	96	—	—	1	Chironomidae
<i>Bubug caucasicus</i> . . . . .		88	—	6	6	
<i>Knipovitschia * longicaudata</i>	Черве-рако-рыбоеды	44	—	22	34	Chironomidae и Gammaridae
<i>Benthophilus stellatus</i> . . . . .	Моллюско-еды	—	100	—	—	Adacna, Didacna, Monodacna
<i>Benthophilus macrocephalus</i> . . . . .		1	80	18	2	Gastropoda, Monodacna, Dreissena, Monodacna
Вобла . . . . .		1	82	7	1	Gastropoda, Monodacna, Dreissena, Monodacna
<i>Gobius melanostomus</i> , <i>G. affinis</i> . . . . .	Моллюско-рако-еды	8	54	34	0.4	Gammaridae, Cardium, Dreissena, Monodacna
<i>Gobius kessleri</i> . . . . .		—	52	22	23	Gammaridae, Cardium, Gobiidae
<i>Hircanogobius bergi</i> . . . . .		Ракоеды	9	—	91	—
<i>Gobius fluviatilis pallasii</i>	Моллюско-рако-еды	5	14	71	8	Gammaridae, Corophiidae
<i>Gobius caspius</i> . . . . .		—	18	69	8	Gammaridae, Mysisidae
Лещ . . . . .		9	15	54	0.2	Cumacea, Corophiidae, Adacna
Сазан . . . . .		16.5	18	36	1	Dreissena, Gammaridae, Mysisidae, Corophiidae
Севрюга . . . . .	Рако-рыбоеды	1	0.5	46	45	Мизиды, килька
<i>Caspialosa saposhnikovi</i> . . . . .		1	1	39	56	
Осетр . . . . .		6	2	20	68	
<i>Caspialosa sphaerocephala</i>		—	—	10	82	
Судак . . . . .		—	—	10	89	
<i>Caspialosa brashnikovi</i> . . . . .	Рыбоеды	—	—	4	96	Килька
Белуга . . . . .		—	1	1	98	
3 вида <i>Clupeonella</i> . . . . .	Планкто-еды	—	—	—	—	
Волжская сельдь . . . . .		—	—	—	—	
Каспийская . . . . .		—	—	—	—	
Пузанок . . . . .		—	—	—	—	

Роль органов чувств при добывании пищи у рыб

При отыскании и схватывании добычи рыбы руководятся целым рядом органов чувств, а именно — органами зрения, системой боковой линии, обонянием, осязанием и вкусом.

Однако далеко не все рыбы используют эти органы в одинаковой степени. Так, морской ерш, *Scorpaena*, по работе А. П. Андрияшева, является хищником, который подстерегает свою добычу, состоящую из сравнительно крупных и подвижных рыб и ракообразных. Своими большими глазами он видит добычу, а системой боковой линии чувствует ее приближение; когда же добыча подойдет на определенное расстояние, он бросается на нее и заглатывает. Даже ослепленный ерш бросается на плывущую рыбу или на палочку, производящую колебательные движения с расстояния 5—10 см; но самые движения палочки или рыбы он начинает чувствовать гораздо раньше, с расстояния в 30—35 см. Руководящее впечатление при этом он получает только от системы органов боковой линии. Установлено, что у скорпены органы вкуса, обоняния и осязания при добывании пищи не играют существенной роли; скорпена не хватает даже лежащую рядом свежую, но неподвижную убитую рыбу.

Совершенно иначе ведет себя морской налим (*Gaidropsarus*). Он не подстерегает, а активно отыскивает свою добычу, состоящую главным образом из мелких крабов, креветок и других ракообразных. Глаза у него небольшие и при добывании пищи, как показывают опыты с ослеплением, существенной роли не играют. К колебаниям воды он очень чувствителен, но, ощутив их, не остается на месте, насторожившись, как ерш, а отправляется искать источник раздражения. Органы обоняния с трубчатыми передними ноздрями играют при этом большую роль. Слепой налим чувствует обонянием осторожно подносимую, без колебательных движений, пищу с расстояния до 25—30 см; он хватается свою добычу обычно после прикосновения к ней усиками, на которых имеются наружные органы вкуса. С помощью усиков налим хорошо отличает, например, кислую пищу, которую не заглатывает, сладкую (мясо, бывшее в сахарном сиропе), которую поедает охотно, и соленую, которую не любит; горького вкуса усики не отличают. Органы осязания (все тело и особенно нитевидно оканчивающиеся брюшные плавники) тоже помогают налиму отыскивать пищу, но впечатления органов осязания налим всегда проверяет органами вкуса — усиками.

Несомненно, что активный охотник — налим — пользуется при отыскании добычи гораздо большим комплексом органов чувств, чем ерш, который неподвижно подстерегает свою добычу.

## ВИ. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПИЩЕВЫХ ОРГАНИЗМОВ

В настоящее время по этому вопросу нет хороших сводочных материалов. Между тем он крайне важен для более глубокого изучения круговорота веществ в водных бассейнах и для перевода запаса пищевых веществ, которые могут использовать рыбы, на количество рыб, которых может прокормить или фактически прокармливает данный бассейн. Как мы указывали уже, эти две цифры далеко не всегда совпадают; в естественных бассейнах очень часто пищевые вещества, доступные вообще для рыб, откладываются в виде органических отложений на дне бассейна, и вполне во власти человека соответствующим подбором рыбного населения устроить так, чтобы вместо хотя бы части донных отложений получались рыбные продукты.

Из работы Бёрджа и Джеди «Планктон, его количество и химический состав» (1923) мы можем извлечь следующие данные (табл. 31).

Из табл. 31 видно, что белком наиболее богаты водные животные вообще, а из водных растений только синезеленые. В среднем у тех и других белок составляет около 50% сырого веса; из животных особенно выделяются пиявки с количеством белка в 69%.

Жиры все животные гораздо богаче, чем растения; только диатомеи имеют жира до 13%, у всех остальных растений его содержание ниже 4.5%,

Таблица 31

Химический анализ ряда водных организмов в процентах сырого веса

Названия организмов	Азот	Сырой белок (N-6,25)	Жиры (эфирная вытяжка)	Пентозаны	Углеводы	Безазотистые экстрактивные вещества	Зола	SiO <sub>2</sub>
<b>Водоросли</b>								
Microcystis } сине- . . . . .	8.60	53.75	4.55	—	2.11	32.05	7.54	0.38
Anabaena } зеленые . . . . .	8.27	51.69	1.11	4.81	0.63	39.40	7.17	0.95
Diatomeae . . . . .	3.66	22.87	13.60	2.87	1.43	22.60	39.50	30.78
Spirogyra . . . . .	3.47	21.68	2.75	10.70	0.64	65.88	9.05	0.24
Cladophora . . . . .	2.77	17.31	2.54	8.32	18.47	35.14	26.54	7.10
<b>Высшие растения</b>								
Potamogeton . . . . .	1.80	11.25	1.83	8.46	13.55	46.64	26.73	1.39
<b>Животные</b>								
Cyclops . . . . .	9.57	59.81	19.80	—	10.07	4.58	5.74	—
Daphnia pulex . . . . .	7.45	46.56	3.90	1.32	9.02	14.67	25.85	0.73
Oligochaeta . . . . .	7.46	48.50	—	—	—	—	4.25	—
Hirudinea . . . . .	11.13	69.56	10.67	0.06	0.33	13.56	5.88	0.74
Trichoptera . . . . .	7.93	49.56	12.47	0.16	9.11	23.75	15.11	0.59
Chironomus tentans . . . . .	7.36	46.00	8.00	—	5.76	35.10	5.14	0.32
Gyrinidae . . . . .	5.74	35.88	37.65	—	14.47	10.30	1.70	0.00
Hemiptera . . . . .	9.94	62.12	8.78	—	11.78	10.93	6.30	0.61
<b>Планктон озера Мендота (среднее)</b>								
Мендота (среднее)	7.11	44.49	7.53	4.57	5.32	—	—	—

а у животных, кроме дафний, оно выше 8% и доходит до 37% у жуков-вертячек (Gyrinidae).

Максимальное количество углеводов и зола приходится, наоборот, на растения, у Cladophora углеводов 18%, а у диатомей зола 39%; из животных по содержанию зола к диатомеям приближаются только дафнии — 25%.

Средний анализ планктона озера Мендота по количеству белка (44%) приближается к животным, а по количеству жира (7%) — как к ряду животных (Chironomus, Hemiptera), так и к диатомеям.

Нами приведена табл. 32 сравнительного химического анализа ряда морских организмов и наземных продуктов в процентах сухого вещества, а не сырого веса, как дано на предыдущей таблице.

Вывод, сделанный из табл. 31 о богатстве водных животных белком, подтверждается и здесь. Что же касается морского планктона Северного моря, то в противоположность пресноводному планктону из эвтрофного озера Мендота он содержит белка только около 20% и в этом отношении, а также по количеству жира, выдерживает сравнение только с лупинами и травами на выгонах для скота. Эту бедность белком морского планктона в противоположность пресноводному планктону эвтрофных озер, мне кажется, можно объяснить малым количеством синезеленых водорослей, богатых белком, в море и большим их количеством в эвтрофных озерах.

Перидиней по количеству белка приближаются к хорошему селу, а по углеводам — к соломе.

Наибольшее количество зола (60%) приходится в данной таблице на планктон, вероятно, в силу обилия морского планктона диатомеями.

Таблица 32

	Азот	Белки	Жиры	Углеводы	Зола	Кремний
Перидиней . . . . .		13.00	1.30	41.50	5.20	
Милии . . . . .		54.86	7.07	26.00	12.00	
Устрицы . . . . .		46.80	9.50	28.10	16.00	
Веслоногие рачки . . . . .		59.00	7.00	20.00	9.30	
Омар . . . . .		79.80	10.13	0.16	9.41	
Сельдь . . . . .		56.42	35.85		7.02	
Осенний морской планктон		21.80	3.20	68.90	15.70	
Планктон Северного моря:						
в апреле . . . . .	3.28	20.50	3.21		15.71	9.59
в июне . . . . .	1.80	11.25	2.21		60.08	47.16
в октябре . . . . .	3.19	19.94	3.08		36.14	26.40
Выгон для скота . . . . .		20.60	4.50	64.60	10.10	
Лупины . . . . .		20.60	2.60	72.00	4.60	
Среднее сено . . . . .		9.70	1.70	39.10	5.80	
Хорошее сено . . . . .		13.60	3.20	26.80	8.20	
Солома . . . . .		3.50	1.50	51.30	4.70	

Если планктон по своему химическому составу выдерживает сравнение с рядом растительных сельскохозяйственных продуктов, то главный и последний в цепи производительности водных бассейнов пищевой продукт их — рыбы — тоже оказывается вполне сравнимым с продуктами животноводства (табл. 33).

Таблица 33

Сравнительный химический анализ мяса рыб и рогатого скота

	Белки	Жиры	Зола	Вода
Осетр (мясо) . . . . .	16	11	1	72
Белорыбца . . . . .	20	21	2	57
Вобла (мясо) . . . . .	19	2	1	78
Сазан . . . . .	17	4.5	1.5	77
Судак . . . . .	18	0.5	1.5	80
Сельдь . . . . .	19	16	1	64
Минога (цельн.) . . . . .	14	26	2	58
Корова жирная . . . . .	18	25	1	56
" полужирная . . . . .	19	8	1	72
Баран полужирный . . . . .	18	6	1	75

Ясно, что по количеству белка мясо рыб не уступает мясу рогатого скота; жирами оно вообще беднее, однако некоторые виды, как осетр и сельди, содержат жира более, чем полужирное мясо коров; к жирному мясу коров приближается белорыбца и превосходит его минога (26 против 25%).

### VIII. ПИЩЕВЫЕ РЯДЫ И ИХ ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Каждый пищевой ряд, иначе цепь, мы начинаем или с первопищи, с продуцентов, которыми являются водоросли и другие водные растения и растительный планктон, или же с детрита — в основной массе продукта разложения тоже растительных веществ. Следующим членом цепи является первый консумент, первое животное, которое питается этой первопищей; за первым консументом может идти второй, который питается первым, затем бывает третий, который питается вторым, и т. д. Самая длинная цепь,

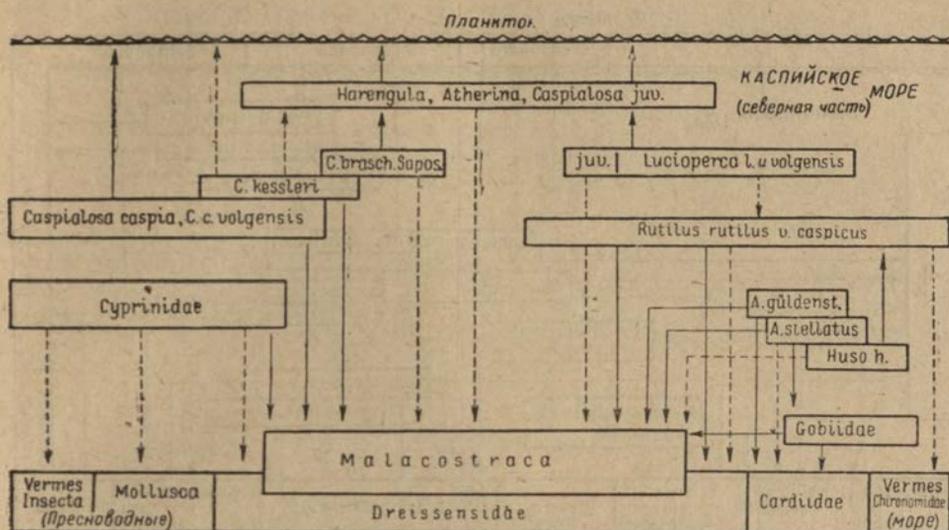


Рис. 172. Схема круговорота пищи в северной части Каспия. (По Н. Л. Чугунову).

известная нам, состоит всего из шести членов: водоросли — рачки — кильки — мерланги — треска — человек; есть очень короткие: водоросли (*Laminaria* и др.) — человек или: водоросли — сирены. Вот несколько пищевых рядов (цепей) различной длины:

1. Диатомовые и перидиниевые водоросли — веслоногие рачки — молодые сельди — скумбрия — человек.
2. Диатомовые и перидиниевые водоросли — веслоногие рачки — сельди — акула *Acanthias vulgaris*.
3. Диатомовые и перидиниевые водоросли — веслоногие рачки — кильки — мерланг (*Gadus merlangus*) — треска — человек.
4. Диатомовые и перидиниевые водоросли — моллюски *Cardium* — камбала — человек.
5. Диатомовые и перидиниевые водоросли — устрицы — человек.
6. Растительный планктон — рачки-мизиды — тюлень.
7. Планктон — двустворчатые моллюски — хищные одностворчатые моллюски — камбала — человек.
8. Планктон — усоногие рачки (баланусы) — хищные одностворчатые моллюски — морские птицы.
9. Планктон — губки, мшанки, оболочники — голожаберные моллюски.
10. Планктон — пингвины, кайры (*Uria*), киты, тюлени.
11. Планктон — мидии и другие двустворчатые — морские звезды, морские птицы.
12. Прикрепленные водоросли — морские ежи — человек.
13. Прикрепленные водоросли — рыбы — человек.
14. Прикрепленные водоросли — голожаберные моллюски.
15. Прикрепленные водоросли — сирены, человек.
16. Детрит — мелкие ракообразные, амфиподы — крупные ракообразные — рыбы — человек.
17. Детрит — мелкие ракообразные, амфиподы — актинии — голожаберные моллюски.
18. Детрит — черви (*Arenicola* и др.) — рыбы — водные млекопитающие, человек.
19. Детрит — двустворчатые моллюски *Sphaerium scaldianum* (река Печора) — сиви — человек.
20. Детрит — личинки миног.

Здесь приведены схемы круговорота пищи в северной части Каспийского моря, по Чугунову (рис. 172), и в Баренцовом море (рис. 173); последняя составлена по нашей просьбе В. И. Зацепиным, по данным Идельсона и других.

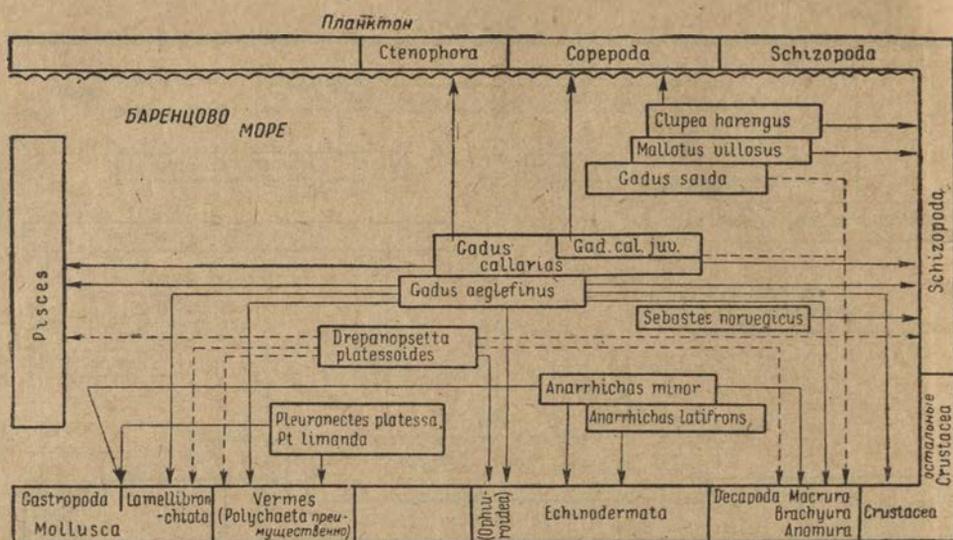


Рис. 173. Схема круговорота пищи в Баренцовом море.

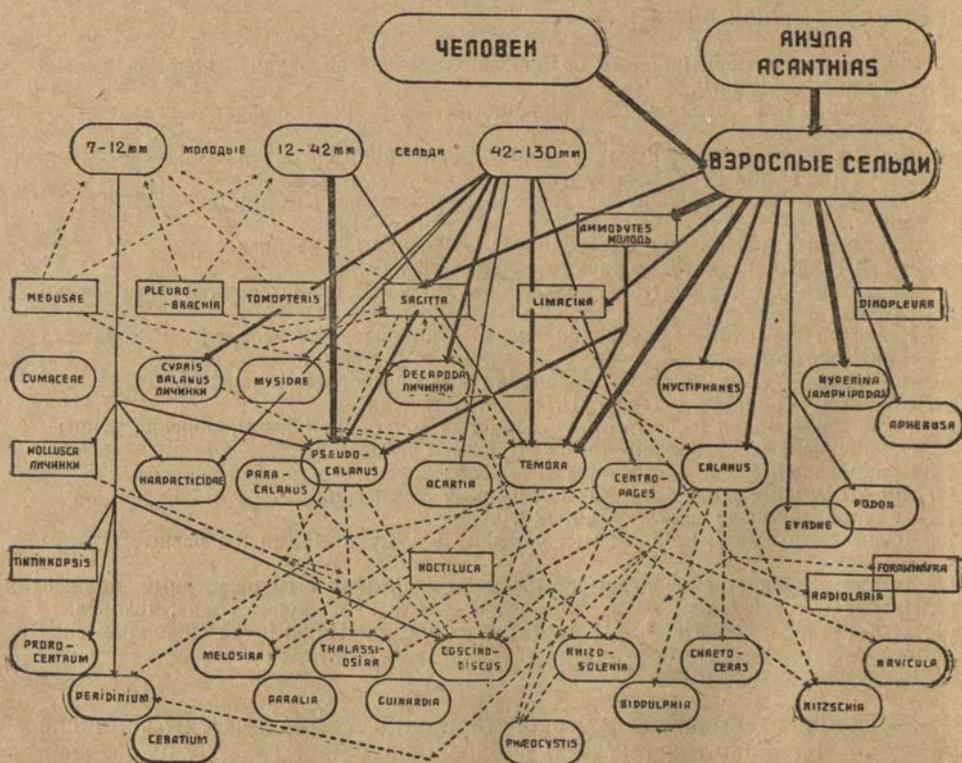


Рис. 174. Схема питания сельди. (По Гарди).

Планктон, как таковой, т. е. и животный и растительный вместе, конечно, не является одним простым звеном цепи. Это наглядно видно из таблицы Гарди (рис. 174) по питанию сельди. В схеме пищевая цепь этой таблицы проста: водоросли — рачки — сельдь — человек или акула. Но таблица раскрывает всю сложность борьбы за пищу, большое количество членов, принимающих в ней участие (более 40 видов) и необычайную сложность их взаимоотношений. Количественные отношения на ней однако только намечены; чем толще линия, соединяющая поедателя с его жертвой, тем чаще жертва служит пищей поедателю.

В предложенной Петерсеном схеме круговорота пищи у берегов Дании (рис. 175) имеются уже и количественные отношения. Исходной пищей там является детрит зостеры; общее его количество оценивается в 24 млн. т.

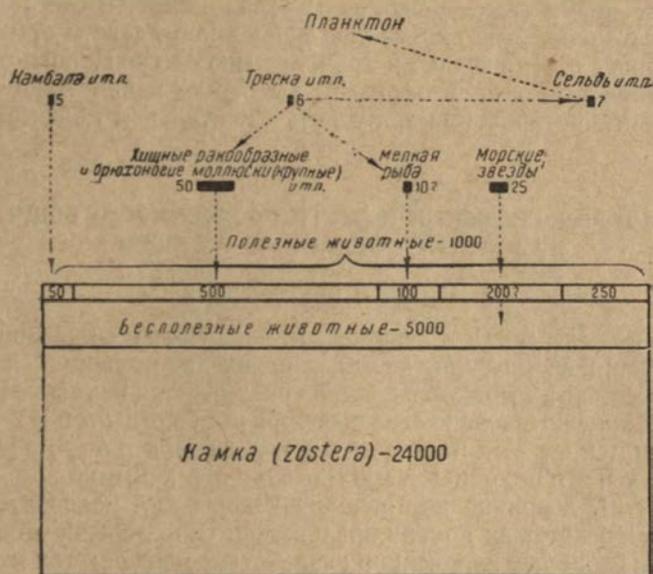


Рис. 175. Круговорот пищи в море у берегов Дании. (По Петерсену).  
Цифры обозначают тысячи тонн.

Им питаются «полезные» и «беспользные», по терминологии Петерсена, животные; «полезные» — это виды, входящие в пищевые цепи, кончающиеся рыбами; «беспользные» — не входящие в такие цепи. К беспользным относятся, например, двустворчатый большой моллюск *Cyprina islandica*, ежи *Echinocardium* и *Brissopsis*, которые в взрослом состоянии не встречаются в желудках рыб.

Масса беспользных организмов составляет 5 млн. т, масса полезных организмов — только 1 млн. т. Из этого миллиона 50 тыс. т поедают камбалы, общий вес которых составляет 5 тыс. т; 500 тыс. т идет на пищу 50 тыс. т хищных ракообразных, которых поедает 6 тыс. т трески и т. д. Одним словом, по таблице видно, что количество производимого органического вещества (по Петерсену) при переходе от одного звена пищевой цепи к другому уменьшается в 10 раз; остальное идет на процессы жизни поедателя. В главе XI мы познакомимся и с другими коэффициентами. Во всяком случае этот коэффициент всегда существует, какова бы ни была его абсолютная величина.

Если отвлечься от качества рыбы, ее рыночной стоимости и пр. и считать своей задачей только получение из данного водоема возможно большего количества рыбы, то, конечно, в таком случае мы должны наиболее ценить

и разводить таких рыб, которые венчают собой именно короткие цепи, а не длинные. Основной запас первопищи — растений данного водоема — зависит (в схеме) от наличия солей и света, т. е. для короткого (геологически) отрезка времени является величиной более или менее постоянной. Если мы имеем 1 000 т первопищи (растений), то при двучленной пищевой цепи растения — рыбы мы получаем 100 т рыбы ( $1\ 000 : 10$ ), при трехчленной цепи — 10 т ( $1\ 000 : 10 : 10$ ), а при четырехчленной — только 1 т ( $1\ 000 : 10 : 10 : 10$ ).

Пища водных животных не остается постоянной и неизменной в течение целого года; в разные сезоны она бывает различной. Здесь мы приведем только один пример с *Calanus finmarchicus*, веслоногим рачком, который является основной пищей сельди у берегов Англии. В течение круглого года *C. finmarchicus* питается в основе диатомовыми и ракообразными, но в холодное время года, в период ноябрь — март, в состав его пищи в значительном количестве входят еще радиолярии, совсем отсутствующие летом. Наоборот, в теплое время года, в июне — июле, радиолярии, так сказать, заменяются кокколитофорами, а в период июль — сентябрь перидинезми; в сентябре прибавляется еще в значительном количестве *Silico-flagellata*.

## IX. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ДРУГИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ, СВЯЗАННЫЕ С ПИЩЕЙ

### 1. Пища и цикломорфоз

От питания водных, как и воздушных, животных в сильнейшей степени зависит их рост; поскольку питание не происходит круглый год с одинаковой интенсивностью, колебания в питании сказываются не только на темпе роста, что хорошо изучено в отношении рыб, но и на циклическом изменении наружного облика (цикломорфоз) и на смене двуполого и однополого размножения (циклическости), довольно детально изученных для коловраток, низших ракообразных и некоторых других организмов. Суть явлений цикломорфоза и циклическости была уже изложена в главе о температуре; там же было указано, что в наших условиях высокая температура и хорошее питание почти постоянно совпадают, равно как и низкая температура и плохое питание. Влияние количества пищи на двуполое и однополое размножение дафний в связи с их периодами устойчивости и неустойчивости изложены в главе I. Здесь мы приведем только наблюдения над *Brachionus pala*, которые касаются того случая, когда количество пищи изменяется не параллельно изменению температуры. Коловратка *Brachionus pala* проходит в своем цикломорфозе ряд следующих форм (рис. 134): *Br. pala* с короткими передними рожками и без задних; затем *Br. amphicerus*, похожая на *Br. pala*, но с более или менее длинными задними рожками; далее *Br. dorcas* — с длинными передними, но без задних рожек, и наконец *Br. spinosus*, подобной *Br. dorcas*, но с задними рожками. *Br. pala*, исследованная Саксом в Германии, является двуциклической, с наличием двух периодов полового размножения: первого в мае — июне, а второго — в сентябре — октябре. Цикломорфоз протекает у *Br. pala* следующим образом. Зимой процветают типичные *Br. pala*, весной, с начала апреля, число особей увеличивается и, наряду с *Br. pala*, все более появляется *Br. amphicerus*; в конце мая *Br. pala* совершенно исчезает, и остается одна *Br. amphicerus*; с начала июня наблюдаются обе формы, но в небольшом количестве, а господствует *Br. dorcas* и *Br. spinosus*. В июне первый цикл заканчивается, и далее вплоть до начала сентября встречаются только *Br. pala* и притом в небольшом количестве. С сентября начинается новый

максимум и, наряду с *Br. pala*, появляется *Br. amphiceros*, а господствовавшие в июне *Br. dorcas* и *Br. spinosus* встречаются уже изредка. То явление,

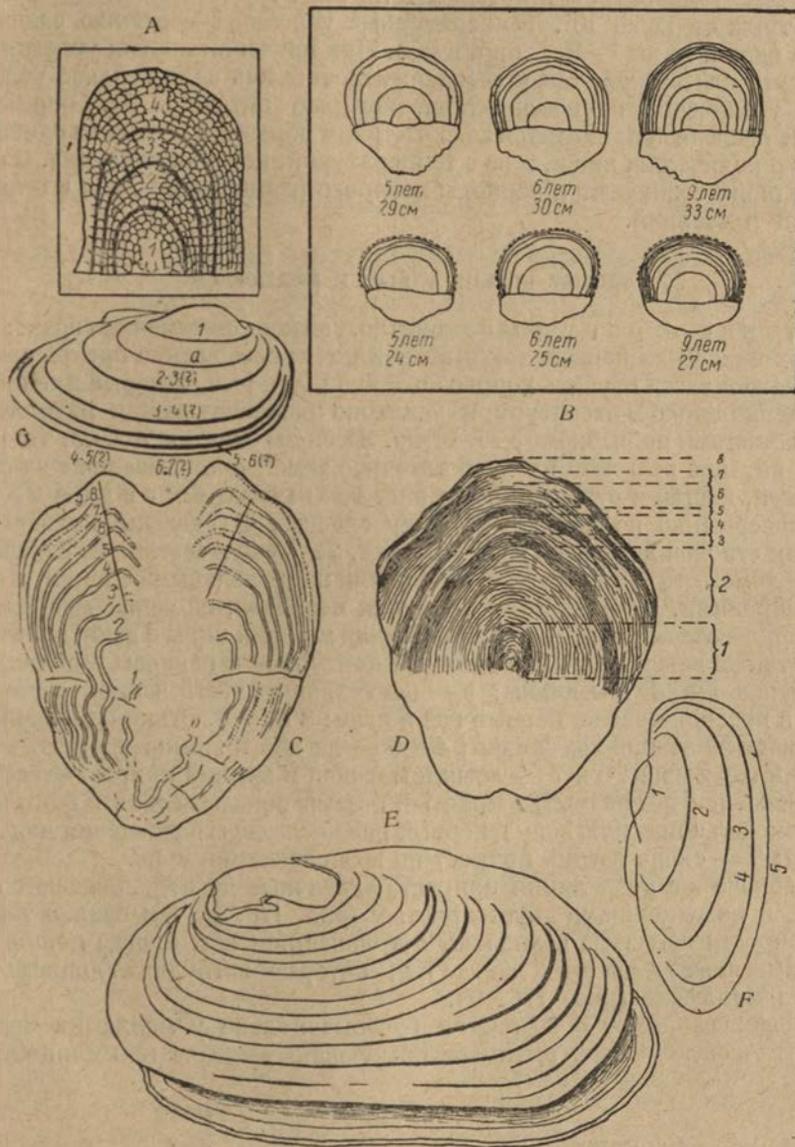


Рис. 176. Годовые кольца у рыб и моллюсков.

A — чешуя угря в возрасте 4 лет; B — верхний ряд: чешуи, возраст и длина тела у норвежской весенней сельди; нижний ряд — то же у шотландской сельди, размножающейся осенью; C — поперечный шлиф первого грудного луча азовой сельди северюги 10-летнего возраста (десятое кольцо — край шлифа); D — чешуя лосося (1 — центр чешуи, развившейся в пресной воде, 2 и 3 — летний и зимний прирост в море на втором году жизни, 4 и 5 — то же самое на третьем году жизни, 6 и 7 — то же на четвертом году жизни, размытые края седьмого слоя указывают на процесс икреметания в пресной воде, 8 — прирост чешуи летом в море на пятом году жизни); E — створка *Margaritana margaritifera* в возрасте не менее 18 лет; F — *Unio pictorum*, хорошо различимые годовичные дуги; G — *Unio tumidus*, между годовичными дугами гладкая дуга (a).

что весь год встречается *Br. pala*, мы можем объяснить вылуплением их из стойких яиц, дающих всегда *Br. pala*, какой бы родительской формой они ни были отложены; появление *Br. dorcas* и *Br. spinosus* мы можем связать

с высокой температурой (около 24°) и соответствующими условиями пловучести. Но снабженная выростами *Bg. amphiceros* встречается как весной, при подъеме температуры в интервале 13—19°, так и осенью, при падении температуры от 12 до 10°. Температурные условия совершенно различны, а форма одна и та же — *Bg. amphiceros*. При изучении других условий оказалось, что как весной, так и осенью имелось лишь одно сходное условие, именно увеличение наннопланктона, которым питается *Bg. amphiceros*; развитие последней приходится связать таким образом с наличием одинаково большого количества пищи, а не с температурой, которая различна. С количеством пищи совпадают и периоды полового размножения, оба его цикла: весенний и осенний.

## 2. Годовые кольца у рыб и моллюсков

Питание и рост рыб, конечно, связаны с временами года: зимой у многих видов как первое, так и второй почти совершенно прекращаются. Мы не можем здесь изучать вопроса о темпе роста рыб, который имеет большую специальную литературу и усиленно разрабатывается ихтиологами и специалистами по рыбному хозяйству. Здесь мы отметим только, что повышенное питание рыб летом и недостаточное зимой «записывается» на строении чешуи, костей и отолитов рыб в виде так называемых годовых колец, совершенно по наружному виду сходных с годовыми кольцами на распилах стволов деревьев (рис. 176, А, В, С). Чешуя состоит из склеритов, которые зимой откладываются более узкими параллельными слоями, а летом более широкими. Кроме зимних и летних периодов, на чешуе многих рыб, например лососевых, входящих из моря для метания икры в реки, запечатлеваются также неясными, разъеденными контурами и периоды икротетания. На рисунке 176, D мы видим: 1 — центральную часть чешуи, образовавшуюся в пресной воде за первый год жизни; 2 и 3 — летний и зимний прирост в море за второй год жизни; 4 и 5 — летний и зимний прирост в море за третий год жизни; 6 и 7 — летний морской и зимний прирост четвертого года жизни, причем размытые края 7-й полосы показывают, что в это время лосось входил в пресную воду в первый раз после своего рождения для икротетания; 8 — снова летний прирост по возвращении в море.

Подобного же рода линии прироста, годовичные дуги, наблюдаются, например, и на раковинах двустворчатых (рис. 176, E, F); однако там эти дуги прироста не всегда совпадают с количеством лет; иногда появляются так называемые гладкие дуги, которые затрудняют определение возраста моллюска (рис. 176, G).

Хорошо совпадают с возрастом годовые кольца у моллюска *Cardium edule*. В Азовском море он имеет следующие размеры (в миллиметрах):

	Весной	Осенью
Сеголетки . . . . .	—	3—9
Годовики . . . . .	2—9	9—16
Двухгодовики . . . . .	10—15	15—20
Трехгодовики . . . . .	16—20	18—22
Четырехгодовики . . . . .	18—22	22
Пятигодовики . . . . .	21—24	—

## ГЛАВА ОДИННАДЦАТАЯ

### ОБЩЕЕ УЧЕНИЕ О ПРОИЗВОДИТЕЛЬНОСТИ ВОДОЕМОВ

#### 1. ПОВТОРНЫЙ ОБЗОР ОСНОВНЫХ ИСТОРИЧЕСКИХ, ФИЗИЧЕСКИХ, ХИМИЧЕСКИХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА КОЛИЧЕСТВО НАСЕЛЕНИЯ В ВОДОЕМАХ

Из всего предыдущего ясно, что нет ни одного из всех действующих в водной среде факторов, который в той или иной мере, в ту или иную сторону не влиял бы на количество населения в водоемах.

Каждый вид животных и растений относится, повидимому, к каждому из факторов окружающей среды весьма специфично.

Экологические спектры отдельных видов весьма разнообразны, как можно видеть на примерах отношения *Cyclotella*, *Ceratium* и *Holopedium* к N, P и K гумусу среды (рис. 177). Изучение экологических спектров отдельных видов еще только начинается, и на сколько и на какие группы распадается в этом отношении водный мир, совершенно неизвестно. Между тем это изучение должно, конечно, лечь в основу детального понимания причин, влияющих на количество населения; пока же мы можем говорить только о самых общих условиях, дающих абрис общей картины, еще сравнительно мало позволяющей нам сознательно и уверенно переделывать жизнь бассейнов, чего в отдельных случаях настоятельно требует хозяйственная жизнь страны.

Немалую роль в развитии как состава, так и количества водного населения играют историческое прошлое, топографические границы и само строение водоема.

Нельзя сомневаться в том, что историческое прошлое и топографические границы обуславливают распространение водных организмов. Топографические границы, прошлые или современные, могут совершенно уничтожать возможность перехода организмов из одного бассейна в другой, особенно для таких форм, которые не могут быть занесены через воздух. От протекшего времени зависит, конечно, будет ли заселен и на сколько всякий вновь образовавшийся бассейн. В главе о химическом составе пищевых организмов было уже указано на одну трудность, с которой приходится сталкиваться при переводе наличной промежуточной пищи (беспозвоночных животных и др.) на количество рыбы, которое может прокормить, а не фактически прокармливает данный бассейн. Эта трудность заключается в том, что нередко в естественных бассейнах большие количества промежуточной пищи, которые могли бы быть использованы рыбой, фактически ею не используются, а отлагаются на дне бассейна. Мы указывали там, что во власти человека устроить так, чтобы все или часть этих отложений были использованы теми или иными рыбами, и таким образом была повышена общая рыбная производительность бассейна.

Ботаники склонны думать, и к ним приходится присоединиться и гидробиологам, что большое значение в фауне водоема имеет то, какие формы

первыми заселят вновь образовавшийся бассейн, а от первых поселенцев будет зависеть в значительной степени отбор и всех последующих. Естественные биотопы и биоценозы в силу всего вышеуказанного постоянно испытывают внедрение новых форм и дают большой простор человеку для искусственного изменения качественного и количественного состава населения.

Историческое прошлое и топографические границы влияют на качественный состав населения и таким образом на общую производительность

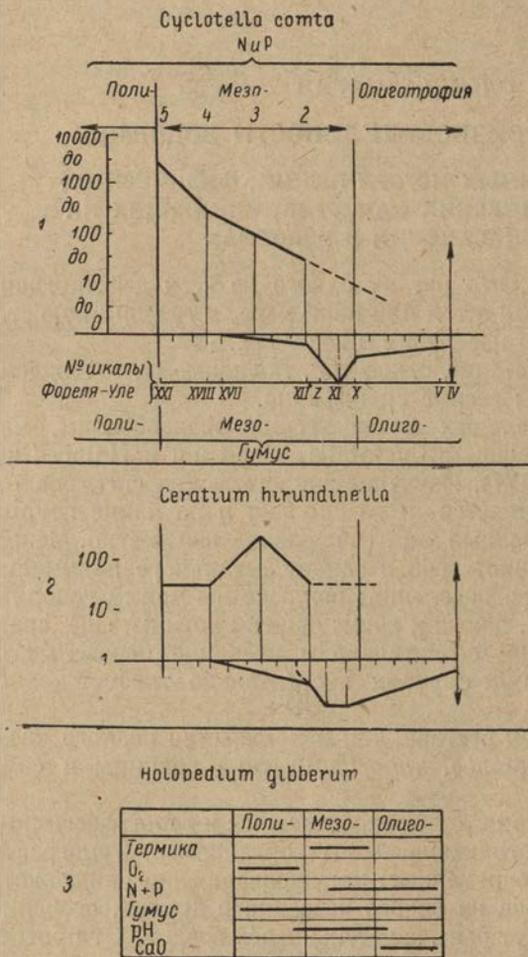


Рис. 177. Экологические спектры.

фогенного слоя. Кислород трофогенного слоя мелкого озера исчерпывается в процессах окисления, разрушающего органическое вещество почти нацело. В трофолитическом слое глубокого озера кислорода и после окисления остается еще очень много. В его иле, как мы уже указывали в главе IV, живут хирономусы группы *Tanytarsus*, особенно *Lauterbornia coracina*. Над илом плавают мизиды, из рыб процветают сиги. В мелком озере процветают хирономусы — *Chironomus liebels* и *Ch. plumosus*. Мизиды и сиги в нем жить не могут, хотя поверхность обоих озер и толщина трофогенного слоя в них совершенно одинаковые.

Громадную роль играет водосборная площадь не только в пресноводных бассейнах, но и в океане. Совершенно разная вода стекает с удобренной

бассейна. Легко подобрать два бассейна, одинаково богатых планктоном, из которых в один, в силу вышеуказанных факторов, попали питающиеся планктоном сиги, а в другой — нет. Во втором основная пищевая линия будет кончаться ракообразными, в первом — рыбами. Органическая производительность, а также и общий круговорот веществ будут в них разные. При наличии рыб процессы минерализации пойдут быстрее, при отсутствии — большие количества ракообразных будут отлагаться на дне и из года в год увеличивать органическое вещество донных отложений.

Равным образом можно подобрать два озера с совершенно одинаковыми площадями, с одинаково устроенными берегами, но разной глубины. Освещенный слой воды, дающий первопищу, трофогенный, будет в них почти одинаков, но лежащий ниже слой воды, который заключает в себе отмирающий и отмерший планктон, слой, разрушающий пищу, трофолитический в мелком озере будет очень мал, в глубоком — будет в несколько раз превышать объем тро-

пашни, с болотистой местности, с пустыни, с заселенных районов и т. д., а разная вода обуславливает и разное по количеству и качеству водное население. Примеры влияния рек на океаническое население уже были приведены выше — бедность населения Великого океана при подходе к западным берегам Южной Америки и др.

Что касается зонального деления водоемов по глубинам, то несомненно, что более мелкие зоны в пресной воде от уреза до начала свала, а в море — вся континентальная ступень населены несравненно богаче, чем более глубоко лежащие зоны.

На рис. 95 изображены внизу те площади северной половины Атлантического океана, которые изобилуют морской фауной и специально рыбой; вверху показана площадь глубины того же района от 0 до 100 морских (6-фуговых) саженей; тут ясно видно, что те и другие площади почти целиком совпадают. И действительно, хорошо известно, что все основные рыбные промыслы северной части Атлантического океана и прилегающих морей (наши Канинские банки, Лофотенские в Норвегии, Доггер-банка и другие районы Северного моря, ловы у берегов Исландии, Ньюфаундлендские — у берегов Северной Америки и т. д.) производятся на сравнительном мелководье, не выходя за пределы континентальной ступени.

Огромная площадь глубин Атлантического океана является сравнительно с мелководьем бедно заселенной.

Следующий пример, взятый из экспедиции Челленджера, тоже подтверждает вышеприведенное положение.

Все морские отложения распадаются на две большие группы: пелагические отложения, которые образуются в глубокой воде, далеко от берегов суши, и терригенные отложения, которые образуются как у берегов, так и в глубокой воде, но ближе к материкам.

К первой группе относятся: птероподовый ил, диатомовый, радиоляриевый и красная глина, которые были описаны в главе V.

В терригенные отложения входят: пески, гравий, илы литорали и сублиторали и более глубоко лежащие илы.

Если распределить количество животных, пойманных во время экспедиции Челленджера тралом и драгой на разных грунтах, то получится следующая картина (табл. 34).

Таблица 34

Количество животных в одном лове		
Грунты	Трал	Драга
<b>Красная глина</b>		
Атлантический океан . . . . .	40.0	4.2
Тихий океан . . . . .	20.3	—
Южный океан . . . . .	50.0	13.3
<b>Глобигерриновый ил</b>		
Атлантический океан . . . . .	21.1	5.2
Тихий океан . . . . .	56.5	9.0
Южный океан . . . . .	97.7	5.0
<b>Терригенные отложения</b>		
Атлантический океан . . . . .	108.5	55.3
Тихий океан . . . . .	71.4	59.0
Магелланов пролив . . . . .	100.0	—
Южный океан . . . . .	—	93.0

Отсюда видно, что наиболее богаты жизнью области всех терригенных отложений и глобигериновых илов в Южном океане (в области глобигериновых илов, поскольку дело касается животных, ловимых тралом); наоборот, поражает бедность драгажных ловов в области красных глин и глобигериновых илов.

Громадную роль в увеличении водного населения играет поднятие и вертикальное перемешивание воды, обусловленное столкновением теплых и холодных течений и другими причинами, изложенными нами выше.

Иллюстрацией этого положения могут служить произведенные Л. А. Зенкевичем исследования по вопросу о распределении в Баренцовом море площадей с повышенной донной фауной (биомассой) и о местонахождении полярного фронта. Под полярным фронтом в Атлантическом океане (он имеется и в других океанах) разумеется линия встречи более теплых и соленых

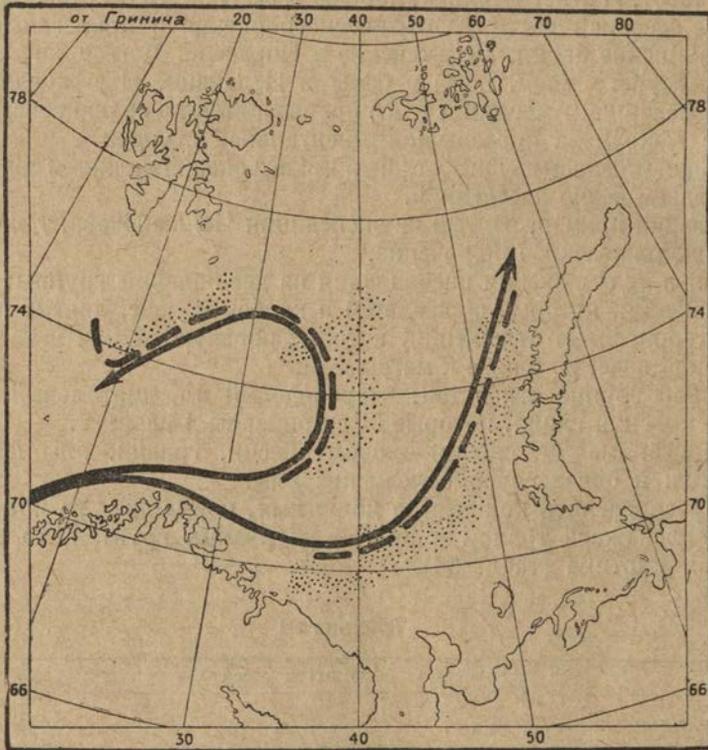


Рис. 178. Распределение донной биомассы в Баренцовом море в области полярного фронта. (По Л. А. Зенкевичу).

атлантических вод ( $c t^{\circ} > 5$  и  $S^{\circ}/_{00}$  около  $35^{\circ}/_{00}$ ) с местными водами, более холодными и менее солеными. При этом атлантические воды охлаждаются и опускаются вниз. Получается мощная вертикальная циркуляция, как всегда, несущая вниз кислород, а вверх органогенные питательные соли. Эти факторы, как мы уже не раз указывали, содействуют развитию жизни. И действительно по рис. 178, составленному Л. А. Зенкевичем, ясно видно, что именно в этих районах, соответствующих полярному фронту, и наблюдается повышенная донная биомасса в Баренцовом море.

По данным о количестве планктона можно проследить далее, что полярный фронт от Медвежьего острова идет к Шпицбергену и Гренландии, далее к берегам Северной Америки и наконец заканчивается у Флориды.

Гарвей в своей работе «Физика и химия моря» следующим образом резюмирует причины, повышающие продуктивность в прибрежных областях:

1. Нитраты и фосфаты, вновь образованные на дне, переносятся в верхние слои вертикальной циркуляцией воды, вызываемой приливными течениями и конвекционными токами, возникшими вследствие охлаждения поверхности моря зимой.

2. Такие области подвержены притоку вод, богатых фосфатами и нитратами, поднимающихся из глубоких слоев океана.

3. Регенерация фосфатов и нитратов происходит быстрее в придонной воде на умеренных глубинах, где вода не столь холодна, чем в глубинах открытого океана.

4. В относительно мелких береговых областях некоторое количество питательных солей приносится реками и потоками.

5. В прибрежных областях сильные сгонные ветры вызывают поднятие глубинных вод.

6. Простейшие, бактерии и «трупоеды», питающиеся мертвыми организмами на дне, и собственно донные животные, питающиеся за их счет, находятся в тех же условиях питания, как и многие другие животные в мелких водах, будь то береговая или изолированная банка, тогда как обитатели глубин океана в этом отношении отличаются от фауны, населяющей умеренные глубины. Повидимому, этим объясняется большая продуктивность неглубоких датских фиордов, дно которых покрыто морской травой (зостерой), а также мелких египетских озер.

Одним из наиболее мощных факторов, регулирующих население вод, является температура; ее роли была посвящена глава VIII. Основным выводом было то, что наибольшее количество жизни дают воды более холодные, бореальные, а не тропические и не арктические. Для тропических вод типично обилие видов, но при этом и в общей сложности они никогда не могут дать такого количества особей и такого большого размера, как дают бореальные воды. В виде дополнительного материала приведем здесь данные по вопросу о возможности предсказания температуры океанических вод в определенных районах.

Все богатство Баренцова моря треской обусловлено продвижением в него теплых атлантических вод. Эти воды представляют собой смесь вод Гольфштрёма с арктическими водами, идущими вдоль восточных берегов Исландии. Температура этих вод и количество приносимого ими к нам тепла не постоянны, а подвержены колебаниям; чем больше этих вод и чем они теплее, тем больше будет трески в Баренцовом море и тем далее она продвинется на восток.

Интересно, что по данным Гелланд-Гансена и Нансена, зная температуру атлантических вод у берегов южной Норвегии по разрезу Согнефиорда (около  $61^{\circ}$  с. ш.), мы можем почти за два года вперед предсказать температуру воды у нас в Баренцовом море.

На рис. 179, 3 кривая I изображает ход средней температуры атлантической воды у Согнефиорда за период 1900—1906 гг.; кривая II — то же у Лофотенских островов. Ход этих кривых совершенно совпадает, и только все подъемы и снижения температуры у Лофотенских островов происходят годом позднее; например максимальный подъем температуры у Согнефиорда в 1902 г. имеет место и у Лофотен, но только в 1903 г.

Отсюда в общем можно сказать, что атлантическая вода проходит путь от Согнефиорда до Лофотен приблизительно в течение года. От Лофотен она идет далее на восток к меридиану Кольского залива (кривые III и IIIa), и там все колебания повторяются снова, но уже годом позднее, чем у Лофотен (высокая температура Баренцова моря в 1904 г.), и значит двумя годами позднее, чем у Согнефиорда.

Зная ход температуры у Согнефиорда, мы можем за год вперед предсказывать ход температуры у Лофотен и за два года вперед ход температуры по

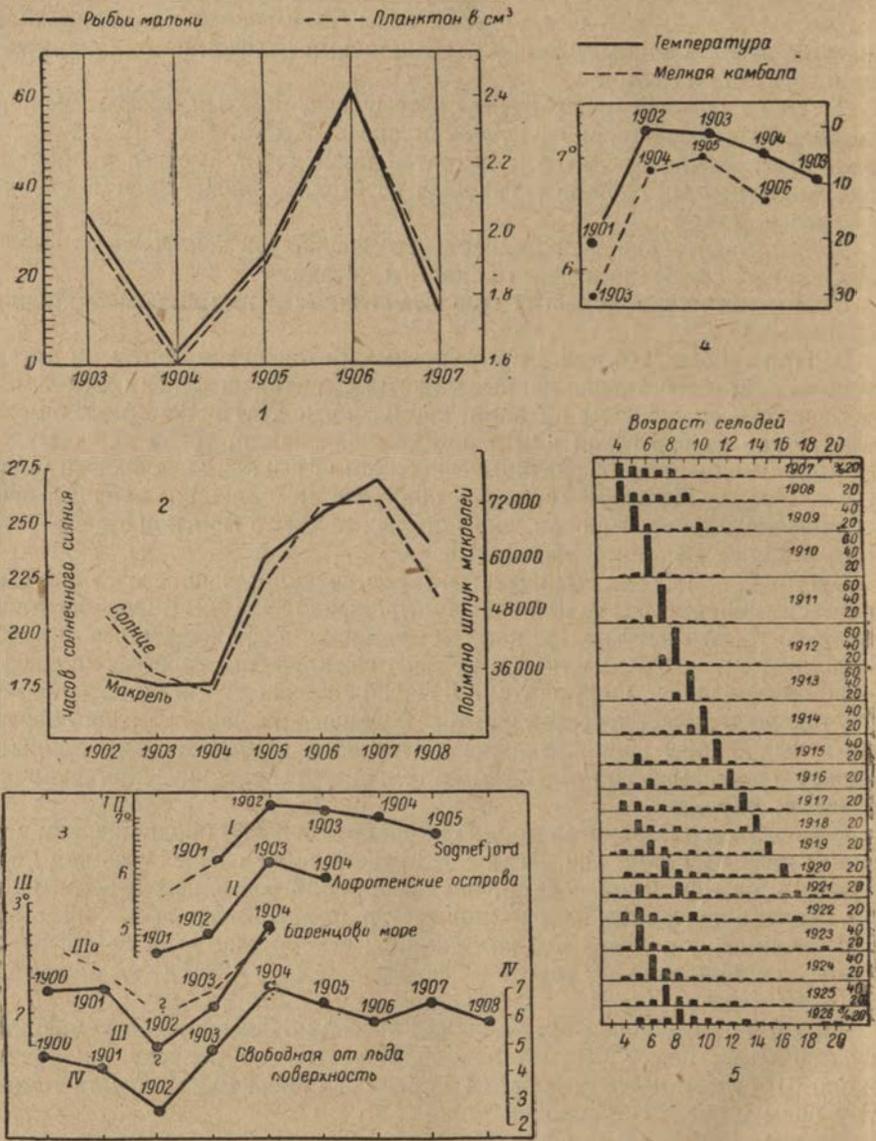


Рис. 179.

7 — количество планктона и мальков камбалы в Южном Каттегате в январе — феврале 1903—1907 гг.; 2 — количество часов солнечного сияния в феврале — марте и количество рыбы, доставленной в Плимут и др., в мае за 1902—1908 гг.; 3 — I, II, III и III a — средняя температура атлантической воды на разрезах у Согнефиорда, Лофотенских островов и в Баренцовом море; IV — свободная от льда поверхность в Баренцовом море (в 10 000 км<sup>2</sup>); 4 — разрез Атлантического океана у Согнефиорда (температура воды и среднее количество мелких камбал, ловимых за 1 час тралирования); 5 — диаграмма, показывающая в процентах возрастной состав сельдей, пойманных в Норвегии с 1907 по 1926 г.; ясно выступает господство за ряд лет сельдей, родившихся в 1904 г.

Кольскому меридиану в Баренцовом море. Приходится очень сожалеть, что норвежские работы у Согнефиорда и у Лофотен, повидимому, совсем прекратились.

Кривая IV показывает свободную от льда поверхность Баренцова моря. Легко видеть, что эта кривая совпадает с ходом кривой температуры Баренцова моря в те же годы без всяких передвижек.

Рис. 179, 4 показывает зависимость между количеством мелких камбал в возрасте 2—3 лет, ловимых за час времени, и ходом температуры два года назад, когда эти камбалы родились. В условиях Северного моря высокая температура сопровождается уменьшением количества «рождений» камбалы. Кривая построена так, что ход кривой температуры снизу вверх показывает увеличение температуры, а такой же ход кривой камбал — их уменьшение.

Одним из основных факторов, обуславливающих то или иное количество населения, является наличие пищи. Чем больше имеется в каком-либо бассейне первопищи, растительного планктона, тем большее количество животных может им питаться. Поэтому вполне объяснимо (рис. 179, 2) совпадение за целый ряд лет кривой часов солнечного сияния в Плимуте и кривой количества пойманных макрелей; чем больше света, тем лучше и роскошнее развиваются водоросли, тем большее количество рачков они могут пропитать и тем большее количество макрелей соберется, чтобы использовать богатую пищу. Однако прямой и обязательной зависимости между количеством растительного планктона и количеством животных не существует. Совершенно несомненно, что в периоды осеннего и весеннего развития планктона нередко очень большие его количества не поедаются животными и, отмирая, частью разлагаются нацело, частью отлагаются на дне бассейна; часто развиваются в большом количестве такие виды, как, например, *Phaeocystis*, который вообще не служит пищей основным представителям планктона. Ломани вычислил, что для Кильской бухты планктонные растения образуют в среднем около 56%, а животные около 44% объема всего планктона. Зимой растений становится меньше, и они образуют едва одну треть всего планктона, летом же водоросли преобладают над животными и занимают около  $\frac{3}{4}$  всего объема. Если принять, что фитопланктон увеличивается каждый день на 30% и что эти 30% животные истребляют без вреда для основной массы растительной жизни, и если допустить, что простейшие берут ежедневно в качестве пищи количество растений, равное половине их объема, а остальные животные — равное одной десятой части, то, зная ежемесячное количество планктона, можно составить таблицу, из которой будет видно, в какие месяцы ее будет нехватать. В качестве примера мы приводим здесь данные по четырем месяцам (табл. 35).

Таблица 35

1905 г.	Общее количество растительного планктона (в мм <sup>3</sup> ) на 1 м <sup>2</sup>	Общее количество животного планктона (в мм <sup>3</sup> ) на 1 м <sup>2</sup>	Сколько остается (+) или сколько нехватает (-) растительной пищи (в мм <sup>3</sup> ) на 1 м <sup>2</sup>
Август . . . . .	1 095	464	+ 290
Ноябрь . . . . .	262	371	+ 45
Февраль . . . . .	31	145	- 8
Май . . . . .	462	495	+ 85

Отсюда видно, что во все решающие месяцы года с точки зрения наличия пищи для животного планктона мы имеем своего рода перепроизводство, кроме зимы, февраля, когда имеем дефицит. В других районах дефицит, повидимому, наступает летом, в период между осенним и весенним максимумом планктона. Так, наблюдения на Ламанше показали, что в опреде-

ленные годы в июне и июле рН падает, реакция воды становится более кислой вследствие большого количества выделяемой животными в процессе дыхания углекислоты, — количества, которое не используется растительными организмами.

Эти суммарные данные показывают, что в определенные месяцы часть растительной планктонной пищи не поедается животными. Однако отсюда, конечно, нельзя делать вывода о том, что вообще все животные в водных бассейнах всегда обеспечены пищей. Приведенные в главе X материалы показывают, что это имеет место далеко не всегда. Вспомним карликовые голодающие формы взрослых рыб в перенаселенных бассейнах, наличие у рыб так называемой «вынужденной пищи», передвижение рыб в поисках за пищей и пр.

Поразительный пример зависимости роста рыбы от пищи приводит Бушкиль в своей статье (1932) о росте рыб в тропиках. Мальки одного помета, вылупившиеся 7 июня 1931 г. в мальковом пруду, попали в большой пруд, где не имели никаких конкурентов; 29 июня, т. е. меньше чем через месяц, они достигли величины 5.5—6.5 см и весили от 2.080 до 3.460 г.<sup>1</sup> Несколько яиц из того же помета были положены в аквариум размером 60 × 28 × 26 см. Там они вылупились в тот же день, как и мальки в пруду, но при измерении 8 июля, т. е. в возрасте больше месяца, длина их оказалась равной только одному сантиметру, а вес всего 0.007 г.

Поскольку мальки камбал, как и других рыб, питаются планктоном, не удивительно (рис. 179, I), что, по данным для Каттегата за период 1903—1907 гг., кривая, выражающая количество мальков, и кривая количества планктона в январе — феврале совпадают. Чем больше пищи, тем меньшее количество мальков погибает. Замечательно, что благоприятные условия для мальков в определенном году дают им возможность развиваться в таком количестве, что затем в течение целого ряда лет в уловах будут преобладать над всеми другими возрастными особями, родившиеся именно в этот благоприятный год.

На рис. 179, 5 приведена диаграмма, показывающая по годам в процентах возрастной состав сельдей, пойманных в Норвегии с 1907 по 1926 г. Совершенно ясно, что четырехлетние особи, родившиеся в 1904 г., господствуют в условиях 1908 г., в 1909 г. господствуют они же, став пятилетками; в 1910 г. — они же, как шестилетки и т. д., и даже в 1920 г. выступает еще господство их уже в качестве шестнадцатилетних особей. Отсюда вывод, что при надлежащем точном и непрерывном наблюдении за количеством мальков и условиями их развития можно за 16 лет вперед предсказать состав косяков ловимой рыбы.

## II. ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО

### 1. Количество органического вещества в морских и пресноводных бассейнах

В водных бассейнах органическое вещество имеется в виде 4 основных состояний: 1) живые организмы, 2) органические остатки, детрит, 3) коллоиды и 4) растворенные органические вещества.

Количественные способы лова живых существ были описаны выше. Что касается химических определений растворенного органического вещества и пр., то они производятся разными способами, из которых основными являются следующие.

<sup>1</sup> Вообще в тропиках карповые рыбы отличаются необыкновенно быстрым ростом, совершенно неизвестным в Европе, и очень ранней половой зрелостью.

1. В пресной воде определяется так называемая окисляемость, т. е. количество миллиграммов кислорода на 1 л воды, нужное для того, чтобы путем прибавления марганцовокалиевой соли ( $KMnO_4$  — хамелеон), которая легко отдает свой кислород, окислить все органические вещества. Поскольку, кроме органического вещества, окисляется и  $N_2O_3$  в  $N_2O_5$ ,  $H_2S$  в  $H_2O + S$  и  $FeO$  в  $Fe_2O_3$ , то там, где последних веществ много, этот способ неприменим. Особые способы приходится применять и при определении окисляемости морской воды; само определение окисляемости производится либо в кислой, либо в щелочной среде.

2. Определяется органический углерод C; количество органического вещества равно количеству углерода, умноженному на 2.1 или 2.2.

3. Определяется органический азот N; количество сырого белка приблизительно в 6.25 раза больше количества органического азота.

4. Определяется альбуминоидный белковый аммиак  $NH_3$ , или, как говорят, альбуминоидный азот и т. д. При изучении озера Мендота было сделано до 12 разных определений азота в связи с нахождением его в 12 разного типа соединениях в воде этого озера.

Количество органического вещества. Петерсен на основании драгажей и опытов с мечением рыб пришел к выводу, что органическое вещество в виде животных и их остатков составляет от 0.00004 до 0.0001 части всей океанической массы, т. е.  $10^{13}$  или  $10^{14}$  т. Если содержание C в органическом веществе моря принять за 5%, то всего органического углерода (углерода животного происхождения) в море будет  $5 \cdot 10^{11}$  или  $5 \cdot 10^{12}$  т. Вычислено, что фитопланктон верхних 100 м дает во всех океанах ежегодно около  $6 \cdot 10^{10}$  т органического углерода.

Таким образом, в общем можно сказать, что на возобновление всей массы животного вещества за счет растительного планктона понадобится около 10 лет ( $5 \cdot 10^{11}$ :  $6 \cdot 10^{10}$ ). Определения, сделанные у берегов Англии в 1921 г., дали следующие результаты (табл. 36).

Таблица 36

Вода у берегов Англии	Количество миллиграммов белкового $NH_3$ в м <sup>3</sup>	Нефильтрованная вода		Фильтрованная вода	
		количество миллиграммов кислорода на литр		количество миллиграммов кислорода на литр	
		кислый $KMnO_4$	щелочной $KMnO_4$	кислый $KMnO_4$	щелочной $KMnO_4$
Вода эстуариев . . . . .	180	1.00	1.28	0.80	1.10
Приливо-отливная зона реки . . . . .	160	0.98	1.15	0.76	0.96
Берега Эссекса . . . . .	150	0.92	1.05	0.73	0.92
Берега Кента . . . . .	140	0.74	0.85	0.55	0.54

Для пресной воды данные приводятся в табл. 37 и 38.

По германским данным, уже приведенным выше, спектр органического вещества в воде идет от 0 до 400 мг на л, причем в условиях олиготрофии от 0 до 25 мг на 1 л, в условиях мезотрофии — от 25 до 100 мг на 1 л и в условиях политрофии — от 100 до 400 мг на 1 л.

Органические вещества играют большую роль в современных морских и пресноводных отложениях. О роли органических веществ в образовании нефти, поскольку это образование происходит в бассейнах, зараженных сероводородом, см. главу VI.

Таблица 37

Количество органического вещества в озерах северо-восточной части штата Висконсин (США) в миллиграммах на литр воды

	Среднее	Минимальное	Максимальное	Количество озер
Растворенное органическое вещество . . . . .	12.8	2.9	39.6	84
Органическое вещество центрифужного планктона . . . . .	2.02	0.44	10.88	81
Общее количество органического вещества . . . . .	14.6	4.1	41.8	—
Отношение C/N . . . . .	12.3	7.4	27	—

Таблица 38

Органические вещества озера Мендота

	Планктон		Раствор		Сумма	
	миллиграммов на литр	%	миллиграммов на литр	%	миллиграммов на литр	%
Азотистые вещества, вычисленные как белок . . . . .	0.88	44.5	2.76	21.9	3.64	25.0
Жиры . . . . .	0.15	7.5	0.56	4.4	0.71	4.8
Углеводы . . . . .	0.95	48.0	9.27	73.7	10.22	70.2
Сумма . . . . .	1.98	100.0	12.59	100.0	14.57	100.0

Питание водных животных растворенными органическими веществами (теория Пюттера) изложено в главе X — о пищевых взаимоотношениях.

А з о т. Известно, что белки, образующие живую массу тела животных и растений, всегда содержат в своем составе азот (от 15.0 до 17.6%), которого нет в составе углеводов (сахар, клетчатка) и жиров. Животное получает свои белки готовыми в виде растительной пищи; растениям, как говорят физиологи, «азот достается путем тяжелой борьбы за существование; каждая крупинка этого ценнейшего элемента бережно сохраняется и используется в растительных клетках» (С. Костычев).

Соответствующими опытами легко убедиться, что растения всю основную массу необходимого им азота получают из почвы или воды, т. е. из окружающей среды, а азотный запас их семян совершенно незначителен.

Источником азотного питания растений служат азотнокислые (нитратные) и аммиачные соли почвы и воды. Молекулярный азот в виде газа, вообще говоря, растениями не усваивается; его усваивают только некоторые грибы, клубеньковые бактерии бобовых растений и свободно живущие бактерии родов *Clostridium* (*Cl. pasteurianum*), *Azotobacter* и немногих других.

*Azotobacter* нередко живет в симбиозе с циановыми водорослями: водоросль дает микробу сахар и получает от него азотистые соединения; в этом случае и азотистые и безазотистые вещества готовятся из газов. Имеются наблюдения, доказывающие, что к прямому усвоению молекулярного азота способны и одноклеточные зеленые водоросли типа *Chlorella*, что, однако, другими авторами отрицается.

*Azotobacter* очень распространен как в морских, так и в пресных бассейнах; он живет не только в илу, но входит и в состав планктона. Смотря по условиям, количество азота, усвояемого как им, так и *Clostridium*, бывает

различно, но роль их как организмов, вводящих газовый азот среды в состав живого белка, при важности этого процесса для жизни бассейнов громадна.

*Clostridium* является анаэробным организмом, а *Azotobacter*, наоборот, аэробным. Однако в природе они все же встречаются вместе, поскольку *Azotobacter*, поглощая кислород, дает возможность существовать и *Clostridium*. *Azotobacter* как источником энергии пользуется, кроме сахаров, продуктами распада клетчатки. Он необычайно чувствителен к недостатку фосфора. Эти его особенности надо иметь в виду при обсуждении вопроса об азотном и фосфорном удобрении прудов.

Схематически работа бактерий, усваивающих азот, может быть представлена таким образом:  $N-NH_2$ , т. е. связывание элементарного азота в амидную группу белка.

Все живые организмы, растения, животные и бактерии, в том числе и только что указанные, фиксирующие свободный азот *Clostridium* и *Azotobacter*, после смерти подвергаются бактериальному разложению обычно с выделением аммиака, дающего в окружающей среде аммиачные соли. Однако аммиачные соли в смысле пригодности их для питания растений уступают азотнокислым солям, потому что соли аммиака, образованные сильными кислотами, после усвоения аммиака растениями дают в среде кислую реакцию, которая, как мы знаем, является совершенно непригодной для целого ряда как растений, так и животных.

Это неблагоприятное для развития жизни обстоятельство обычно в той или иной степени устраняется наличием в воде и почве так называемых нитрифицирующих бактерий: нитритных *Nitrosomonas* и нитратных *Nitrobacter*; первые доводят аммиак до азотистой кислоты, вторые окисляют азотистую кислоту в азотную. Таким образом, аммиачные соли, получившиеся в результате гниения организмов, переводятся в азотнокислые, нитратные соли среды, легко усваиваемые растениями; в результате смерти снова возникает жизнь. Для нитритных бактерий питательные органические вещества, сахара и др. являются ядом. Их избирательная среда, в которой они роскошно развиваются, это раствор 1 г сернокислого аммония и 1 г фосфорнокислого калия на 1 л воды и ничего больше, кроме воздуха и 5—10 г углекислого магния, который прибавляется, чтобы нейтрализовать образующуюся нитрифицирующими бактериями азотную кислоту.

Нитратные бактерии менее чувствительны к органическим веществам, чем нитритные. Работа нитритных бактерий протекает по формуле:  $2NH_3 + 3O_2 = 2NO_2H + 2H_2O$ , а работа нитратных по формуле:  $2NO_2H + O_2 = 2NO_3H$ . Схематически работу нитрифицирующих бактерий можно изобразить таким образом:  $NH_3-H_2O_2-H_2O_5$ .

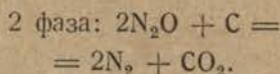
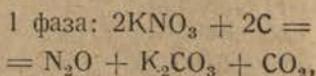
Кроме бактерий, усваивающих свободный азот, и нитрифицирующих бактерий, в высшей степени важных для количественного процветания органической жизни, очень большую роль в жизни бассейна играют бактерии, в той или иной степени восстанавливающие необходимые для высших растений азотнокислые соединения и тем самым, поскольку дело идет о высших организмах, понижающие их количество в водоемах. Именно усиленным развитием денитрифицирующих бактерий под тропиками Брандт думал объяснить недостаточное количественное развитие планктонной жизни в теплых водах сравнительно с мощным ее развитием в более высоких широтах.

Различные бактерии восстанавливают азотнокислые соединения до различных пределов. Так, одни работают по схеме  $N_2O_5-N_2O_3$ , другие по схеме  $N_2O_5-N_2O_3-HNO_3$ , третьи —  $N_2O_5-NH_4$ , четвертые —  $N_2O_2-N_5$ . Эти последние бактерии, дающие из азотнокислых соединений молекулярный азот, и называются специально денитрифицирующими. Таких бактерий очень много. Кислород нитратов служит им, вероятно, для дыхания. Наи-

более благоприятными условиями для развития денитрифицирующих бактерий являются температура около 25—28°, наличие гниющих растений и отсутствие кислорода, что вынуждает их пользоваться кислородом азотнокислых соединений. При обилии воздуха восстановление идет обычно лишь до азотистой кислоты. Воспрепятствовать развитию денитрифицирующих

бактерий — одна из задач правильного рыбного хозяйства.

По Бейеринку, работа денитрифицирующих бактерий протекает в две фазы:



Поскольку азот среды является одним из главнейших источников жизни, понятен тот интерес, который за последнее время был проявлен к изучению распределения азота и его соединений в водных бассейнах (рис. 180). Уже первые работы показали, что по крайней мере в Северном море азот наравне с фосфором в определенные месяцы года бывает в минимуме и ставит предел развитию планктонных водорослей — одного из первоисточников пищи для целого ряда животных.

Как в море, так и в пресной воде нитратов содержится гораздо больше, чем нитритов. По германским данным, для пресных бассейнов в условиях мезо- и политрофии имеется азота нитратов от 1000 до 5000 и 50 000 мг на 1 м<sup>3</sup>, а нитритов от 500 до 5000 и 15 000 мг на 1 м<sup>3</sup>; по американским данным, количество нитратов колеблется от

12 до 196 мг на 1 м<sup>3</sup>, и только в некоторых источниках оно достигает 2858 мг на 1 м<sup>3</sup>.

В морях азота нитратов имеется от 80 до 600—700 мг, а нитритов, по данным для Плимута, только от 2.5 до 9 мг на 1 м<sup>3</sup>. В Черном море среднее количество нитратов 90, а нитритов до 2.5 мг на 1 м<sup>3</sup>.

Количество аммиачного азота, по американским данным, для озерных вод колеблется от 10 до 1295 мг на 1 м<sup>3</sup>, в общем значительно превосходя количество азота нитратов.

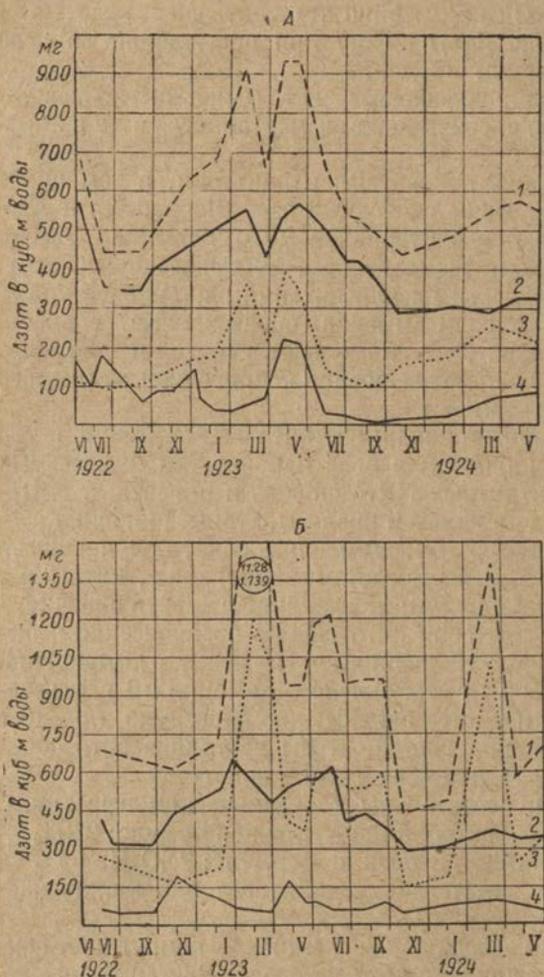


Рис. 180. Азот в водных бассейнах.

А — соединения азота в поверхностных слоях воды озера Мендота; Б — соединения азота в глубинных слоях озера Мендота; 1 — весь растворимый азот; 2 — органический азот, 3 — неорганический азот, 4 — азот планктона.

В морях количество аммиачного азота колеблется от 20 до 120 мг на 1 м<sup>3</sup> в поверхностных слоях, а на глубинах в 1500—2000 м — от 70 до 130 мг. На соответствующих глубинах Черного моря мы имеем совершенно исключительные, специфические для Черного моря, большие величины от 1100 до 1460 мг. Повидимому, большая часть аммиака в глубинных слоях Черного моря образуется за счет распада органических веществ, попадающих из верхних населенных слоев; только небольшое количество образуется за счет восстановления нитратов сероводородом в момент его образования, т. е. чисто химическим путем. Таким образом, аммиак накапливается в глубинных слоях Черного моря путем, обратным тому, какой наблюдается для сероводорода: вся основная масса сероводорода образуется путем чисто химического восстановления сернокислых солей и лишь ничтожное количество путем распада органических веществ.

По работам Крепса и Вержбинской, арктические воды в Баренцовом море богаче нитратами и фосфатами, чем атлантические, а прибрежные воды, наоборот, беднее.

О годичном колебании нитратов будет сказано ниже, при описании годичной смены фосфатов.

Отдельные зольные элементы поступают из окружающей среды в водные растения осмотическим путем через корни, где таковые имеются, и поверхность тела; у животных — через пищу. Однако у целого ряда беспозвоночных животных мы должны также принять и осмотическое поступление ряда зольных элементов через поверхность их тела. Каждый элемент играет в жизни организма свою специфическую роль и не может быть заменен другим, хотя бы и родственным ему элементом.

**Фосфор** (рис. 181, 182), наряду с серой, необходим для построения белков и лецитинов.<sup>1</sup>

Количество фосфора в морской воде крайне незначительно, — в среднем десятки, редко сотни миллиграммов P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> на 1 м<sup>3</sup>. Поэтому понятно, что фосфаты подобно нитратам в периоды массового развития планктонных диатомей исчерпываются почти нацело, оказываются в минимуме и приостанавливают дальнейшее развитие диатомей. Так, в Ламанше море содержится в марте 36 мг P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> на 1 м<sup>3</sup>, а в июле — 0 мг. Опыты с водными куль-

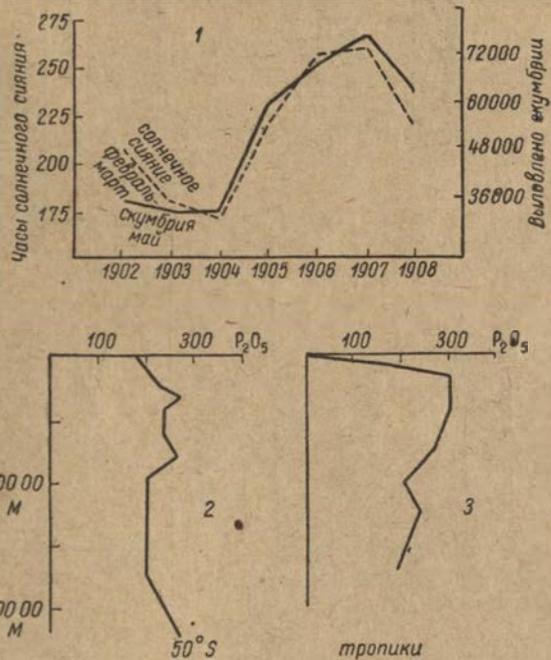


Рис. 181.

1 — солнечное сияние в феврале и марте (1902—1908 гг.) в Плимуте, Фальмуте и Сцилли и среднее количество скумбрий на дрейферное судно в мае; 2 и 3 — вертикальное распределение фосфатов (в миллиграммах P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> на 1 м<sup>3</sup>) в Антарктике и тропической части южного полушария.

<sup>1</sup> Лецитины относятся к так называемым фосфатидам — веществам, близким к жирам; молекула лецитина построена из глицерина, фосфорной кислоты, холина и жирных кислот. Лецитины играют большую роль в вопросах проницаемости.

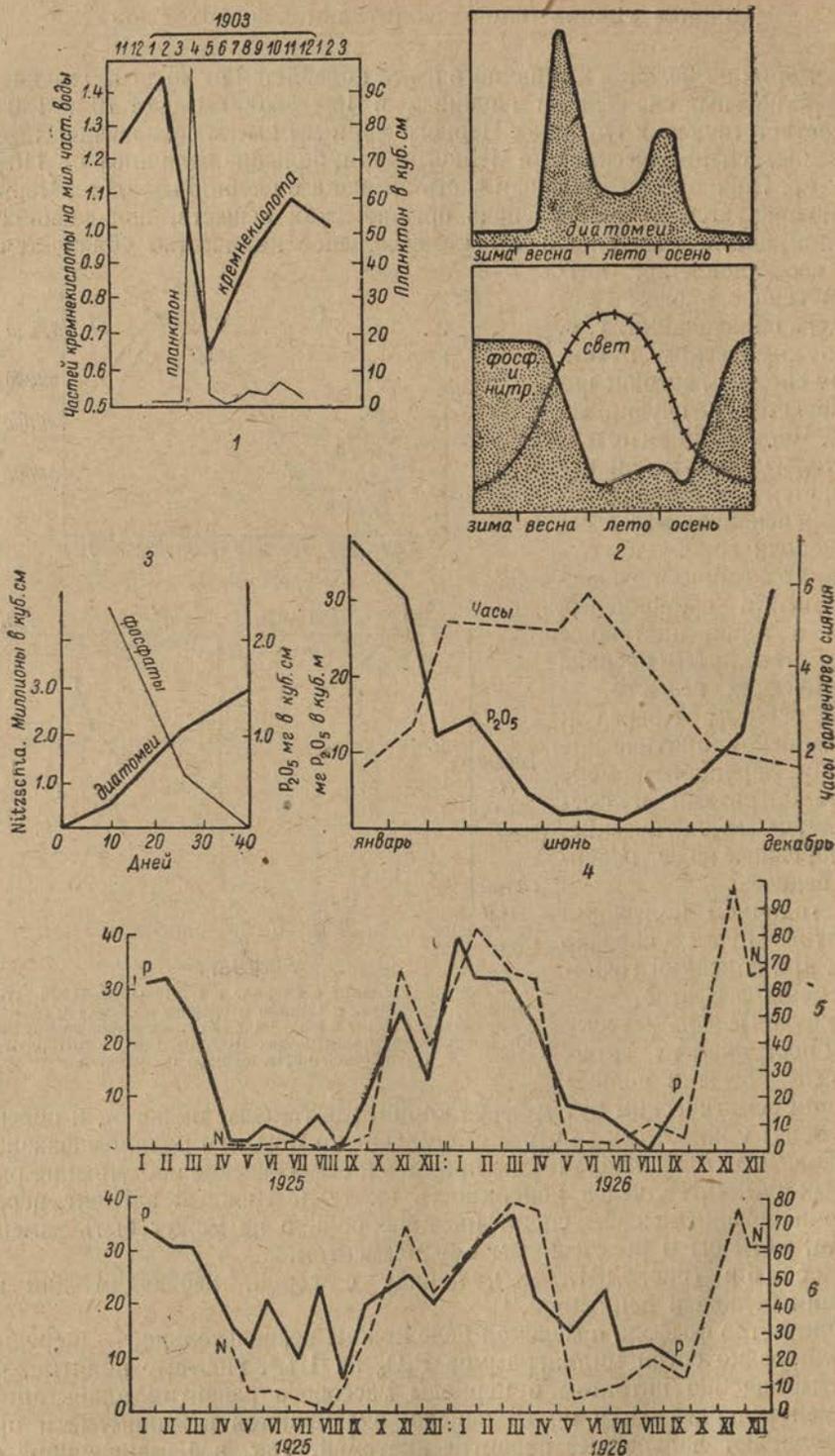


Рис. 182.

1 — отношения планктона и кремнекислоты в Кильской бухте; 2 — отношения диатомей, света, фосфатов и нитратов в течение года в умеренных морях; 3 — отношения количества диатомей и фосфатов в культуре *Nitzschia* и др.; 4 — отношения фосфатов и часов солнечного сияния в Ламанше; 5 — сезонные колебания фосфатов и нитратов в водах Ламанша (в верхних 5 м); 6 — то же на глубине 70 м. Для рис. 5 и 6 левые масштабы (0—40) — миллиграммы  $P_2O_5$  на 1 м<sup>3</sup>; правые масштабы (0—80—90) — нитратный азот в миллиграммах на 1 м<sup>3</sup>.

турами показали, что действительно с развитием водорослей фосфор из воды исчезает, входя в организмы, причем он ускоряет развитие половых продуктов в противоположность азоту, повышающему вегетативный рост (Pentaneli, Legendre).

В пресных водах, где количество фосфатов колеблется от 100 мг на 1 м<sup>3</sup> при олиготрофии до 15 тыс. мг при политрофии (табл. 57), фосфорный голод самое обычное явление, и фосфорное удобрение в рыбоводных прудах является «преимущественным удобрением», особенно в виде суперфосфата [Ca(H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub>].

В Северном море наименьшее количество фосфатов, 60—85 мг на 1 м<sup>3</sup>, бывает в мае — июне, а затем в октябре (118), минимальное количество нитратов — в более поздние сроки, именно в июле — августе (60—85) и в ноябре (89). Несомненно, что с этими двумя минимумами связаны два периода максимального развития диатомей родов *Chaetoceras*, *Skeletonema* и *Rhizosolenia*. Эти два максимума, весенний и осенний, общи для всех умеренных вод, как морских, так и пресных, повидимому, всего северного полушария (рис. 182) и для Средиземного моря. Весенний и осенний максимумы отделяются один от другого летним минимумом. Для некоторых планктонных организмов, как *Ceratium tripos* в Северном море, имеется один минимум, период март — май, и один максимум в октябре. Если мы выразим в процентах прирост *Ceratium* от одного месяца к другому, то получим одновершинную кривую с максимумом в июне — июле. Эта кривая почти целиком совпадает с кривыми годового хода температуры и света. Отсюда можно сделать тот вывод, что развитие *Ceratium* в основе зависит от температуры и света, а не от солевого состава, к которому *Ceratium* является менее чувствительным. Кильская бухта расположена таким образом, что северные и восточные ветры являются для нее нагонными, а западный и юго-западный — сгонными. Эти сгонные ветры поднимают кверху богатые фосфатами и нитратами нижние слои воды, и при господстве этих ветров в Кильской бухте осенью массами развиваются диатомеи, в противном случае — при господстве нагонных ветров — *Ceratium*.

В Баренцовом море количество фосфатов и нитратов в зоне фотосинтеза (0—25 м) в августе падает до нуля. В конце августа начинается увеличение их количества, которое достигает своего максимума в октябре — ноябре.

Если считать, что содержание фосфатов в растительном планктоне равно 0.15%, то по количеству потребленного фосфора биомасса растительного планктона Баренцова моря будет равна 3000—5000 т сырого веса на 1 км<sup>2</sup> в год. Эта величина оказывается вдвое больше количества планктона в Ламанше (1400 т).

Годовой цикл фосфатов и нитратов в арктических и прибрежных водах Баренцова моря идет всегда впереди годичной смены этих солей в его атлантических водах. Это богатство планктона, связанное в конце концов и с рыбными богатствами Баренцова моря, обязано своим происхождением лучшей вертикальной циркуляции, сравнительно с циркуляцией вод в более умеренных зонах, и специальным условиям освещения в высших широтах (о чем см. в главе о свете).

## 2. Загрязнение вод и показательные организмы

Самоочищение рек и деление организмов по сапробности: поли-, мезо-, олигосапробы. Условия политрофии для растворенных органических веществ, если не принимать во внимание очень мелких по объему бассейнов, как лужи и пр., встречаются только в водоемах, которые, как говорится, «загрязнены» отбросами человеческих жилищ и помещений домашних животных, канализацией городов и спусками фабрик, имеющих дело с переработкой органических веществ.

Сильно загрязненная вода становится совершенно непригодной для питья и целого ряда производств, не говоря уже о передаче через загрязненную воду множества болезней, как холера, брюшной тиф и др.

Поэтому нет ничего удивительного в том, что биологическая сторона вопроса о загрязнении вод, об их искусственной очистке и естественном самоочищении выделилась теперь в самостоятельную отрасль знания с очень большой литературой и самостоятельными научно-исследовательскими учреждениями. Здесь мы можем коснуться этих вопросов лишь в самых основных и общих чертах, тем более, что имеются специальные сводки (см. указатель литературы).

Для биолога здесь наиболее интересен вопрос о так называемых показателях загрязнения, т. е. о тех организмах, наличие которых часто показывает степень органического загрязнения с наименьшей точностью, чем физико-химический анализ воды.

Еще в главе I мы говорили, что все бассейны по степени их органического загрязнения можно разделить на 4 группы: поли-, мезо-, олигосапробные и четвертая — бассейны с совершенно чистой водой, населенные группой организмов, объединяемых термином «катаробии» и живущих в холодной воде с большим количеством кислорода.

Текущие водоемы реки особенно обладают способностью к так называемому самоочищению. Сильное органическое загрязнение, полученное рекой в каком-либо пункте, обыкновенно в городах, через определенное количество километров совершенно исчезает, и тогда на определенных отсечках реки мы получаем переходящие одна в другую вышеуказанные зоны: поли-, мезо- и олигосапробную.

В настоящее время принято мезосапробную зону разделять на две:  $\alpha$  (альфа)-мезосапробную с большим количеством органического вещества и  $\beta$  (бета)-мезосапробную — с меньшим.

Таким образом получаются 4 основные зоны загрязнения: полисапробная  $\alpha$ -и  $\beta$ -мезосапробные и олигосапробная (терминология Кольквитца и Марсона). Схематически основное различие всех этих зон представляется в следующем виде (табл. 39).

Имеется список сапробных организмов, проверенных по отношению к водам Союза (Я. Я. Никитинский и Г. И. Долгов, 1927). В этот список вошел 941 вид животных и растений, из которых 103 вида являются наиболее типичными. Мы укажем здесь только некоторых.

Полисапробами являются: из бактерий — *Sphaerotilus natans*, *Zoogloea ramigera* и серобактерии (виды *Beggiatoa*); из *Protococcales* — *Polytoma uvella*; из животных — жгутиковая *Oicomonas mutabilis*, инфузории *Paramecium putrinum* и *Vorticella putrina* и червь *Tubifex tubifex*, если он развит массами. Из многих насекомых только крыска (*Eristalis tenax*).

К  $\alpha$ -мезосапробам относятся: из грибов — *Mucor* sp. и *Leptomitus* (*Apodya*) *lacteus*; из синезеленых водорослей — разные виды *Oscillatoria*; зеленая нитчатка *Stigeoclonium tenue*, которая заходит и в более чистые зоны; зеленая жгутиковая *Euglena viridis* при высокой продукции; большое количество видов неокрашенных жгутиковых, как разные виды *Vodo* и др.; много видов ресничных инфузорий, из которых типичным представителем этой зоны является *Stentor coeruleus*, много видов червей и коловраток; из моллюсков — *Sphaerium corneum*, который заходит и в  $\beta$ -мезосапробную зону; из рачков — *Asellus aquaticus*, если живет в большом количестве; личинки ряда мух, особенно мотыля (*Chironomus plumosus*) и личинки бабочек *Psychoda*. Обилие видов инфузорий, червей, коловраток и других форм существенно отличает  $\alpha$ -мезосапробную зону от полисапробной. Коловраток там совсем нет, а из червей и *Diptera* только по одному виду.

Таблица 39

Признаки	Зона полиса-пробная	Зона 2-мезо-сапробная	Зона 3-мезо-сапробная	Зона олигосапробная
1. Химический состав . . . . .	белковые вещества, полипептиды, углеводы	аммиак, аминокислоты, амиды, аминокислоты	$NH_3$ , $N_2O_3$ , $N_2O_5$ , аммиачные соединения жирных кислот	$N_2O_5$
2. Кислородные условия . . . . .	анаэробные	полуанаэробные	аэробные	аэробные
3. Характер биохимических процессов . . . . .	восстановительные	восстановительно-окислительные	окислительные	окислительные
4. Угольная кислота . . . . .	много	порядочно	немного	мало
5. Сероводород . . . . .	много	порядочно	мало	нет
6. Форма соединений железа . . . . .	FeS	$FeS + Fe_2O$	$Fe_2O_3$	$Fe_2O_3$
7. Проба на загниваемость . . . . .	загнивает	загнивает	не загнивает	не загнивает
8. Источники кислорода . . . . .	диффузия	диффузия	диффузия и ассимиляция $CO_2$	диффузия и ассимиляция $CO_2$
9. Содержание бактерий . . . . .	сотни тысяч—миллионы	сотни тысяч	десятки тысяч	сотни—десятки
10. Интенсивность развития отдельных форм . . . . .	обычно высокая	очень высокая	значительная	нередко высокая
11. Разнообразие видов . . . . .	очень малое	небольшое	значит.	оч. большое
12. Преобладание отдельных видов . . . . .	очень сильное	сильное	слабое	обычное
13. Смена сообществ . . . . .	часто катастрофическая	часто катастрофическая	довольно медленная	довольно медленная
14. Продуценты . . . . .	нет	мало	немного	много
15. Консументы . . . . .	очень много	много	много	немного
16. Пожиратели бактерий . . . . .	масса	много	немного	очень мало
17. Пожиратели растений . . . . .	нет	редки	нередки	часть
18. Пожиратели животных . . . . .	почти нет	есть	много	очень много
19. Водные цветковые растения . . . . .	нет	нет—мало	немного	много
20. Главные группы организмов . . . . .	бактерии, бесцветные жгутиковые, серные бактерии, инфузории	грибы, бактерии, синезеленые водоросли, зеленые жгутиковые, инфузории, черви, колорватки, личинки мух	синезеленые, диатомовые из зеленых водоросли, зеленые жгутиковые, инфузории, губки, колорватки, моллюски, ракообразные, рыбы	зеленые, диатомовые водоросли, перидинии, хризомонады, колорватки, мшанки, губки, моллюски, ракообразные, рыбы
21. Потребность организмов в кислороде . . . . .	ничтожная	слабая	большая	оч. большая
22. Обрастания и наросты . . . . .	преимущественно хлопьевидно-слизистые		землисто-войлочные	

$\beta$ -мезосапробными являются: из синезеленых водорослей — *Oscillatoria limosa* и обыкновенная, обуславливающая цветение вод, *Aphanizomenon flos aquae*, но только при массовом развитии, а при других условиях она является олигосапробной; из диатомовых, которые в значительном количестве впервые появляются только в условиях мезосапробии, выделяется *Melosira varians*, ряд видов *Diatoma*, *Navicula* и др.; из зеленых водорослей типична *Cladophora*, много видов *Protococcales* и *Conjugatae*; впервые при самоочищении загрязненных вод появляется цветковое растение — роголист (*Ceratophyllum demersum*), как и все роголистные, лишенный корней. Много видов корненожек, солнечников, жгутиковых, ресничных инфузорий, коловраток (*Brachionus*) и червей. Впервые в условиях самоочищения появляются губки, мшанки, основная масса моллюсков (*Limnaea auricularia*, *Valvata*, *Vivipara*); много ракообразных (циклопы и дафнии); наконец рыбы (вюн, карась, линь, карп, взрослые угри, колюшки, верховка, уклейка и голец) и лягушки.

Чистые, незагрязненные бассейны заселены олигосапробной фауной и флорой. Здесь отметим только немногих ее представителей; из диатомовых — *Melosira italica*; из коловраток — *Notholca longispina*; из моллюсков — *Dreissena polymorpha*; из ракообразных — *Daphnia longispina*, *Bythotrephes longimanus*; личинки стрекоз и однодневок, которые здесь впервые появляются; из рыб — стерлядь, форель, голянь, *Rhinichthys*; из амфибий — тритоны.

В лабораторных условиях воды разной сапробности могут быть получены следующим образом. Полисапробной является вода с большим количеством гниющих органических остатков (сильный настой);  $\alpha$ -мезосапробной — вода, стоявшая некоторое время с сеном или гниющими хлопьями нитчатых водорослей (слабый настой);  $\beta$ -мезосапробной — вода, покрывающая тонким слоем нормальный ил.

Нормальные процессы самоочищения нарушаются вторичным загрязнением, самозагрязнением и разливом рек. Вторичное загрязнение состоит в том, что хлопьевидные и слизистые обрастания полисапробной зоны отрываются, уносятся течением и отлагаются в более чистых зонах, уже подвергшихся самоочищению. Самозагрязнение водоемов происходит путем отложения трупов умерших животных и растений как бентоса, так и планктона; особенно много отлагается отмершей растительности осенью. В период разлива все нормальные отношения между различными областями жизни совершенно нарушаются: в реку поступает масса продуктов с суши; в толще воды вместе с планктонными организмами несется много бентических форм, и вообще на первый план выступают факторы движения.

Пример самоочищения реки, появление и исчезновение типичных форм изображены на рис. 183.

Биологическая очистка сточных вод. Как ни сильна способность рек к самоочищению, однако, если бы спускать городскую и фабричную канализацию прямо в них, без предварительного очищения, то, вероятно, многие реки превратились бы в грязные каналы наподобие Темзы в старые времена, когда ее воду нельзя было употреблять даже на мытье судов. Предварительное очищение производится разными способами. Прежде всего устраиваются разного рода осадочные бассейны и специальные септик-танки (бассейны гниения), представляющие собой резервуары, в которых поступающая канализационная или другая загрязненная жидкость оставляет приносимый ею более грубый материал, одна часть которого оседает на дно, другая всплывает на поверхность и образует там корку. Освобожденная от осевших веществ и всплывшей корки жидкость поступает на так или иначе устроенные биологические фильтры или поля орошения.

Поля орошения представляют собой обычно очень большие площади, которые используются обыкновенно под травы, овощи, ягодные кусты и фруктовые деревья. Канализационные воды орошают эти пространства, а излишек воды фильтруется через землю и песок, поступает в дренажные трубы, а из них в ту или иную реку.

Фильтры представляют собой либо стоящие на поверхности земли цилиндрические сооружения из кокса, шлака, каменного угля или других

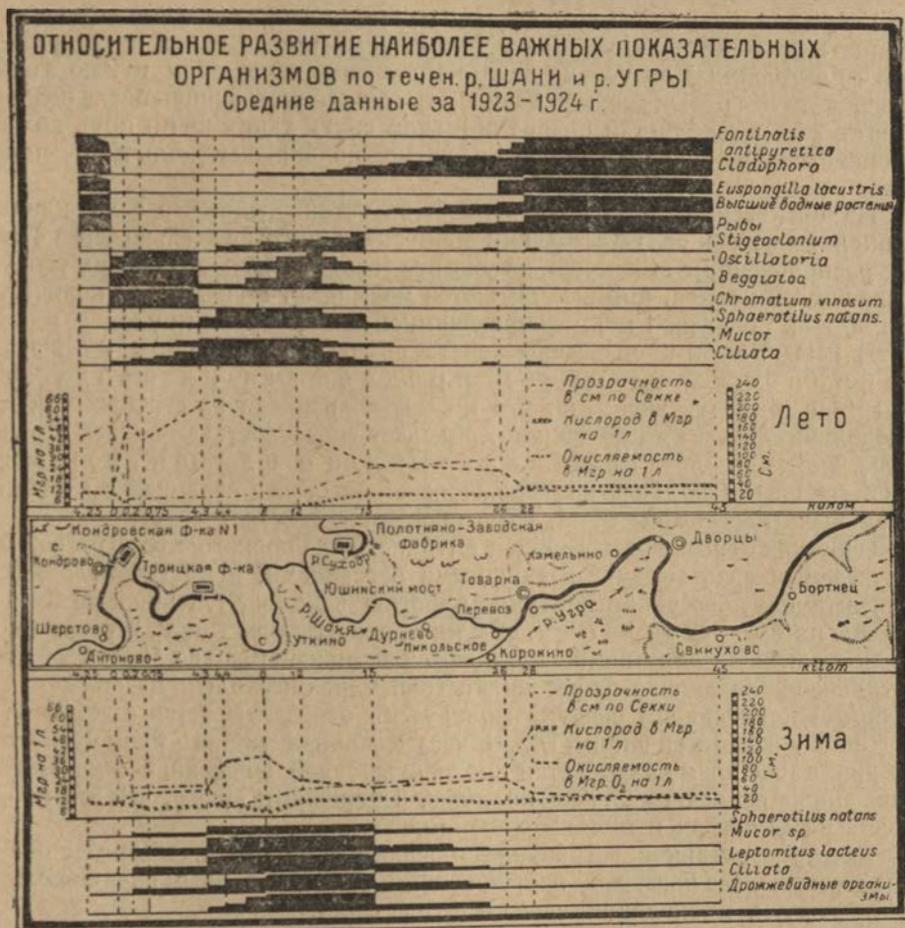


Рис. 183. Относительное развитие наиболее важных показательных организмов по течению рек Шани и Угры. (По Г. И. Долгову и Я. Я. Никитинскому, 1927). Средние данные за 1923—1924 гг.

подобных материалов, до 20 м в диаметре и высотой до 2 м, либо резервуары, заполненные до определенной высоты теми же материалами, но только в более измельченном состоянии. В первом случае канализационная жидкость поступает на поверхность фильтров и, фильтруясь сквозь них, собирается у подножия; во втором случае фильтры остаются все время заполненными медленно протекающей сквозь них жидкостью.

На материалах, из которых сложены фильтры, образуется войлочный покров, состоящий главным образом из бактерий, которые поглощают растворенные органические вещества, а нерастворенные органические

вещества поедаются в фильтрах богато развивающейся фауной, особенно личинками бабочек психод (Psychoda) и червями (Tubificidae). Вода, прошедшая поля орошения и фильтры, в зависимости от работы этих сооружений является в той или иной степени мезосапробной, она может спускаться не только в реки, но и в рыбоводные пруды, хотя обыкновенно не прямо, а после прохождения через добавочный пруд. Принесенное водой в пруд удобрение способствует усиленному развитию флоры и фауны, благодаря чему повышается и рыбная продуктивность пруда.

Гофер установил, что обычные городские канализационные воды можно очищать также путем спуска их в рыбоводные пруды и без предварительной фильтрации. Для успеха дела канализационную воду нужно только освободить от грубых осадков и спускать ее не прямо, а лишь после разведения от 2 до 5 раз чистой водой; при этом спуск таких вод в пруд должен происходить не в одном месте, а в возможно большем количестве пунктов.

На московских полях орошения было установлено, что если канализационные воды и без разбавления пропускать последовательно через 4 пруда, расположенные лестницей, то уже в четвертом можно с большим успехом выращивать карпов, которые питаются мотылями, в громадном количестве (до 90 тыс. штук на 1 м<sup>2</sup>) развивающимися на четвертом пруде.

В 1911 г. были произведены первые опыты очищения канализационных вод путем продувания их воздухом. В 1914 г. было установлено, что ил, выделяющийся из сточных вод при продолжительном их продувании, обладает способностью очищать сточные воды. Этот ил получил название активного ила (актилл). У нас впервые опыты по очистке городских сточных вод аэрацией с активным илом были поставлены С. Н. Строгановым.

Очистка сточных вод с помощью активного ила производится в бассейнах, называемых аэротанками, воздушными бассейнами, в противоположность септиктанкам, бассейнам гниения. Аэротанки бывают глубиной до 2—4 м. На дне их имеются дырчатые трубы или пористые пластинки, через которые подается воздух. Аэротанки заполняются активным илом до  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{5}$  объема; остальное заливается сточной жидкостью. Через несколько часов (4—6—12 и более) пропускания воздуха (причем ил перебалтывается с жидкостью) и спокойного отстаивания (1/2—1 час) хлопья активного ила опускаются на дно, а над илом оказывается прозрачный слой очищенной жидкости — очищенной во всяком случае не хуже, а нередко и лучше, чем это происходит на фильтрах и полях орошения.

Вместо аэротанков устраиваются аэрофильтры, т. е. обычные шлаковые фильтры, где навстречу поступающим канализационным водам вводится снизу воздух, проходящий через все тело фильтра.

Работа аэротанка распадается на две фазы: в течение первой фазы происходят сорбционные и коагуляционные процессы, выделение взвешенных и коллоидальных веществ, причем окисляемость жидкости понижается на 25—50%, а белковый аммиак на 18—27% (например сточные воды кожевенных заводов). Вся первая фаза протекает в течение всего 5—10 минут. Во вторую фазу идут уже процессы окислительные и бактериальные с окислением азота и сероводорода.

Активный ил получается путем продувания или самой сточной жидкости, что требует много времени, или осадков с фильтров или прудового ила. Черный прудовый ил при продувании становится бурым, вместо маслянистой липкой массы образуются легко отстаивающиеся хлопья.

Первоначальное население активного ила бывает то бедно, то сравнительно богато, смотря по происхождению ила. В иных случаях оно состоит только из мелких Flagellata и Ciliata.

В аэротанках со сточными водами кожевенного завода в работающем активном илу при окисляемости выше 90 мг имеется масса бактерий; при понижении окисляемости ниже 90 мг бактерии исчезают. Из серных бактерий живут *Beggiatoa alba* и *V. leptomitiformis*. Эти бактерии, как известно, окисляют сероводород в серу, которая отлагается в их теле в виде блестящих капель, а затем серу окисляют в серную кислоту. При плохой работе аэротанка серные бактерии выделяют серу, при хорошей она исчезает.

Из инфузорий постоянными обитателями ила являются *Opercularia coarctata* и *Vorticella microstoma*; другие инфузии встречаются редко. В нормальном состоянии *Opercularia* живет только при нормальной работе аэротанка; когда в нитях серных бактерий появляется сера, *Opercularia* инцистируется. При малом количестве органических веществ, при окисляемости около 20 мг, *Opercularia* вообще не развивается. Бесцветные жгутиковые (*Flagellata*) в большом количестве развиваются обычно при плохой работе аэротанка.

Все эти наблюдения доказывают полную возможность следить за работой аэротанков по составу и состоянию их живого населения, не прибегая к химическому анализу.

Население аэротанков с канализационными городскими водами гораздо богаче, чем описанные выше для вод с кожевенных заводов.

Жизнь в аэрофильтрах довольно разнообразна и представлена инфузориями, колдовратками и червями. Вследствие лучшей аэрации она почти всегда богаче, чем в обыкновенных биофильтрах.

Загрязнение морских вод. Загрязнению вследствие деятельности человека подвергаются не только пресноводные замкнутые бассейны и реки, но даже берега морей и океанов, особенно в тех случаях, когда сточные воды спускаются в более или менее замкнутые заливы и бухты. Наличие крутых и обрывистых берегов или постоянных более сильных течений ослабляет загрязнение.

Одним из главных показателей загрязнения моря является необычайное развитие ульвы, которая, например в бухте Бельфаста в Ирландии, при отмирании и гниении заражает не только воду, но и воздух на большом расстоянии. В бухте Хельсинки показателем загрязнения является энтероморфа. В Неаполитанском заливе в загрязненных его частях в большом количестве живут: из червей — разные виды *Arenicola*, *Capitella capitata*, *Spirographis spalanzani* и др.; из иглокожих — *Asterias tenuispina*; из моллюсков — *Tapes aureus*, *Doris verrucosa* и пр.; из мшанок — разные виды *Bugula*; из ракообразных — *Nebalia galathea*; из оболочников — колониальные *Botryllus* и *Cione intestinalis*.

*Arenicola* и *Capitella capitata* являются типичными показателями загрязнения и в Черном море у Севастополя. В 1914 г. в этом городе была выпущена в море канализация. За 15 лет своего действия она сделала богатый и разнообразно населенный устричник, расположенный недалеко от ее выхода, совершенно бедным и жалким.

Так же как и в пресной воде, тифозные, холерные и сибиреязвенные бактерии сохраняют свою жизнедеятельность и в морской. Имеются данные, которые указывают, что эти бактерии в стерилизованной морской воде находят себе достаточно хорошие условия существования и только медленно уменьшаются в числе. В нестерилизованной воде вследствие борьбы с другими бактериями они погибают скорее, но все же могут жить достаточно долго, например холерные бактерии до 43 дней.

Доказано, что мидии и устрицы являются переносчиками тифозных бактерий, и употребление в пищу таких зараженных моллюсков вызывает целые эпидемии. Нельзя забывать, что в целом ряде стран, как Италия, Англия, Америка, устрицы и мидии являются обычной пищей. У нас

мидии употребляются в большом количестве в пищу жителями побережий Черного моря.

Те же моллюски, особенно мидии, способны без вреда для себя поглощать даже настоящие яды, как стрихнин и др., если эти яды попадают в обитаемые ими районы. При выдержке в чистой воде моллюски освобождаются от бактерий и ядов и становятся безвредными при употреблении в пищу.

На многих промысловых животных загрязнение их мест обитания действует крайне неблагоприятно. Так например по данным для северной части Адриатического моря, у Ровиньо сильно уменьшилось количество омаров и крабов, *Maia squinado*; перестали размножаться вкусные сепии; из рыб уменьшились в количестве султанки — *Mullus*, *Pagellus* и *Dentex*, меньше стало ловиться даже *Vox salpa* — рыбы, в общем типичной для загрязненных мест и питающейся ульвой.

### III. НЕОБХОДИМОСТЬ ИЗУЧЕНИЯ БИОЦЕНОЗОВ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЬНОСТИ ВОДОЕМОВ

В главе II, трактовавшей об основных чертах распределения гидробионтов, уже было указано, что организмы распределены в бассейнах не равномерно, а в виде так называемых биоценозов — определенных комбинаций животных и растений, соответствующих отдельным биотопам, т. е. комбинациям условий жизни. В качестве примера были приведены биоценозы Черного моря.

Для изучения производительности водоема прежде всего необходимо выяснить его биоценозы, их границы и занимаемые ими площади (для бентоса) или объемы (для планктона). Количественное изучение и вычисление биомассы (количества животных и растений) в данном бассейне обычно производится только на сравнительно небольших участках каждого из биоценозов, а затем уже производят перечисления на определенные общепринятые площадки или объемы для сравнения биомассы одинаковых биоценозов разных бассейнов или перечисления на площади и объемы биоценозов данного бассейна для выяснения его общей биомассы.

Состав и количество особей в определенном биоценозе не остается постоянным в течение года. Так, для биоценоза *Nereis succinea* и *Balanus improvisus* в Азовском море В. Воробьев дает следующие примеры изменений (сукцессий) (табл. 40).

В первом примере мы имеем появление большого количества новых компонентов, не встречавшихся весной, — *Cardium*, *Hydrobia*, *Harmotoë*. Это можно объяснить как заносом личинок, так и активным переселением, в данном случае из более глубоких слоев, что доказано для *Cardium edule*. Второй пример — увеличение числа особей *Balanus*; баланус неподвижный, прикрепленный организм, увеличение числа его особей могло идти только за счет оседания личинок. Третий пример особенно интересен в отношении *Balanus*: количество особей уменьшилось, а биомасса увеличилась в 24 раза; это можно объяснить только интенсивным ростом отдельных особей.

В Азовском море имеется биоценоз *Nereis*, *Ostracoda* и *Balanus*, распространенный в прибрежной зоне с илистыми грунтами. Весной отдельными пятнами он появляется еще и на местах, обычно занятых другим биоценозом, а именно *Cardium* и *Syndesmya*. Основные формы этого биоценоза — *Cardium* и *Syndesmya* — выедаются рыбами, остаются nereиды, которые умеют спасаться от рыб, зарываясь в грунт, и *Balanus*, которых рыбы не едят. Один биоценоз превращается в другой.

Мы уже говорили в главе I, что изучение трех основных единиц, над которыми работает гидробиология — водного организма, биоценоза и типа

Таблица 40

	Весна		Осень	
	Количество экземпляров	Биомасса (г/м <sup>2</sup> )	Количество экземпляров	Биомасса (г/м <sup>2</sup> )
Первый пример				
<i>Nereis succinea</i> . . . . .	215	11.30	520	34.60
<i>Balanus improvisus</i> . . . . .	125	6.9	150	8.50
<i>Mytilaster lineatus</i> . . . . .	10	4.55	—	—
<i>Cardium edule</i> . . . . .	—	—	1650	19.65
<i>Hydrobia</i> . . . . .	—	—	800	1.50
<i>Harmatoë</i> . . . . .	—	—	90	0.80
Второй пример				
<i>Balanus improvisus</i> . . . . .	45	3.50	935	113.25
Третий пример				
<i>Nereis succinea</i> . . . . .	1100	25.40	7230	64.40
<i>Balanus improvisus</i> . . . . .	2050	3.65	1635	88.70

водного бассейна, производится по всем трем направлениям, по которым вообще работает биология, именно с точек зрения морфологии, физиологии и т. д.

В работе В. Н. Беклемишева «Основные понятия биоценологии» (1931) дана схема изучения морфологии биоценозов или, употребляя его терминологию, схема изучения синморфологии. Основные задачи, выдвигаемые Беклемишевым в его программе изучения морфологии биоценозов, сводятся к следующему.

Какого бы порядка ни был биоценоз (биоценозы внутри биоценозов), будем ли мы изучать, например, биоценоз морских скал в целом или только биоценоз цистозир, растущих на скалах, или, наоборот, биоценозы, которые ютятся в толще самих скал, мы всегда должны прежде всего дать границы биоценозов и списки входящих в их состав видов. Для возможности сравнения разных биоценозов и то и другое должно быть дано или в круглогодичном разрезе, по временам года, или в разрезе одного и того же времени года, одинаковой погоды, одинакового часа дня, — и при этом во всех случаях при условии одинаковой методики изучения. При наличии годового и сезонного изменения биоценозов нельзя, например, сравнивать биоценоз скал по летним данным с биоценозом более глубокого или зимой. Относительно числа видов различных биоценозов установлено («основной биоценотический закон» Тинеманна, известный впрочем еще раньше ботаникам), что экологически оптимальные биотопы, как, например, литораль умеренных и теплых морей, населены большим количеством видов, чем неблагоприятные биотопы, как, например, самосадочные озера, весь биоценоз в определенных условиях сводится иногда всего к трем видам: *Dunaliella*, *Asteromonos* и *Artemia salina*. При изучении количества видов по определенным площадкам биотопа, в общем среднее количество видов увеличивается по мере увеличения площадки, например от 0.25 м<sup>2</sup> к 0.50 м<sup>2</sup> и далее к 1 м<sup>2</sup>.

После определения границ биоценоза и количества входящих в него видов необходимо изучить так называемое «обилие», т. е. количество, вес или объем данного вида животных на ту или иную единицу площадки или объема, занимаемого данным биоценозом.

В работе В. Н. Беклемишева имеется математическая обработка вопросов о размерах исследуемых площадок, о количестве проб, о среднем количестве видов. Мы этих математических данных и доказательств не приводим, отсылая интересующихся к работе Беклемишева.

Все гидробиологические приборы, касающиеся количественного изучения биоценозов, подсчета видов, обилия и пр., делаются стандартного образца: так, например, количественные планктонные сетки изготавливаются в основе трех размеров: малые сетки с входным отверстием 92 см<sup>2</sup>, средние с входным отверстием 155.3 см<sup>2</sup> и большие морские. Дночерпатели изготавливаются преимущественно двух размеров: малые, которые захватывают грунт и все его население с площадки около 0.04 м<sup>2</sup>, и большие, захватывающие площадки в 0.25 м<sup>2</sup>.

Несмотря на то, что дночерпатели — морская модель Петерсена и пресноводная Экмана и Берджа — были изобретены сравнительно давно (Петерсен — 1909 г.), усиленно работать с ними начали только с 20-х годов текущего века. Так, в 1922—1925 гг. велись работы по донному исследованию в Плимуте, у Гельголанда, в Шотландии и др. У нас первое исследование было произведено в 1923 г. Н. Л. Чугуновым на Каспийском море и в 1926 г. по производительности Азовского моря. В 1924—1933 гг. и позднее был проведен ряд работ по нашим пресноводным бассейнам. В 1927 г. начались количественные работы на Баренцовом море.

Под термином «встречаемость» понимается процент проб, в которых были найдены особи данного вида, по отношению ко всему числу взятых проб, вне всякой зависимости от количества особей, найденных в той или другой пробе. Встречаемость зависит от того, насколько равномерно распределяется данный вид в биоценозе, и от размера взятых площадок.

При сравнении данных обилия с данными встречаемости оказалось, что организмы с одинаковым обилием могут обладать разной встречаемостью и, наоборот, при одинаковой встречаемости — разным обилием. Путем этого сравнения определяется «равномерность распределения». Хорошо известно, что одни организмы распределены по площадке даже и на больших пространствах совершенно равномерно, а другие встречаются пятнами, гнездами. Примером равномерного распределения являются баланусы, сплошь покрывающие скалы или днища судов; примером гнездового распределения — некоторые моллюски. Математическое выражение равномерности распределения называется «коэффициентом дисперсии».

«Коэффициент общности» есть процентное отношение числа видов, общих двум сравниваемым площадкам или объемам, к сумме всех видов, которые были найдены на обеих площадках или в обоих объемах.

«Верность» определяется путем сравнения встречаемости и обилия данного животного в данном биоценозе с его встречаемостью и обилием во всех других биоценозах, где оно только может жить.

В главе II был описан процесс зарастания озер, при котором происходит смена одних сообществ другими. Для обозначения этих изменений биоценозов в отличие от суточных и сезонных изменений употребляется термин «смена сообществ или сукцессия».

Как мы уже говорили, геологическое прошлое, географическое распространение, физиология и т. п. водных биоценозов частью только начали исследоваться, частью еще совсем не исследуются.

Существует очень наглядный способ количественного изображения состава биоценоза: берется определенная площадь, например 0.1 м<sup>2</sup> бумаги и на ней наносятся в натуральном размере контуры всех найденных в бассейне на этой площади организмов. Конечно, площадь и контуры животных могут быть взяты и изображены в одинаково уменьшенном масштабе.

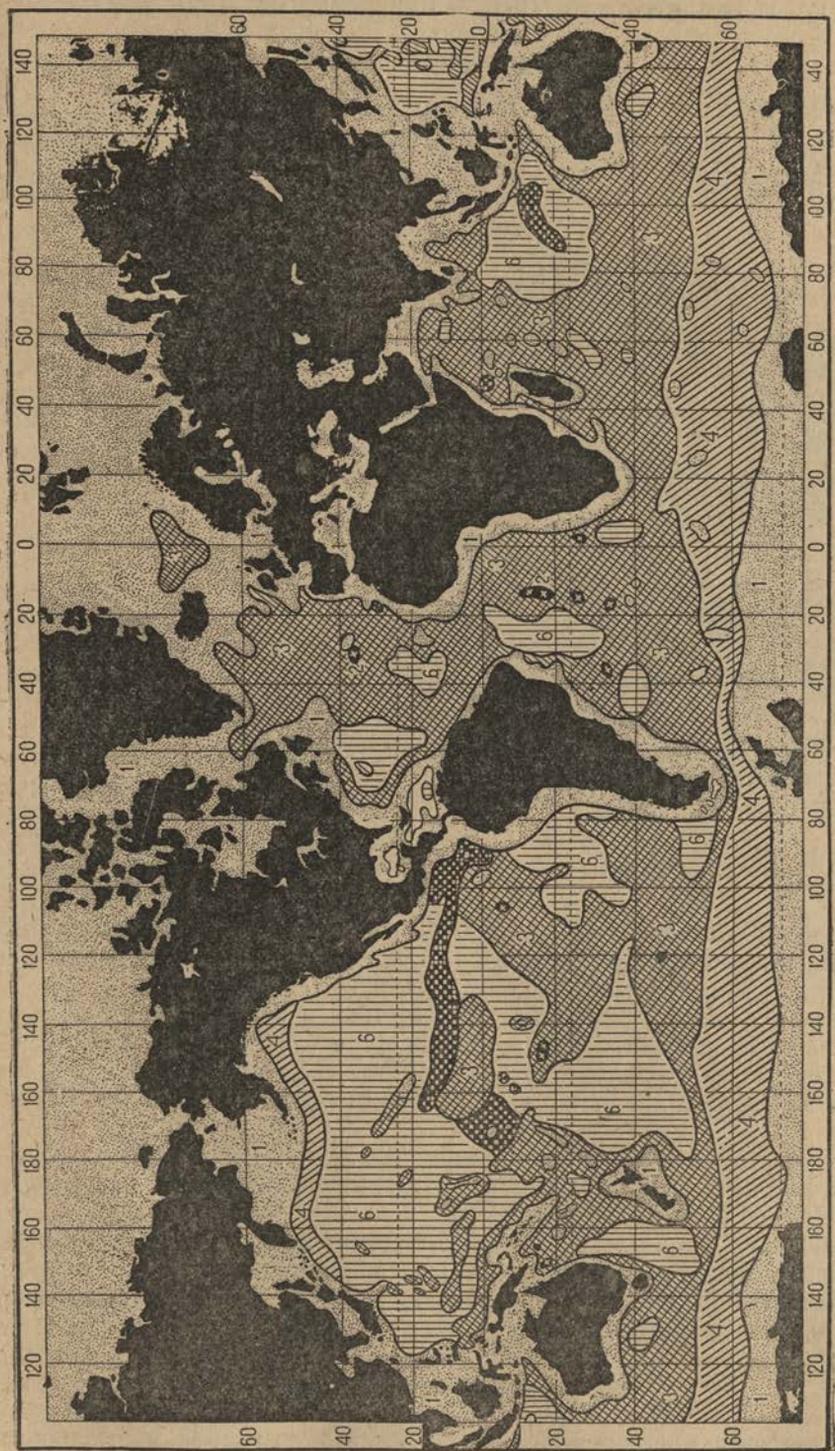


Рис. 184. Распределение илов на дне мирового океана.

1 — прибрежные и другие отложения; 2 — птероподовый ил; 3 — глобигерининовый ил; 4 — диатомовый ил; 5 — радиолярный ил; 6 — красная глина.

## IV. ОТЛОЖЕНИЯ В МОРСКИХ И ПРЭСНОВОДНЫХ БАССЕЙНАХ

## 1. Донные отложения морей

Только часть умирающих в море и пресной воде организмов растворяется целиком. В море сильному разрушению подвергается плазма отмерших организмов; что же касается скелетных частей, то только часть их растворяется, основная же масса отлагается на дне океана, входя в состав прибрежных и пелагических отложений.

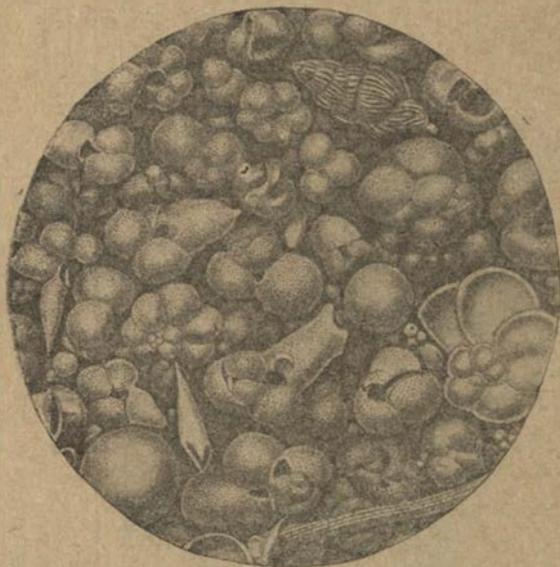


Рис. 185. Глобигериновый ил из Индийского океана.

Пелагические отложения в виде илов — глобигеринового, птероподового, диатомового, радиоляриевых — и красная глина покрывают все дно мирового океана; их распределение видно на прилагаемой карте (рис. 184).

Глобигериновый ил (рис. 185) содержит до 64% кальциевых организмов, причем на 53% состоит из известковых раковин пелагических корненожек *Globigerina*, *Orbulina* и др.; он занимает большую часть (больше половины) Атлантического и Индийского океанов.

Птероподовый ил отличается наличием раковины крылоногих и киленогих моллюсков; Са-организмов в нем еще больше, чем в глобигериновом, именно до 79%, причем на долю пелагических корненожек приходится до 47%; занятые им площади незначительны.

Диатомовый ил (рис. 186) состоит в большей своей части из кремневых раковин диатомей; кремневые организмы занимают в его составе 41%, известковые — только 22%; он лежит широкой полосой вдоль всех берегов Антарктики, на некотором расстоянии от них, и на севере Великого океана.

В красной глине остатков не так много, но в ее разновидности, в радиоляриевом илу (рис. 187) кремневые скелеты радиолярий и диатомей составляют не менее 20%.

Громадная площадь, занятая диатомовыми и глобигериновыми илами, показывает, какие огромные массы кремния и кальция были извлечены морскими организмами из морской воды и почти уже не поступают снова в круговорот жизни мирового океана.

## 2. Донные отложения озер

На дне озер олиготрофного типа в зависимости от степени олиготрофии отлагаются или озерный мергель или известковая гиттия, редко более обычные виды гиттии; озерный мергель состоит почти на 80% из  $\text{CaCO}_3$ .

Известковая гиттия содержит, кроме  $\text{CaCO}_3$ , количество которого может падать до 10% и ниже, но который все же отличим невооруженным глазом, еще довольно значительную массу мелкого органического, прозрачного под микроскопом детрита и часто отложения циановых, особенно *Lyngbya*.

Однако в общем отложения органического вещества на дне олиготрофных озер или почти отсутствуют или являются сравнительно незначительными.

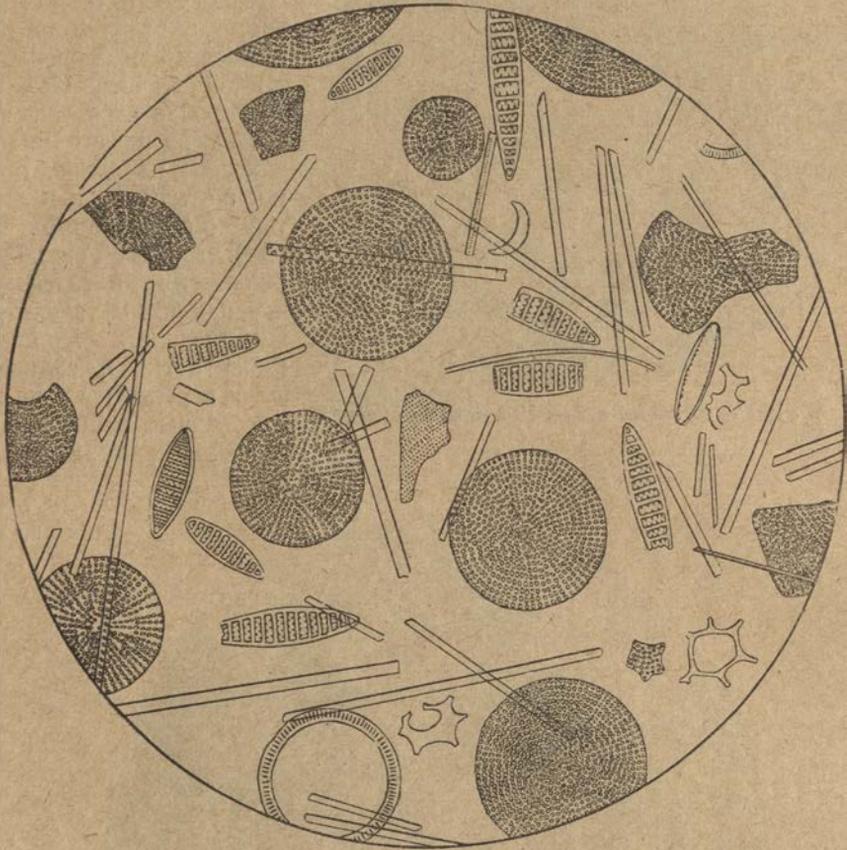


Рис. 186. Диатомовый ил вблизи края антарктического льда.

Органического вещества в этих озерах производится сравнительно настолько мало, а кислорода во всех слоях настолько много, что все отмершие организмы почти целиком разлагаются на зольные элементы,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_3$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , которые снова вступают в круговорот жизни озера; образование органического вещества здесь почти целиком обратимый, реверсивный процесс.

В озерах эвтрофного типа отлагаются типичные гиттии; макроскопически Са в них обычно не отличим; основную массу отложения нередко составляют хорошо сохранившиеся мелкие водоросли, часто циановые; имеющийся детрит прозрачен — такова водорослевая гиттия; имеется еще целый ряд гиттиевых отложений. Все они содержат сравнительно большое количество органических соединений; отсюда мы должны заключить, что в эвтрофных озерах органического вещества образуется настолько много, что только часть его разлагается бактериями, чему способствует обычная

бедность кислородом нижних слоев (гиполимниона) этих бассейнов; процесс образования органического вещества в них обратим, реверсибелен, лишь отчасти.



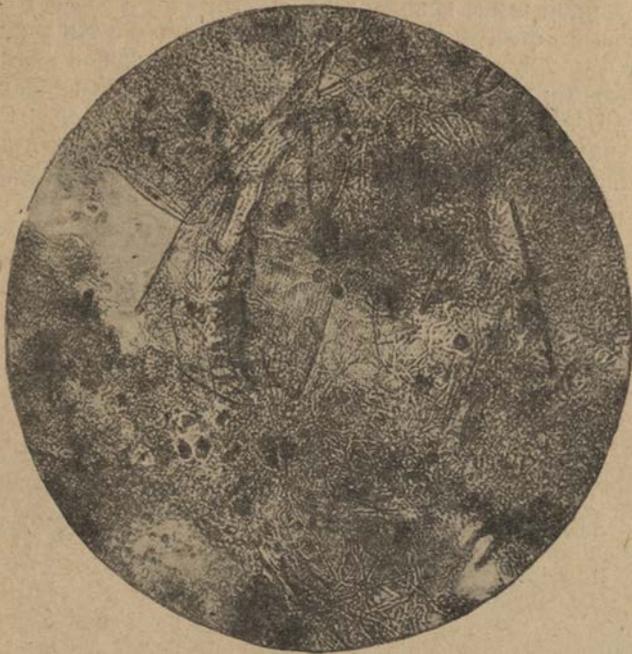
Рис. 187. Радиоляриевый ил из Индийского океана.

Эти озерные гиттии эвтрофных озер в свежем виде представляют собой коллоидную, жирную и мягкую массу, которая в высушенном состоянии окрасивается окрашенной в беловато-серый цвет разных оттенков (рис. 188—191). Именно к этим отложениям и было впервые применено шведами народное название гиттия, а немцами термин сапропель (от греч. *sapros* — гнилой и *pelos* — ил), а затем уже эти, одинаково теперь употребляющиеся в науке термины гиттия и сапропель были перенесены и на другие озерные и аналогичные отложения, как, например,



Рис. 188. Глинистая гиттия:

описанная выше известковая гиттия или известковый сапропель. В русской технической литературе господствуют термины сапропель и сапропелиты.



*Рис. 189.* Водорослевая гиттия из *Lyngbya* (видна задняя часть тела рачка *Lynceus*).



*Рис. 190.* Водорослевая гиттия из *Gomphosphaeria*.

Кроме описанной выше водорослевой гиттии (водорослевого сапропеля), шведские ученые отличают еще мелкодетритную и крупнодетритную гиттию. Основной частью первой является тонкий детрит, к которому примешиваются остатки диатомовых водорослей, зеленых водорослей, как *Cladophora*, остатки хитинных панцирей ракообразных, их испражнения и т. д. В грубодетритной гиттии преобладают остатки высших растений, иногда мхов и той же *Cladophora*. Грубодетритная гиттия



Рис. 191. Диатомовая гиттия.

окрашена в более темные коричневатые оттенки сравнительно с более светлыми тонами мелкодетритной гиттии.

Рис. 192 представляет схематическую карту зон озерных отложений на всем земном шаре. Там отмечены следующие пять основных зон (Алабышев, 1931):

- I. Зона тундры с маломощными сапропелевыми пресноводными озерами (до 0,5 м).
- II. Зона таежно-подзолистая мощных сапропелевых пресноводных месторождений (до 30 м).
- III. Зона субтропических и тропических пресноводных озерных сапропелей.
- IV. Зона солонководных сапропелитов и минеральных лечебных грязей.
- V. Горная зона пресноводных сапропелей (до 10 м).

На этой карте обращает на себя внимание разница в отложениях северного и южного полушарий. В южном полушарии, повидимому, совершенно отсутствует первая зона и очень слабо развита вторая.

Кроме описанных выше известковых и водорослевых гиттий, отличаются еще отложения глинистой гиттии (рис. 188) в местностях, богатых глиной. В глинистых гиттиях или сапропелях господствуют мелкие минеральные частицы и тонкий детрит. Эти отложения встречаются у нас, на

пример, в юго-западной части Ильменя и в одном из заливов озера Ханка в Уссурийском крае.

В кремнистых сапропелях отлагаются диатомеи (озеро Селигер) и кварцевый песок.

Наконец имеются железистые озерные отложения, так называемые озерные руды, содержащие железа от 20 до 60%. В свое время при Петре I чугуноплавильные заводы, работавшие на озерных рудах, были поставлены у нас в Петрозаводске и на Кончозере в современной Карело-Финской республике.

Мы не можем входить в более детальное описание всех вышеуказанных типов сапропелей. Изучение сапропелей ввиду их большого прикладного значения, о котором будет сказано ниже, развилось теперь в самостоятельную отрасль, по которой имеются большие сводки как в русской, так и в иностранной литературе.

Наиболее существенными типами являются глинистые сапропели, известковые, водорослевые крупно- и мелкодетритные, гиттиевые дю и железистые озерные отложения.

Распределение всех этих типов в пределах Европейской части Союза изображено на рис. 193 (Алабышев, 1931).

Многие авторы относят к сапропелям не только пресноводные, но и морские отложения, богатые органическими веществами. Сюда относится, например, кукурсит — морской сапропелит силурийского времени, образованный из планктонной синезеленой водоросли *Gloeocapsomorpha prisca*, близкой к современной *Gloeocarpa*; уголь томит (от реки Томи) состоит из скоплений одной бурой водоросли *Himanthaliopsis snitakovii*, близкой к современной *Himanthalia*. Вероятно, что отложения, аналогичные сапропелям, принимали большое участие в образовании нефти; по крайней мере из балхашита была получена искусственно нефть, весьма сходная с химической точки зрения с натуральной нефтью.

Балхашит представляет собой темносерое упругое вещество, напоминающее каучук. Он образуется в течение короткого времени из богатых жиром водорослей. М. Д. Залесский дает следующее описание образования балхашита: «В солоноватом, мелководном, поросшем болотной и водяной растительностью озере Ала-куль, представляющем южную оконечность озера Балхаш, живет маслосодержащая водоросль *Botriococcus braunii* (из зеленых). Эта планктонная водоросль, ввиду значительного содержания в ней масла, массами всплывает на поверхность воды. В массе ее происходит сероводородное брожение, и она в соприкосновении с воздухом, при подсыхании на берегу, из черно-зеленой, подвижной превращается в желто-бурюю, плотную, упругую, напоминающую резину».

Из обычных пресноводных сапропелей тоже, как увидим ниже, получают бензин, керосин и тяжелые масла.

Отложения дистрофных озер носят у шведов название «дю»; дю отличаются от гиттий большим количеством осажденных гумусных кислот буро-черного цвета. К ним примешано много аллохтонных (приносных) веществ — отложения торфа и остатки высших водных растений; из остатков планктонных организмов встречаются особенно диатомеи и споры хризомонад. При большом количестве этих остатков получается г и т т и е в о й дю. Отложения дю в сыром и высохшем виде имеют темную окраску в противоположность отложениям вышеописанных гиттий, которые при высыхании имеют белую и серую окраску.

Отложения дю почти сплошь состоят из остатков растительных организмов. В дистрофных озерах благодаря господствующей там кислой реакции отмершие организмы разлагаются очень мало и в основной массе падают на дно; образование органического вещества здесь — процесс почти необрати-

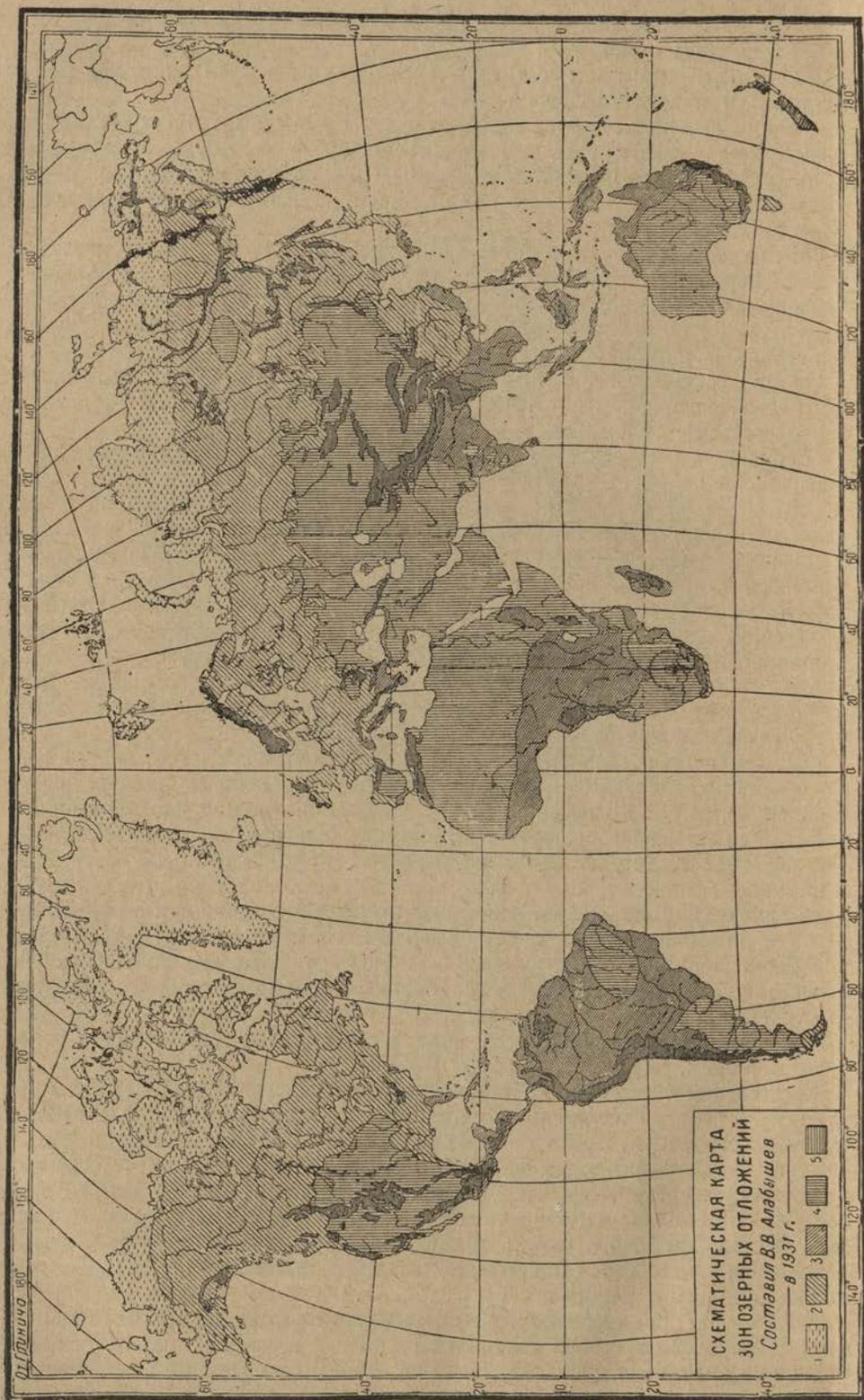


Рис. 192. Политье см. на след. стр.



Рис. 193. Схематическая карта озерных отложений Европейской части СССР.

Зона пресноводных сапропелей 1—5; 1 — районы кремнеземистых сапропелей (диатомитов); 2 — районы известковистых сапропелей; 3 — районы железных озерных руд (в связи с выходами змеишников, лабрадоритов и зеленокаменных пород); 4 — глинистые районы озерных сапропелей; 5 — песчаные районы озерных сапропелей; 6 — зона солончатоводных сапропелитов и минеральных лечебных грязей; 7 — подзона солонцово-солончачковая с самосадочными озерами; 8 — тундровая пресноводная зона малоомощных желеобразных сапропелей; 9 — горная (вертикальная) зона пресноводных сапропелей; 10 — северная граница выщелоченных черноземов.

Рис. 192. Схематическая карта озерных отложений.

1 — зона тундры с малоомощными сапропелевыми пресноводными озерами (до 0,5 м); 2 — зона таежно-подзолистая мощных сапропелевых пресноводных месторождений (до 30 м); 3 — зона субтропических и тропических пресноводных озерных сапропелей; 4 — зона солончатоводных сапропелитов и минеральных лечебных грязей, самосадочных озер и солончаков. Зональные месторождения озер поваренной и глауберовой соли, магниевых солей, селитры и гипса; 5 — вертикальная горная зона пресноводных сапропелей (до 10 м).

мый, почти ирреверсильный. В дистрофных озерах повышение дна и их зарастание идут очень быстро; они быстро созревают и превращаются в выпуклое сфагновое болото; в эвтрофных озерах процесс зарастания идет медленнее, и еще медленнее происходит он в озерах олиготрофных, которые долгое время находятся в своего рода биологическом равновесии.

Наглядно как вышеуказанные, так и другие признаки, отличающие друг от друга озера олиготрофные, эвтрофные и дистрофные, представлены на табл. 57.

Историческое прошлое озерных отложений. Если мы будем вырезать бурами колонки сапропелей со дна современных озер, то в большинстве случаев, при достаточной величине колонки, они будут состоять из отложений не одного типа, а нескольких, помещенных

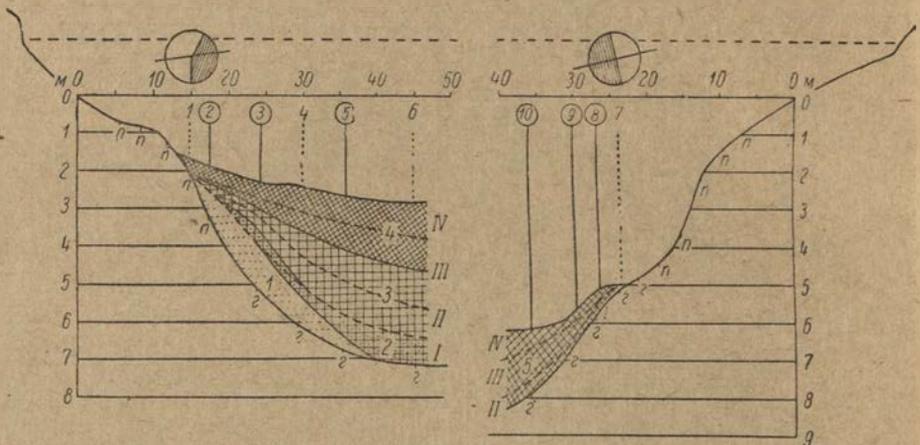


Рис. 194. Разрез донных отложений в озере Оярн (Швеция) — слева у защищенного, справа у открытого берега.

Обозначения для материка: *п* — песок; *г* — глина; для отложений: 1 — озерный мел; 2 — намытые отложения; 3 — водорослевая гиттия; 4 — гиттия; 5 — грубодетритовая гиттия; I—IV — возраст отложений (зоны: I — Иольдиевое море и Анцилово озеро, II — от Анцилового озера к Литориновому морю, III — Литориновое море и Лимнеевое озеро, IV — конец Лимнеевого озера и современная эпоха); вертикальные линии 1—10 — буровые пробы.

один над другим, причем, конечно, типы отложений, лежащие глубже, будут более древними. По этим разрезам мы можем проследить геологическую жизнь озера с самого начала его возникновения как олиготрофного бассейна, переход его в эвтрофный, затем в дистрофный, его заболачивание и, наконец, образование вместо бывшего озера выпуклого болота. Обычная схема разреза выпуклых болот изображена на рис. 32.

На рис. 194 даны разрезы шведских озер, на которых, кроме изображения отложений тех или иных сапропелей, обозначены еще и четыре возрастные зоны, на протяжении которых они отлагались.

Первая зона относится ко времени существования Иольдиевого моря и Анцилового озера; вторая — к переходной эпохе между Анциловым озером и Литориновым морем; третья — к эпохе Литоринового моря и Лимнеевого озера; четвертая — к концу существования Лимнеевого озера и к современной эпохе.

Вопрос о переходе одного типа озер в другой и одних отложений в другие разработан еще очень недостаточно.

Интересные наблюдения над рядом озерных отложений были сделаны Б. В. Перфильевым. С помощью особого изобретенного им прибора (стратометра) он вырезал со дна исследуемого им бассейна вертикальные колонки длиной до 1 м. На продольном разрезе этих колонок ясно выступают пра-

вильно чередующиеся годовичные отложения сапропеля, названные им микрозонами (рис. 195, 196). К каждому году относятся две микрозоны; толщина их определяется несколькими долями миллиметра и не превышает толщины листа писчей бумаги. Благодаря присутствию в микрозонах различных минеральных частиц и массовому нахождению микроорганизмов они приобретают различную окраску. Микрохимический анализ подтвердил точно так же различие в составе микрозон не только в более глубоких отложениях, но и в так называемом пелогене — поверхностном илообразующем слое сапропеля.

Образование микрозон обязано биологическим и физико-химическим факторам. Изучение микрозон дает возможность определить характер и возраст сапропелевых отложений. Так, например, вычислено совершенно точно, что слой «черного ила» в Сакском озере в Крыму толщиной в 3 м отложился в течение 2400 лет. На продольном разрезе колонок, вынутых со дна слоев сапропеля, кроме мелких микрозон замечаются еще и более широкие цветковые изменения отложений (широкие полосы), захватывающие ряд лет. Это дает возможность сопоставить зоны одинакового возраста различных сапропелевых водоемов и позволяет проникнуть в историю климатов прошлых эпох, год за годом, так же точно, как это делается на основании изучения ленточных глин и годовых колец на поперечном разрезе старых деревьев.

Хорошие данные для определения климата, господствовавшего во время отложения тех или иных слоев сапропеля, дает качественное и количественное изучение пыльцы древесных растений, находимой в донных отложениях. Относительно холодный и сырой климат характеризуется господством буков и елей, теплый и более сухой климат — господством смешанных дубовых лесов; при охлаждении климата появляются березы и сосны, и т. д. На необходимость изучения пыльцы и выяснения своего рода «пыльцевого спектра» в отложениях водных бассейнов обратил особое внимание шведский ученый Пост в 1916 г. По его методике было изучено очень большое количество отложений в целом ряде стран.

Как частный пример можно привести картину изменения флоры в окрестностях Косинских озер Московской области. На основании пыльцевого анализа отложений в Черном озере были установлены следующие четыре периода, начиная с более древнего:

- I. Березово-сосновый период;
- II. Березовый период с усилением широколиственных пород;
- III. Елово-ольховый период;
- IV. Березово-елово-сосновый период с угасанием широколиственных пород.

**Прикладное значение сапропеля.** Быстрое развитие в Союзе авиации, автомобильного транспорта, механизации сельского хозяйства предъявляет огромные требования на жидкое топливо и смазочные масла. Между тем отдаленность нефтяных районов от многих промышленных центров Союза ставит вопрос о замене естественного, природного жидкого топлива (нефть и ее продукты) искусственным, получаемым при сухой перегонке сланцев и сапропелей. Это особенно относится к Сибири.

Сибирские сапропелиты являются особенно рентабельным источником для получения жидкого топлива; из них первое место по своему качеству занимают барзасские сапропели (в районе реки Томи, приток реки Оби), которые дают, например, до 35% смолы вместо обычных 10—12% для газовых углей.

В процессе перегонки сапропель разлагается на кокс, смолу, газ и подсмольную воду. Газ используется как горючее в топке; кокс идет на топливо, а его зола используется для строительного дела. Из смолы получают бензин, керосин и тяжелые масла. Из тяжелых масел выделяются

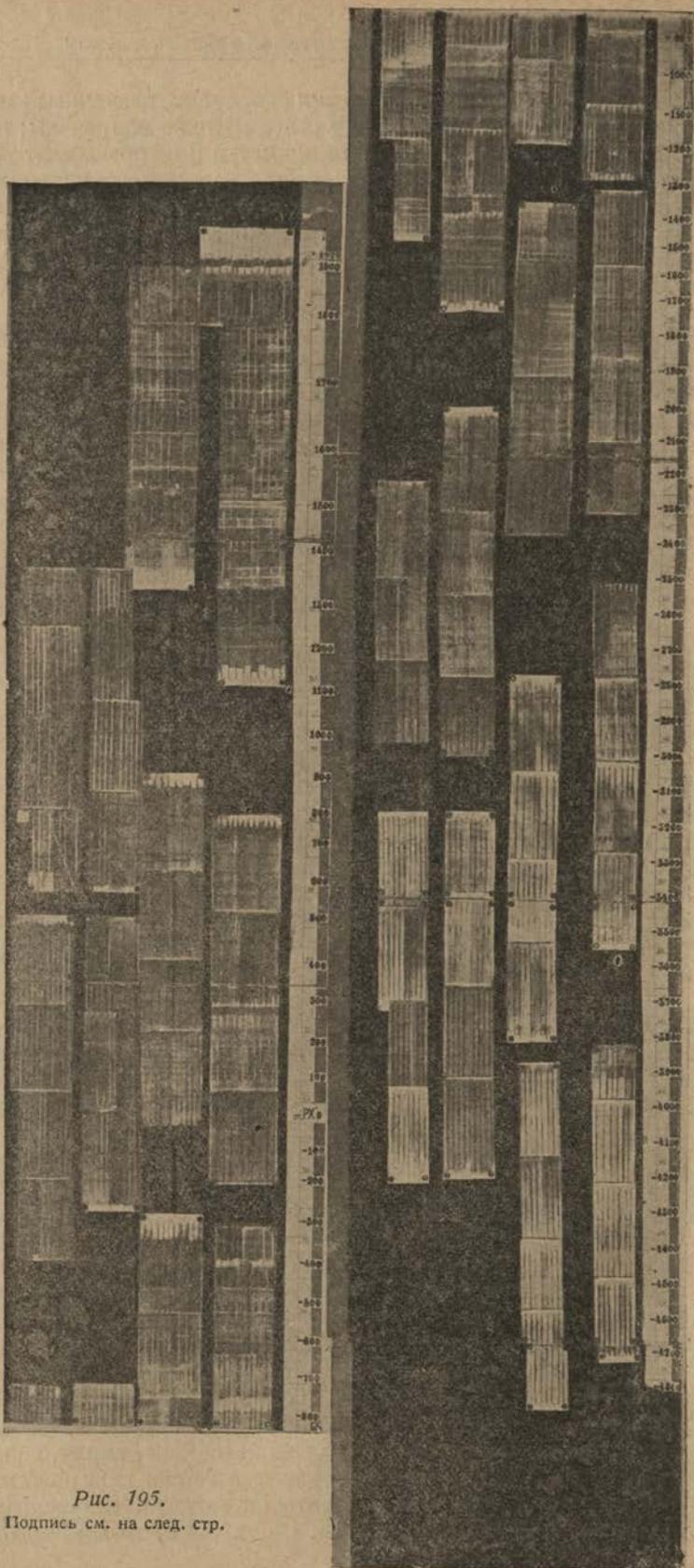
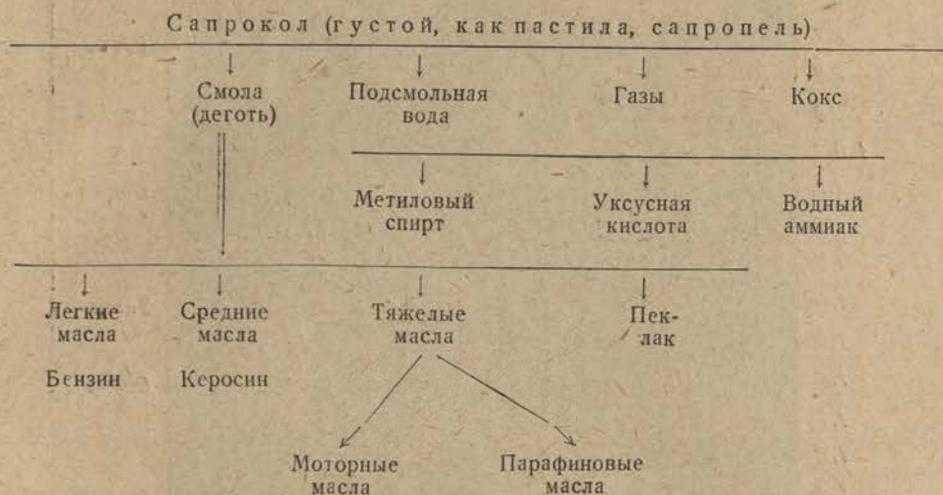


Рис. 195.  
Подпись см. на след. стр.

фенолы, парафиновые масла и пр. Из подсмольной воды получают метиловый спирт, уксусная кислота, водный аммиак.

Помимо значительного количества углеродистых соединений (75%), сапропели отличаются более богатым содержанием азота (1.5—3.5%) сравнительно с торфом и сланцами; при сухой перегонке вместе с поташом и железом сапропель дает цианистые соединения —  $K_4F(CN)_6$  — «желтую кровяную соль», в большом количестве используемую красочными и красильными заводами. Следующая таблица представляет собой схему результатов сухой перегонки сапропеля:



Полученные из сапропеля бензин и керосин обеспечивают возможность иметь богатый источник жидкого топлива в случае оскудения природных запасов нефти.

Немаловажную роль могут играть сапропели при изготовлении бумажной массы; здесь сапропель с успехом конкурирует с торфом.

Помимо указанного выше технического и промышленного значения, большое место отводится сапропелям и в деле здравоохранения. Лечебное действие минеральных грязей общеизвестно, и десятки тысяч больных при хронических заболеваниях суставов, хроническом ревматизме, ряда болезней нервной системы, грудной и брюшной полости, при подагре и пр. направляются на лиманы и в грязелечебницы.

Грязевые месторождения имеются в СССР как на севере (Старая Русса, Сольвычегодск, Сестрорецк), так особенно на юге вдоль побережья Черного моря, на северном Кавказе, в прикаспийской низменности, за Каспийским морем, в западной и восточной Сибири.

Наиболее известны одесские лиманы, Сакское озеро в Крыму, Бердянское озеро, Славянские озера, Липецкие грязи, озеро Карачи в западной Сибири и Шира в восточной Сибири.

## V. БИОМАССА И ПРОДУКЦИЯ

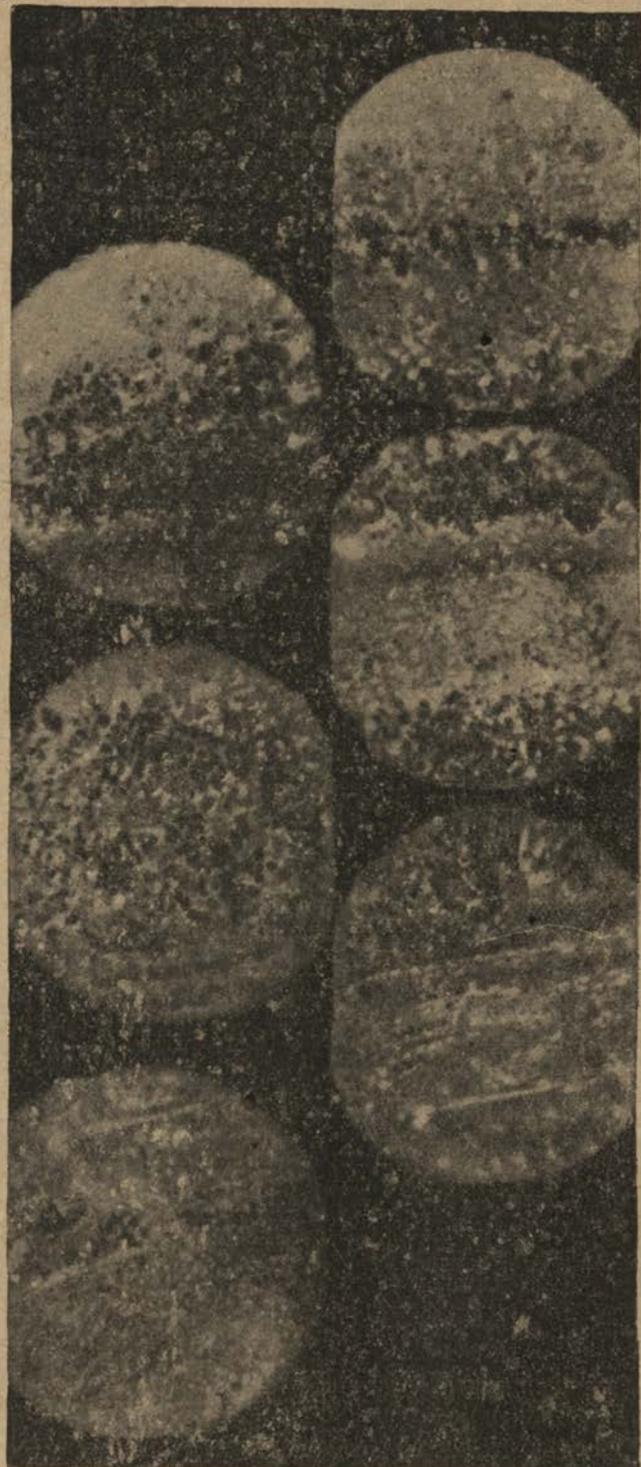
### 1. Основные понятия и терминология

До сих пор мы говорили вообще о производительности водоемов, считая само собой понятным, что дело идет о развитии в водных бассейнах органи-

Рис. 195. Микрзоны Б. В. Перфильева — отложения в одном из озер Карелии с 4800 г. до н. э. и по 1929 г. гр. э., всего за 6729 лет.

Миллиметры

0 00  
0.1  
0.2  
0.3  
0.4  
0.5  
0.6  
0.7  
0.8  
0.9  
1.0  
1.1  
1.2  
1.3  
1.4  
1.5  
1.6  
1.7  
1.8  
1.9  
2.0  
2.1  
2.2  
2.3  
2.4  
2.5  
2.6  
2.7  
2.8  
2.9  
3.0  
3.1  
3.2  
3.3  
3.4  
3.5



Зима

Осень

Лето

Весна

Зима

Осень

Лето

Весна

Рис. 196. Микрозоны Б. В. Перфильева при увеличении в 85 раз;

ческого вещества; в настоящее время в ходе изучения вопросов производительности выдвинулись два основных понятия: первое — биомасса, второе — продукция.

**Б и о м а с с а** — это количество органического вещества в живых организмах на единицу поверхности или объема. Можно определять биомассу данного биоценоза или всего данного бассейна или определенного типа водоемов, можно решать вопросы о биомассе в момент исследования, о месячной, сезонной и годовой биомассе.

В понятие органического вещества либо входит все тело животного и растения, либо из него исключаются скелетные части, что делается часто, например, в отношении раковин моллюсков.

**П р о д у к ц и я** (аналогия урожая) — это количество органического вещества, производимого (даваемого) организмами за определенный период времени как путем накопления (увеличения) органических веществ в своем теле, так и путем размножения, воспроизведения себе подобных, за вычетом естественно отмирающих особей, особей, поедаемых другими как водными, так и воздушными организмами, и видов, нормально оставляющих бассейн, как многие насекомые в момент их превращения во взрослую форму (стрекозы, ручейники и др.).

Между тем эти вопросы изучены еще недостаточно, и потому определение продукции, например годовой, какого-либо бассейна можно дать лишь очень приблизительно. Пока только в отдельных случаях получают более точные цифры, как, например, для Баренцова моря, где планктон на 80—85% состоит из однолетней популяции *Calanus finmarchicus*.

Мы видели выше, как сильно зависит развитие планктона от химического состава воды, от количества  $O_2$ ,  $CO_2$ , P, N и pH, и обратно, как зависит состав воды от развивающегося и разлагающегося в нем планктона. Исходя из этого, целый ряд лиц пытался определить продукцию планктона за определенный период, учитывая изменения химического состава воды, происходящее за то же время (Moore, Atkins, Крепс и Вержбицкая, Coorer и Seiwel). Однако, зная те изменения, которые производят в воде определенные фитопланктонты, мы все же не можем точно сказать, сколько поколений этих растений сменилось за время нашего исследования, и потому можем получать заниженные цифры продуктивности.

Пытались определять продуктивность и по изменению количества кислорода в воде. Хорошо известно, что днем растения выделяют кислород, а ночью его поглощают. А. Пюттер держал в течение суток морскую воду из Кильской бухты в лаборатории в нормально освещенных и затемненных сосудах; в освещенных сосудах был прирост кислорода, в затемненном — убыль. Итоговый для обеих банок прирост кислорода в сутки оказался равным  $2.43 \pm 0.07 \text{ см}^3 O_2$ . Это количество кислорода можно перевести уже на глюкозу, зная, что  $1 \text{ см}^3 O_2$  дает 1.34 мг глюкозы.

Опыты с освещенными и затемненными банками производились также не в лаборатории, а в естественных условиях, опуская их прямо в море на ту или иную глубину. С. Бруевич определял изменения количества кислорода в воде Каспийского моря, принимая во внимание pH воды. Именно среднее часовое производство кислорода он определял по разнице между максимальным количеством кислорода в воде после полудня и минимальным ночью; среднее потребление по разнице содержания кислорода в воде после заката и перед восходом. По его данным, в сентябре 1934 г. продукция планктона в среднем Каспии близка к 0.68 мг/л глюкозы в сутки, а в южном Каспии — 0.75 мг/л.

Подобно биомассе можно изучать продукцию или данного бассейна или же различных типов водоемов; можно определять продукцию месячную, сезонную, годовую и т. д.

\*

В связи с вопросами хозяйственной жизни выработались понятия «потенциальная биомасса» и «потенциальная продукция», под которыми подразумеваются биомасса и продукция, которые могут быть получены в результате перестройки природы человеком.

Для обозначения биомассы употребляется латинская буква «В», для продукции — «Р».

А. П. Виноградов сопоставил элементарные анализы и калорийность монотонных планктонов, т. е. планктонов с исключительным господством тех или иных морских животных или растений, и получил следующие результаты (табл. 41).

Таблица 41  
Средний химический состав разных планктонов  
(в процентах сухого веса)

Монотонный планктон из:	Зола	C	H	N	Ca	Mg	Si	P	Fe	Калорий
<b>Водорослей:</b>										
диатомовых . . . . .	57.81	16.68	3.65	2.49	0.84	0.32	17.38	0.60	0.38	1837
перидиниевых . . . . .	—	33.49	5.58	4.61	0.91	—	2.19	0.57	1.11	—
синезеленых . . . . .	15.9	—	—	7.13	0.84	1.03	0.89	0.83	0.34	3463
<b>Ракообразных:</b>										
веслоногих . . . . .	10.10	45.52	7.22	9.96	0.44	0.25	0.14	1.03	0.30	} 4442
жабронюгих . . . . .	17.03	40.48	6.31	9.05	3.18	0.43	0.96	2.03	1.09	
бокоплавов . . . . .	25.20	37.59	5.63	8.07	11.03	0.17	0.26	0.86	0.37	

Отсюда видно, что наиболее калорийным является рачковый планктон (4442 кал.). Он же содержит наибольшее количество P (1.03%), а амфиподный наиболее богат Ca (11.03%). Наименее калориен диатомовый планктон, исключительно богатый Si (17.38%).

Если мы примем за единицу, например, P, то в различных планктонах мы получим следующее соотношение остальных элементов (табл. 42).

Таблица 42

	P	N	Si	C	Ca	Fe
Диатомовый планктон . . . . .	1	4	22	31	1.5	0.6
Перидиниевый планктон . . . . .	1	8	4	60	1.5	2
Синезеленые, не концентрирующие Ca . . . . .	1	9	1	(40)	1	0.4
Веслоногие рачки . . . . .	1	10	0.1	45	0.5	0.3

Пользуясь этой таблицей, мы, определив количественно потерю морской водой основных элементов за определенный период времени, можем сказать (по пропорциональности потери отдельных элементов), какой господствовал тогда планктон, даже и не собрав самого планктона, а общая потеря морем основных элементов дает нам возможность определить общую планктонную продуктивность моря за определенный период.

## 2. Количественные отношения между растительностью, беспозвоночными животными и рыбой (первичная, промежуточная и конечная продукция)

Исходя из интересов рыбного хозяйства, все население водных бассейнов можно разделить на три «продуктивных группы»: первичная продукция — растения, промежуточная продукция —

животное население и конечная продукция — рыбы, которые питаются животным населением.

Между этими продуктами для бассейнов одинакового типа должны существовать определенные числовые отношения. Выяснение этих отношений, крайне важных для ведения хозяйства, однако, еще только началось; больших обобщений мы еще совершенно не имеем и можно привести, собственно говоря, лишь ряд примеров.

Дело в том, что определенное количество пищи не превращается прямо в такое же количество тела того организма, который этой пищей питается. Значительная часть энергии, заключающейся в пище, идет на процессы жизнедеятельности, в частности, на движение питающегося организма, и только меньшая часть в лучшем случае (растущий организм) откладывается в его теле как потенциальная энергия. Отношение энергетического обмена веществ к конструктивному у рыб равно 2 : 1 или 3 : 1, т. е. откладывается в их теле только  $\frac{1}{3}$  и  $\frac{1}{4}$  часть всей энергии, заключающейся в их пище. Гораздо меньшие коэффициенты были получены для *Chironomus* — именно  $\frac{1}{7}$ — $\frac{1}{8}$ .

На 1 кг живого веса в 1 час потребная кинетическая энергия вычислена для:

<i>Chironomus</i> . . . . .	1	б. кал.
<i>Oligochaeta</i> . . . . .	0.32	" "
<i>Amphipoda</i> . . . . .	1	" "
<i>Ephemera</i> . . . . .	2	" "

Отсюда делается тот вывод, что в рыбохозяйственном отношении два бассейна с одинаковой весовой производительностью донной фауны могут быть совершенно различны. Наиболее богат рыбой будет тот, в котором донная фауна состоит из организмов с наименьшей потребностью в кинетической энергии. Ряд наблюдений позволяет думать, что и вообще в бедных пищей озерах относительный расход кинетической энергии меньше, чем в богатых. Вообще же следует признать, что количество потенциальной энергии, заключающейся в определенном весовом количестве донных организмов, не стоит ни в каком постоянном отношении к весу полученной этими организмами пищи; все зависит от состава населения.

Годовая производительность Green Lake в Висконсине (США), где детрит используется в достаточно высокой степени, выражается такими цифрами (табл. 43):

Таблица 43

Организмы	Сырой вес (в кг) на 1 га	Сухой вес (в кг) на 1 га
Донные растения . . . . .	4 300	50
Планктонные растения . . . . .	26 470	2 650
Все растения . . . . .	30 770	2 700
Донные животные . . . . .	350	60
Планктонные животные . . . . .	530	53
Все животные (без рыб) . . . . .	880	113

Т. е. годовая производительность растений в 35, а по сухому весу в 24 раза превосходит годовую производительность животных (без рыб).

Для ряда озер Швеции Альм вычислил так называемый им F/B-коэффициент (Fisch — рыба, Boden — дно), т. е. отношение между количеством рыбы и количеством донных беспозвоночных на 1 га; это отношение выражается числами порядка  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ , падая до  $\frac{1}{31}$ . Однако Альм вычислял

свои коэффициенты, считая биомассу беспозвоночных с момента исследования равной годовой производительности и принимая во внимание лишь иловое население озера; поэтому его коэффициенты надо считать слишком высокими.

Лундбек, принимая во внимание годовую производительность, получил для озер с илом, бедным органическими остатками, но богатым  $O_2$ , коэффициент, равный  $1/100 - 1/200$ ; для озер с илом, богатым отложениями диатомовых и циановых, — коэффициент  $1/120$ ; для разных неглубоких озер —  $1/20 - 1/30$ . Блегвад (Blegwad) считает ежедневный пищевой рацион рыб в  $1/30$  их живого веса, — тогда годовой рацион их, если рыба питается весь год, будет равен 12-кратному весу тела; отсюда F/B-коэффициент мы можем считать равным 12.

Этот коэффициент был принят П. Ф. Домрачевым при выяснении рыбной продукции, которую может дать озеро Ильмень. Сырой вес продуктивного и малопродуктивного бентоса (т. е. бентоса без крупных моллюсков) он определяет для момента исследования в 8999 т. Вес непродуктивного бентоса 44 972 т. Количество органического вещества (23% сырого веса) в планктоне Ильменя в августе определяется в 8.887 т. Складывая вместе планктон и бентос, получаем пищевой запас для рыб 17 886 т.

Эту подсчитанную продукцию Домрачев увеличивает приблизительно вдвое за счет прибрежной фауны (флоры) и других производительных моментов. Тогда мы получаем производительность Ильменя около 38 400 т; деля 38 000 на 12, т. е. принимая F/B-коэффициент равным  $1/12$ , получаем 3200 т рыбы. Фактический годовой улов рыбы в годы исследования был равен приблизительно 2400 т.

Общие вычисления производительности морских вод, от морской травы *Zostera* до рыб, были сделаны Петерсеном для берегов Дании (рис. 175). Цифры показывают тысячи тонн; площади четырехугольников пропорциональны цифрам.

Основой производительности донного населения является *Zostera*; ее количество летом во всей Дании 24 млн. т. За счет гниющей zostеры живет около 5 млн. т бесполезных (непосредственно для рыб) животных, куда относятся большая с толстыми створками *Cyprina islandica* и морские ежи *Echinocardium* и *Brissopsis*. Кроме этих бесполезных животных, за счет той же zostеры живет около одного миллиона тонн полезных животных, т. е. главным образом червей и мелких двусторчатых моллюсков, служащих пищей рыбам через посредство других животных, питающихся ими и являющихся вместе с тем пищей рыб, или непосредственно. F/B-коэффициент и коэффициент при питании одних беспозвоночных другими Петерсен принимает равным  $1/10$ . Вылавливаемые ежегодно в Каттегате 5 тыс. т камбалы съедают из полезных животных 50 тыс. т, 6 тыс. т трески съедают 50 тыс. т хищных ракообразных и брюхоногих моллюсков и 10 тыс. т мелкой рыбы, а хищные ракообразные и мелкая рыба в свою очередь съедают 500 тыс. и 100 тыс. т полезных животных. Отсюда видно, что из определенного количества полезных животных камбал получается в 10 раз больше, чем трески. F/B-коэффициент полезных животных будет для камбалы  $1/10$ , а для трески, поскольку она питается хищными ракообразными и др., которые в свою очередь питаются полезными животными, F/B-коэффициент будет уже  $1/10 \cdot 1/10$ , т. е.  $1/100$ . Вредные животные, как морские звезды (25 тыс. т), съедают около 200 тыс. т полезных и часть бесполезных животных. Таким образом, из одного миллиона тонн полезных животных 50 тыс. уничтожается камбалами, 500 + 100 тыс. через других животных идет на треску, 200 тыс. поедаются морскими звездами. На схеме изображена еще сельдь (7 тыс. т), она питается в основе планктоном и сама служит пищей треске и другим рыбам.

Уже Ломани обращал внимание на громадную продукцию бактерий и фитопланктона, имеющую место благодаря их необычайно быстрому размножению. Л. А. Зенкевич сделал попытку наглядно, в схеме и цифрах, сопоставить продукцию с биомассой бактерий, фитопланктона, зоопланктона, бентоса и рыб. Это отношение продукции к биомассе он называет Р/В-коэффициентом.

Коэффициент Р/В для всего Баренцова моря при продуктивности его в 35 млн. и биомассе в 140 млн. равен  $\frac{35\ 000\ 000}{140\ 000\ 000} = 1/4$ . Р/В для фитопланктона Баренцова моря определяется в  $\frac{5\ 600\ 000\ 000}{120\ 000\ 000} = 46.6$ . Р/В для рыб принимается равным  $1/6$ ; для зоопланктона — около  $1/3$ , для бактерий — 1 тыс.

Соотношение биомассы и продукции для разных групп населения Баренцова моря выражается наглядной схемой, изображенной на рис. 197.

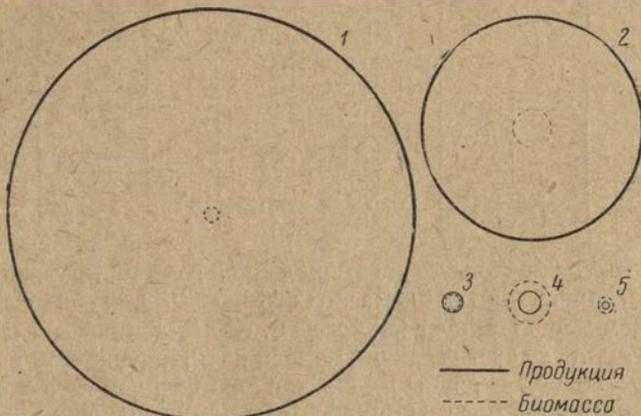


Рис. 197. Схема соотношения продукции и биомассы у бактерий (1), фитопланктона (2), зоопланктона (3), бентоса (4) и рыб (5) в Баренцовом море. (По Л. А. Зенкевичу).

Здесь поражает громадная продукция бактерий при малой биомассе, большая продукция фитопланктона при небольшой ее биомассе, малая продукция зоопланктона, едва превышающая биомассу, а затем уже обратные картины: небольшие биомассы бентоса и рыб, превышающие их продукцию.

Для Каспийского моря аналогичная работа была сделана С. Бруевичем. Приводим его данные (табл. 44).

Эта схема далека еще, конечно, от точности. Когда мы получим такие схемы и притом вполне точные для всех основных водоемов, применим их к практике рыбного хозяйства и проверим на ней, тогда один из этапов развития гидробиологии будет закончен и начнется новый, одним из моментов которого будет возможность широких предсказаний и глубокой переделки фауны и флоры водоемов в желательном для нас направлении.

### 3. Годовая производительность

Дночерпатель дает нам количество отдельных животных на определенной площади бассейна; отсюда легко вычислить годовую биомассу бассейна. Однако это вычисление касается только момента исследования и вовсе, конечно, не выражает всей годовой продукции бассейна, поскольку, например, масса животных погибает как пища для других организмов.

Таблица 44

Биомасса и продукция отдельных групп гидробионтов Каспийского моря и содержание в них азота и фосфора

Вес (в тысячах г)	В каком году	Биомасса					Годовой коэф- фициент P/V	Годовая продукция		
		сырой вес	сухой вес	% от сухо- го веса	азот N	фосфор P		сырой вес	сухой вес	% от су- хого веса
Бактерии . . .	1935	8 000	1 600	18	200	20	500	4 000 000	8 000 000	85.7
Фитопланктон . . . . .	1934	3 500	350	3.8	13.2	2.24	300	1 000 000	100 000	10.7
Зоопланктон . . . . .	1934	5 000	500	5	50	5	30	150 000	15 000	1.6
Фитобентос . . . . .	1935	3 000	375	4	6	0.7	1	3 000	375	0.04
Зообентос . . . . .	1935	30 000	4 500	49	450	45	4	1 200 000	18 000	1.9
Рыба . . . . .	1934— 1936	6 000	1 800	20	170	21	0.5	3 000	900	0.10
Морской зверь . . . . .	—	70	21	0.2	2.1	0.24	0.35	2 <sup>2</sup>	7	0.001
Всего . . . . .	—	55 600	9 150	100	891	94	—	—	—	100
Ежегодный улов рыбы 1934—1937 гг. . . . .	—	450	130	—	13	1.6	—	—	—	—

В качестве примера более точно вычисленной годовой производительности можно привести продукцию и биомассу *Cardium edule*, изученные В. Воробьевым в Азовском море. Прирост биомассы *C. edule* идет там за счет роста всех возрастных групп, за счет оседания молоди из планктона и за счет иммиграции годовиков из более глубоких слоев с пониженным количеством кислорода в более поверхностные. Напротив, убыль идет за счет выедания рыбами одно- двух- и трехлеток *Cardium* и за счет их естественной смертности. Процент сеголеток в отношении к взрослым оказывается различным в тех районах, где рыба откармливается, и в тех, где рыбы бывает мало. В первых он равен 12.4, во вторых доходит до 55.7%. Пользуясь такими данными, В. Воробьев устанавливает, что рыбы истребляют от 31 до 77% сеголеток *Cardium*. Поскольку известна биомасса осевшей молоди, оказывается, что рыбы берут с 1 м<sup>3</sup> около 644 экземпляров сеголеток *Cardium* с биомассой, равной 102.4 г. Близкие цифры получаются, если производить расчеты другим путем, а именно: по содержанию сеголеток в желудках рыб. Процент поедаемых рыбами годовиков оказался равным 70% сеголеток, а двух-годовиков — 184% числа сеголеток. В конце концов В. Воробьев принимает, что рыбы выедают с 1 м<sup>3</sup> — 661 г кардиумов. К осени биомасса живых *Cardium* увеличивается на 485 г на 1 м<sup>3</sup>. Отсюда фактическая продукция (годовой прирост биомассы) *Cardium* равна 1146 г (661 + 485) на 1 м<sup>3</sup>, а коэффициент  $P/V = \frac{\text{продукция}}{\text{весенняя биомасса}} = 4.1 \left( \frac{1146}{279.5} \right)$ .

Для тех животных (гомотопные), которые постоянно присутствуют в водоеме, но жизнь которых тянется не более года, за годовую продукцию, на основании ряда соображений и данных, Лундбека считает удвоенное наименьшее количество этих организмов, которое было определено дночерпателем в течение года. Однако для таких гомотопных животных, которые, как, например, моллюски, живут более года (в среднем около 3 лет), он принимает в качестве годовой производительности приблизительно лишь одну треть их количества в данный момент.

Для некоторых гетеротопных животных, как определенные виды *Chironomus*, которые закономерно каждый год исчезают из озера и не имеют постоянного ядра населения, за годовую продукцию Лундбек принимает их утроенное летнее общее количество. Для других организмов применяются другие масштабы. В общем весь вопрос о годовой продукции разработан еще очень мало, но ввиду крайней важности этого вопроса для хозяйственных целей существенно необходимы хотя бы и первоначальные соображения.

Прекрасная работа по изучению динамики биомассы профундали Белого озера под Москвой была сделана Е. В. Боруцким (1939). В Белом озере область профундали лежит от 2 до 13 м глубины. Эта площадь заселена *Chironomus plumosus*, биомасса которого весной 1935 г. была определена в 1046.9 кг сухого веса, затем *Corethra* — 216.7 кг, *Tanypis* — 10.7 кг и *Oligochaeta* — 510.2 кг, а вся биомасса в 1784.5 кг. Другие животные встречались только одиночно. Дальнейшая динамика биомасс этих четырех групп животных и суммарной, общей их биомассы с весны 1935 г. по весну 1936 г., т.е. за год, наглядно представлены на табл. 45 и рис. 198.

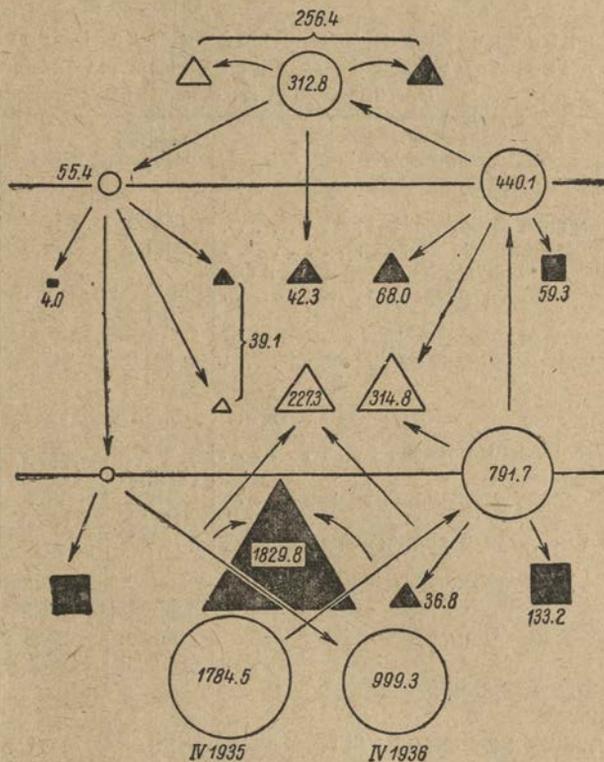


Рис. 198. Динамика общей биомассы бентоса в профундали Белого озера в 1935—1936 гг. (в килограммах сухого вещества. (По Е. В. Боруцкому, 1939).

Рисунок разделен двумя горизонталями на три части: верхняя часть — это воздух, средняя — вода бассейна и нижняя — придонный ил. Различные площади кругов представляют в килограммах количества сухого вещества всех молодых и взрослых животных, населяющих профундаль озера и отдельно куколок, имаго, кладок и молодых поколений насекомых за год. Прозрачные треугольники указывают съеденную рыбами биомассу, черные треугольники — отмершую биомассу, а черные четырехугольники — биомассу, поступающую обратно в водоем при метаморфозе насекомых (шкурки при окукливании, вылуплении, линьках и пр.).

При внимательном просмотре таблицы и рисунка годовая динамика биомассы озера, ее увеличение, прирост, ее уменьшение и потери становятся совершенно ясными, и мы не будем повторять словами то, что представлено на таблице и рисунке. Отметим только следующие моменты.

Процент чистой годовой продукции в отношении исходной биомассы очень различен, начиная с 91% у *Ch. plumosus*, и кончая 746% у *Tanypis*; очень велико количество отмерших организмов и отходов при метаморфозе, доходящее до 55% всей годовой продукции водоема, и срав-

нительно мало количество биомассы, съеденной рыбами в профундали, всего — 14%.

З. П. Тиховская дает для Дальних Зеленцов Баренцова моря следующий ход изменения средней биомассы отдельного экземпляра водорослей *Laminaria*. Молодая пластинка начинает отрастать от черенка в январе и образует сначала 11.2% всего растения против 58% старой пластинки и 30%,

Таблица 45

Динамика биомассы профундали Белого озера под Москвой в килограммах сухого веса (весенняя биомасса 1935 г., годовая продукция 1935—1936 гг. и весенняя биомасса 1936 г.)

Организмы	<i>Chironomus plumosus</i>	<i>Corethra</i>	<i>Tanypt</i>	<i>Oligochaeta</i>	Итого все 4 группы
Весенняя биомасса 1935 г. . . . .	1046.9	216.7	10.7	510.2	1784.5
Продуцировано за год . . . . .	2001.1	759.5	90.5	1160.1	4010.3
Чистая продукция и ее процент к исходной биомассе . . . . .	954	542.8	79.7	649.9	2225.8
	91	250	746	127	125
Весенняя биомасса 1936 г. и ее процент к годовой продукции . . . . .	494.6	212.3	63.5	228.9	993.3
	24.7	28	70	20	25
Потеряно за год из годовой продукции (в процентах):					
Вылеты насекомых . . . . .	211.3 (10.6%)	35.3 (4.7%)	9.8 (11%)	—	256.4 (6%)
Съедено водяными животными . . . . .	440.0 (22%)	91.6 (12%)	0.94 (1%)	9.0 (1%)	541.1 (14%)
В том числе в стадии куколок . . . . .	70%	—	—	—	70%
Поступило обратно в водоем (из годовой продукции) отмерших организмов и отходов при превращениях насекомых:					
	854.9 (42.7%)	420.3 (55.3%)	16.2 (18%)	922.2 (79%)	2212.5 (55%)

идущих на черенок (11.2—58.30—99.2?): затем, начиная с февраля, процент ее биомассы относительно веса всего растения все увеличивается: 25.1—37.0—84.3—88.3—89.6; с августа ее процент начинает уменьшаться: 88.9—84.7—79.3—71.1 и 63.5 в декабре. Процент старой пластинки с 58 в январе резко падает в апреле до 6, когда новая пластинка дает наибольшую продукцию; в марте весовой процент старой и новой пластинок одинаково равен 37.0; в июле старая пластинка исчезает.

Процент черешка с 30 в январе резко падает, как и старой пластинки, в апреле до 9.7, затем мало изменяется вплоть до сентября, когда начинает сбрасываться верхушка молодой уже выросшей пластинки, и с сентября до декабря включительно процент черешка увеличивается с 15.3 до 36.5 своего годового максимума.

Продукция *Laminaria* определяется: 1) низким положением температурного и светового оптимума ассимиляции, 2) длительностью вегетативного периода — около десяти месяцев и 3) круглосуточной ассимиляцией в период полярного дня в июле.

#### 4. Удобрение рыбных прудов

Приблизительно с 1914 г. в Германии началось планомерное изучение вопроса о влиянии удобрения рыбных прудов неорганическими солями и органическими веществами на рыбную производительность прудов. В 1925 г.

вышел учебник Демолля, подводящий итоги работы в этом направлении за истекший период времени.

Вопрос об удобрении сельскохозяйственных угодий изучается с 60-х годов прошлого столетия, и поэтому понятно, что он разработан гораздо глубже, чем вопрос об удобрении рыбных прудов. Мы имеем замечательные работы В. В. Докучаева, В. Р. Вильямса, П. А. Костычева и Т. Д. Лысенко, открывшие безграничные просторы для повышения урожайности полей. Таких же работ мы вправе ожидать и от наших рыбоводов.

Основным удобрением прудов являются те же суперфосфаты (Р), сульфат аммония (N), каинит (K) и пр., которыми удобряются и сельскохозяйственные угодья. Но действовать этим удобрением приходится в условиях, совершенно отличных от условий суши, — в толще воды, с одной стороны, и в прудовом илу, сильно отличном от наземных почв, — с другой. Однако

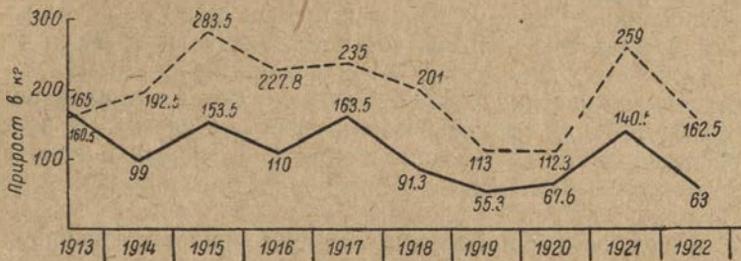


Рис. 199. Прирост рыбы в прудах, удобренных суперфосфатом и калием (прерывистая линия), сравнительно с прудами, давно не удобрявшимися (сплошная линия) в килограммах на 1 га.

общий конечный результат получается тот же, что и на суше, — увеличение производительности, в данном случае увеличение количества прироста рыбы в удобренных прудах сравнительно с неудобренными.

Как видно из рис. 199 (Германия, Вилленбах), прирост рыбы в прудах, удобренных суперфосфатом и калием, по наблюдениям за 10 лет всегда бывает чуть не вдвое выше прироста рыбы в неудобренных прудах. Это в среднем. В отдельных же случаях прирост увеличивается до 10 раз. Так, мергелевый пруд № 79 в 1914 г. давал 36 кг на 1 га прироста, а после удобрения дал в 1919 г. прирост в 356 кг на 1 га.

В конце концов прирост рыбы есть результат взаимодействия системы: вода—дно (ил пруда)—водные организмы. Отсюда понятна вся сложность вопроса об удобрении прудов.

Кроме удобрения в тесном смысле слова, приходится обращать очень большое внимание на реакцию прудовой воды и прудового ила и физические свойства последнего.

Пруды устраиваются первоначально на разного рода почвах: глинистых, песчаных и т. д., но с течением времени дно пруда покрывается специфическим прудовым илом, и первоначальная разница в почвах, послуживших ложем пруда, более или менее исчезает.

Прудовый ил обладает рядом свойств, сильно отличающих его от наземных почв. Числа, отражающие содержание коллоидов (по восстановлению перекиси водорода), будут: для песчаных почв 1—4, для пахотных 7—12 и для прудового ила 30—40. Огромное количество коллоидов в прудовом илу выступает еще яснее в отношении способности абсорбировать красящие вещества. Песчаные почвы оставляют неабсорбированными от  $\frac{1}{7}$  до  $\frac{1}{8}$  части, пахотная — от  $\frac{1}{40}$  до  $\frac{1}{140}$ , а прудовый ил — только от  $\frac{1}{1000}$  до  $\frac{1}{4000}$ . Поэтому ясно, что прудовый ил, обладающий особыми коллоидаль-

но-химическими свойствами, будет относиться к удобрениям в целом ряде случаев совершенно иначе, чем пахотная почва, а тем более песчаная. По целому ряду свойств ил удобренных прудов еще более отличается (в том же направлении) от пахотных и песчаных почв. Получается ряд: ил прудов удобренных — ил прудов неудобренных — пахотные почвы — песчаные почвы, причем иногда ил неудобренных прудов становится по своим свойствам ближе к пахотным почвам, чем к илу удобренных прудов.

Ассимилирующие азот бактерии живут главным образом в прудовом илу, не встречаются в свободной воде и лишь в небольшом количестве — на листьях водных растений. В илу удобренных прудов этих бактерий гораздо больше и проникают они на гораздо большую глубину, чем в неудобренных прудах или на пахотных почвах. Этим и объясняется избыток азота в илу удобренных прудов.

*Azotobacter* проникает в удобренных прудах до 30 см глубины, а в неудобренных только до 8—10 см; соответствующие цифры для *V. amylobacter*; в удобренных 35—40 см, в неудобренных 18—20 см.

Глубина проникновения бактерий отграничивает тот слой придонного ила, который Демолль называет «биологическим слоем». В верхних его ярусах работают черви, моллюски, личинки насекомых и наконец рыбы. Он задерживает удобрительные соли, количество которых уменьшается по мере углубления.

Поскольку глубоко проникающие бактерии являются аэробными, можно думать, что в илу удобренных прудов нет недостатка в кислороде. Усиленно развивающиеся процессы брожения, кроме разрыхления ила, содействуют и его проветриванию.

Ил пруда для нижней и высшей растительности, кроме жесткой флоры, не является прямым источником питания, как пашня для хлебов. Многие водные растения основные питательные вещества получают из воды, куда эти вещества поступают из ила. При таких различиях между ролью и свойствами пахотной земли и прудового ила можно понять, что глубокая вспашка ила не повышает, как на суше, а понижает производительность пруда; точно так же остается без результатов и работа культиваторов, машин, разрыхляющих почву. Прудовый ил достаточно разрыхляется благодаря зимнему спуску воды. В более тяжелых случаях, при так называемом утомлении, аналогичном утомлению почвы, помогает спуск прудов на лето и в других случаях засев.

Глубокая вспашка прудового ила может повысить производительность прудов, если они заложены на очень плодородных, богатых фосфатами и калием почвах.

Переходим к изучению роли кальция, калия, фосфора и других элементов, которые вводятся в пруд с целью улучшения его природных свойств.

К а л ь ц и й. Не менее важным условием работы удобрений после только что описанных физических свойств прудового ила является определенная реакция воды. Ни в коем случае вода не должна иметь кислой реакции; умеренная щелочная реакция воды и ила есть условие богатого развития организмов. Поддерживанию нейтральной и щелочной реакции содействует наличие в воде кальциевых солей, и поэтому в кислых и нейтральных водах прибавление кальция в виде жженой извести, известняка или мергеля является совершенно необходимым. В водах, богатых кальцием, при высокой щелочности вопрос может идти даже о декальцинации, для чего устраиваются специальные входные пруды (*Vorteiche*) с богатой растительностью. Кальций содействует разрушению органических веществ и работе нитрифицирующих и азотсобирающих бактерий, которые боятся гумусных кислот.

В кислой воде торфяных болот огромнейшие запасы органического вещества (торф и пр.) остаются законсервированными, не вступают снова в круговорот жизни. Разрушая пентозаны,<sup>1</sup> которыми питаются денитрифицирующие бактерии, кальций содействует еще и сохранению азота.

Ослабляя коллоидальное состояние тяжелых почв и прудового ила и разрыхляя их, кальций, с одной стороны, содействует аэрации почвы, с другой, — пускает в ход связанные и бездействующие до того запасы азота, углерода, калия и пр. Он не столько является прямым удобрением, сколько рычагом для пуска в ход уже имеющихся удобрений.

Большое непрерывное применение кальция может истощить прудовой ил, особенно там, где слои этого ила недостаточно мощны.

Биологические показатели отсутствия или бедности кальция вполне определены: это появление сфагнумов, осоки, камышей и хвощей; наоборот, элодея и харовые развиваются только при богатстве кальция. В воде, бедной кальцием, плохо или совсем не развиваются моллюски и ракообразные. Только *Margaritana* (из двустворчатых) обладает способностью, живя в бедных известью водах, образовывать толстую раковину.

**К а л и й.** Если кальций является скорее косвенным удобрением, преимущественно изменяющим реакцию среды и как бы пускающим в работу другие соли, без движения заключенные в иловом пруду, то калий в основе является прямым удобрением. На пахотной почве калийные удобрения идут в третью очередь после азота и фосфора, в прудовом хозяйстве основную роль играет комбинация калийных и фосфорных удобрений; азота в прудовом хозяйстве обычно оказывается достаточно и без специальных удобрений.

Калийными удобрениями в прудовом хозяйстве, как и в сельском хозяйстве, являются либо естественные калиевые соли, как каинит, карналлит и др., содержащие много хлора и являющиеся физиологически кислыми удобрениями, либо искусственные фабрикаты, как 30 и 40% калийная соль, щавелевокислый калий и др. Калийные удобрения, как и на суше, оказывают особенное действие на прудах, заложенных среди болотистых и песчаных почв, вообще бедных калием. Одни калиевые соли повышают производительность прудов на 24—35%. Особенно большой прирост калиевые удобрения дают в мальковых прудах. В один и тот же год при одинаковом удобрении и в одинаковых прудах прирост мальков оказывается выше, чем прирост более старших возрастов. Объясняется это, вероятно, тем, что калиевые удобрения особенно содействуют развитию планктона, который является основной пищей мальков и сеголеток в отличие от пищи более взрослых рыб.

Биологическим показателем богатства воды калием является развитие элодеи, стрелолиста и частухи (*Alisma*); противоположным показателем — развитие хвощей. Несомненно, что калий содействует развитию нашей водной флоры, которая содержит его в количестве до 3% сухого вещества. По мере развития мягкой флоры в неудобренных прудах количество калия в воде постепенно уменьшается, а осенью, при отмирании мягкой флоры, увеличивается.

Прудовым илом калиевые соли наравне с фосфором усиленно абсорбируются в течение 2—3 недель.

Комбинация природных калиевых солей с фосфорными удобрениями дает наиболее плодотворные результаты. В годы, когда прирост в прудах, удобренных одним фосфором, равнялся 147 кг, в прудах, удобренных каинитом и фосфором, он равнялся 190 кг. Однако прибавление к фосфорному удобрению искусственных 40% калиевых солей оказывалось совершенно без-

<sup>1</sup> Пентозаны принадлежат к группе полисахаридов, куда относятся крахмал, клетчатка, растительный клей и пр.

результатным сравнительно с одним фосфорным удобрением, хотя удобрение одним 40% калием, как мы видели выше, повышает прирост весьма значительно.

Объяснить это различное действие фосфора и естественных калиевых солей, с одной стороны, и фосфора и искусственных 40% солей — с другой можно, повидимому, следующим образом: естественные калиевые соли, будучи физиологически кислыми, действуют на фосфорнокислые соли прудового ила, пуская их в круговорот жизни пруда. Искусственные калиевые соли работают лишь с наличным количеством фосфора, заключающегося в воде. Этот фосфор настолько способствует увеличению количества организмов, что прирост остается одинаковым, в силу ли того, что калий прибавляется путем удобрения, или потому, что его больше берется из прудового ила. Конечно, через большое количество лет разница в прудах, удобренных 40% калием и неудобренных, должна будет сказаться. По вопросу о взаимоотношениях между калием и кальцием надо сказать еще раз, что при малом количестве калия прибавление кальция уменьшает потребление калия и имеет для растения печальные последствия. Однако прибавление калия восстанавливает нормальный его прием, так что вообще слабое удобрение калием надо сопровождать слабым же удобрением кальцием и, наоборот, слабое удобрение кальцием — слабым удобрением калием.

Для выяснения роли кальциевых и калиевых солей д-р Шеффелт произвел следующие опыты: в окоренке, вместимостью 40 л, была налита вода из выпуклого болота и к ней прибавлена чайная ложка порошка гашеной извести и 20 г хлористого калия. До опыта в крайне бедном планктоне господствовала десмидиевая водоросль *Closterium*, типичная для болотных вод; через 10 дней после прибавления удобрения *Closterium* почти совершенно исчезла, зато в большом количестве развились *Chlamydomonas* и *Euglena*, а через месяц появились инфузории, солнечники и коловратки, которых до удобрения совершенно не было. Все это ясно указывает, что вода стала гораздо более эвтрофной.

В прудах, заложенных на болотистой почве, удобрение шавелевокислым калием привело к необычайному развитию нитчаток, спиригир и кладофор, чего не наблюдалось в контрольных неудобренных прудах. Это показывает, что калиевое удобрение быстро изменяет определенные элементы прудового населения, хотя в данном случае в нежелательную сторону, поскольку чрезмерное развитие нитчаток, с одной стороны, затеняет пруд, а с другой стороны, — при отмирании водорослей может привести к загниванию воды.

**Ф о с ф о р.** Уже первые опыты с удобрением рыбоводных прудов фосфором обнаружили исключительное значение этого удобрения. Все имеющиеся данные говорят за то, что нет таких прудов и такого прудового ила, где бы фосфорное удобрение оказалось ненужным. Особенно бедны фосфором, как и другими элементами, песчаные и болотистые почвы. Фосфор усиленно абсорбируется прудовым илом и в большом количестве находится в слоях воды, непосредственно лежащих над ним. При количестве фосфора в прудовой воде от 0.03 до 0.16 мг на 1 л в слоях воды, непосредственно лежащих над илом, фосфор оказался в количестве до 0.23 мг. В высушенном прудовом илу фосфор составлял 0.188%, а в илу удобренных фосфором прудов — до 0.266%.

Основным фосфорнокислым удобрением являются те же соли, которые служат для удобрения полей, именно — суперфосфат, томасов шлак, костяная мука и пр. Суперфосфат  $[Ca_3(H_2PO_4)_2]$  представляет собой размолотые фосфориты  $[Ca_3(PO_4)_2]$ , обработанные серной кислотой, и содержит 14% фосфорной кислоты. Томасов шлак  $[Ca_4P_2O_8]$  получается при переработке чугуна на железо и сталь и является отбросом металлургического производства; он содержит 14% фосфорной кислоты и 50% извести.

Результаты различных фосфорных удобрений не отличаются существенно друг от друга. В среднем фосфорное удобрение увеличивает производительность прудов почти вдвое, точнее, по опытам в Вилленбахе, за 9 лет — на 96%. По отдельным годам увеличение производительности было следующее:

Годы	Повышение в %	Годы	Повышение в %
1914 . . . . .	94	1919 . . . . .	104.5
1915 . . . . .	84.5	1920 . . . . .	66.5
1916 . . . . .	107	1921 . . . . .	84.5
1917 . . . . .	43.5	1922 . . . . .	158.5
1918 . . . . .	120.5		

В Ленинградской области были произведены опыты по удобрению рыбных прудов фосфатами из хибинских апатитов.<sup>1</sup> Было обнаружено, что в удобренных прудах карповые мальки весили в два раза больше, чем в неудобренных, т. е. получились те же самые результаты, что и в Вилленбахе.

Фосфорное удобрение действует тремя путями. Первый путь — это предоставление фосфора всем нуждающимся в нем организмам, поскольку как в илу, так и в воде фосфор часто оказывается в минимуме. Второй и основной путь — это усиление деятельности азотусвояющих бактерий, которые в удобренных прудах развиваются в илу в гораздо большем количестве, чем в неудобренных. Существует указание, что на 1 г ангидрида фосфорной кислоты азотсобирающие бактерии ассимилируют 2—2.3 г элементарного азота. Таким образом, фосфорное удобрение является в то же время и азотным. Третий путь проявляется в том, что фосфорные удобрения ослабляют бурные весенние процессы брожения в прудовом илу и заставляют их идти более равномерно и в течение более длительного периода времени.

В отношении микрофлоры нельзя заметить никакой разницы между удобренными и неудобренными фосфором прудами в противоположность тому, что указывается для калиевых удобрений. В удобренных фосфором прудах уменьшается прозрачность воды, что указывает на усиленное развитие планктонных организмов. Существуют данные, показывающие, что при наличии фосфора усиленно развиваются Tubificidae.

Поскольку фосфорные удобрения усиленно абсорбируются прудовым илом, наблюдается последствие этих удобрений на второй и третий год после удобрения. Это последствие бывает почти равно основному действию, доходя нередко до 80% последнего.

**А з о т.** В то время как количество фосфора, калия и кальция в данном пруде ограничено наличием этих солей в воде и илу пруда и его притоков, количество азота, так или иначе потребленного в пруде, может быть пополнено из бесконечного резервуара атмосферы, воздушного океана. Азотусвояющие бактерии, о которых говорилось выше, потребляют растворенный в воде молекулярный азот, который возмещается поступлением из воздуха. Поэтому Демолль утверждает, что пруд с созревшим илом, с наличием фосфора, со способной к брожению целлюлозой, с благоприятными физическими свойствами, т. е. со всеми условиями, благоприятствующими развитию азотусвояющих бактерий, является до известной степени самой себя поддерживающей биологической системой, благодаря самоснабжению азотом.

Однако при наличии молодого прудового ила, как в Саксенгаузене, удобрение аммиачным азотом, наряду с суперфосфатом и калием, является наиболее действительным. Служащий азотным удобрением сернокислый

<sup>1</sup> Химический состав минерала апатита  $\text{Ca}_5(\text{ClF})(\text{PO}_4)_3$ .

аммиак [сульфат-аммоний  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ] до использования его растениями должен окислиться до нитритов и нитратов, на что требуется время. Это является выгодным сравнительно с азотнокислыми удобрениями [чилийская селитра  $\text{NaNO}_3$  и норвежская селитра  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ], которые непосредственно могут быть использованы денитрифицирующими бактериями, и таким образом все удобрение будет сейчас же сведено на-нет. Но, с другой стороны, аммиачные удобрения сравнительно с азотнокислыми абсорбируются илом сильнее, а в верхних слоях этого ила как раз и процветают денитрифицирующие бактерии; поэтому в зрелых прудах разницы между аммиачными и азотнокислыми удобрениями не наблюдается; в молодых же прудах, в прудах с песчаными почвами, где нет зрелого ила, аммиачные удобрения действуют лучше, чем азотнокислые.

При хороших почвенных условиях и без азотных удобрений получается высокая производительность. Однако азотные неорганические удобрения несомненно повышают эту производительность и сами по себе являются действующим удобрением. Так, по одной серии опытов прирост в неудобренных прудах был равен 70 кг; в удобренных сульфат-аммонием в среднем 96.9 кг, а при наличии последствия фосфата тот же сульфат-аммоний дал в среднем 125.8 кг; в удобренных же суперфосфатом прирост был 132.4. Однако в отдельных прудах сульфат-аммоний при последствии фосфора дал даже больше, чем суперфосфат, именно в среднем 155.9 против 132.4.

По другой серии опытов за три года средний прирост был (в кг на 1 га):

В неудобренных прудах . . . . .	91.2
В удобренных суперфосфатом . . . . .	178.3
В удобренных неорганическим азотом . . . . .	171.7
В удобренных неорганическим азотом и суперфосфатом . . . . .	202.3

**Органические удобрения.** Удобрения углеводами, безазотистыми органическими веществами, клетчаткой, сахарами и др. могут играть роль только в прудах с бедным илом. В прудах с зрелым илом недостатка в углеводах, как правило, не наблюдается.

Об удобрении прудов азотистыми органическими веществами было сказано выше.

Интересны опыты удобрения прудов испражнениями живущих на нем водных птиц. При наличии на пруду площадью в 600 м<sup>2</sup> 6—7 старых уток и одного гусенка, которых кормили три раза в день, прирост рыбы оказался равным 103 кг на 1 га против 30 в контрольном пруду, где уток не было.

Полезными органическими удобрениями являются скошенные водные растения, которые разлагаются постепенно, плаывая на поверхности воды. Однако и это удобрение, если его будет так много, что оно начнет затенять пруд, может оказаться вредным. С этим удобрением необходимо комбинировать фосфор, чтобы помешать развитию денитрифицирующих бактерий.

Вопрос о зеленом удобрении, т. е. о засеве спущенных прудов кормовыми и другими растениями, мало изучен. Можно или прямо залить водой достаточно развитые всходы, или скосить их на сено, или пасти скот. Результатом зеленого удобрения являются: 1) увеличение углеводов (но в зрелых прудах, как мы уже указывали, недостатка в углеводах обычно не наблюдается), 2) увеличение белков при условии, конечно, что поглощение кислорода гниющими белками не повлечет за собой вреда для донных бактерий и донной фауны, и 3) самым главным результатом является разрыхление старого прудового ила, структура которого со временем становится неблагоприятной. Однако еще недостаточно выяснено, нужно ли засеивать специально бобовыми растениями, как вика и пр., которые имеют клубеньки с бактериями, питающимися молекулярным азотом, или же растениями, отличающимися особо длинными корнями.

Большую пользу приносит, к сожалению, мало изученное летование — спуск прудов на лето, когда изменение структуры прудового ила происходит иначе, чем при спуске прудов на зиму.

Точные количественные данные по изменению населения прудов мы имеем в трудах Саксенгаузенской станции, откуда и взяты рис. 200—202.

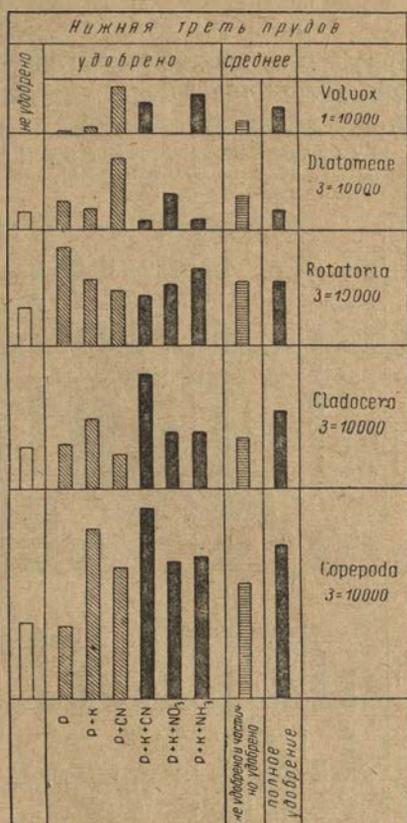
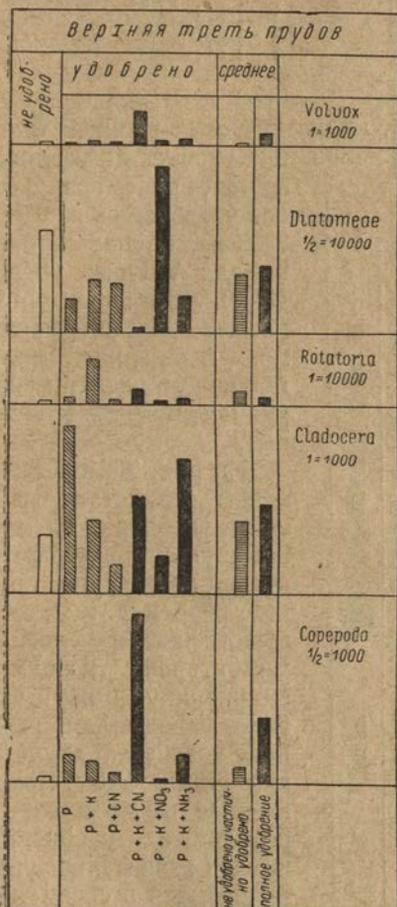


Рис. 200. Средняя годовая производительность (1915) важнейших форм планктона в верхней части прудов.

Рис. 201. Средняя годовая производительность (1915) важнейших форм планктона в нижней трети прудов.

Нештрихованные столбцы — производительность неудобренных прудов; столбцы с косой штриховкой — частичное удобрение; черная заливка — полное удобрение, горизонтальная штриховка — среднее для неудобренных и частично удобренных. Под верхней, средней и нижней третью пруда разумеются части его по направлению от входа воды в пруд до выхода ее из пруда.

Первые два рисунка касаются годового количества основных групп планктонных организмов: Volvox, Diatomeae, Rotatoria, Cladocera и Copepoda в верхней (рис. 200) и нижней (рис. 201) третях прудов. Верхняя треть прудов имеет большую циркуляцию воды, но меньшую однородность других условий. Нижняя треть, наоборот, отличается большей однородностью условий. Наблюдались случаи, когда разница между верхней и нижней третями одного и того же пруда была больше разницы двух различных прудов. Если мы разделим исследованные пруды Саксенгаузена на три группы: неудобрен-

ные, частично удобренные (P+K) и вполне удобренные (P+K+N) и прием неудобренные пруды за единицу, то получим такую пропорцию:

Организмы	Верхняя треть	Нижняя треть
Volvox . . . . .	1:1.16:17.38	1:189.4:243.8
Diatomeae . . . . .	1:0.4:0.7	1:2.8:1.2
Rotatoria . . . . .	1:8.08:1.38	1:1.8:1.5
Cladocera . . . . .	1:1.5:1.5	1:1.2:1.7
Copepoda . . . . .	1:2.9:2.7	1:1.16:1.9

Отсюда и из рис. 200 и 201 видно, что, кроме диатомей верхней трети прудов, количество всех остальных организмов при удобрении увеличивается, причем грандиозное увеличение в 189 и 243 раза получается только для Volvox; увеличение остальных организмов гораздо меньше, причем в верхней трети пропорции растут менее равномерно, чем в нижней.

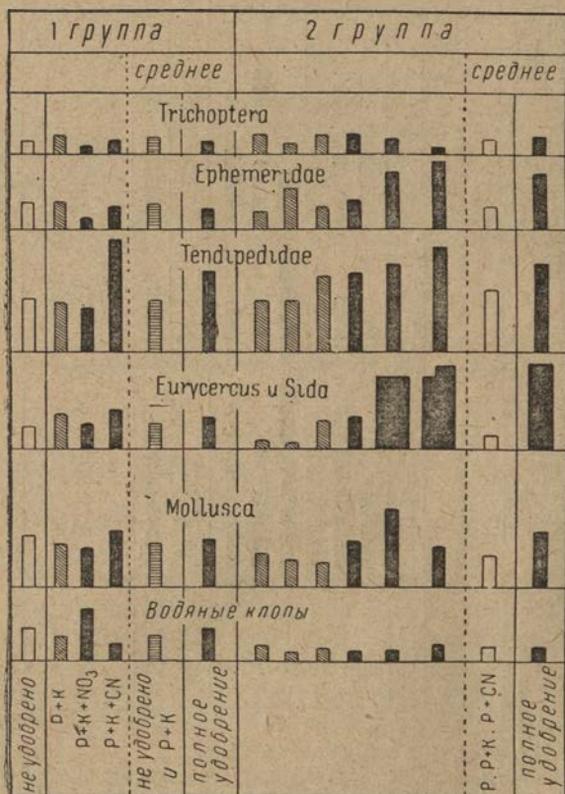


Рис. 202. Средняя годовая производительность прибрежной и донной фауны для двух групп прудов, из которых вторая по своим естественно-историческим условиям лучше первой.

См. пояснения к рис. 200—201.

прудах достигают гораздо большего размера, чем обычные экземпляры. Так, *Amphora ovalis*, *Cocconeis placentula* и др. в Саксенгаузенских удобренных прудах были вдвое большего размера сравнительно с экземплярами, когда-либо найденными в Германии. Эти гигантские формы сходны с представителями данных видов, найденными гораздо южнее.

Приходится признать, что удобрение поднимает производительность рыбоводных прудов путем не только увеличения количества особей, входящих в пищевые цепи, но частично и увеличением размеров самих особей.

На рис. 202 представлены результаты действия удобрений на прибрежную и донную фауну для двух групп прудов: первой с худшими естественными условиями и второй с лучшими. По рисунку видно, что такие важные для рыбного хозяйства группы, как *Tendipedidae*, *Ephemeridae* и *Mollusca*, в результате удобрения прудов значительно увеличиваются в своем количестве.

Однако удобрение не только увеличивает количество особей данного вида, но и вызывает определенные изменения и самого вида. Оказалось, что многие диатомовые водоросли в удобренных

прудах достигают гораздо большего размера, чем обычные экземпляры. Так, *Amphora ovalis*, *Cocconeis placentula* и др. в Саксенгаузенских удобренных прудах были вдвое большего размера сравнительно с экземплярами, когда-либо найденными в Германии. Эти гигантские формы сходны с представителями данных видов, найденными гораздо южнее.

Необходимо однако отметить, что этот вопрос является в достаточной степени сложным: с одной стороны, гигантами становятся не все особи (наряду с гигантами встречаются и обычные), а с другой стороны, гиганты были найдены не только в удобренных, но и в неудобренных рыбоводных прудах. Последнее показывает только, что в данных неудобренных прудах данным особям были предоставлены в силу ряда причин те же оптимальные условия, что и в удобренных прудах. Что же касается первого вопроса, то дело идет, быть может, о наследственных формах, которые с дальнейшим развитием прудового хозяйства придется, пожалуй, специально выделить и культивировать в интересах рыбохозяйственного дела. Интересно отметить еще, что в удобренных прудах появились летние максимумы таких водорослей, которые обычно такого максимума не имеют. Это явление, быть может, позволит создать такую годовую смену водорослей, чтобы максимум одних непрерывно сменялся максимумом других и чтобы весь год мы имели в изобилии растительную первопищу.

## VI. О БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМОВ.

### 1. Северные моря

На карте (рис. 203) нанесены различные биотопы Печорско-Канинского района Баренцова моря и спиртовой вес<sup>1</sup> животных в граммах на 1 м<sup>2</sup> поверхности каждого биотопа. Этот вес выражает собой биомассу, массу жизни (по терминологии Демолля) в момент исследования.

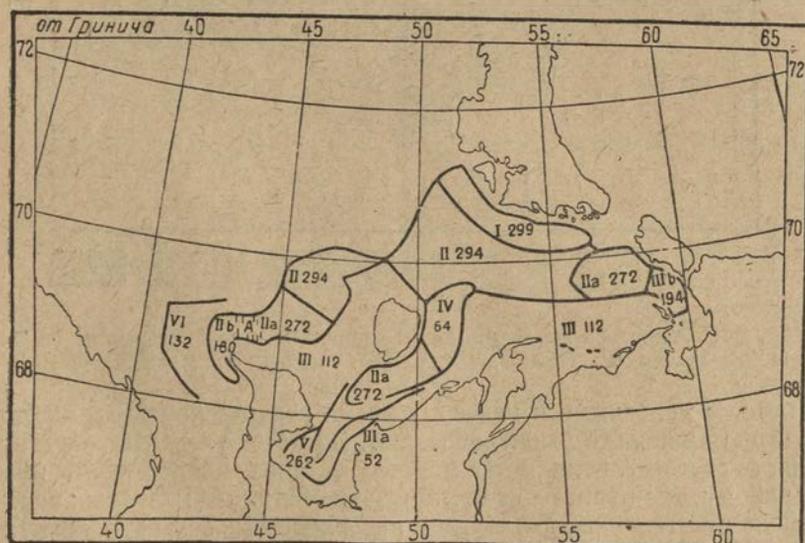


Рис. 203. Распределение биомассы донных животных в Печорско-Канинском районе Баренцова моря в граммах на 1 м<sup>2</sup>. (По Л. А. Зенкевичу.)

На рис. 204 изображено распределение биомассы Баренцова моря, так же как и на рис. 203, в граммах на 1 м<sup>2</sup>. Биомасса в различных районах Баренцова моря, у Мурмана и пр. (в открытых частях моря) оказалась различной: от минимума в 4 и до максимума >1000 г. Но основные площади заняты биомассами <50 кг и до 100 г—200 г—250 г—300 г—500 г и наконец порядочная площадь с биомассой >500 г. Наиболее богатыми оказались рай-

<sup>1</sup> Вес животных при определении консервированного в спирту материала.

\*

оны у Медвежинской банки, полоса между 35 и 40 меридианами, район у Канина Носа и район к западу и югу от Новой Земли.

Мы уже говорили о том, что если нанести на карту эти наиболее богатые районы, основные линии течений (по Нансену) и линии так называемого полярного фронта, где более теплые и более соленые атлантические воды

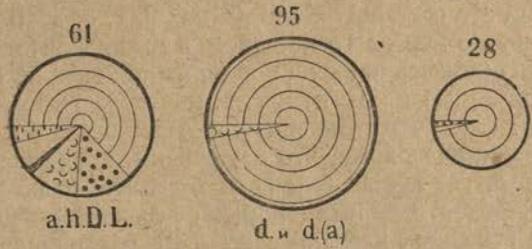
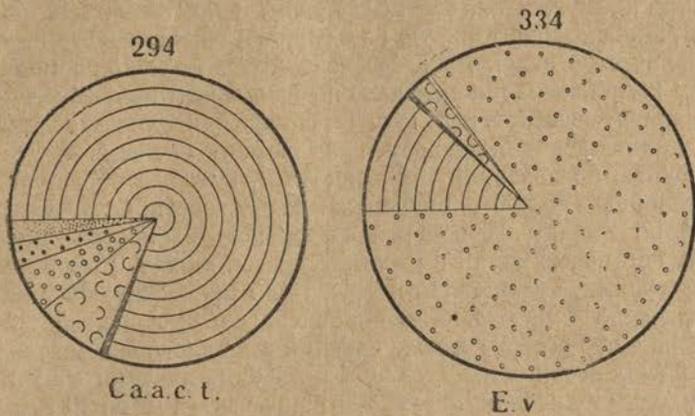


Рис. 204. Распределение биомассы в Баренцовом море в граммах на  $1 \text{ м}^2$ .  
1 — < 50; 2 — 50—100; 3 — 100—200; 4 — 200—250; 5 — 250—300; 6 — 300—500; 7 — > 500

встречаются с холодными и менее солеными арктическими водами, то окажется, что эти районы и линии совпадают. Натансон уже давно обратил внимание на то обстоятельство, что в мировом океане наиболее богаты планктоном те районы, где происходит столкновение теплых и холодных вод. В таких районах насыщенные кислородом поверхностные воды опускаются вниз и аэрируют глубины; удобренные донные воды поднимаются вверх; отмирает часть населения, удобряя воду для усиленного развития других. Эта теория Натансона блестяще оправдалась в данном случае на распределении более продуктивных участков бентоса Баренцова моря; другой причиной богатства ряда районов являются, я думаю, воды Печоры.

На рис. 205 изображены площади кругов, равные количеству биомассы в граммах на  $1 \text{ м}^2$ . Основная масса населения в области Печорского моря

Рис. 205. Комплексы населения дна Баренцова моря с указанием биомассы (в граммах на  $1 \text{ м}^2$  поверхности). Секторы представляют весовые количества (в процентах) всех составляющих биомассу животных. *Ca. a. c. t., E. v., a. h. D. L., d. и d. (a)* — условные обозначения биоценозов (начальные буквы названий главнейших представителей данного биоценоза).



- |                   |                               |
|-------------------|-------------------------------|
| Echinodermata     | Gastropoda                    |
| Polychaeta        | Grustaceo                     |
| Gephyrea          | Ascidia (Pelonaria corrugata) |
| Lamellibranchiata | Varia                         |

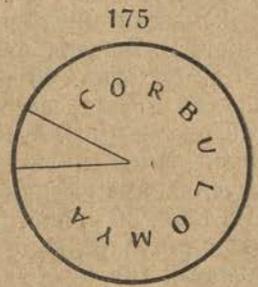
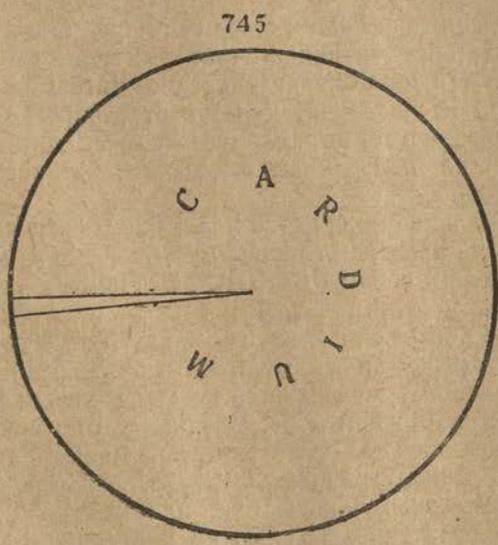


Рис. 205.  
Подпись см. на 468 стр.

принадлежит к двустворчатым моллюскам, одностворчатых очень мало. Во многих районах значительную роль играют черви, и везде имеется определенное количество иглокожих. Исследователи Баренцова моря дали название этим комплексам (биоценозам) по начальным буквам тех животных, которые по преимуществу в него входят. Производительность в 294 г на 1 м<sup>2</sup>, например, принадлежит биоценозу, называемому *Ca. a. s. t.* Это — не что иное, как буквы из названий тех животных, которые образуют массовую производительность данного биоценоза. В частности *Ca. a.* — это *Cardium ciliatum* и *Astarte banksi*. В биоценозе с производительностью 294 г моллюски весят 245 г, остальные же 49 г распределяются между 9 группами прочих животных (червями, амфиподами и пр.). Если мы сосчитаем общее количество животных на 1 м<sup>2</sup> в данном биоценозе, то оно оказывается равным приблизительно 500 особей, отсюда средний вес одного экземпляра составит только 0.6 г (моллюски больше — до 4 г). Для получения общей биомассы на 1 га необходимо, очевидно, помножить биомассу 1 м<sup>2</sup> на 10 тыс.; для рассматриваемого случая это составит 294 г × 10 000, т. е. 2940 кг. В некоторых районах Баренцового моря встречается, как мы видели, и большая биомасса. Максимальная биомасса найдена в Машигиной губе на Новой Земле; она оказалась равной 33 941 кг на 1 га, т. е. почти 34 т.

Надо отметить тот факт, что в Баренцовом море состав биомассы разнообразен в противоположность тому, что мы увидим, когда перейдем к изучению Азовского моря, где состав биомассы в смысле разнообразия чрезвычайно беден и однороден. В Баренцовом море даже при максимуме биомассы в Машигиной губе мы имеем чрезвычайно разнообразие ее фаунистического состава — противоположность между полимикстными биоценозами Баренцова моря и олигомикстными Азовского моря. Максимальное количество животных в Баренцовом море на 1 м<sup>2</sup> — 7710 экземпляров, т. е. 7 экземпляров на 10 см<sup>2</sup> поверхности моря. Вес их тоже чрезвычайно большой: 70 штук этих животных весит 1 г, и, несмотря на это, дело доходит до биомассы, выражающейся тоннами на 1 га. Производительность Белого моря в силу целого ряда условий гораздо ниже общей биомассы Баренцова моря. Она колеблется от 5 до 61 г на 1 м<sup>2</sup>. Точно так же мала биомасса и Балтийского моря, которая равняется в разных участках 95, 111 и меньше 1 г на 1 м<sup>2</sup>.

Биомасса и продуктивность планктона наших северных морей изложена в работе В. Яшнова «Планктическая продуктивность северных морей СССР», 1940 г. На табл. 46 приводятся его максимальные средние титры планктона для наших северных морей и, частично, для их отдельных районов. Под титром В. А. Яшнов подразумевает выраженное в весовых единицах (миллиграммы) количество вещества планктонных животных, которое находится в кубическом метре воды.

Из табл. 46 видно, что максимальное количество планктона почти везде приходится на верхние слои воды, в пределах глубин 0—50, 0—100 м; максимальный титр — 1000 мг в верхних слоях (0—25 м) — был найден в юго-западной части Баренцова моря, и минимальный — 7 мг — в глубинах Полярного бассейна (500—2500 м). Во всяком случае везде 100-метровая глубина является ясной границей между более богатыми и более бедными слоями. Везде максимальные величины уменьшаются по мере увеличения глубин, кроме одного исключения в Карском море. Максимум в поверхностных слоях приходится на месяцы август — сентябрь, но в более глубоких слоях он наступает позднее. В слоях глубже 100 м мы не наблюдаем такой большой разницы в максимальных количествах планктона, как в слоях меньше 100 м глубины; исключительный максимум 1000 мг/м<sup>3</sup> в юго-западной части Баренцова моря связан с господством там атлантических вод — ветвей Нордкапского течения; лишённые этих вод восточные эпикон-

Таблица 46

Локальные изменения максимальной величины среднего титра зоопланктона (в мг/м<sup>3</sup>) в различных морях и районах северных морей СССР

Моря и районы	Глубины (в м)				
	0—25	25—50	50—100	100—500	500—2500
Юго-западная часть Баренцова моря	1000	400	170	110	—
Северная половина Баренцова моря	140	110	100	60	—
Полярный бассейн в районе Шпицбергена	200	160	160	50	—
Полярный бассейн в районе Северной земли	100	120	90	70	—
Белое море	200	100	70	50	—
Карское море	50	40	50	60	—
Море Лаптевых и Восточно-Сибирское море	—	70	—	—	—
Чукотское море	—	?	—	—	—
Полярный бассейн в районе абиссальных глубин	—	100	70	30	7

тинентальные моря, как Карское, Лаптевых и др., отличаются бедностью планктона; крайне слабо (4—7 мг/м<sup>3</sup>) заселены глубинные, основные по объему, холодные слои Полярного бассейна. Правильнее всего сравнивать биомассы различных районов не в календарные сроки, не по месяцам, а в одни и те же периоды развития, в одинаковые биологические сезоны (Ширшов, 1937). В. Яшнов рекомендует, при полном господстве в северных морях *Calanus finmarchicus*, сравнивать периоды с наличием III стадии развития этого рачка. III стадия выбрана им потому, что первые стадии проходятся очень быстро, IV — очень долго, около 2 месяцев, и может захватить разные периоды остального планктона. III стадия, захватывающая несколько недель, и в этом отношении наиболее удобна. Таким путем было установлено, например, что планктонные сборы в Баренцовом море, сделанные южнее 75° N в июне 1930 г., соответствуют сборам, сделанным в северо-восточной части моря в августе 1931 г., т. е. в календарные сроки, разделенные почти двумя месяцами. Приводим ряд других сравнительных материалов по биомассе наших северных морей.

Биологическая продуктивность Баренцова моря может быть иллюстрирована следующими данными (табл. 47).

Таблица 47  
Баренцово море

	Процентный объем воды верхних 100 м и всего моря	Максимальная биомасса (в миллионах т)	Средняя величина титра в августе и сентябре	Господствующие стадии	Максимальная величина среднего титра (в мг/м <sup>3</sup> )
Юго-западный район . . .	50	30.4	65—190	IV и V	2000—4000
Северный район . . . . .	40	9.7	42—58	II и III	630
Юго-восточный район . .	10		Нет данных		

Граница между юго-западным и северным районами проходит между 74° 30' и 75° N.

Белое море. Развитие планктона в Белом море сравнительно с юго-западной частью Баренцова моря запаздывает приблизительно на две-три недели. Поэтому нижеследующие данные по биомассе, собранные в мае — июне 1926 г., В. Яшнов считает минимальными годовыми.

Средний титр центральной части моря с Двинским и Кандалакшским заливом оказался равным  $100 \text{ мг/м}^3$ ; слоев 0—25 м равен  $20 \text{ мг/м}^3$ , слоев 25—50 м —  $102 \text{ мг/м}^3$ , слоев 50—100 м —  $66 \text{ мг/м}^3$  и ниже 100 м —  $50 \text{ мг/м}^3$ ; в Онежском заливе в слоях 0—25 м всего  $7 \text{ мг/м}^3$ ; максимальные титры не выходили за пределы 300—500 мг; только один раз в Кандалакше встретился титр в слоях 0—10 м, равный  $1230 \text{ мг/м}^3$ . Если принять, что наибольшая средняя биомасса раза в 3—4 больше минимальной, то теоретически для Белого моря максимальная средняя титра биомассы должна будет равняться 300—400 мг, т. е., быть может, даже выше, чем в юго-западной части Баренцова моря.

**Карское море.** По работам экспедиции 1921 г. в конце августа и начале сентября планктон Карского моря соответствовал, благодаря позднему освобождению ото льда, весеннему планктону юго-западной части Баренцова моря. Средний титр в районе от Карских ворот до Белого моря оказался равен  $34 \text{ мг/м}^3$ , в предустьевом пространстве Оби и Енисея 37 (максимум 74), а в западной половине моря 46 (максимум 62). По вертикали средний титр 0—50 м равен приблизительно 40, ниже — от 30 до 60 мг, т. е. в общем вертикальное распределение зоопланктона более или менее равномерное. Общее количество планктона, как видно по этим данным, невелико. В западной части моря средняя биомасса под  $1 \text{ км}^2$  в среднем равнялась 4.6 т (минимум 1.7, максимум 7.4 т). В прибрежном районе средняя биомасса равна 0.6 т (минимум 0.2, максимум 1.0 т).

Максимальная величина титра в Карском море  $100\text{—}300 \text{ мг/м}^3$ ; в одном случае при массе *Clione limacina* —  $660 \text{ мг/м}^3$ . По биомассе В. Яшнов считает Карское море типичным водоемом Арктики.

**Море Лаптевых и Восточно-Сибирское** — район континентальной ступени. При кратковременности вегетации планктонная продуктивность этих морей значительно ниже продуктивности Баренцова и Белого: средний титр зоопланктона равен  $72 \text{ мг/м}^3$  (минимум 24, максимум 200 мг); под  $1 \text{ км}^2$  в среднем имелось 3.1 т, на более мелких 2—3; эти данные касаются очень раннего периода развития планктона, хотя ловы были сделаны во второй половине августа и первой половине сентября 1937 г.

**Полярный бассейн.** Его зоопланктон известен пока только в трех районах, а именно: севернее Шпицбергена, между Землей Франца Иосифа и Северной, и в северной части моря Лаптевых. У Шпицбергена имеется два типа планктона: один — в мелководье, до 100—175 м, со сплошной отрицательной температурой, с господством *Calanus finmarchicus* и *Sagitta*; другой над глубинами 600—800 м, где, кроме *C. finmarchicus*, имеются формы, господствующие в Гренландском море, которые были указаны в главе о солености и нахождение которых связано с теплым течением. В верхних слоях господствуют Соперода: 70—90% титра всего зоопланктона; *C. finmarchicus* дает около  $\frac{2}{3}$  всей биомассы. В более глубоких слоях процент Соперода падает до 40, но растет количество других организмов, особенно Chaetognatha. Средний титр зоопланктона в слое 0—50 м в августе равен  $60\text{—}210 \text{ мг/м}^3$ , глубже — около 50.

Между Землей Франца Иосифа и Северной в сентябре планктон только еще начинает развиваться; у кромки льда имеется только *Calanus finmarchicus* генерации прошлого года; немного южнее его — науплиусы и первые стадии. Такой же планктон наблюдался и в северной части пролива между Землей Франца Иосифа и Новой Землей. Это все пути, по которым воды Полярного бассейна проходят в Баренцовом море. Из табл. 48 процентного состава видно, что на глубинах 200—500 и более метров роль *C. finmarchicus* падает и его заменяют другие виды.

Средний титр слоев 0—50 равен  $110 \text{ мг/м}^3$ , нижних слоев — до 400—600 м — около  $70 \text{ мг/м}^3$ ; средний всех слоев — 80 мг.

Таблица 48

Процентный состав титра зоопланктона Полярного бассейна на станциях, расположенных между Землей Франца Иосифа и Северной Землей в сентябре 1935 г. (при глубинах до 2350 м)

Глубины (в м)	0—100	100—200	200—500	500—2350
<i>Calanus finmarchicus</i> . . . . .	57.3	35.0	30.8	—
<i>Pseudocalanus elongatus</i> . . . . .	4.3	1.1	0.8	—
<i>Calanus hyperboreus</i> . . . . .	1.4	1.7	3.7	28.0
<i>Pareuchaeta norvegica glacialis</i> . . . . .				
<i>Metridia longa</i> . . . . .	8.2	27.3	22.8	15.0
Другие Copepoda . . . . .	3.8	4.4	5.8	—
Amphipoda . . . . .	0.9	4.4	12.5	7.0
Chaetognatha . . . . .	15.7	7.8	11.8	28.0
Coelenterata . . . . .	2.9	16.6	8.1	7.0
Varia . . . . .	5.5	1.7	3.7	15.9

В районе абиссальных глубин были взяты две станции № 99 (1935 г.) глубиной 2365 м и № 13 (1937 г.) глубиной 2381 м. Первая лежала северо-западнее Северной Земли, вторая — в северной части моря Лаптевых. В верхних слоях с отрицательной температурой *Calanus finmarchicus* составляет 60—70% всей массы зоопланктона. В слоях с атлантической водой, в пределах глубин 150—750 м, а особенно в пределах 200—500 м, господствуют представители тропической и умеренной Атлантики, как *Scaphocalanus magnus* и др., указанные раньше при систематическом описании фауны наших морей. Биомасса слоя 200—500 м около Шпицбергена определяется в 50 мг/м<sup>3</sup>; далее на восток она уменьшается до 30, в районе северо-запада Северной земли, и до 10 мг на севере моря Лаптевых. В слоях ниже 500 м биомасса всего только 4—7 мг/м<sup>3</sup>. В. Яшнов полагает, что в глубинах Полярного бассейна не происходит никаких сезонных явлений.

Планктон наших северных морей, за отдельными исключениями, на  $\frac{3}{4}$  и в других случаях на  $\frac{4}{5}$  состоит из одного вида — *Calanus finmarchicus*.

Например, в юго-западной части Баренцова моря Copepoda составляют до  $\frac{9}{10}$  всего населения; из них средний титр *C. finmarchicus* равен 84—97% всего планктона; приуроченные к более нижним слоям *Metridia longa*, *Chaetognatha*, *Euphaisacea* и *Amphipoda* играют совершенно подчиненную роль. Господство *C. finmarchicus* и роль остальных компонентов ясно видны, например, из процентного состава титра зоопланктона юго-западной части в августе 1930 г. в районе 69° 30'—72° N:

<i>Calanus finmarchicus</i> . . . . .	91.1	<i>Amphipoda</i> . . . . .	1.2
<i>Pseudocalanus elongatus</i> . . . . .	0.5	<i>Chaetognatha</i> . . . . .	1.0
<i>Metridia longa</i> . . . . .	3.5	<i>Coelenterata</i> . . . . .	0.5
<i>Pareuchaeta norvegica</i> . . . . .	0.1	<i>Mollusca</i> . . . . .	—
<i>Calanus hyperboreus</i> . . . . .	0.1	<i>Varia</i> . . . . .	<0.1
<i>Euphaisacea</i> . . . . .	2.2		

Среднее количество зоопланктона от берегов Мурмана до 75°N под 1 км<sup>2</sup> в августе 1930 г. было равно 42 т, из которых 38 т приходилось на *Calanus finmarchicus*. В августе 1931 г. соответствующие цифры были 51 т и 35 т.

Исключениями из господства *C. finmarchicus* являются: 1) Белое море, где на *C. finmarchicus* приходится только 38% всей биомассы. На холодолюбивую *Metridia longa*, продвигающуюся глубже 25 м (при отрицательных температурах), 23% и на *Chaetognatha* — 12.9%; 2) прибрежная мелководная часть Карского моря и всего сибирского побережья, опресненного великими сибирскими реками. Там господствуют солоноватоводные виды.

Так, например, процентный состав биомассы в августе — сентябре на одной из станций этого района представляется в следующем виде:

<i>Calanus finmarchicus</i> . . . . .	22.4	Euphausiacea . . . . .	—
<i>Pseudocalanus major</i> . . . . .	22.4	Chaetognatha . . . . .	0.7
<i>Limnocalanus grimaldii</i> . . . . .	38.1	Coelenterata . . . . .	4.3
<i>Drepanopus bungei</i> . . . . .	5.0	Mollusca . . . . .	—
Другие Copepoda (как <i>Derjuginia tollii</i> ) . . . . .	5.7	Varia . . . . .	0.4
Amphipoda . . . . .	1.0		

На трех станциях Карского моря, взятых в порядке падающей солености, процентная роль *Calanus finmarchicus* уменьшается с 73.0 до 41.0 и до 22.4; роль других Copepoda, наоборот, увеличивается: 16.4—33.0—71.2%.

В море Лаптевых и в Восточно-Сибирском по районам: море Лаптевых — на север и северо-восток от Новосибирских островов — и от острова Котельного на бухту Тикси — процент *C. finmarchicus* уменьшается: 52.3—3.5—1.7; процент остальных Copepoda, растет: 19.0—54.7—80.9, в том числе солоноватоводные виды, как *Limnocalanus grimaldii* дают 0—0.2—23.3, а *Drepanopus bungei* — 0—0—21.0; Mollusca дают 12.3—3.1—0; Chaetognatha — 13.7—21.8—10.0; Coelenterata — 0.7—7.2—6.6.

В Чукотском море основную роль играет *Pseudocalanus elongatus*, проникающие из Тихого океана *Calanus cristatus*, *C. tonsus*, *Eucalanus bungei*, *Acartia tumida* существенной роли в биомассе этого моря не играют, также как и представители солоноватоводной прибрежной фауны.

В Полярном бассейне зоопланктон у северо-западных берегов Шпицбергена связан с зоопланктоном Гренландского моря и имеет ряд специальных видов, как *Chiridus obtusifrons*, *Gaidius tenuispinus* и др.

В северной части моря Лаптевых, в области абиссали Полярного бассейна, под верхним охлажденным слоем температуры — 1.4° и — 1.7° имеется на глубине около 200 м прослойка теплой атлантической воды с температурой +1.11°. В этой прослойке, начиная с глубины 150 м, совершенно исчезает господствующий выше *Calanus finmarchicus*, и на первое место выходят типичные для тропической умеренной Атлантики веслоногие *Scaphocalanus magnus*, *Gaidius tenuispinus*, *Heterorhabdus norvegicus*, *Marmonilla minor* и пелагические *Polychaeta*, как *Thypholoscotlex mülleri*. В. А. Яшнов полагает, что вертикальное распределение биомассы планктона зависит от трех причин. Первая — это усиленное размножение животных, всегда населяющих определенные слои воды, например массовое скопление в верхних слоях *Limacina retroversa*, проникших в западный Мурман в 1934—1935 гг., или развитие в глубоких слоях *Sagitta* в северном районе Баренцова моря. Вторая причина — распределение стадий развития какого-либо массового организма, например *Calanus finmarchicus*. Его науплиусы и первые стадии летом населяют самые поверхностные слои; затем по мере роста они опускаются все глубже и осенью заселяют придонные слои моря. Весной главная масса взрослых поднимается в верхние слои для размножения. Третья причина — суточные миграции планктона под влиянием смены дня и ночи. Можно было думать, что летом в Баренцовом море при круглосуточном дне, когда солнце целые сутки не заходит за горизонт, суточные миграции планктона не имеют места. В. Богоров даже полагал, что по наблюдениям на одной станции ему удалось доказать это отсутствие миграций. Однако В. Яшнов совершенно определенно выяснил, что миграции имеют место и вполне соответствуют более высокому или более низкому положению солнца над горизонтом. Наиболее фототропичными оказались V и половозрелые стадии *C. finmarchicus*. Глубже 75—100 м миграция не идет. На той станции, где работал В. Богоров, V стадии и половозрелые *C. finmarchicus* было очень мало, вследствие чего В. Богоров и не мог, вероятно, уловить миграции. Однако в полярную

ночь никакие суточные миграции, вероятно, не имеют места; прямых наблюдений по этому вопросу еще не имеется.

Господство *Calanus finmarchicus* в наших северных морях моноциклического вида дает нам возможность подойти от биомассы к вычислению годовой продуктивности планктона наших северных морей.

По наблюдениям 1930 г. было установлено, что в юго-западной части Баренцова моря под 1 км<sup>2</sup> поверхности имелось науплиусов и I—V стадий *C. finmarchicus* следующее количество:

В начале июня 1930 г. . . . .	в среднем 210000 экземпляров,
„ конце „ 1930 „ . . . . .	130 000 „
„ первой половине августа . . . . .	72 000 „
„ конце декабря . . . . .	21 000 „
„ конце марта и начале апреля 1931 г. всех стадий . . . . .	8000 „

Последняя цифра — 8000 экземпляров — наблюдалась за месяц до наступления нового размножения; известно было и количество особей каждой стадии в каждый из сроков наблюдений. Исходя из этих данных и из предположения, что в начале размножения в мае в среднем под 1 км<sup>2</sup> поверхности приходилось 500 тыс. экземпляров *C. finmarchicus*, В. Яшнов вычислил, что за год по 1 км<sup>2</sup> развилось всего 65 т продукции *C. finmarchicus*, т. е. в 1½ раза больше максимальной биомассы, которая для этого района в том же 1930 г. определяется в сумме 43 т (коэффициент P/B =  $\frac{65}{43} = 1\frac{1}{2}$ , с округлением). Районы наибольшей продукции будут те же, что и районы наибольшей массы, т. е. районы, связанные с теплыми течениями, проникающими в наши северные моря. Все выше приведенные вычисления касались одного *C. finmarchicus*, без учета других ракообразных и без микропланктона, в котором инфузории играют значительную роль; при усиленной продукции последних мы должны признать, что «величина фактической продукции всего зоопланктона превышает максимальную величину его биомассы более чем в полтора раза» (В. Яшнов).

Определив интенсивность дыхания различных стадий *Calanus finmarchicus*, зная количество особей каждой стадии под 1 км<sup>2</sup>, можно вычислить количество органического вещества, поглощаемого ими под 1 км<sup>2</sup>; эта величина в среднем оказалась равной 360 т. Как видно из следующей табл. 49, соотношение между количеством веществ, усвоенных *Calanus finmarchicus* и максимальной биомассой этого вида на различных широтах юго-западной части Баренцова моря, по материалам 1930 г. было установлено (в тоннах на 1 км<sup>2</sup>) следующее:

Таблица 49

	Количество усвоенных веществ	Максимальная биомасса	Отношение первых величин ко вторым
69° 30' . . . . .	291	34.7	8.4
70° 30'—72° 30' . . . . .	361	54.0	6.7
73° 00' . . . . .	303	32.4	9.1
74° 30' . . . . .	348	55.0	6.3
75° 30'—76° 30' . . . . .	484	64.0	7.6
Среднее . . . . .	360	48.0	7.5

Отношение количества поглощенных веществ к максимальной биомассе *C. finmarchicus* в разных районах колеблется очень незначительно и в сред-

нем равно 7.5. Поскольку *C. finmarchicus* прямо или косвенно живет за счет растительных организмов, можно считать, что количество фитопланктона, поглощенного *C. finmarchicus*, приблизительно в 7.5—8 раз больше биомассы самого рачка.

Количество морского планктона в разных пунктах мирового океана различно, причем, как правило, планктона всего меньше у экватора и всего больше в умеренных зонах к северу и к югу от экватора, начиная приблизительно с 40° с. ш. и с 20° ю. ш. Это наглядно видно из рис. 206 и 207.



Рис. 206. Путь планктонной экспедиции Гензена (1889). Вдоль пути отложен объем планктона, пойманного сеткой с глубин 0—200 м.

Рис. 206 изображает путь планктонной экспедиции проф. Гензена в 1889 г.; вдоль пути отложен объем планктона (в куб. сантиметрах), пойманного сеткой с глубин 0—200 м. На рис. 207 показан путь экспедиции Ломанна на судне «Германия» в 1911 г.; здесь вдоль пути нанесена плотность микро- и наннопланктона в слоях воды с глубины 0—200 м. Сомнение в справедливости положения о бедности планктона у экватора может возбудить только сравнительно значительное количество планктона у берегов Африки (рис. 206), но оно объясняется специфическими условиями этого пункта, именно близостью к тепловому Гвинейскому течению холодного Бенгуэльского, идущего с юго-запада. О причинах увеличения производительности в таких районах см. выше.

В общем, по данным Гензена и Брандта, планктона под тропиками в 8 раз меньше, чем на севере, а у Мессины (теплое Средиземное море) его в 10 раз меньше, чем в Кильской бухте на севере Германии, и в 20 раз меньше по сравнению с планктоном у берегов Гренландии.

Количество растительного планктона в открытом океане под разными широтами на глубинах от 0 до 400 м приведено на табл. 50. Отсюда видно, что по мере увеличения широты места действительно увеличивается годовая производительность планктона и, во-вторых, что увеличение это идет неравномерно, а имеется падение производительности около 20—10° с. ш. и увеличение ее как к северу, так и к югу — к экватору.

Такое увеличение к северу объясняется тем, что в высоких широтах разница в плотностях воды по вертикали гораздо меньше, чем у экватора, и зимнее охлаждение воды легко вызывает конвекционные токи, производительная роль которых нам известна. Ведь глубина эпигалассы, а также и разница в плотности, которая следует за температурой, в высоких широтах гораздо меньше, чем в низких. В более высоких широтах одно и то же количество

фитопланктона может поддержать большее животное население вследствие замедления процесса метаболизма на севере. Увеличение производительности в широтах  $0-10^{\circ}$  объясняется имеющимся в этом месте подъемом воды

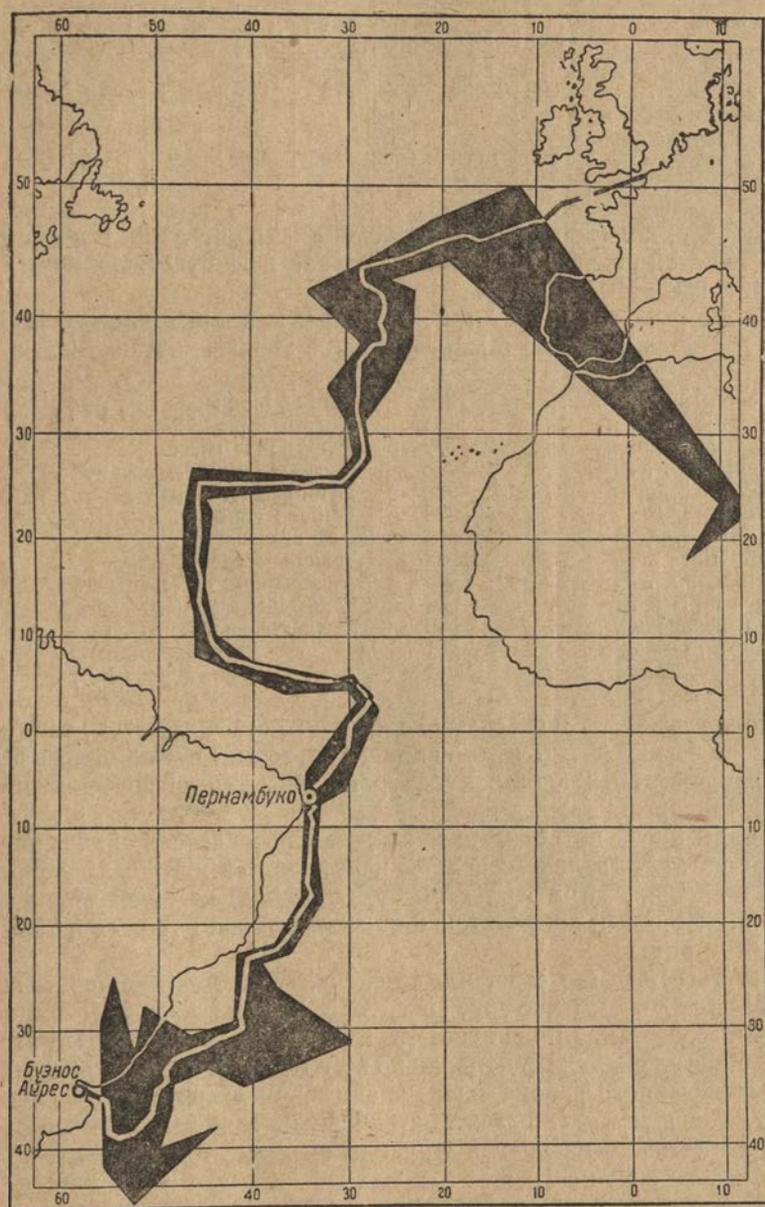


Рис. 207. Путь экспедиции Ломанна на судне «Германия» в 1911 г. Вдоль пути отложена плотность микро- и наннопланктона в слоях воды с глубины 0—200 м.

из глубины и соприкосновением холодных и теплых течений, о чем мы уже говорили выше. В литре воды под тропиками наибольшее количество организмов (по Ломанну) равняется 763 экземплярам, т. е. 0.763 в  $1 \text{ см}^3$ , а в хо-

лодной воде северной части Атлантического океана — 76 915, т. е. 76.915 в 1 см<sup>3</sup>.

Таблица 50

Широта	50—40°	40—30°	30—20°	20—10°	10—0°	0—10°	10—20°	20—30°	30—40°
	с. ш. в мае	с. ш. в июне	с. ш. в июле	с. ш.	с. ш.	ю. ш.	ю. ш.	ю. ш.	ю. ш.
Найдено в 1 л . . . . .	6 000	2 000	600	500	600	600	500	2 000	3 000
Вероятное количество в среднем в течение года . . . . .	3 000	1 000	600	500	600	—	—	—	—

Наибольшие количества наннопланктона в тропических морях, в холодных, в Кильской бухте у берегов и в пресной воде относятся друг к другу, как 1 : 10 : 988 : 9017 (Гессе).

В Ирландском море в апреле планктонной сеткой было поймано в 8 м<sup>3</sup> воды около 6 млн. (точнее 5 853 384) организмов, а именно

<i>Chaetoceras</i> spp. . . . .	4 969 809	<i>Sagitta bipunctata</i> . . . . .	15
<i>Rhizosolenia</i> spp. . . . .	20 585	<i>Calanus finmarchicus</i> . . . . .	131
<i>Coscinodiscus</i> spp. . . . .	206 689	<i>Paracalanus parvus</i> . . . . .	14
<i>Biddulphia</i> spp. . . . .	122 543	<i>Pseudocalanus elongatus</i> . . . . .	3 261
<i>Guinardia flaccida</i> . . . . .	18 998	<i>Centropages hamatus</i> . . . . .	25
<i>Lauderia borealis</i> . . . . .	324 628	<i>Oithona similis</i> . . . . .	1 370
<i>Thalassiosira</i> spp. . . . .	157 666	<i>Acartia clausi</i> . . . . .	4 <sup>8</sup>
<i>Ceratium tripos</i> . . . . .	2 963	<i>Temora longicornis</i> . . . . .	1 012
<i>Peridinium</i> spp. . . . .	1 307	<i>Anomalocera patersoni</i> . . . . .	97
<i>Noctiluca miliaris</i> . . . . .	29	Гонофоры медуз . . . . .	54
Личинки иглокожих . . . . .	590	Личинки червей . . . . .	5 369
„ гастропод . . . . .	251	„ десятиногих раков . . . . .	14
„ усоногих . . . . .	11 061	„ двустворчатых . . . . .	1 440

Это количество дает в среднем около одного организма на 1 см<sup>3</sup> (немного менее). Если бы подсчитать и наннопланктон, то на 1 см<sup>3</sup> пришлось бы около 15 организмов, а в специальных культурах в той же самой воде получилось бы не менее 464 организмов.

Количественное преобладание растительных особей над животными выступает на этой таблице с полной ясностью. То же указывает Ломани, который вычислил, что в Кильской бухте (Laboe) на одного Metazoa (как Ephyra, Sagitta и пр.) приходится 1000 экземпляров Protozoa и 7000 экземпляров Protophyta.

В силу того, что все основные факторы, обуславливающие жизнь водных организмов — температура, свет, S<sup>0</sup>/<sub>100</sub>, вязкость воды, ее реакция, — имеют свой годовой цикл, понятно, что и планктон, зависящий от этих факторов, не распределяется равномерно по всем месяцам года, а имеет для каждого определенного района свои максимумы и минимумы.

Если мы возьмем распределение основной, ведущей и массовой водоросли *Chaetoceras* по месяцам в Ирландском море, то получим следующие цифры (для 8 м<sup>3</sup> воды):

Январь . . . . .	6 519	Июль . . . . .	9 451
Февраль . . . . .	13 422	Август . . . . .	58 231
Март . . . . .	537 702	Сентябрь . . . . .	826 401
Апрель . . . . .	4 969 809	Октябрь . . . . .	418 281
Май . . . . .	7 951 585	Ноябрь . . . . .	52 978
Июнь . . . . .	274 009	Декабрь . . . . .	11 511

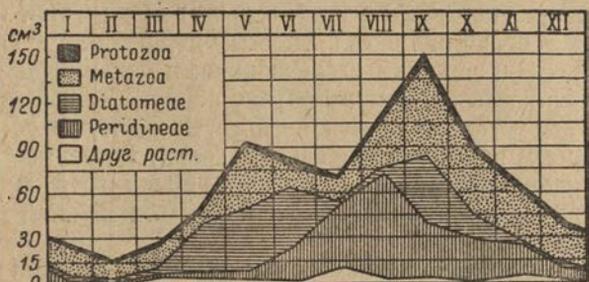
Здесь ясно выступают два периода с максимумом для *Chaetoceras*; первый — весенний (март — май), второй — осенний (сентябрь — октябрь).

Остаются еще два периода — зимний (ноябрь — февраль) и летний (июль — август). На эти четыре периода жизни распадается не только развитие Chaetoceras, но и жизнь всего

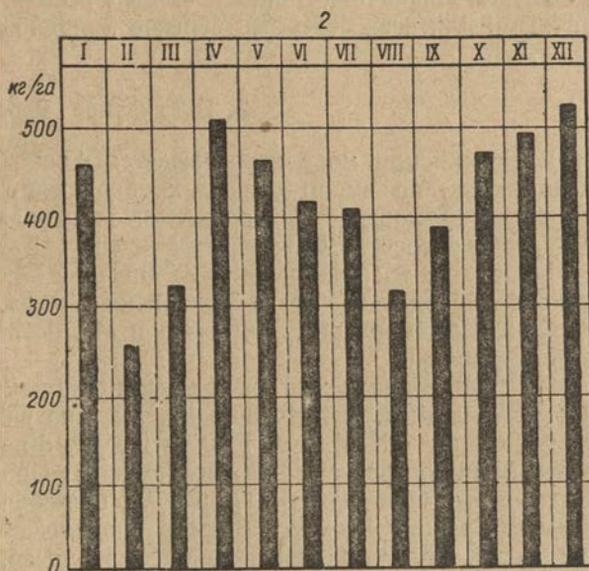
планктона Ирландского моря в целом. Зима (ноябрь — февраль) является как бы периодом отдыха: при минимальном сиянии солнца (инсоляции) в холодной воде живет минимальное количество планктонных организмов; почти отсутствуют перидинеи и диатомеи, очень мало веслоногих рачков, процветают только личинки односторчатых и двусторчатых моллюсков.

Лишь в конце этого периода начинается размножение морских ежей, полихет, крабов, рыб и др. Весной, с марта, весенние дожди и тающие снега, омыв землю, несут с собой в море растворенные кремнеземы, карбонаты, фосфаты и нитраты. Обилие солей, увеличение солнечной радиации, повышение температуры воды и частичное понижение солености в связи с притоком пресной воды усиливают развитие хлорофиллоносных растений. Массами появляются водоросли, количество которых все увеличивается вплоть до середины июня.

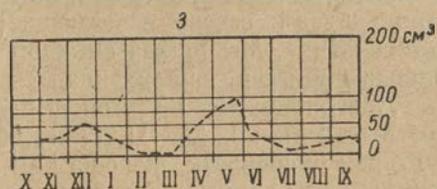
В окружающей среде они находят в изобилии все соли, нужные им для питания и постройки панциря. Более щелочная реакция воды содействует процессам оплодотворения и деления клеток. В мае в громадном количестве появляются веслоногие раки. Весенний период является временем максимальной производительности органического вещества в Ирландском море. С июня количество диатомей начинает уменьшаться; море как бы истощило свои силы на весенний расцвет растительных организмов; исчезают фосфаты, уменьшается кремний, меньше становится нитратов, так как увеличивается работа денитрифицирующих



1



2



3

Рис. 208.

1 — годовой цикл изменений объема планктона в Кильской бухте по отдельным группам животных и растений; 2 — годовой цикл всего планктона в озере Мендота в пределах изобаты 20 м, по данным за период 1915—1917 гг. в килограммах сырого органического вещества на 1 га; 3 — годовой цикл планктона в Нешательском озере в куб. сантиметрах в столбе воды глубиной 40 м.

бактерий. Однако количество планктонных животных все увеличивается. Появляется масса медуз, ктенофор, ноктилюк; *Soropoda* увеличиваются в числе вплоть до сентября; питаясь, они в свою очередь содействуют уменьшению количества растительного планктона. С повышением температуры воды ослабляется ее вязкость, ухудшаются условия пловучести, и к этому же времени личинки беспозвоночных заканчивают свои превращения и переходят к бентическому образу жизни. Диатомеи достигают своего минимума в августе, перидиней позднее. В сентябре осенние дожди снабжают море новым запасом питательных солей, и начинается второй, осенний, расцвет водорослей, который, однако, не достигает такого размаха, как весной, так как инсоляция уменьшается. Затем с падением температуры снова наступает зимний покой.

Годовой цикл изменений объема планктона в Кильской бухте по отдельным группам организмов изображен на рис. 208, 7.

Два планктонных максимума в течение года, весенний с максимальным развитием планктона в апреле — мае и осенний — в сентябре, являются типичными для всех северных берегов Западной Европы.

## 2. Балтийское море

В Балтийском море насчитывается 4 основных донных биоценоза. Эти 4 биоценоза, по имени основных образующих их форм, носят следующие названия: 1) биоценоз *Cyprina* и *Astarte* к западу от Борнгольмской впадины и Дарсского хребта, 2) биоценоз *Macoma calcarea* в Борнгольмской впадине и прилегающем к ней районе, 3) биоценоз *Macoma baltica* — основной и главнейший биоценоз всего Балтийского моря, Ботнического и Финского заливов и 4) биоценоз *Pontoporeia* и *Mesidothea* в северной части Ботнического залива.

В первом биоценозе руководящими формами являются из моллюсков: *Cyprina islandica*, *Astarte borealis*, *Macoma calcarea* и *Abra alba*; из червей: виды рода *Nephtys*, *Pectinaria*, *Rhodine loweni*; из ракообразных: *Diastylis* и *Pontoporeia*; из иглокожих: *Ophiura albida*. Средняя биомасса этого биоценоза — 176.6 г/м<sup>2</sup>, в том числе 110.2 г *Cyprina* и 32 г *Astarte*. Средняя биомасса второго биоценоза — *Macoma calcarea* — около 102.5 г/м<sup>2</sup>. Третий биоценоз — *Macoma baltica*, основной для Балтийского моря, районом островов Готланд — Эланд делится на две части — северную и южную. В южной, кроме *M. baltica*, процветают еще *Mytilus*, *Mya* и *Cardium*, далее к северу исчезающие; в северной части господствуют *Pontoporeia affinis*, *Mesidothea entomon* и *Chironomidae*. В районе Готланда — Эланда биомасса, составленная из *Mesidothea entomon*, *Pontoporeia femorata*, *Macoma baltica* и *Chironomidae*, дает по глубинам 0—10, 11—50 и 50 м, соответственно: 19.28—11.78—11.96 г/м<sup>2</sup>, т. е. много меньше, чем в первом и втором биоценозах. *Macoma baltica* имеет сравнительно нетолстую раковину и в громадных количествах поедается различными рыбами.

В глубины центрального района *Macoma* не спускается, и биомасса там совершенно ничтожна, поскольку она базируется только на полихетах родов *Scoroplos* и *Terebellides* и ракообразных; амфиподы *Pontoporeia femorata* и изоподы *Mesidothea entomon* являются основными формами и четвертого биоценоза, господствующего в Ботническом и Финском заливах, особенно при соленостях около 3.5‰, когда *Macoma* совершенно исчезает, а развиваются олигохеты и личинки хирономид. Биомасса этого биоценоза очень мала.

Самый северный район Ботнического залива отличается особенной бедностью, можно думать, вследствие наличия в грунте большого количества

окислов железа; только некоторые формы, как *Pontoporeia affinis*, процветают и при этих условиях, давая до 1000 экземпляров на 1 м<sup>2</sup>.

Основными пищевыми объектами рыб в центральном районе Балтийского моря, кроме *Masoma*, являются *Mesidothea*, 2 вида *Pontoporeia*, *Nereis diversicolor* и *Harmonioë sarsi*.

Существует и такое мнение, что в самом Балтийском море, начиная с Борнгольмской впадины, имеется только один (третий) биоценоз — *Masoma baltica*; второй же и четвертый биоценозы являются только его видоизменениями.

Общая биомасса Балтийского моря определяется весьма приблизительно суммой в 12 760 000 т, при средней биомассе 3.3 ц на 1 га, с нижеследующим распределением по районам (табл. 51).

Таблица 51

Балтийское море

Районы	Общая биомасса (в тоннах)	Биомасса бентоса (в центнерах на 1 га)
Северная часть Ботнического залива с пониженной биомассой . . . . .	9 000	0.02
Южная часть Ботнического залива . . . . .	1 200 000	1.24
Финский залив . . . . .	1 200 000	5.7
Собственно Балтийское море . . . . .	3 500 000	2.5
Южная часть Балтийского моря (южнее 55° N) . . . . .	4 600 000	6.0
Бельты и Эресунд . . . . .	2 170 000	18.6
Итого . . . . .	12 760 000	3.3

Весенний планктон в Балтийском море начинает развиваться в марте, апреле, еще подо льдом. Диатомеи быстро истощают зимние запасы фосфатов и нитратов, и в мае планктон отмирает, его остатки погружаются в более глубокие слои и во впадины, которыми богато Балтийское море и которые вообще обуславливают замедленный ход круговорота веществ и бедность планктона. Но все же определенная регенерация имеет место и летом (кроме зимы, когда работает вертикальная циркуляция), и в Балтийском море имеется второй, правда, небольшой подъем развития планктона в период июнь — август. В общем планктон Балтийского моря гораздо беднее, чем в проливах, соединяющих Северное море с Балтийским, в самом Северном и в Атлантике, Особенной бедностью отличается Ботнический залив, некоторые части которого являются практически стерильными.

### 3. Азовское море

В Азовском море насчитывается до 13 биоценозов. По образующей их фауне они распадаются на две группы — биоценозы реликтовые и биоценозы средиземноморские или азовско-черноморские. В первой группе господствующими формами являются роды *Dreissena*, *Monodacna*, *Hypaniola*, *Corophium* и *Pontogammarus*; во второй — *Ostracoda*, *Corophium*, *Cardium*, *Syndesmya*, *Mytilaster*, *Corbulomya*, *Hydrobia*, *Balanus*, *Nereis*, *Sphaeroma*, *Pectinaria*. Показатель биомассы второй группы биоценозов, если брать максимальные количества, почти в 9 раз больше биомассы первых, а именно: 3000 г/м<sup>2</sup> против 350 г/м<sup>2</sup>.

В Таганрогском заливе с востока на запад различаются следующие основные биоценозы: первый — это реликтовый с *Dreissena polymorpha*, *Cumacea*.

Mysidacea и Amphipoda. Показатель биомассы здесь 13 г, в том числе для *Dreissena* 11.6 г. Этот биоценоз живет в области сильных колебаний солёности, а часто и при обсыхании вследствие сгонных ветров. Далее идет тоже реликтовый биоценоз — *Monodacna colorata* при  $S^{0/00}$  1.5 по хлору. Кроме *Monodacna*, здесь, как и в предыдущем биоценозе, имеются пресноводные моллюски: *Unio* и *Anodonta*, личинки *Chironomidae* и *Oligochaeta*. Ракообразные играют здесь незначительную роль. Третьим и четвертым биоценозами являются своеобразные биоценозы, связанные с изобилием *Ostracoda*, всего чаще с видом *Cyprideis littoralis*; эти биоценозы носят название биоценозов *Ostracoda* — *Corophium* и *Ostracoda* — *Tubifex*; количество *Ostracoda* здесь громадно и доходит до 40 тыс. и 150 тыс. экземпляров на 1 м<sup>2</sup>, но при незначительной величине своей все вместе они весят самое большее лишь несколько десятков граммов; биомасса же всего биоценоза в среднем равна 9.12 г/м<sup>2</sup> — 27.64 г/м<sup>2</sup>.

Далее по направлению к морю лежит биоценоз реликтовой полихеты *Hypaniola kowalewskyi*, а за ним — биоценоз *Nereis* — *Ostracoda* на глубинах 4—8 м. Его биомасса в среднем равна 23 г/м<sup>2</sup>, а число *Ostracoda*, составляющих до 40% этого веса, доходит до 230 тыс. штук на 1 м<sup>2</sup>. Господствующая здесь *Nereis diversicolor* является самой эвригалинной из всех полихет Азовского моря; этот биоценоз встречается в прибрежных илистых грунтах всего Азовского моря и замещает описываемые ниже биоценозы *Cardium* и *Syndesmya* после того, как рыба выест в них этих моллюсков. Также по всему Азовскому морю встречается и биоценоз *Pontogammarus maeoticus*; его биомасса достигает часто 80 тыс. экземпляров и 642 г/м<sup>2</sup>. Кроме *Pontogammarus*, в состав этого биоценоза, однако, не всегда входят *Sphaeroma*, *Nereis* и *Pterocuma* в очень небольших количествах. Занимает он зону заплеска у песчаных берегов; описанный выше биоценоз *Nereis* — *Ostracoda* живет, напротив того, как было сказано выше, в области илистых берегов.

Самая западная часть Таганрогского залива занята биоценозом *Cardium*, который распространен и по всему Азовскому морю.

Основным, так сказать, первым биоценозом самого Азовского моря, занимающим около трети всей площади его дна (весной 10 тыс. км<sup>2</sup>, а осенью 12 тыс. км<sup>2</sup>) является биоценоз *Cardium edule*. Этот моллюск распространен и в Черном море, но там он только входит в состав различных биоценозов до глубины в 25 м и не образует биоценоза, который можно было бы назвать его именем. Очевидно, что условия жизни для *Cardium* в Азовском море необычайно благоприятны. В состав этого биоценоза входят, кроме *Cardium edule*, еще *Syndesmya ovata*, *Nereis succinea*, *Balanus improvisus*, *Hydrobia ventrosa*, *Mytilaster lineatus*, *Nephtys hombergii*, *Corbulomya maeotica*, *Ampelisca diodema*, виды *Ostracoda* и краб *Brachynotus lucasi*. По мнению Воробьева, биоценоз этот встречается в пяти составах, по сходству той или иной формы этого биоценоза (табл. 52).

Таблица 52

Составы	Весной			Осенью		
	количество видов	средняя биомасса (в г/м <sup>2</sup> )	среднее число экземпляров	количество видов	средняя биомасса (в г/м <sup>2</sup> )	среднее количество экземпляров
<i>Cardium</i> — <i>Syndesmya</i> . . . . .	17	330	3 046	25	1 100	6 408
„ — <i>Balanus</i> . . . . .	15	323	2 500	25	558	3 276
„ — <i>Nereis</i> . . . . .	15	180	720	25	444	1 586
„ — <i>Hydrobia</i> . . . . .	9	87	8 106	15	1 741	22 991
„ — <i>Mytilaster</i> . . . . .	16	256	5 640	17	809	6 635

Наиболее обычен состав *Cardium-Syndesmya* на илах при глубине 8—12 м. В него входят: *Cardium edule*, *Syndesmya ovata*, *Mytilaster*, *Balanus*, *Corbulomya*, *Nereis*, *Hydrobia*, *Nephtys*, *Brachynotus*. Осенью он дает различные сукцессии с преобладанием той или иной формы. Причиной сукцессий являются: выедание рыбами, оседание молодежи, отмирание старых и больных особей и наконец миграции. Составы *Cardium* — *Balanus* и *Cardium* — *Nereis* встречаются на меньших глубинах, именно на 5—8 м. Величина Р/В для *Cardium* равна 4.1; ее определение детально описано выше.

Следующим, вторым биоценозом, который следует отметить, в Азовском море является биоценоз *Balanus*. Он встречается пятнами, обычно на путях миграции промысловых рыб; рыбы выедают *Cardium*, *Mytilaster*, *Syndesmya*, а *Balanus* остается нетронутым и получает возможность роскошного развития. Весной площадь, занятая *Balanus*, равна 607 км<sup>2</sup>, а осенью уже 2200 км<sup>2</sup>.

Встречается этот биоценоз *Balanus* в разных составах из следующих форм животных: *Balanus*, *Nereis succinea*, *Cardium edule*, *Mytilaster lineatus*, *Hydrobia ventrosa*, *Syndesmya ovata*, *Brachynotus lukasi*. Показатель его биомассы весной равен 2124 особям и 92.59 г/м<sup>2</sup>, а осенью — 5149 особей и 215.34 г/м<sup>2</sup>. Показатель Р/В для балануса колеблется от 1 до 4.76.

Третий биоценоз — это биоценоз *Mytilaster lineatus*; он отличается от второго почти только избытком этого моллюска. Площадь его тоже увеличивается к осени с 1470 км<sup>2</sup> до 2048 км<sup>2</sup> за счет биоценозов *Cardium*, *Balanus* и *Syndesmya* в районах Железинской банки, вдоль Арабатской стрелки и у южных скалистых берегов Азовского моря. Рыбы выедают около 579.73 г/м<sup>2</sup> *Mytilaster* всех трех его возрастов. Продукция определена в 900 г/м<sup>2</sup> и средний Р/В в 3.22.

Между первым биоценозом *Cardium* и глубинным в Азовском море пятным биоценозом *Hydrobia* — *Nephtys* лежит четвертый биоценоз *Syndesmya ovata*. Состав входящих в него видов тот же, что и для биоценоза *Cardium*, разница лишь в количестве отдельных форм. Занимает он площадь в 10 тыс. км<sup>2</sup>, которая в противоположность трем первым биоценозам к осени не увеличивается, а уменьшается вследствие увеличения площади биоценоза *Cardium edule*. *Syndesmya ovata* — очень эвригалинная форма, выдерживающая S<sup>0</sup>/<sub>00</sub> по хлору от 3—4 до 30 (в Сиваше). Питается она детритом; длиннейшие сифоны облегчают ей существование и в плохих условиях аэрации в зоне уже почерневшей ракуши. Продукция *Syndesmya*, принимая во внимание, что рыбы выедают с 1 м<sup>2</sup> 3817 особей (сеголеток, 1, 2 и 3-годовиков) весом 276.27 г, равна 377 г, а Р/В коэффициент 2.05.

Центральная часть Азовского моря при глубинах 11—13 м занята пятным биоценозом *Hydrobia* — *Nephtys*; в районе этого биоценоза нередко наступают заморы, вследствие чего его биомасса колеблется от нуля до 120 г/м<sup>2</sup> при 38 400 экземпляров животных; обычно она равняется 10—15 г/м<sup>2</sup>. После замора свободная площадь заселяется вновь принесенными и осевшими личинками моллюсков, вследствие чего все население площади бывшего замора получается разновозрастным, чего не наблюдается в более постоянно существующих биоценозах. Спускающаяся в этот биоценоз *Syndesmya ovata* имеет здесь Р/В, равный 0.99 против 2.05 в биоценозе, носящем ее имя.

По берегам самого Азовского моря, на мелководье, в пределах глубин 1—6 м процветает шестой биоценоз — *Corbulomya maeotica*; так же, как и у четвертого биоценоза — *Syndesmya*, площадь *Corbulomya* к осени уменьшается с 1270 км<sup>2</sup> до 819 км<sup>2</sup> вследствие увеличения площади биоценоза *Cardium*. Кроме *Corbulomya*, в ее биоценозе более массовыми формами являются: *Pontogammarus maeoticus*, *Ampelisca duodenum*, *Iphinoe serrata* var. *maeotica* и *Hydrobia ventrosa*. Показатели весенней биомассы этого

биоценоза — 8615 экземпляров и 333.00 г/м<sup>2</sup>, а осенней — 12 191 экземпляров на 477.00 г/м<sup>2</sup>. В противоположность другим биоценозам, здесь к осени увеличивается количество ракообразных и червей; это объясняется малым количеством рыб; только весной здесь появляются бычки.

Общая биомасса и продукция всего Азовского моря выражается следующими цифрами (табл. 53).

Таблица 53  
Биомасса и продукция Азовского моря

Биоценозы (без Таганрогского залива)	Биомасса биоценоза (в тоннах)		Фактическая продукция биоценоза (в тоннах)
	весной	осенью	
<i>Cardium</i> . . . . .	3 969 503	10 215 450	13 116 488
<i>Synsagmella</i> . . . . .	2 337 950	2 693 940	1 352 762
<i>Mytilaster</i> . . . . .	611 520	1 527 808	2 565 603
<i>Corbulomya</i> . . . . .	425 785	398 749	—
<i>Hydrobia</i> . . . . .	71 245	83 087	43 815
<i>Balanus</i> . . . . .	60 093	473 000	1 527 755
<i>Nereis</i> . . . . .	26 767	5 005	—
<i>Pontogammarus</i> . . . . .	237	170	—
<i>Pectinaria</i> . . . . .	325	—	—
<i>Sphaeroma</i> . . . . .	13	—	—
Итого . . . . .	7 503 438	15 397 309	18 606 426
В Таганрогском заливе . . . . .	173 446	312 194	513 366
Всего . . . . .	7 676 884	15 709 403	19 119 792

Средняя биомасса бентоса в Азовском море равна 321 г на 1 м<sup>2</sup>.

Эта биомасса прокармливает, по В. Майскому, следующее количество бентосоядных рыб, определенное путем двухсот специальных пробных обловов: бычков — 3500 тыс. ц, перкарин — 220 тыс. ц, лещей — 800 тыс. ц, осетровых — 200 тыс. ц; промысловых рыб: тарань — 400 тыс. ц, а всего 5120 тыс. ц бентосоядных. Если добавить сюда непромысловых рыб, то суммарно общее количество бентосоядных рыб Азовского моря можно считать в 6 млн. ц.

Приблизительно к той же цифре можно подойти и другим путем. Азовские рыбы съедают за период май—ноябрь около 11 млн. т бентоса, что может дать от 6 млн. до 9 млн. ц рыбы, в зависимости от того, какой и для какой рыбы принять коэффициент.

Биомасса всего Азовского моря к осени увеличивается почти вдвое — с 7 676 884 до 15 709 403 т. Уменьшение к осени установлено, как мы видели, только для биоценозов: *Corbulomya*, *Nereis* и *Pontogammarus*. Но временные уменьшения могут быть и в иные сезоны, как в этих, так и в других биоценозах. Уменьшение происходит от заморозов, переселений, выедания рыбами и по другим причинам. При уменьшении от заморозов, новое население представлено одновозрастными формами (часто сеголетками); при уменьшении от выедания остаются, наоборот, более старые поколения, а более молодые поедаются.

Места большего выедания (по Воробьеву, сверх 50 г на 1 м<sup>2</sup>) соответствуют местам большей концентрации рыб. Пользуясь этими данными «по изменениям в биомассе и составе бентоса в весеннее время», В. Воробьев, по линии

промысловой разведки, устанавливает предположительно места скопления рыбы на откорм.

Распределение продуктивных площадей в Азовском море Н. А. Чугунов дает на рис. 209.

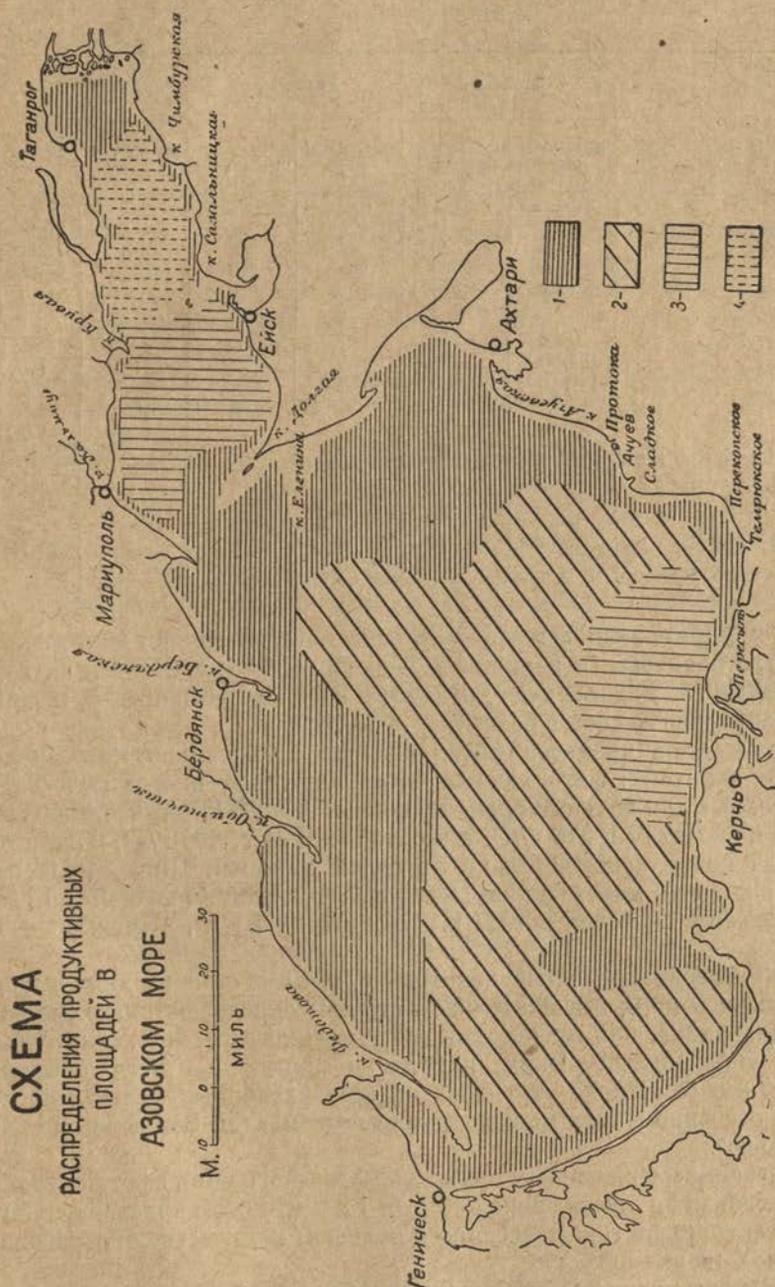


Рис. 209. Схема распределения продуктивных площадей в Азовском море. (По Н. Л. Чугунову.)

1 — область высокой продуктивности; 2 — область средней и малой продуктивности; 3 — область бедной продуктивности; 4 — область весьма бедной продуктивности.

В августе и сентябре 1936 г. Ю. Марти сделал опыт фактического определения рыбных запасов Азовского моря. С помощью лампар в открытом море и мальковых волокуш у берегов он произвел до 200 серий количественных ловов по всей площади Азовского моря; ловы каждой серии продолжались

до 10—12 дней. В результате ловов, после соответствующих перерасчетов, получились следующие данные о количестве сеголеток, двухлеток и старших возрастов основных рыб Азовского моря (табл. 54).

Таблица 54

Рыбы	Сеголетки		Двухлетки		Промысловые возрастные группы	
	миллионы штук	тысячи центнеров	миллионы штук	тысячи центнеров	миллионы штук	тысячи центнеров
Судак донской . . . . .	22	15	2.3	—	10—21	200—400
"    кубанский . . . . .	25	18	2.2	—	8—40	150—800
Лещ . . . . .	70	25	10	—	44—91	300—800
Тарань донская . . . . .	74	7	?	?	?	?
"    кубанская . . . . .	2(?)	7	?	?	до 300	до 300
Сельдь . . . . .	800	56	?	?	50—200	50—150
Тюлька . . . . .	40 000	320	?	—	66 000	1 780
Хамса . . . . .	17 150	351	5250	356	6 000	420
Атерина . . . . .	1 000	10	?	—	3 000	60
Перкарина . . . . .	3 000	20	?	—	8 000	200
Бычок круглый . . . . .	1 000	10	?	?	400—3000	150—190
"    сирмен . . . . .	600	30	?	?	?	100
Итого около . . . . .	—	1 000	—	—	—	до 6 000

В Азовском море основную массу фитопланктона составляют диатомовые — около 55% его биомассы, и перидиней — около 41.2%; синезеленые, хотя и богаты видами (35 видов), дают, однако, в среднем только 4.2% и лишь в моменты наибольшего своего развития — 13%.

В Азовском море биомасса фитопланктона значительно превосходит биомассу зоопланктона: фитопланктон этого моря дает иногда колоссальные, неслыханные для других морей величины. Так, П. Усачев в августе 1925 г. нашел биомассу в 270 г/м<sup>3</sup>, а в октябре 1924 г. 106 г/м<sup>3</sup>. Планктон состоял тогда почти исключительно из одной диатомеи *Rhizosolenia calcar avia*. Перидиней в момент наивысшего своего развития давали 3.5 г/м<sup>3</sup>. Весенняя вспышка диатомей в 1937 г. доходила до 7 г/м<sup>3</sup>, а осенняя — до 2 г/м<sup>3</sup>.

При такой массе планктона неудивительно, что «все стороны химического режима Азовского моря в значительной степени определяются ходом развития фитопланктона, как процессами его усиленного размножения, так и отмирания. Кислородный режим, накопление аммиака, цикл фосфора, азота и кремния одинаково отражают на себе различные фазы развития планктона и особенно в силу мелководности водоема» (Л. Зенкевич, по данным А. Жукова).

Основную биомассу животного планктона Азовского моря дают *Copepoda*; их средняя годовая биомасса равна 210 г на 1 м<sup>3</sup>, что составляет более 50% всей биомассы зоопланктона; особенно в большом количестве они развиваются в период июль—август.

В определенные периоды до 270 мг (до 42% биомассы) дают личинки баланусов. Коловратки при всех своих незначительных размерах дают среднюю годовую биомассу, равную почти 25% всего зоопланктона; весной они дают даже 80—90%. Еще меньшего размера планктонные инфузории *Tintinnoides* иногда дают до 50 млн. экземпляров на 1 м<sup>3</sup> при биомассе свыше 1 г.

## 4. Каспийское море

Биомасса бентоса северной части Каспийского моря очень неоднородна; имеются районы с биомассой, доходящей до 360 г/м<sup>2</sup> и с биомассой меньше 1 г (в общем от 12 до 124 г и среднем 47.5).

На жестких грунтах при 2—3‰ солености в области сильных течений авандельты Волги и вдоль западного побережья Каспия идет биоценоз *Dreissena polymorpha*, *Unio*, *Viviparus* из моллюсков, *Metamysis strauschi* из ракообразных, биомасса которого благодаря обилию крупных моллюсков доходит до 200 г/м<sup>2</sup>.

От Аграханского залива до реки Урала на мягких грунтах по глубинам 2—8 м при изменчивой солености (3—7‰) и изменчивом газовом режиме идет биоценоз без пресноводных моллюсков с *Monodacna caspia*, *Dreissena*, *Adacna*, *Chironomidae*, *Oligochaeta*, рядом видов *Corophium* и *Pterocuma*, амфипод, *Cordylophora caspia* и др. Этот биоценоз является пастбищем воблы, леща и других рыб, но биомасса его в среднем низка — около 12 г/м<sup>2</sup>.

Зона, прилегающая к среднему Каспию с жесткими грунтами, S<sup>0</sup>/<sub>00</sub> 10—12, с глубинами более 11 м, занята биоценозом *Didacna barbot de marnyi*, *Dreissena*, *Monodacna*, *Mytilaster lineatus*, *Cardium edule*, *Didacna trigonoides*, типичная богатая фауна уже среднего Каспия; в среднем его биомасса равна 124 г/м<sup>2</sup>.

Остальная площадь северного Каспия с жесткими грунтами, при глубинах 8—12 м и S<sup>0</sup>/<sub>00</sub> 5—9, занята биоценозом *Didacna trigonoides*. Кроме *Didacna*, здесь имеются: *Monodacna caspia*, *Dreissena polymorpha* и *caspia*, *Adacna plicata*, виды *Niphargoides*, *Corophium* и др. Средняя биомасса здесь равна 28 г/м<sup>2</sup>, причем моллюски составляют 95% всей биомассы.

Биомасса сходного биоценоза Уральской бороздины при мягких грунтах, глубине 11 м и солености более 9‰ незначительна — в среднем 11, 28 г/м<sup>2</sup>.

Согласно данным Н. Л. Чугунова (1923 г.; рис. 210), относящимся к северным частям Каспийского моря, биомасса предустьевоего пространства достигает 137 г; повышенная биомасса солонатоводной зоны перед падением — 148; затем идет падение по районам до 41, до 5 и до 2 г и опять потом уже в морской зоне Каспийского моря до 28 г на 1 м<sup>2</sup>.

Биомасса среднего Каспия до глубин 25—50 м (в пределах так называемой фотосинтетической подзоны), особенно в границах глубин 15—25 м, достигает наибольшей для Каспия величины 1200 г/м<sup>2</sup>; ниже (в пределах нитритной подзоны) до глубин в 100 м биомасса все уменьшается, равняясь 15—70 г/м<sup>2</sup> и меньше; ниже 100 м (в пределах зоны аккумуляции или накопления) биомасса становится ничтожной, часто давая только доли 1 г/м<sup>2</sup>.

Биомасса южной части Каспия на 1 м<sup>2</sup> беднее средней части. Подсчет биомассы всей площади ряда районов Каспийского моря дал следующие величины:

Северный Каспий . . . . .	6 000 000 г
Средний Каспий:	
Дагестанское побережье . . . . .	5 400 000 „
Азербайджанское побережье . . . . .	7 000 000 „
Восточное побережье . . . . .	11 000 000 „
Южный Каспий . . . . .	460 000 „
Всего . . . . .	29 860 000 г

Отсюда видно, что на долю среднего Каспия приходится почти  $\frac{4}{5}$  донной биомассы всего моря.

В отношении планктона дело обстоит иначе; наибольшую биомассу планктона на 1 м<sup>3</sup> мы имеем в северном Каспии, а именно: 288 мг против 182 мг в среднем и 145 мг в южном Каспии.

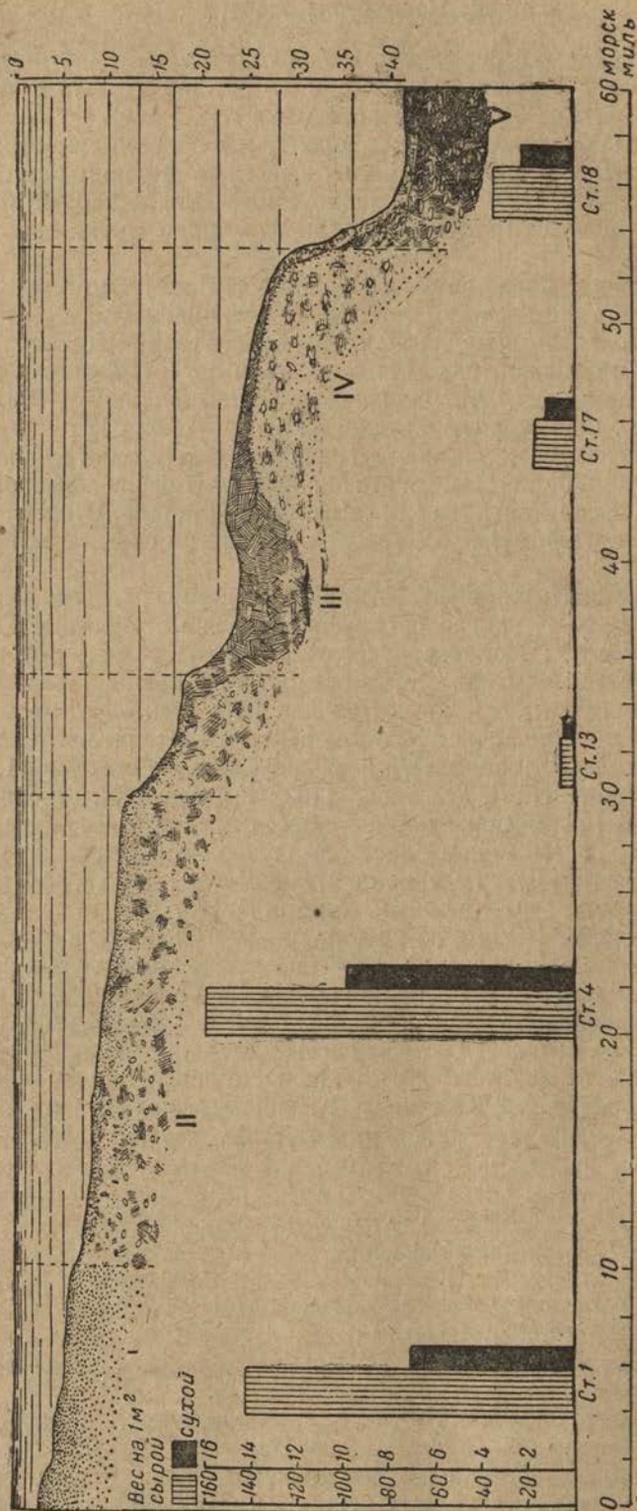


Рис. 210. Изменения биомассы предустьевое пространство Волги и прилегающей части Каспийского моря (разрез через пять станций). (По Н. Л. Чугунову.)

Вся биомасса макрофлоры Каспийского моря выражается числом порядка 3 млн. т, в том числе 40 тыс. промысловой *Zostera papa* на сухой вес. Биомасса харовых доходит до 30 кг на 1 м<sup>2</sup>, но бывает и ничтожной; биомасса *Zostera papa* обычно 200—300 г на 1 м<sup>2</sup>, но доходит и до 10 кг на 1 м<sup>2</sup>.

Обычно в морях биомасса подвижных жестких грунтов, как гравий, ракуша, крупнозернистые пески, бывает ниже, чем мягких; однако при определенных условиях встречается и обратная картина. Так, в северном Каспии в определенных районах при неблагоприятном кислородном режиме и появлении H<sub>2</sub>S, как в уральской бороздине, мы имеем такую картину распределения средней биомассы по грунтам:

ракуша . . . . .	79.0
песок — ракуша . . . . .	32.2
песок . . . . .	23.9
песок — ракуша — ил . . . . .	26.7
ил — ракуша . . . . .	18.8
ил . . . . .	8.8
ил с H <sub>2</sub> S . . . . .	0.9

Средняя биомасса фитопланктона в Каспийском море дана в табл. 55.

Таблица 55

	1934	1935	1936
Количество планктона (г/м <sup>3</sup> ) . . . . .	1.2	2.0	3.0
В том числе диатомей ‰ . . . . .	47	—	—
Отдельно <i>Euxiviella</i> . . . . .	33	—	14
„ <i>Rhizosolenia</i> . . . . .	15	75	50
Синезеленые . . . . .	6	—	—
Зеленые и пр. . . . .	14	—	—

В 1936 г. в предустьевой зоне Каспия биомасса планктона доходила до 100 г/м<sup>3</sup>, а в отдельных случаях даже до 140 г/м<sup>3</sup>.

Количество бактерий в Каспийском море в зоне стыка пресных и морских вод доходит до 2 млн. в 1 см<sup>3</sup> воды; в Култукке и Кайдаке — до 150—500 тыс. в 1 см<sup>3</sup> воды, т. е. до 500 мг по весу. В других районах Каспия количество бактерий определяется цифрами 40, 70, 100, 240 тыс. в 1 см<sup>3</sup> воды.

Количество гнилостных бактерий в Кайдаке доходит до 1000—2500 в 1 см<sup>3</sup> воды, падая в чистых водах северного Каспия до 1—60 экземпляров.

По данным В. Яшнова, биомасса каспийского планктона (без *Rhizosolenia*) колеблется по разным районам и глубинам от 14 до 288 мг на 1 м<sup>3</sup> (табл. 56).

Таблица 56

Глубины	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий
0—25 . . . . .	288	182	145 мг/м <sup>3</sup>
25—50 . . . . .	—	122	93
50—100 . . . . .	—	103	49
100—300 . . . . .	—	36	36
300—500 . . . . .	—	17	14
500—800 . . . . .	—	0	0

Биомасса планктона здесь меньше, чем в ряде других морей, например в Баренцовом и Азовском.

## 5. Озера

Западноевропейские ученые делят озера на три основные группы, на три типа: озера олиготрофные (*oligos* — малый, *trofe* — пища), эвтрофные (*eu* — хорошо) и наконец дистрофные (*dys* — не), иначе гумусные по преимуществу.

Трофность, или трофичность, понимается здесь главным образом в смысле наличия пищи (солей) и других условий, необходимых для автотрофных растений (строящих свое тело из солей и воды), особенно планктонных.

В озерах олиготрофного типа, как Боденское и другие альпийские озера, при бедности солями (кроме Са), растительный планктон беден. В эвтрофных озерах, как Плёнское в Германии и Мендота в Северной Америке, при обилии солей, растительный планктон богат. Наконец в дистрофных озерах при общей бедности солями и специальной бедности Са, но обилии гумусных веществ, — растительный планктон так же беден, как и в олиготрофных.

Все остальные характерные черты, различающие эти три типа озер, сведены в табл. 57.

К этим трем типам озер — олиготрофному, эвтрофному и дистрофному — Науманн (1932 г.) считает необходимым присоединить еще четыре типа, а именно: алкалитрофные, отличающиеся избытком кальция, кислотрофные, с очень кислой реакцией ( $\text{pH} = 5.5$ ), сидеротрофные, отличающиеся обилием железа, и аргиллотрофные, характеризующиеся наличием глинистых взвешенных частиц.

Алкалитрофные озера. Вода этих озер характеризуется обилием кальция:  $\geq 100$  мг СаО на 1 л. Это обилие кальция связывает, демобилизует находящиеся в воде фосфор и железо; поэтому продуктивность фитопланктона очень мала, хотя наличное количество Fe, N и P при отсутствии излишнего количества Са могло бы обусловить даже высокую продуктивность растительного планктона. Бедность растительного планктона сопровождается и бедностью зоопланктона. При прозрачной воде граница высшей растительности спускается очень глубоко, и сама растительность достигает значительного развития; при отмирании она образует илы, очень богатые органическими веществами. За счет этих веществ развиваются низшие животные, часто в очень большом количестве. Эти озера нередко избыточно также и рыбой. Таким образом, бедность животным и растительным планктоном в алкалитрофных озерах не сопровождается бедностью бентоса. С течением времени организмы извлекают излишнее количество Са, освобождают Fe, N и P, и алкалитрофные озера превращаются постепенно в эвтрофные. Типичные алкалитрофные озера встречаются в известковых горах и детально описаны для южной Швеции и острова Готланд.

Ацидотрофные озера. Озера этого типа характеризуются очень кислой реакцией своей воды ( $\text{pH} \leq 5.5$ , в то время как в дистрофных озерах  $\text{pH} \leq 6$ , а в олиготрофных  $\text{pH} \leq 7$ ). Эти озера могут иметь как бесцветную, так и бурю воду, что показывает на возможность комбинации ацидотрофии, с одной стороны, с олиготрофией, а с другой, — с дистрофией, что и будет сопровождаться соответствующими комбинациями фито-, зоопланктона и бентоса. Для кислых вод характерно то обстоятельство, что густые заросли тростника (*Phragmites communis*) и камыша (*Scirpus lacustris*), процветающие в щелочных водах, в более кислых водах становятся все меньше и реже и в очень кислых водах совсем исчезают, а на месте их развиваются: осока (*Carex rostrata*), хвощ (*Equisetum limosum*) и манник (*Glyceria aquatica*). В ряде ацидотрофных озер ( $\text{pH} < 5$ ), например в Петровских озерах Московской области, из высших растений встречаются лишь кувшинки (*Nuphar luteum*), — это явление весьма характерно.

Таблица 57

Тип озера	Олиготрофный	Эвтрофный	Дистрофный
Морфологические условия озер	глубокие, с узкой литоральной областью; количество воды гипolimниона сравнительно с количеством воды эпилимниона велико	более мелкие озера с широкой литоральной областью; количество воды гипolimниона сравнительно с количеством воды эпилимниона мало	глубокие и мелкие, в болотистых местностях или в областях изверженных пород
Химизм воды:			
Питательных солей для растений	относительно мало	много	мало
Спектр (в граммах на литр)	олиго [ $< 0.001$ г]	мезо [ $> 0.001$ г]	олиго
Спектр $O_2$ : падение количества кислорода книзу	идет равномерно; гипolimнион богат $O_2$ (60—70% насыщения)	в более глубоких озерах этого типа имется быстрое увеличение падения $O_2$ в области металимниона; гипolimнион беден $O_2$ или даже его лишен (до 0% и редко более 40% насыщения)	как в эвтрофных озерах (и как в олиготрофных); в глубине падает до 0%
а) летом	как и летом		всегда сильное исчезновение $O_2$ , обычно до 0%
б) зимой подо льдом	—	летом разложением планктона и глубинного ила, зимой — глубинного ила	разложением аллохтонного детрита, как взвешенного, так и отложенного
Исчезновение $O_2$ обусловлено	минимальные или вовсе не имеют места	сильные	—
Процессы гниения в глубинном илу	более 1 (от 1.95 до 1.54)	менее 1 (от 0.45 до 0.08)	—
Отношение количества $O_2$ всего гипolimниона к количеству $O_2$ всего эпилимниона ( $O_2$ H/E)	олиго [ $< 0.001$ г]	мезо [ $> 0.001$ г]	олиго
Спектр $P(P_2O_5)$ (в граммах на литр)	бывает: олиго [ $< 0.025$ г], мезо [ $> 0.025$ г] и поли [ $> 0.1$ г]		олиго
Спектр Са (в граммах на литр)			олиго

Тип озера	Олиготрофный	Эвтрофный	Дистрофный
Спектр гумуса Реакция воды	олиго и мезо различная: кислая, нейтральная и щелочная; $pH \approx 7$ минимальное количество органическими веществами беден, не гниет	олиго и мезо нейтральная или щелочная; $pH \approx 7$ планктонный в большом количестве	мезо и поли кислая; $pH < 7$ . В некоторых озерах $pH < 5$
Взвешенный детрит Донный ил	при богатстве Са — известковая гиттия или озерный мергель	богат автохтонным гниющим органическим веществом гиттия (гниющий ил)	аллохтонный (гумусные вещества) в большом количестве беден автохтонными, богат аллохтонными гумусными веществами
Тип отложений	гиттия, при богатстве Са — известковая гиттия или озерный мергель	гиттия (гниющий ил)	смотря по количеству гумуса или ила (при поли-гумуса) или дигиттия (при мезо-гумуса)
Прозрачность Цвет воды	большая голубой до зеленого	меньше, обычно очень малая зеленый до желтого и бурозеленого	как в эвтрофном типе желтый до коричневого
Литоральной растительности	мало	много	мало, берега часто сложены из сфагнома
Планктон Суточное вертикальное передвижение планктона Продукция фитопланктона	количественно беден, имеется и в более глубоких слоях происходит в большом масштабе малая	количественно богат; летом только в более поверхностных слоях происходит в небольшом масштабе большая	автотрофный растительный планктон количественно беден, обычно лишь в самых верхних слоях; зоопланктон бывает часто богат — малая
Цветение	редко, зеленые водоросли (Chlorophyceae) господствуют над синезелеными (Cyanophyceae)	часто, синезеленые водоросли обычно господствуют над зелеными. В озерах СССР часто развитие протококковых не уступает развитию синезеленых водорослей	очень редко или отсутствует, зеленые, хризомонады (Chrysomonadineae), перидиниевые (Peridineae) и десмидиевые (Desmidiaceae) господствуют над синезелеными и протококковыми водорослями

Тип озера	Олиготрофный	Эвтрофный	Дистрофный
Разница между литоралью и профундалью	выражена слабо, только прекращением донной растительности; сублитораль отсутствует	выражена ясно и прежде всего изменением количества кислорода; сублитораль существует	как в эвтрофных, но сублиторали нет
Глубинная фауна	богата видами, стенооксифильны	бедна видами, эвриоксифильны	еще беднее видами, эвриоксифильны
Chironomidae	Tanytarsus	Chironomus (в озерах, лишенных зимой O <sub>2</sub> , только Ch. ripinosus; в остальных кроме него еще Ch. Liebei-bathophilus)	Chironomus (только Ch. ripinosus; Ch. Liebei-bathophilus, повидимому, совершенно отсутствует)
Corethra	не живет	почти всегда имеется	как в эвтрофных озерах
b) количественно	относительно богата; обычно ниже 100; но более 300 животных на 1 м <sup>2</sup> дна = 1—4 г	богата; 20'0—10'000 экз. на 1 м <sup>2</sup> = 20—100 г	бедна; самое большое 10—20 экз. на 1 м <sup>2</sup> , часто даже 0
Количество донной фауны с глубиной	не уменьшается	уменьшается	—
Прямое соотношение (корреляция) между количеством планктона и донной фауны	существует	не существует	донная фауна всегда бедна; растительный планктон тоже, животный — часто богат
Глубинные сиги	имеются	только как исключения	в типичных дистрофных бассейнах почти всегда отсутствуют
При зарастании переходят	в эвтрофные бассейны	в пруды, болота, луговые болота, в торфяные (выпуклые) болота	в торфяные (выпуклые) болота
Области распространения	в Альпах и предгорьях. Пример: Боденское озеро	в Балтийской низменности и в Альпах. Примеры: озеро Плёнское и Färesee (озера слабо эвтрофные), Мендота в Северной Америке (сильно эвтрофное)	в Скандинавии

**Сидеротрофные озера.** Сидеротрофия встречается обыкновенно вместе с олиготрофией или же в комбинации: олиго-, дис- и сидеротрофия. Основной характеристикой их является наличие большого количества железа (мезо- и поли-). Сюда относятся прежде всего бассейны, в которых отлагаются железные озерные руды. Вообще эти озера типичны для области изверженных пород Фенно-Скандии. У нас (рис. 193) они имеются в районе Онежского озера, где при Петре I были основаны железоплавильные заводы, работавшие на озерной руде (остатки заводов и извлеченной руды сохранились еще и до сих пор), в Уральских горах и у Припяти. Жесткая флора этих озер обыкновенно бедна, планктонная жизнь незначительна, причем более развит зоопланктон; в донных отложениях господствуют диатомеи, особенно род *Pinnularia*. В крайних случаях сидеротрофии донные отложения представлены сплошь одной рудой, которая, согласно данным Б. В. Перфильева, есть результат деятельности окисляющих железомикробов — железобактерий.

**Аргиллотрофные озера.** Аргиллотрофия характеризуется наличием большого количества глинистых частиц, вследствие чего вода таких бассейнов часто бывает не прозрачной, а мутной, опалесцирующей. Аргиллотрофия встречается обыкновенно в комбинации с дис-, эв- или олиготрофией. Высшая растительность здесь нередко развита богато: типично развитие фитопланктона с господством (при наличии комбинации с эвтрофией) *Fragilaria crotonensis*, *Melosira italica*, *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis* и т. д.

На приведенной выше таблице, характеризующей эвтрофные, олиготрофные и дистрофные озера, указан исторический ход развития, старения озера от олиготрофного через эвтрофное в дистрофное. Однако эвтрофный тип, который в умеренной зоне является признаком во всяком случае зрелости, в условиях тропиков по работам экспедиции Тинеманна является первоначальной, юношеской стадией развития озер; в условиях Арктики первоначальной, юношеской стадией развития всех озер является, наоборот, олиготрофия.

Эвтрофия может быть создана и искусственным путем, как, например, в Цюрихском озере, благодаря спуску сточных и канализационных вод. Понятно, конечно, что олиготрофное озеро может переварить и усвоить неизмеримо большее количество сточных вод, чем озеро, уже и без того достигшее стадии эвтрофии. Это необходимо иметь в виду при всякого рода соображениях относительно спуска канализационных вод в тот или иной бассейн. Эвтрофное озеро в противоположность олиготрофному при соответствующем количестве канализационных вод может быть быстро перегружено и превращено в клоаку.

**Количество планктона** по различным озерам при разнообразии их типов колеблется, конечно, еще больше, чем морского. На прилагаемой схеме (рис. 211), составленной преимущественно по максимальным ловам для 14 разных озер, видно, что количество планктона колеблется от 1 до 650 см<sup>3</sup> на 1 м<sup>3</sup> воды бассейна. Колебания по месяцам тоже весьма значительны. На рис. 208 дано годовое изменение планктона для Нёшательского озера в Швейцарии. Обращает на себя внимание бедность планктоном южно-европейских озер; тропическое озеро Ньясса (Африка) отличается, наоборот, богатым планктоном.

На рис. 208, 2 дано среднее распределение по месяцам количества планктона (как сетевого, так и наннопланктона) для озера Мендота в килограммах сырого органического вещества на гектар поверхности. Из этой диаграммы видно, что количество планктона колеблется от минимума 257.7 кг в феврале до максимума 521.5 кг в декабре. Эту планктонную производительность воды нельзя не признать очень большой, особенно если мы срав-

ним ее с годовой продукцией (годовым приростом) рыбы в прудах и озерах. Средняя годовая рыбная продукция наших озер — 15 кг с гектара при максимуме 60 кг с гектара в озерах Псковском и Чархале. Даже годовая продукция рыбоводных прудов колеблется от 100 до 640 кг и выше на Украине и северном Кавказе, причем прирост от 200 до 400 кг считается хорошим.

На обоих рисунках 208, 2 и 3, как для средневропейского, так и для североамериканского озера ясно выступают два максимума: весенний (в других случаях летний) и осенний (в других случаях зимний). Объясняются эти два

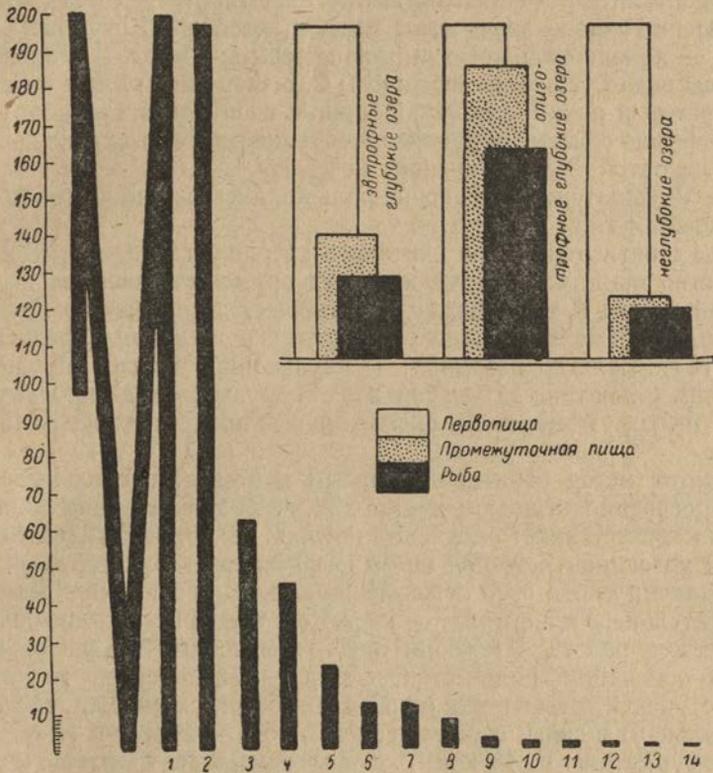


Рис. 211. Слева — объем планктона в куб. сантиметрах на 1 м³ воды в 14 разных озерах. Справа — количественные соотношения между первопищей, промежуточной пищей и рыбой в озерах трех разных типов.

максимума теми же причинами, что и два максимума в море, о которых было сказано выше. Если мы возьмем в качестве примера озеро средней полосы Европы, то картина годовой смены планктона представится приблизительно в следующем виде. Зимой растительный планктон очень беден. В небольшом количестве диатомовые водоросли, из животных — коловратки, как *Ampelisca aculeata* и *Notholca longispina*, и веслоногие рачки, как *Diatomus*. Как коловратки, так и рачки относятся преимущественно к тем видам, которые живут в планктоне круглый год. По мере весеннего нагревания воды начинают развиваться диатомеи и увеличивается количество особей и видов веслоногих рачков. К лету весенние виды диатомей заменяются другими видами, появляются летние формы дафний и коловраток и летние виды коловраток, как *Rattulus sarcinicus*. При повышении температуры выше 15—16° место диатомей занимают жгутиковые, как *Ceratium*. С дальнейшим повышением тем-

пературы наступает обычное летнее цветение воды, вызываемое массовым развитием синезеленых водорослей — *Aphanizomenon flos aquae*, *Anabaena spiroides*, *Anabaena flos aquae* и др. С началом осеннего охлаждения воды синезеленые отмирают, и начинается второй, осенний максимум диатомей, в котором участвуют или виды диатомей, господствовавшие весной, или другие.

В озере Пестово Новгородской области весенний максимум планктона образуют массы диатомей *Tabellaria* и *Asterionella*, а осенний максимум — диатомей *Melosira*. Летнее цветение озера обусловлено, кроме *Aphanizomenon*, еще и родами *Microcystis* и *Clathrocystis*; летом же развиваются и зеленые водоросли, как *Pediastrum*, *Eudorina* и *Staurastrum*. Из веслоногих рачков в озере Пестово процветают роды *Diaptomus* и *Eurytemora*; из ветвистоусых — холодноводная *Bosmina longirostris*; в марте — апреле развиваются виды рода *Cyclops* (*C. leucartii* и *C. oithonoides*); в мае — тепловодные коловратки и рачки, как *Hyalodaphnia cucullata* и *Leptodora kindtii*. В октябре обычно с быстрым понижением температуры тепловодные формы и виды коловраток и ракообразных исчезают.

В главе V было уже указано на роль количества и качества планктона для определения типа водоема.

В начале девятисотых годов считалось твердо установленным (Вальтер), что количество планктона (в прудах) стоит в прямом отношении к количеству прибрежной фауны и что поэтому бонитировку пруда можно производить путем определения количества одного животного планктона (среднего количества за год). Вальтер различал: 1) пруды мало и слабо продуктивные с количеством планктона до 5 см<sup>3</sup> на 1 м<sup>3</sup>, 2) пруды средней продуктивности с 5—15 см<sup>3</sup> и 3) пруды хорошей, очень хорошей продуктивности с 15—50 см<sup>3</sup> планктона.

Теперь этот метод бонитировки почти оставлен, поскольку основной пищей рыб, особенно разводимых в прудах, является не планктон, а донная фауна, для количественного изучения которой мы обладаем достаточно разработанной методикой, которой не было во времена Вальтера.

Для различия типов озер существенную роль играют количество и качество растительного планктона, — цветет озеро или нет, и какими водорослями. Имеется работа Утермюля над германскими озерами, в которой он на основании количества и качества водорослей разделил все озера на 5 ступеней трофичности (слабая эвтрофия, умеренная, средняя, хорошая и сильная) в связи с увеличением в воде количества N + P. Оказалось, что не существует водорослей, которые были бы эвтрофными и развивались одинаково хорошо во всех частях спектра N + P; большинство водорослей является стенотрофными, давая совершенно разное количественное развитие в разных частях спектра N + P.

Насколько мне известно, нет еще количественных сопоставлений между планктоном и рыбой, между планктоном и бентосом, аналогичных сопоставлений между количеством рыбы и бентосом (так называемый F/B — *Fisch/Boden* — коэффициент).

**Бентос.** Относительно количества высшей растительности в пресноводных бассейнах и в море имеется еще очень мало данных. Для Северной Америки указывается, что эвтрофное озеро Мендота производит на 1 га 18 тыс. кг сырого веса или 2100 кг сухого веса высшей растительности, а олиготрофное Greenlake соответственно 15 тыс. и 1900 кг. В переводе на азот и фосфат это дает 27.56 кг N и 8.35 кг P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> на 1 га в эвтрофном озере и 24.94 кг N и 7.60 кг P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> на 1 га в олиготрофном. Это среднее количество сухого вещества — около 2 тыс. кг на 1 га — в пресноводных озерах ровно в 6 раз меньше количества zostеры, растущей в море у берегов Дании, именно 12 тыс. кг сухого вещества на 1 га. Это обстоятельство казалось бы стоит в полном противоречии с вышеприведенными данными о том, что в море срав-

нительно с пресными водами как фосфаты, так и нитраты находятся в состоянии олиготрофии, т. е. в недостаточном количестве. Указанное противоречие объясняется главным образом тем, что основные питательные соли zostera получает через свою корневую систему, а не только осмотически из окружающей воды.

В работах агрономов (В. Р. Вильямс) мы имеем указания, что «урожай травы на поле лишь в редких случаях может быть выше 40 ц на 1 га, тогда как на лугу урожай сена колеблется около 100 ц на 1 га». Отсюда мы видим, что средний урожай пресных вод, около 20 ц на 1 га, приближается к урожаю травы в поле, а урожай zostery в море, 120 ц на 1 га, даже превышает средний урожай сена на лугу.

Для ряда германских озер Лундбек дает такие цифры годовой продукции беспозвоночных животных (табл. 58).

Таблица 58

Количество озер		Годовая продукция беспозвоночных животных (в кг) на 1 га
абсолютное	в процентах к общему числу озер	
1	2	более 1 000
10	19	" 500
14	27	" 200
15	29	" 100
12	23	" 50

Отсюда можно заключить, что годовая производительность в 1000 кг встречается редко, другие же масштабы производительности (50—500 кг) распределяются более или менее равномерно.

Среднюю годовую продукцию хирономид и моллюсков северогерманских озер (исключая литораль) Лундбек определяет в 350 кг на 1 га, причем в состав ее входят *Chironomus* 150—160 кг, остальные хирономиды 130 кг, моллюски 50—70 кг; при средней биомассе для тех же животных в 282,7 кг на 1 га: *Chironomus* 53,8 кг, остальные хирономиды 57 кг, моллюски 171,9 кг (без раковин). Средняя же общая биомасса бентоса, включая раковины моллюсков, оказалась равной 798,5 кг на 1 га (с колебаниями от 13,1 до 4061,3).

На рис. 212 изображены графически как эти данные, так и ряд других материалов по биомассе пресноводных и, для сравнения с ними, морских водоемов.

## 6. Особенности жизни в тропических водоемах

Основным признаком теплых или тропических озер является тот факт, что температура воды в них всегда держится выше 4°C и льда на поверхности не образуется. Другой особенностью тропических водоемов являются высокие температуры придонного слоя. Разница между поверхностной и придонной температурой обычно не превышает здесь 0,25—5,5°C; поэтому достаточно небольшого охлаждения поверхностных слоев, чтобы наступило полное выравнивание температуры всей водной толщи. Частичные нарушения температурной стратификации в тропических прудах повторяются через каждые 24 часа, так как суточные колебания температуры очень резки и достигают 10°C. Дневной нагрев и следовательно за ним ночное охлаждение заметно сказываются на поведении гидробионтов. Так, Бушкиль указы-

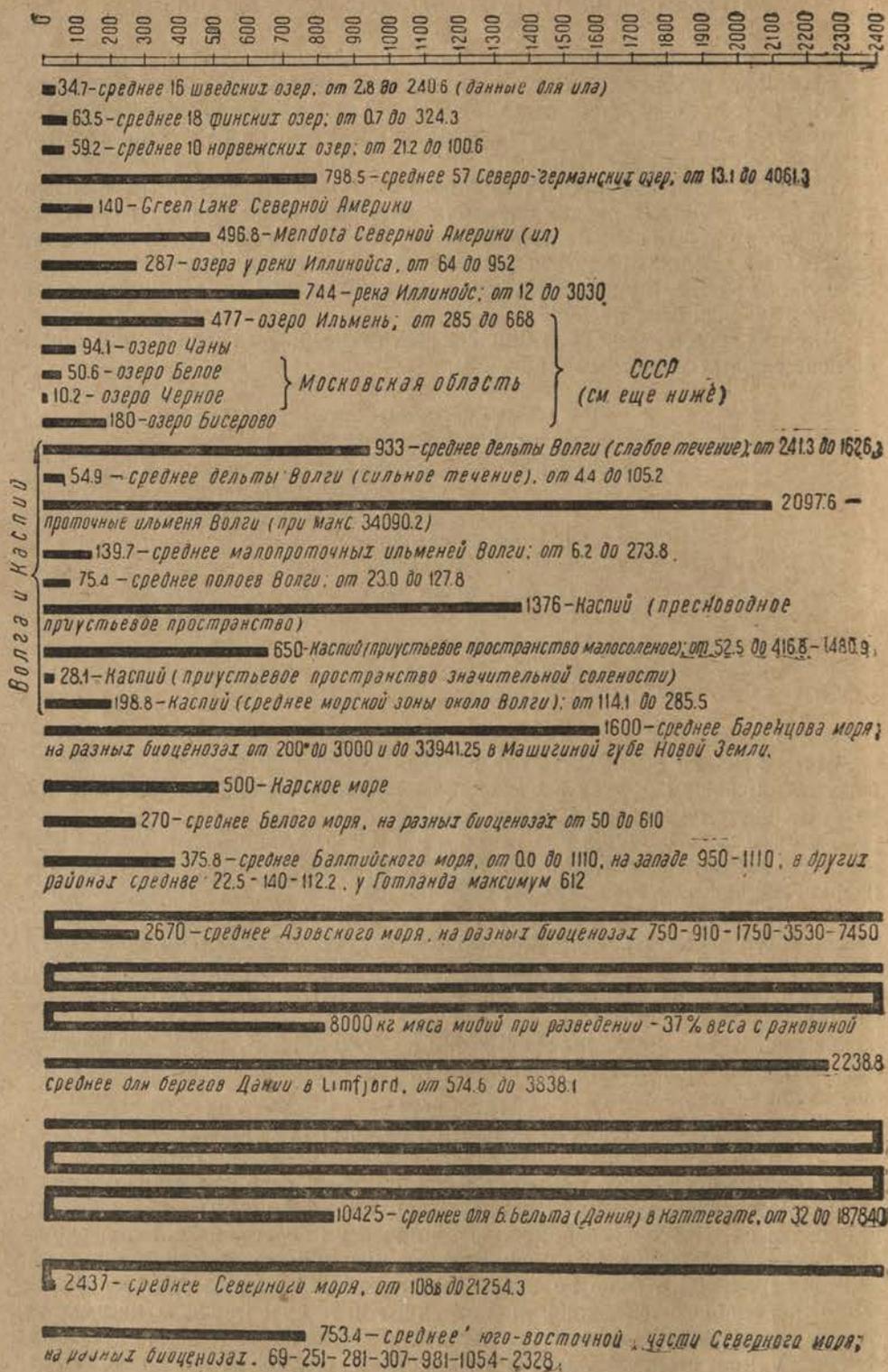


Рис. 212. Биомасса беспозвоночных животных в килограммах на 1 га для различных пресноводных и морских бассейнов.

вает, что в связи с особенностями температурного режима карпы в тропических прудах, расположенных на высоте 800 м над ур. м., лежат до 8—9 часов утра в пассивном, апатичном состоянии на дне пруда и начинают кормиться лишь днем, когда вода нагреется до 24°C.

Естественным следствием относительного постоянства температуры тропических водоемов в течение года является известная круглогодичная равномерность продуцирования в них органического веществ и рыб в частности. Однако в сухое время года биологическая продуктивность несколько выше, чем в период дождей.

Целый ряд явлений в жизни тропических водоемов служит прекрасной иллюстрацией к температурному коэффициенту Вант-Гоффа, изложенному мною выше применительно к гидробиологии.

В тропиках ускоряются все процессы и прежде всего темпы круговорота веществ. Эти темпы, установленные для тропических прудов, оказались очень высокими; так, например, эффект удобрения прудов сказывается уже через сутки после внесения удобрений; пышно развивается бактериальная флора, и на ее базе масса одноклеточных животных и растений. Прямым следствием такой быстроты круговорота является удивительно быстрая по сравнению с Европой смена растительных фаций. Пруды и водохранилища с зеркально чистой поверхностью через несколько недель могут целиком зарости плавающими растениями. Нескольких месяцев достаточно для того, чтобы образовался плотный покров из болотных растений, и нескольких лет довольно для полного исчезновения водоема; группа маленьких озер западной Явы в округе Гароэт полностью исчезла в течение 4 лет; за 6 лет произошло зарастание озера Лелес на площади в 3 га, которые дали при этом почву, пригодную для посева риса.

Необычайно быстро протекают в тропическом климате и процессы минерализации в загрязненных водах. Укорачиваются периоды полисапробной и мезосапробной жизни и, наоборот, увеличивается период олигосапробный, что наглядно представлено Колквицем на следующей его схеме:

Поли-	Мезо-	Олиго-	в умеренном климате
Поли-	Мезо-	Олиго-	
			в тропическом климате

Несмотря на эти быстрые качественные смены, общий уровень прудовой продукции в течение года изменяется сравнительно очень мало, что связано, как мы уже говорили, с общей равномерностью годового хода температуры. Есть данные, показывающие, что у некоторых тропических животных размножение происходит непрерывно в течение круглого года. Молодь живородящей рыбки *Brachygraphis episcopi* встречается в тропических водоемах в течение круглого года, равно как и беременные самки; микроскопическое исследование икринок и семенников показывает также, что развитие овоцитов и сперматоцитов у этой формы происходит равномерно и непрерывно в течение всего года. В тропиках необычайно велики темпы роста и развития у мальков и взрослых рыб. Так, например, при постоянной, равномерной температуре около 24°C и хороших условиях питания, один карп — самец — в течение 3 месяцев со дня рождения стал половозрелым и достиг 36,5 смв длину и веса 690 г. В условиях Восточной Пруссии в лучшем случае такой же вес получил бы у карпа за 18 месяцев его жизни, а в условиях прудов Явы и Суматры он был достигнут за 3 месяца, т. е. в 6 раз скорее.

В Индии местная раса карпа за 4 месяца увеличила свой вес с 18 г до 445 г, т. е. почти в 25 раз.

Процессы аммонификации, нитрификации и денитрификации протекают в тропических водоемах с очень большой скоростью. В связи с этим легко возникает и недостаток азота. Это явление особенно характерно для сухого времени года. Минимум наблюдается в тропических прудах также и для второго, жизненно важного элемента — фосфора.

В 1930 г. в небольшом озере Багендит наблюдалось исполинское развитие *Aphanothese stagnina*. Переходившие через озеро лица оказывались по грудь погруженными в сплошную зеленую кашу из этой водоросли. Это цветение продолжалось в течение года, а затем началось усиленное осаждение отмирающих водорослей и образование толстого слоя ила из их остатков.

С вопросом о температурных и световых условиях связан вопрос и о смене времен года в тропической зоне. Эта смена в тропиках совершенно своеобразна, и сравнивать дождливый период с зимой, а сухой с летом, как это обыкновенно делается, едва ли правильно.

Для ряда форм, не требующих для своего процветания яркого освещения, именно период дождей и представляет собой период усиленного размножения и максимального развития. Большинство тропических рыб размножается в начале дождливого периода, что имеет явно приспособительное значение, поскольку молоди подобных рыб при таких сроках размножения не может грозить опасность от пересыхания водоемов. При наводнениях в водоемы попадает наземная растительность и целый ряд органических веществ, связанных с сушией. На базе этого «удобрения» в прудах очень быстро увеличивается количество бактерий, простейших, коловраток, насекомых, червей и рачков, в результате чего наблюдается заметное ускорение и роста рыб.

Несмотря на такое ежегодное удобрение, в тропических прудах все же легко возникают уже указанные выше минимумы азота и фосфора, с которыми связаны как бедность ряда тропических водоемов планктоном, так и периодическое ослабление его развития. Эти минимумы обуславливают бедность некоторых тропических прудов водорослями, а следовательно и рыбой.

Тропические пруды, в противоположность распространенному мнению, не являются бедными кислородом. Количество  $O_2$  в них близки к насыщению, иногда же, в связи с массовым развитием некоторых растений, например тропической водяной чумы *Hydrilla*, наблюдается и пересыщение до 300%. Заморы происходят не чаще, чем в умеренных широтах. Иногда они связаны с развитием растительного покрова на поверхности пруда. Суточные колебания  $O_2$  в тропических прудах резки, годовые незначительны.

Быстрое осаждение и разложение отмирающих организмов в тропических прудах приводят к характерному для них обогащению придонного слоя углекислотой. Годовой ход распределения  $CO_2$  отличается от годового хода в умеренных широтах тем, что осенний переход к трофолизу с усиленным выделением  $CO_2$  и поглощением  $O_2$  в тропиках отсутствует.

После температуры важнейшим фактором жизни в тропических прудах является свет. Условия освещения в прудах Явы в дождливое и сухое время года отличаются гораздо более температурных. В сухое время продолжительность и интенсивность освещения чрезвычайно благоприятствуют ассимиляционной деятельности растений.

В дождливое время года, наоборот, благодаря проливным дождям и коллоидальным особенностям местных почв вода в прудах Явы сильно взмучивается, и получающееся ухудшение световых условий приводит к подавлению развития частично автотрофных форм, например зеленых водорослей, и к преобладанию миксотрофов (*Peridinium*, *Ceratium*). В некоторых случаях в тропических прудах наблюдаются такие мощные цветения водорослей, что положительно вся толща водоема оказывается ими заполненной.

## 7. Болота

### Общие данные

По определению Н. Я. Каца, болото — это участок территории, обычно избыточно увлажненный пресной или соленой водой, стоящий над поверхностью почвы (выпуклые болота), или ниже ее, застойной или более или менее проточной. Он может быть с торфом или без торфа. Растительность большей частью — водо- или влаголюбивая (гидрофильная), реже — мезофильная, а иногда физически или физиологически ксерофитная.

Мезофитная растительность встречается на некоторых лесных болотах, например ельники на торфе. Примером ксерофитной растительности являются лишайниковые фитоценозы на торфяных буграх в лесотундре и тундре.

Чисто техническое определение понятия «болото» дано Конференцией по болотному кадастру. По ее определению, болото — это «избыточно увлажненный участок земной поверхности, покрытый слоем торфа, глубиной не менее 30 см в неосушенном и 20 см в осушенном виде». Гидробиологи, как и ботаники (Сукачев, Флеров, Кац и др.), конечно, относят к болотам не только торфяники, но и все так называемые заболоченные земли, т. е. не только обычные для нас болота, например окрестностей Москвы и Ленинграда, но также и болотную тундру и плавни, заболоченные леса, заболоченные луга и заболоченные берега морей по всему земному шару.

Мы привели выше чисто техническое определение болота потому, что болотным отложением является торф, энергетическое топливо, мировые запасы которого (в условном 1000 кал. топливе) в 6 раз превосходят мировой запас нефти. У нас в СССР запасы торфа (Н. С. Тюремнов) составляют 3.5% топливных ресурсов всей страны против 0.5% топливной древесины и 94.4% угля. Поэтому понятно, что изучение болот выделилось в настоящее время в особую науку — болотоведение, которая развилась особенно в СССР, где имеется Научно-исследовательский торфяной институт, ряд опытных станций, издана масса специальных работ и ряд учебников.

Площадь всех заболоченных земель земного шара может быть определена только приблизительно. Если принять, по имеющимся подсчетам (Н. Я. Кац, 1941), площадь торфяников земного шара равной 175 млн. га, то общая площадь всех заболоченных земель, включая и торфяники, будет не менее как в два раза больше площади одних торфяников и, следовательно, равна минимум 350 млн. га, или 3500 тыс. кв. км. Эта площадь почти равна сложным вместе площадям Средиземного, Черного и Азовского морей (2965.9 тыс. кв. км) и Северного моря (573.3 тыс. кв. км). Что же касается суши земного шара, то заболоченная площадь 3500 тыс. кв. км составляет около 2.7% ее поверхности.

Болота встречаются в различных климатических условиях, но только при наличии влаги и высокого климатического коэффициента. Климатический коэффициент — это отношение количества выпадающих осадков к количеству испаряющихся осадков; на северо-западе Европейской части Союза, при климатических коэффициентах, равных 1—1.5—1.75 и выше, заболочено от 5 до 35 и более процентов всей площади. В холодных климатических условиях тундры осадков выпадает немного, но и испарение при низких температурах мало; получается высокий климатический коэффициент. В тропическом климате имеем сильное испарение, но количество выпадающих осадков может быть настолько велико, что в результате климатический коэффициент также является высоким. Наименьшая заболоченность наблюдается в пустынных и полупустынных условиях, где усиленное испарение при высокой температуре сочетается с малым количеством выпадающих осадков.

Ледниковый период несомненно сыграл большую роль в явлениях заболачивания и образования особенно торфяных болот. В пределах СССР и, по-

видимому, Северной Америки торфяные болота занимают преимущественно площадь бывшего максимального оледенения.

Основная масса болот приурочена к северному полушарию, в южном же они встречаются только более или менее спорадически. Дело в том, что в южном полушарии суша находится преимущественно в приэкваториальной полосе, которая, вообще говоря, неблагоприятна для процессов образования торфа. Площадь торфяников в различных частях света в точности неизвестна. Имеющиеся сведения представлены на следующей таблице.

Площадь торфяников в миллионах га (по Н. Я. Кац, 1941):

Азия . . . . .	свыше 100 млн. га
Европа (приблизительно) . . . . .	57 " "
Северная Америка (приблизительно) . . . . .	17.5 " "
Южная Америка . . . . .	неизвестно
Африка . . . . .	незначительно, точно неизвестно
Австралия . . . . .	тоже

По другим данным (С. Н. Тюремнов, 1940):

Европа . . . . .	53 705 600 га
Азия . . . . .	41 270 800 "
Африка . . . . .	нет сведений
Америка . . . . .	13 256 000 га
Северная Америка . . . . .	13 205 000 "
Южная Америка . . . . .	51 000 "
Австралия . . . . .	60 000 "

При всем значении изучения болот, здесь, в курсе общей гидробиологии, мы можем дать только самые основные, наиболее важные материалы и выводы.

Болота весьма разнообразны по своему происхождению, отношению к водоемам, составу растительности, фитоценозов и возрасту. Основная система их типов может быть представлена в виде следующей таблицы-схемы.

#### Основные типы болот

А. Связанные с морем		Ниже уровня отлива моря	{ 1. Заросли зостеры 2. Иловые отмели 3. Травянистые и осоковые болота со <i>Spartina</i> , <i>Carex</i> 4. Мангровые заросли
		Выше уровня отлива моря	
Б. Связанные с континентальными водоемами	а) Связанные с пресноводными водоемами и с лесами	Низинные с фитоценозами из эвтрофных видов; в понижениях рельефа	{ Примеры: Тростниковые болота Осоково-гипновые Лесные болота, напр. ольшаники и др.
		Переходные с фитоценозами из мезотрофных видов	{ Сосняки сфагновые травянистые Травянистые сфагновые Ельники на торфе и др.
	б) Связанные с материковыми солончаками	Выпуклые (верховые) с фитоценозами из олиготрофных видов; обычно на водоразделах	{ Сосново-кустарниковые (богульниковые, кассандровые) сфагновые болота Вересково-лишайниково-сфагновые болота
		В долинах и на водоразделах	{ Сфагновые болота Васюганского типа (между Обью и Иртышем) и др. Карбонатные галоидно-сульфатные (черные) с <i>Salicornia</i> , <i>Suaeda</i> и др.

Приморские соленые болота. По данным для атлантического побережья Соединенных Штатов Америки, соленые морские болота возникают следующим образом. При входе в залив или излучину моря почти всегда образуется все растущий подводный песчаный бар; между сушей и баром получается более спокойная лагуна, из которой наносы, поступающие с суши и приносимые приливом, уже не выносятся в открытое море, а отлагаются на дне лагуны. При достаточном накоплении осадков на них разрастаются сплошные луга морской травы (*Zostera marina*), которая и сама дает материал для увеличения осадков и еще более задерживает осадки, поступающие с моря и суши. Наконец, илстых осадков накапливается так много, что море при невысоких приливах перестает заливать занятую zostерой площадь; в таких условиях zostера уже не может существовать и погибает. На илу пятнами поселяются колонии мидий (*Mytilus*), начинают постепенно появляться болотные осоки и травы, возникает соленое морское болото. Осадки продолжают все расти и в конце концов достигают такого уровня, при котором прежняя площадь, занятая zostерой, будет заливаться морской водой только во время самых высоких приливов. Тогда на ней поселяются (иногда в громадных количествах) крабы *Gelasimus*. Так заканчивается процесс образования морского соленого болота.

Основные заросли на таких болотах образует *Spartina glabra* var. *alterniflora* с желто-зелеными листьями, длиной от двух до четырех и даже шести футов. Она особенно изобилует на мелях приливо-отливных ложбин (меандров), по которым морская вода приходит на болото и уходит. *Spartina* остается погруженной в воду всего (за два раза) в течение около 12 часов за сутки. Выше зоны *Spartina glabra* помещается уже настоящая торфяная зона, заселенная осоками *Carex salina* и *C. maritima* и травянистыми видами *Spartina patens* и *Distichlis spicata*. Эта зона заливается морской водой на 1—4 часа в сутки.

При определенных условиях образования лагуны стадия zostеры может выпадать, и болотные травы развиваются прямо на илстом песке лагуны.

Соленые болота в общем относятся к солоноватоводным бассейнам; однако, с одной стороны, приливо-отливные явления, а с другой — иногда почти полное спокойствие воды обуславливают громадный размах большинства внешних факторов их жизни. Так, в маршах у Плимута  $S^0_{\infty}$  колеблется в пределах 8—40‰,  $O_2$  в пределах 40—200% насыщения, pH от 6.8 до 9.3; временами в них поселяется даже пресноводная фауна. Более постоянными обитателями могут быть только очень эврийкийные организмы.

Мангровые заросли и болота распространены у берегов тропических областей Азии, Африки и Америки. Их образуют деревья из порядка миртовых, *Myrtales*; это — семейство ризофор, *Rhizophoraceae*, роды *Rhizophora*, *Sonneratia* и др. Во время прилива их кроны кажутся как бы плавающими по воде; во время отлива можно видеть много коленчатых, дугообразно изогнутых и ветвящихся корней, которые отходят и от стволов и служат как бы подпорками, на которых держатся эти деревья, растущие в жидком илу у берегов более спокойных заливов морских тропических побережий. Эти илы очень бедны кислородом, и для дыхания корней имеется целый ряд уже описанных приспособлений (глава VI). Семена ризофор прорастают еще в плодах, давая большой свисающий корень (явление «вживипария»), и, падая с дерева, легко и скоро укрепляются в илу, давая начало новому растению. Среди корней и на корнях мангровых процветает богатый мир животных.

В районах увеличенной солености моря место мангровых занимают травы, преимущественно с толстыми сочными листьями.

Болота, связанные с континентальными водоемами и. Болота, связанные с пресноводными водоемами и лесами, могут

быть по составу своей растительности и расположению, как видно на таблице (стр. 502), разделены на три группы. Для первой группы (низинных болот) типичны так называемые эвтрофные виды растений, для второй (переходных болот) — мезотрофные, для третьей (выпуклых болот) — олиготрофные. В группы эвтрофных видов входят растения, требующие для себя сравнительно большого количества органомогенных зольных элементов, не менее 5—6% воздушно-сухого веса торфяной почвы; сюда относятся: ольха, береза, ряд осок (*Carex*), хвощи, тростник (*Phragmites*), трифоль или вахта (*Menyanthes*), гипновые мхи и много других растений. Полной противоположностью этой группе является группа олиготрофных растений, характерных для выпуклых болот. Эти растения процветают на торфах, содержащих золы менее 5—6%. Типичными представителями этой группы являются вересковые растения (*Ericales*), представляющие собой обычно небольшие кустарники, как: багульник (*Ledum*), подбел (*Andromeda*), вереск (*Calluna*), клюква (*Oxycoccus*), а из других растений — морошка (*Rubus*), пушица (*Eriophorum*), насекомоядная росянка (*Drosera*), шейхцерия (*Scheuchzeria*). Сюда же относится ряд сфагновых мхов: *Sphagnum acutifolium*, *Sph. fuscum*, *Sph. medium* и др. Они дают громадные торфяные отложения до 10 м толщиной и являются основными и массовыми растениями выпуклых болот. Характерные для второй группы переходных болот мезотрофные растения требуют зольных элементов от 4 до 6%, например осока, *Carex lasiocarpa* и некоторые виды *Sphagnum*.

Вересковые кустарники и ряд других болотных растений не имеют на своих корнях волосков; зато внутри клеток их корневой системы живет мицелий гриба, микориза. Гриб является здесь симбионтом и доставляет своему растению воду и минеральные соли, получая от растения, вероятно, безазотистые органические вещества; такой способ питания называется микотрофным.

На корнях ольхи имеются клубеньки, образуемые микроорганизмами, актиномицетами, способными к усвоению атмосферного азота; азотом богаты и продукты ольхового отпада. Таким образом, ольха является собирателем азота в почве, чем объясняется и нитрофильность травянистой флоры ольшаников. Ряд сфагновых мхов выносит среду с очень низким, кислым показателем реакции, с pH около 3,6, и является определенными ацидофилами. О низких показателях pH в выпуклых сфагновых болотах и о распределении животных в связи с низким pH в центре болота и увеличением pH к краям было уже сказано выше (глава VII).

## 8. Реки

Одной из основ создания гидробиологической классификации рек будет климатическая классификация рек А. И. Воейкова и ее дальнейшая разработка Мартоном и др.

Реки всего земного шара А. И. Воейков разделяет на три основные группы:

первая группа — реки, получающие воду от дождей, — три типа (I — III);

вторая группа — реки, получающие воду от таяния льда, снега и дождей, — 5 типов (IV—VIII);

третья группа — реки сухих стран — 1 тип (IX).

Всего по всем трем группам девять типов.

Необходимо иметь в виду, что очень многие реки, особенно текущие на большом расстоянии через различные климатические районы, на отдельных участках своего течения часто относятся к различным типам.

Первая группа: реки, получающие воду от дождей

I тип. Реки, получающие воду от дождей и имеющие половодье в летнее время. В большинстве — это тропические или муссонные реки. Зимой осадков мало; реки тогда маловодны и питаются в основе грунтовыми водами. Лето, наоборот, изобилует дождями. Сюда относятся реки: Конго, Нил, Ганг, Амур, Ориноко, Амазонка и др.

Режимы отдельных рек этого типа, в силу ряда условий, могут быть очень своеобразны. Например Амазонка не имеет сухого периода, поскольку в Амазонской долине зима мало отличается от лета; там круглый год идут дожди, обусловленные пассатами, ветрами с Атлантического океана. Здесь насчитывается в год до 170 дней с грозой и ветрами. Режим (уровень) Амазонки постоянен, в силу того, что разлив ее левых притоков приходится на лето северного полушария, а южных — на лето южного полушария. Ганг и Инд имеют постоянно высокую воду, так как питаются и муссонными летними дождями, обусловленными летними юго-западными муссонами, влажными ветрами с Индийского океана и таянием снегов в горах.

II тип. Реки, получающие воду от дождей преимущественно в холодное время года; тогда же наступает и половодье. Летом осадков мало; возможно и летнее пересыхание рек. Годовые колебания уровня значительны. Сюда относится ряд рек южной Италии, Испании, Сицилии, Туниса, Марокко, Калифорнии, Чили, Новой Зеландии, Малой Азии; у нас — некоторые реки Крыма, восточного Закавказья. Этот тип носит название средиземноморского. В общем он свойствен субтропическим странам.

III тип. Реки, питающиеся исключительно дождями. Осадки в течение года распределяются равномерно, почему колебания уровня рек малы. Максимум в апреле — мае. Сюда относятся реки средней и Западной Европы — Везер, Маас, Шельда, Сена, Луара, Сона, нижние течения Эльбы и Рейна. Маргон называет этот тип рек секванским.

Вторая группа: реки, получающие воду от таяния льда, снега и дождей

IV тип. Реки, питающиеся как дождевыми, так и тальми снеговыми водами. Снег тает весной или в начале лета; дожди летние. Половодье — результат таяния снега; весной или в начале лета разница уровней бывает значительна. Реки стран с суровой снежной зимой, как большинство рек Европейской части СССР, Западной Сибири, США. Маргон называет этот тип рек русским. К нему относятся: Волга, Днепр, Северная Двина и др. В Северной Америке: Мекензи, Миссисипи. Из рек СССР в него не входят реки крайнего востока, севера Сибири, Крыма, Кавказа и Туркестана.

V тип. Реки, имеющие ледниковое и дождевое питание, так называемый альпийский тип. Половодье весной или летом. Сюда относятся Рейн, Терек, Кубань.

VI тип. Реки, получающие воду от таяния снега и льда в горах. Реки ледникового питания; половодье преимущественно летом; разница уровней велика. Сюда относятся многие реки Средней и Центральной Азии, начинающиеся в горах: Аму-дарья, Сыр-дарья, Тарим, Чирчик, Зеравшан, Чу, Верхний Инд.

VII тип. Реки, питающиеся от таяния снега на равнинах и на невысоких горах до 1000 м. Это реки севера Сибири и севера Америки. У них резкое весеннее половодье, в силу того, что талые снеговые воды стекают по мерзлой почве. Сюда относятся Нижняя Тунгуска, Яна, Индигирка, Колыма; в Аляске — Юкон.

VIII тип. Подледниковые реки Гренландии и Антарктики.

## Третья группа: реки сухих стран

IX тип. Реки, существующие периодически только после сильных дождей. Такие реки встречаются на Испанском плато, в Центральной Азии, в Сахаре, Аравии и центральной Австралии. У нас к этому типу можно отнести реки у северных берегов озера Балхаш.

Как примеры рек, относящихся не целиком на всем протяжении к одному типу, а к разным типам на разных участках, укажем, например, Рейн: V тип — в верховьях, III тип — ниже; затем Дунай; из сибирских рек: Обь и Енисей, которые относятся к V и IV типу, и реку Лену: верховья — VII тип, ниже — IV тип.

## Биоценозы рек и их биомасса

Мы бы хотели дальнейшее описание биоценозов и продуктивности рек вести по этим типам, за отсутствием гидробиологической типологии рек. Однако и тут нам нехватает сводок, и дальнейшее изложение мы будем вести по работе В. И. Жадиной «Фауна рек и водохранилищ», вышедшей в 1940 г., и работе Е. С. Неизвестной-Жадиной и С. М. Ляхова «Динамика донных биоценозов реки Оки в связи с динамикой гидрологических факторов», 1941 г., с некоторыми дополнениями из других источников. Упоминаемые ниже реки относятся к следующим типам: реки Кавказа в большинстве случаев — к V типу; Валдайские и Кольские реки, а также Ока, Волга, Дон — к IV; Иртыш и Енисей — к V и IV; река Чу — к VI типу.

Основную массу населения рек образуют так называемые реогидробионты, проще — реобионты (гео — теку) или реофилы (по В. И. Жадину), т. е. организмы, приспособленные к жизни в текучей воде, преимущественно в реках.<sup>1</sup>

О путях морфологического приспособления организмов к жизни в текучей воде все основное было уже сказано в главе IV. Там же были даны и соответствующие рисунки. В дальнейшем описании биоценозов рек этого вопроса мы вообще уже не будем касаться.

Реобионты — это общее название. В реках можно отличить ряд биотопов, которым соответствуют свои, более узкие формы приспособления, эти формы образуют основу соответствующих данным биотопам биоценозов. Вспомним, что биоценозы могут быть как простыми, так и сложными, мозаичными.

Реки имеют:

- 1) сплошные твердые грунты, скалы, камни и пр.; приспособленные к ним формы носят название литореобионтов (литореофилов), а соответствующие биоценозы — литореобиоценозов;
- 2) пластичные грунты — глины; к ним приспособлены аргиллореобионты (аргиллореофилы), образующие основу аргиллореобиоценозов;
- 3) более или менее сплошные заросли растений, населенные фитореобионтами (фитореофилами), образующими основу фитореобиоценозов;
- 4) разные виды песка, населенного псаммореобионтами (псаммореофилами), составляющими основу псаммореобиоценозов;
- 5) разные виды илов; их населяют пелореобионты (пелореофилы), составляющие основу пелореобиоценозов.

Эти биотопы в тех или иных комбинациях и количестве, вероятно, общи всем рекам земного шара.

В. И. Жадин в своей работе устанавливает и описывает следующие группы ручьев и рек:

<sup>1</sup> В. И. Жадин, в противовозможность установившейся терминологии А. Тинеманна — «бионтов, филлов и ксенов», объединяет вместе бионтов и филлов под термином «филлов».

1 — ручьи Кавказа; 2 — прозрачноводные реки Кавказа: Гарула, Занга; 3 — мутноводные реки Кавказа: Рион, Кура, Арагва; 4 — Валдайские реки: Валдайка, Явань, Пестовка; 5 — Кольские реки: Варзуга; 6 — равнинные реки: Ока.

Количество видов животных для этих групп рек по биоценозам представлено на табл. 59.

Таблица 59  
Количество видов по биоценозам  
(По материалам В. И. Жади́на)

	Литорео-биоценозы	Аргилло-реобиео-ценозы	Фиторео-биоценозы	Псамморео-биоценозы	Пелорео-биоценозы
Ручьи Кавказа . . . . .	33	—	—	—	—
Прозрачноводные реки Кавказа . . . . .	31—40	—	—	—	6
Мутноводные реки Кавказа: . . . . .	14	—	—	2	—
Валдайские реки . . . . .	42	—	—	5	10
Кольские реки . . . . .	60	—	30	5	—
Равнинные реки: Ока . . . . .	59	19—45	86—110	7—18	74—76
По другим материалам:					
Днепро́вские пороги . . . . .	60	—	18—36	9	13—28

В этой таблице (59), как и в нижеследующей, мы отделяем материалы, собранные В. И. Жади́ным, как совершенно однородные, от материалов, собранных другими авторами.

По недостатку места и общему характеру книги мы не можем дать описания всех известных биоценозов рек, хотя бы даже только СССР. Мы дадим в качестве примера несколько более подробное описание биоценозов Новинского участка (около гор. Горького) нижнего течения реки Оки, как наиболее изученной части Оки, характерной равнинной реки четвертого или русского (по Мартону) типа, и ограничимся тем, что при описании каждого окского биоценоза будем указывать на наиболее существенные от него отличия биоценозов других рек.

Новинский участок, длиною около 2070 м, представляет собой слабо выраженный пере́кат с глубиной 3 м, лежащий между двумя лощинами у верхней и нижней границ участка, с глубинами в 5.50 м. Верхняя лощина представляет собой конец, а нижняя — начало более глубоких участков реки, плесов; глубина нижнего плеса — 6 м. Все глубины указаны для наименьшего уровня реки.

Прежде всего приводим список основных групп животных, входящих в состав всех биоценозов Новинского участка (реки Оки) с указанием процентного их участия в создании веса биомассы реки Оки весной и летом.

На приводимой табл. 60 ясно видно крайне неравномерное участие отдельных групп животных в создании веса биомассы. 6 групп дают менее 3%, а другие — 17, 23, 28 и 35%.

При изучении биоценозов Новинского участка реки Оки Е. С. Неизвестнова-Жади́на применила необычайно наглядный и интересный способ одновременного графического изображения на определенном поперечном сечении реки, ее грунтов, глубин, скоростей течения, влекомых наносов, биоценозов, биомассы и, наконец, процента количества и веса основных животных или их групп. Этим графикам она дала название б и о г и д р о л о г и ч е с к и х п р о ф и л е й, в таком-то месте реки, в такой-то день. Мы приводим один из таких профилей (рис. 213).

Таблица 60

	Весной		Летом		Процентное отношение лета к весне
	кг	%%	кг	%%	
Spongia . . . . .	3500.93	17.53	21 526.50	35.19	614.87
Bryozoa . . . . .	—	—	182.98	0.30	—
Propappus et Nematoda . . . . .	207.16	1.04	109.74	0.18	52.97
Oligochaeta . . . . .	3 804.43	19.05	5 292.32	8.65	130.11
Hirudinea . . . . .	196.31	0.93	171.21	0.28	87.23
Sphaeriidae . . . . .	2 701.20	13.52	3 341.86	5.46	183.62
Gammaridae . . . . .	167.67	0.85	1 695.71	2.77	1 011.69
Corophium curvispinum . . . . .	4 761.17	23.32	17 552.35	28.70	368.89
Hydropsyche ornatula . . . . .	4 122.15	20.64	6 403.12	10.47	155.23
Chironomidae . . . . .	303.06	1.52	4 634.81	7.58	1 529.34
Прочие . . . . .	207.99	1.05	256.28	0.42	123.22
Всего . . . . .	19 972.17	—	61 166.78	—	306.26

Литореобиоценоз Новинского участка реки Оки. Этот биоценоз, существующий при скоростях реки 0.25—0.08 м/сек у дна, является наиболее важным, поскольку вопрос идет о биомассе; он дает в паводок 94.08% биомассы всего участка, а в межень — 87.34%. На долю всех прочих биоценозов остается весьма немного — от 0.14 до 12.64% максимум.

Одной из причин богатейшего развития здесь жизни является постоянство биотопа, который, как увидим ниже, в течение года не сменяется другими биотопами, что постоянно происходит с биотопами прочих биоценозов. Количество влекомых по мергелистому дну наносов крайне незначительно, причем они состоят преимущественно из экскрементов моллюсков, ракообразных и других водных животных; эти экскременты, как удобрение и прямая пища, играют положительную роль. Совершенно иное действие оказывают песчаные влекомые наносы на песчаном биотопе. Другими благоприятными условиями являются хорошая аэрация, постоянный приток транзитной пищи и удаление отбросов благодаря течениям. Всего в этом биоценозе было найдено по всей Оке 59 видов животных; однако типичных литореобионтов здесь 28, а иначе приспособленных псаммобионтов, пелобионтов и др. — 31 вид. Литореобиоценоз относится к типу мозаичных биоценозов.

Основные организмы по биомассе на всей площади литореобиоценоза Новинского участка показаны на табл. 61.

Таблица 61

Виды животных	Среднее обилие на 0.1 м <sup>2</sup>	Максимум на 0.1 м <sup>2</sup>	Процент всей биомассы в паводок	Процент всей биомассы в межень
Spongia — губки . . . . .	—	35.9 г	18.63	40.30
Corophium curvispinum . . . . .	3 463 экз.	16 800 экз.	—	32.38
Hydropsyche ornatula . . . . .	251 "	1 843 "	21.93	11.65
Viviparus viviparus . . . . .	20 экз.	163 "	—	—
(Вес без раковины) . . . . .	57.87 г	—	—	—

Весовые количества всей биомассы литореобиоценоза приведены на таблице 60.

Губки *Ephydatia fluviatilis* и *Spongilla lacustris*, образующие столь значительный процент биомассы всего участка (18.63% и 40.30%), встречаются круглый год, но зимой от них на плитообразном мергеле остаются только белые корочки скелетов. Зеленая окраска губок летом всем хорошо известна. Биомасса губок, более 20 т по участку, является, как говорят,

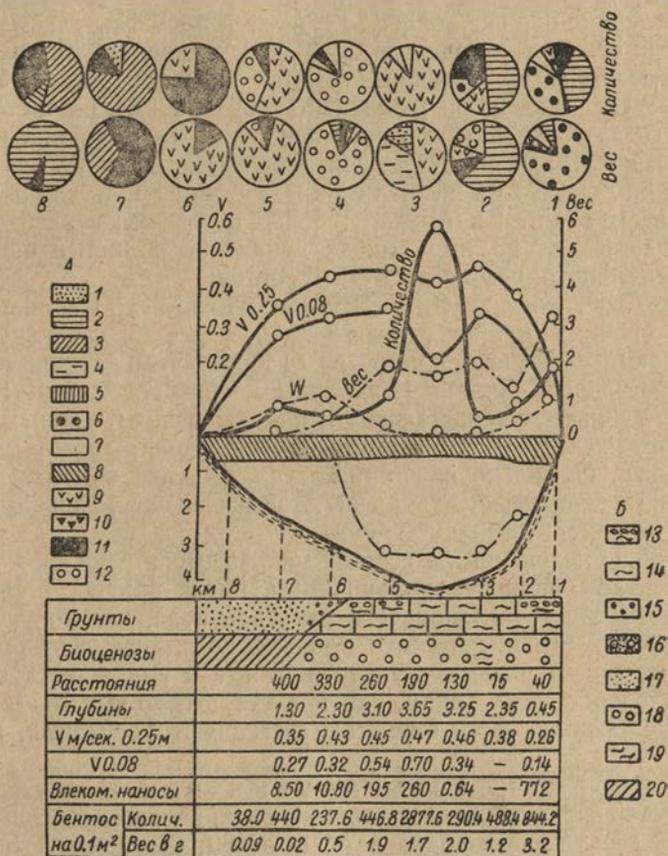


Рис. 213. Биогидрологический профиль по створу реки Оки 10 марта 1934 г. (По Неизвестной-Жадиной и Ляхову, 1941).

Над профилем створа: тонкая сплошная линия — скорость течения на 0.25 м от дна; пунктирная линия (W) — кривая элементарных расходов влекомых наносов в мг/сек. на 1 пог. м створа; жирная сплошная линия — количество бентоса на 0.1 м²; линия тире-точка-тире — вес бентоса в граммах на 0.1 м². Такая же кривая, отложенная вниз от уреза, обозначает вес *Viviparus* и *Dreissena* без раковин. Заштрихованная полоса на профиле — ледовый покров. Цифры над таблицей — номера вертикалей (1—8). А — для животных: 1 — Nematodes; 2 — Oligochaeta; 3 — Protoparus; 4 — Spongia; 5 — Hirudinea; 6 — Sphaeriidae; 7 — Gammaridae; 8 — Ephemeroptera; 9 — Trichoptera; 10 — Diptera; 11 — Chironomidae; 12 — Corophium. Б — для грунтов: 13 — мергель-щебенка; 14 — мергель; 15 — песок крупный; 16 — песок мешаный; 17 — песок средний. Для биоценозов: 18 — литореофилы; 19 — губки; 20 — псаммофилы.

бесполезной в том отношении, что губки, наряду с мшанками и крупными двустворчатыми *Unionidae*, не употребляются рыбами в пищу. Точно так же, вероятно, не являются серьезным источником питания рыб *Nematoda* и *Protoparus volki* из олигохет, массовые формы, но крайне ничтожные по своей величине. Наличие губок указывает на полную стабильность дна и полное отсутствие наносных отложений.

*Corophium curvispinum* — амфипода, дает в межень 32.38% всей биомассы описываемого биоценоза. Этот выходец из Понто-Каспийского бассейна переселился в реки сравнительно недавно, но развился там в громадных количествах, доходящих, как видно по таблице, до 16 800 экземпляров на 0.1 м<sup>2</sup>. *Corophium* строит себе трубки из паутинообразной сетки, покрытой илом и песчинками. Своими трубками они часто сплошь покрывают камни и твердые грунты.

*Hydropsyche ornatula* — личинка ручейника, строящая свои сети на твердой опоре; она составляет 21.93% всей биомассы участка в паводок и 11.65% в межень, доходит до 1843 экземпляров на 0.1 м<sup>2</sup>.

*Viviparus viviparus* — живородка; этот моллюск очень обилен на заиленном мергеле, доходя до 163 экземпляров на 0.1 м<sup>2</sup>, на чистом и заиленном мергеле дает 44876.04 кг без раковин на 1 га, в то время как *Dreissena* — только 3183.66 кг. Моллюски *Sphaeriidae* дают близкую к дрейссене величину — 2747.01 кг в межень (эта величина составляет 5.14% биомассы всего участка в межень), 2653.74 кг весной, в паводок (14.11%).

*Oligochaeta* дают по весу 16.64% биомассы весной и 6.87% летом. Отметим типичного реобионта *Nais behningi*.

Участие остальных групп — *Bryozoa*, *Hirudinea*, *Gammaridae*, *Chironomidae* и прочих — крайне незначительно: менее 3% для каждой группы. Из группы *Chironomidae genuinae* № 14 Липиной биологически интересен своим необычайным ротовым аппаратом, приспособленным, вероятно, к питанию губками, процветающими, как мы видели, в данном биоценозе. Микробентос на мергелистом грунте не богат. В него входят: коловратки, ракообразные, несколько видов *Ostracoda*, 62 вида обычных простейших и много микроскопически мелких нематод и олигохет, взрослых и молоди, до 104 экземпляров на 1 см<sup>3</sup> грунта.

Из 59 видов, найденных в составе макробентоса реки Оки, настоящими литореобионтами являются только 28, а иначе приспособленными — 31, что свидетельствует о мозаичности литобиоценоза, на что указывалось и ранее. В других реках, например в кавказской Занге, соотношение совершенно иное: из 40 видов — 39 реобионтов и 1 вид — фитофил, личинка *Diptera*. Но как в этих реках, так и в тех, о которых будет говориться ниже, подавляющую часть биомассы составляют реобионты, а не другие группы.

Литореобиоценозы других рек. Как видно из табл. 59, количество видов, входящих в состав этого биоценоза в различных реках, колеблется весьма значительно — от 14 до 60, что может быть объяснено разницей в гидрологическом режиме и в фаунистическом составе населения рек различных районов.

Минимум приходится на мутноводные реки Кавказа: Рион, Кура, Арагва, где было найдено всего 14 видов, со средним количеством организмов — 6 на 0.1 м<sup>2</sup>. Причиной такого слабого развития жизни в этих реках несомненно является громадное количество взвешенных в их воде наносов. В реке Куре годовое количество этих наносов в 1 м<sup>3</sup> воды равно 1.42—3.60 кг, в Рионе — 1.98 кг, в прозрачной кавказской реке Занге — 0.33—0.90; в Оке же всего 0.059 кг, а в Днепре летом 0.027 кг и даже в половодье не более 0.140 кг.

На Днепре литореобиоценозы процветали в районе известных днепровских порогов, которые скрылись теперь под водами Днепровского водохранилища. Порожистая часть Днепра в отношении биоценозов была неоднородной. Бурные пороги чередовались с более спокойными плесами. В области порогов местами была очень развита береговая растительность: *Butomus*, *Sagittaria*, *Sparganium*, *Scirpus* и др. Среди береговой водной растительности держится обычно животное население наших равнинных

рек; к этому населению примешивался в значительном количестве целый ряд форм морского происхождения: изопода *Jaera nordmanni*, ряд амфипод рода *Dikerogammarus*, виды *D. villosus*, *D. haemobaphes*; *Pontogammarus* и др. Фауна на камнях порогов была богата (60 видов); в среднем приходилось 1355 экземпляров на 0.1 м<sup>2</sup> (от 116 до 7665 экземпляров). В состав этого литобиоценоза входили личинки мошек (*Melusinidae* = *Simuliidae*), типичные для рек с быстрым течением личинки двукрылых *Orthocladinae*, ряд видов ручейников, особенно *Hydropsyche opatula*, поденок, изопод, гаммарид и корофиид, а также моллюсков: живородки *Viviparus viviparus*, неритин, *Theodoxus fluviatilis*, битинии *Bythinia leachi inflata*. Ресничных и малощетинковых червей, клещей, губок и мшанок немного. Из водорослей процветали: зеленая *Cladophora glomerata* и красные водоросли, багрянки *Thorea ramosissima* и *Chantransia*.

В описании (К. А. Бродский, 1935) литореобиоценоза реки Иссык, одной из бурных горных рек Средней Азии, указывается, что в состав его входят: олигохета *Nais bretscheri*, ряд видов клещей родов *Sperchon* и *Lebertia*, ряд вновь описанных видов поденок, *Ephemeroptera*, и характерные с присосками личинки двукрылых *Vlepharoceridae*. Для *Vlepharoceridae*, типичных реобионтов, оптимальная скорость течения очень велика — 4—5 м/сек.

Имеются описания и указания по литореобиоценозам для горных рек и ручьев Северного Кавказа, Оби, Енисея, Чу и Или. В реке Урал описан несомненный литобиоценоз по составу фауны, биотопом которого служат, однако, не камни и твердые минеральные породы, а карши, т. е. остатки затонувших деревьев. Там были найдены и *Hydropsyche*, и *Cogrophium*, и *Dikerogammarus*, и *Dreissena*, и другие организмы, описанные для литобиоценоза Оки и других рек. Указывается, что «вытащенная из воды карша буквально кишит... насекомыми; она вся как бы живая, на ней ползают и прыгают миллионы животных» (А. Л. Бенинг, 1933).

Псаммореобиоценоз Новинского участка реки Оки существует при скорости 0.45—0.8 м/сек в области крупного песка и 0.25—0.45 м/сек в области среднего.

Роль его в биомассе всего участка незначительна — 2.15% веса в паводок и 0.73% летом.

Типичной особенностью этого биотопа является наличие большого количества влекомых по песчаному дну песчаных наносов, весом от 1.60 до 862 мг/сек на погонный метр. Эти наносы в противоположность преимущественно органогенным влекомым наносам мергелистого биотопа оказывают на псаммобиоценоз самое угнетающее действие и требуют от него нередко очень специальных приспособлений. При большом количестве влекомых песчаных наносов дело доходит до почти полного уничтожения жизни, как то имеет место в водохранилище на Рионе. На Новинском участке дна было найдено всего 18 видов (из них 12 псаммореобионтов), в верхней и средней Оке — всего 7, в Днепре — 9, в других реках — 5 и меньше, в том числе в Рионе только 2.

Что касается участия в реке Оке (на всей площади псаммореобиоценоза Новинского участка) отдельных видов и групп животных, то оно представляется в следующем виде (табл. 62).

*Prograppus volki* — олигохета из сем. *Enchytreidae*, является показателем зоны двигающегося крупнозернистого песка при значительном его влечении. Он встречается буквально во всех пробах псаммобиоценоза, иногда, как видно по таблице, в гигантских количествах — до 16 690 экземпляров на 0.1 м<sup>2</sup>. Но только весной, и то вместе с нематодами, он дает 48.22% всей биомассы биоценоза, летом же только 12.93%, также вместе с нематодами. *Prograppus* обладает способностью прикрепляться с помощью

Таблица 62

Виды и группы животных	Среднее обилие на 0.1 м <sup>2</sup>	Максимум на 0.1 м <sup>2</sup>	Процент всей биомассы в паводок	Процент всей биомассы в межень
<i>Proprappus volki</i> . . . . .	1517 экз.	16 690 экз.	48.22	12.93
и <i>Nematodes</i> . . . . .	205 "	—		
<i>Oligochaeta</i> . . . . .	—	—	28.50	1.69
<i>Sphaeriidae</i> . . . . .	0.43 "	—	—	7.31
<i>Gammaridae</i> <sup>1</sup> . . . . .	9 "	50—60 экз.	4.75	64.61
<i>Chironomidae</i> . . . . .	24 "	10—50 "	13.06	5.62

выделяемой клейкой массы к зернам песка, что позволяет ему хорошо противостоять течению.

*Enoploides fluviatilis* является характерной и массовой формой песчаного биотопа, другие роды нематод встречаются в гораздо меньших количествах.

*Gammarus sarsi*; с помощью коготков эта амфипода необычайно скоро зарывается в песок, где и проводит, зарывшись, вероятно, большую часть своей жизни; зимой и весной она редка, летом же доходит до 50—60 экземпляров на 0.1 м<sup>2</sup>; при своих размерах дает в межень 64.61% веса всей биомассы песка.

*Chironomidae* песка представлены специальными видами, иногда с гипертрофированными передними ложными ножками. Все песчаные *Chironomidae*, как и *Gammarus sarsi*, обладают способностью моментально закапываться в песок.

Е. С. Неизвестнова-Жадина первая описала микрофауну движущихся песков. Многие представители этого оригинального комплекса, живущего в таких необычайных для микроскопических организмов условиях, снабжены целым рядом специальных приспособлений. Здесь были найдены простейшие, коловратки, турбеллярии, очень мелкие виды олигохет и нематод. Среди коловраток Е. С. Неизвестнова-Жадина описала целый ряд новых видов, что для такой хорошо изученной у нас и за границей группы является прямым доказательством специфичности видов, стенобионтов, приспособленных к этому биотопу, который раньше не был известен.

Большинство животных имеет вытянутую форму тела, сильно выраженный тигмотаксис и клейкие железы на заднем конце тела, для прикрепления. Сильные и как бы «хватательные» движения соединяются у них со способностью мгновенно и крепко прикрепляться к песчинкам. Среди турбеллярий была найдена *Otoplana fluviatilis*, 1.5 мм длиной; ресничный покров на спине у нее отсутствует, а по бокам имеются два ряда клейких клеток. Представители *Otoplanidae* были найдены и в море, в Кильской бухте, тоже в условиях движущегося песка. Род *Otoplana* получил свое название от сильно преломляющего свет отолита, который находится у них на переднем конце тела и несомненно исполняет какую-то функцию, вероятно равновесия, в их странных условиях жизни.

Псаммобиозеноз других рек СССР изучен недостаточно. На Волге, кроме *Proprappus volki* (до 3475 экземпляров на 0.1 м<sup>2</sup>), массовой формой является *Potamodrilus stephensoni* (до 1980 экземпляров). *Potamodrilus* снабжен длинными шипами, с помощью которых он и задерживается у песчинок, вокруг которых обвивается. На Дону псаммобиозеноз населен очень слабо. Плотнопесчаное дно реки Оби безжизненно. Ни на одной реке в составе псаммобиозеноза не было найдено растительных организмов.

<sup>1</sup> Обилие указывается для *Gammarus (Pontogammarus) sarsi*.

Повсеместная бедность и количественная и качественная псаммобиоценоза рек не оставляет сомнений; вес биомассы на 0.1 м<sup>2</sup> колеблется всего только около одного грамма.

Пелореофильный биоценоз, в противоположность биоценозам твердых грунтов и скал, может развиваться только при малых скоростях ниже 0.25 м/сек, когда частицы ила не сносятся, а могут отлагаться.

Е. С. Неизвестнова-Жакина различает три группы иловых биоценозов: 1) заиленного мергеля, 2) русла или заиленного руслового песка и 3) закосьев, т. е. заиленных участков прибрежного песка с пониженным рельефом (закосье — от слова коса). Пелореобиоценоз дает летом (весной он не развит) всего 11.37% веса всей летней биомассы участка, хотя занимаемая им площадь составляет 24.14% площади всего участка, что объясняется не бедным населением, а мелкими размерами бионтов. Толща речных илов обычно незначительна, всего 10—15 см; они восстановлены, а их фауна оксифильна. Илы озер во всех этих отношениях дают обратную картину. В силу малой скорости течений, позволяющей жить не одним реобионтам, и высокой питательности илов, биоценозы речных илов очень богаты по количеству видов и мозаичны. Максимальное количество видов во всех описанных выше биоценозах было 59 на твердых грунтах. Здесь же мы имеем в реке Оке в иловых участках прибрежного песка, в области рипали, 76 видов, а по середине реки, в области медиали, 74 вида. Из 76 видов на долю настоящих пелореобионтов приходится 28 видов, на пелобионтов — 7, на фитобионтов — 15, 1 литобионт, 4 псаммореобионта, 20 эвритопных видов и даже 1 почвенная нематода. В пелобиоценозах Днепра в двух разных районах было найдено 28 и 15 видов. В горных реках в силу крайнего непостоянства их иловых отложений было найдено еще меньшее количество видов, например в реке Занге только 6. Однако в пелореобиоценозах, при всей их мозаичности, основную биомассу дают пелореофилы; совершенно аналогичную картину мы видели и для мозаичного литореобиоценоза.

Участие отдельных видов и групп животных в пелореобиоценозе закосьев Новинского участка реки Оки (на всей площади пелореобиоценоза закосьев) представляется в следующем виде (табл. 63).

Таблица 63

Виды и группы животных	Максимум на 0.1 м <sup>2</sup>	Процент всей биомассы в межель
Chironomidae . . . . .	4976 экз.	84.63
Из них: <i>Chironomus reductus</i> . . . . .	1000 "	—
Nematodes мелкие . . . . .	6910 "	0.42
Из них: <i>Eporpoides fluviatilis</i> , в основе характерный для песчаных биоценозов; в значительном количестве <i>Oligochaeta</i> , особенно <i>Limnodrilus newaensis</i> . . . . .	35	5.87
<i>Sphaeriidae</i> , особенно <i>Sph. solidum</i> . . . . .	19	6.31

*Chironomus reductus* — массовый представитель хирономид в пелореобиоценозе закосьев, где хирономиды дают 84.63% всей биомассы; является наиболее типичным представителем пелореобионтов в окисленном илу и имеет даже укороченные анальные жабры.

*Eporpoides fluviatilis* — из мелких нематод, характерная форма песчаных биоценозов; в большом количестве живет и в речных илах, но выпадает

дает при сильном заилении. Из других родов нематод много *Dorylaimus*, *D. stagnalis* и др.; при громадных количествах — до 6910 экземпляров на  $0.1 \text{ м}^2$  — они при своих малых размерах дают только 0.42% всей биомассы илового биоценоза закосьев.

Биоценоз заиленного мергеля отличается отсутствием *Chironomus reductus* и колоссальным развитием тубифицид, — группы, к которой относится *Limnodrilus*.

Очень богат иловой микробентос закосьев. Основную его массу образуют диатомей, особенно рода *Navicula*. Число диатомей доходит до 7680 экземпляров в  $1 \text{ см}^3$  грунта. Кроме диатомей, много бесцветных и окрашенных жгутиковых, иногда синезеленых и нитчатых водорослей. Под конец лета эти иловые налеты, пропитанные пузырьками газов, образующихся в результате фотосинтеза, отрываются от дна и плавают в виде своеобразных пловучих биоценозов, пока течение не разобьет их на мелкие частицы, которые входят в состав взвешенных наносов.

Кроме растений, в микробентосе ила было найдено: 41 вид простейших, 30 видов коловраток, 9 видов ветвистых ракообразных и другие формы. Количество экземпляров животных оказывается меньше количества растений, по крайней мере по летним наблюдениям.

Фитореобиоценоз Новинского участка реки Оки является вообще биоценозом с наибольшим количеством видов (до 86—110) и наибольшей мозаичностью из всех описанных ранее речных биоценозов (см. таблицу 59). В среднем он дает 61.35 г биомассы на  $0.1 \text{ м}^2$ , т. е. весьма значительное количество, но, поскольку он занимает только 0.47% площади, его участие в биомассе всего участка за летний сезон крайне незначительно, — только 0.42%.

На Новинском участке биотоп фитореобиоценоза — это зона так называемых «боковых выносов», т. е. скоплений у правого крутого берега реки раздробленных в щебенку мергелей того же берега, где между щебенкой отлагается песок с илом; все это вместе взятое образует зону боковых выносов, которая идет почти от уреза воды до глубины более 1 м. На этих глубинах на сравнительно стабильном дне и развивается высшая растительность, преимущественно сусак (*Butomus umbellatus*), виды рдеста (*Potamogeton perfoliatus* и *P. pectinatus*), реже *Sparganium*, *Equisetum* и другие формы. Скорость течения реки здесь небольшая — 0.25—0.32 м/сек. При такой скорости на растениях и у их подножия развивается богатая фауна. Из общего количества животных на  $0.1 \text{ м}^2$  1147—1503 экземпляра, на самих растениях живет 886—1239 экземпляров, а в их корнях и на грунте 220—227. Согласно пестроте биотопа, пестрым по своим экологическим приспособлениям оказывается и население. Действительно, среди 110 видов животных, известных для этого биотопа реки Оки, мы имеем только 18 видов настоящих фитореобионтов, затем 32 вида просто фитобионтов, живущих и в стоячих водоемах, 23 вида литореобионтов, а среди остальных — 37 видов — имеются пелореофилы, пелофилы, эвритопы и др.; однако, например, массовая форма пелореобиоценозов *Chironomus reductus* здесь не встречается. Большое количество литореобионтов объясняется тем, что для многих из них растение является просто твердой опорой, наподобие мергеля, но, конечно, все виды, минирующие листья и питающиеся высшими водными растениями, являются специфическими фитореобионтами или фитобионтами.

Основную роль (на всей площади фитореобиоценоза Новинского участка реки Оки) в биомассе фитореобиоценоза играют следующие формы (табл. 64).

Как видно по табл. 64, максимальную долю биомассы участка дают моллюски *Sphaeriidae*, из них особенно *Sph. rivicola*.

Таблица 64

Виды и группы животных	Максимум на 0.1 м <sup>2</sup>	Процент всей биомассы в месяц
Oligochaeta . . . . .		0.41
Hirudinea . . . . .		2.77
Sphaeriidae, особенно <i>Sph. rivicola</i> . . . . .	117 экз.	46.28
Gammaridae . . . . .		11.82
<i>Corophium curvispinum</i> . . . . .	51—137 "	3.03
<i>Hydropsyche ornatula</i> . . . . .	197 "	29.10
Chironomidae . . . . .	612 "	0.80

*Sphaerium rivicola* является типичным пелореофилом, живущим на заиленных грунтах среди зарослей. Был найден в водохранилище Волховстроя на значительной глубине — 8—9 м на илистом дне, без растений.

*Hydropsyche ornatula* — личинка ручейника, типичный литореобионт, дающий на твердых грунтах до 11.65—21.93% всей биомассы участка, и здесь дает до 29.10%.

Gammaridae, дающие на песке летом до 64.67% всей биомассы, составляют в фитореобиоценозе 11.82%.

*Endochironomus nymphoides* является типичным эвритоным фитофилом; род *Cricotopus* типичен для зарослей рек и некоторых стоячих водоемов; род *Trichocladus algarum*, встречающийся здесь в большом количестве, — типичный лито-(фито)реофил.

Фитореобиоценоз других рек изучен совершенно недостаточно; но в общем он, вероятно, везде более или менее близок к литореобиоценозам, отличаясь от него рядом специальных фитофильных видов хирономид и других форм животных, например ручейников.

Аргиллореобиоценоз. Биотопом аргиллореобиоценоза в Оке являются глинистые крутые береговые обрывы и упавшие в воду отмытые течением куски глины. На Новинском участке Оки этот биотоп не развит. В реке Иртыш, напротив того, глинистые грунты являются преобладающими.

Организмов, действительно приспособленных к жизни в глине, т. е. способных вырывать в ней ходы и норки, крайне мало; собственно говоря, всего только 2 вида настоящих аргиллореофилов, в то время как в тех же реках насчитывается 58 видов настоящих литореофилов только в прозрачных водах и 21 вид псаммореофилов.

Двумя видами аргиллореофилов являются поденки *Polymitarcys virgo* и *Palingenia longicauda*. *Glyptotendipes* из хирономид является собственно аргилло(фито)бионтом и пелобионтом; часто относимая к аргиллореофилам поденка *Ephemera vulgata*, хотя и роет норки, но не только в глине, а и в других биотопах.

Если же взять списки аргиллореобиоценозов, то в них на разных участках, например реки Оки, насчитывается 19—22 и 45 видов животных, среди которых соответственно 3—5—3 вида настоящих и условных аргиллобионтов. Остальные же являются лито- и пелобионтами; таким образом, аргиллобиоценоз является мозаичным, но в нем, как это часто бывает в мозаичных биоценозах, основную роль по количеству экземпляров и биомассе все же играют бионты, одноименные с названием биоценоза, в данном случае аргиллобионты, при всем незначительном количестве их видов.

В. И. Жадин указывает, что мозаичность аргиллобиоценозов представляет собой вторичное явление. Сначала в глине живут действительно только настоящие аргиллобионты, а затем оставленные ими норки и раз-

мокшую, превратившуюся в иловатую массу глину населяют другие, иначе приспособленные формы животных.

Специальные черты динамики речных биоценозов. В течение года в речных биоценозах меняется не только их биомасса в связи с биологическими циклами входящих в биоценоз организмов и выеданием их рыбами, что имеет место и в другого типа водоемах, но и сами речные биотопы и их биоценозы в течение года могут значительно перемещаться с одного места на другое. Иначе говоря, в одной и той же точке реки в течение года могут быть разные биотопы с соответствующими им биоценозами; могут встречаться даже незаселенные только что создавшиеся биотопы, на которых еще не успела развиться жизнь. Отсутствует жизнь в тех случаях, когда, например, по твердому грунту непрерывно, не оседая, движется слой песка, сметающий всякую жизнь. Эти сезонные перемещения биотопов чрезвычайно характерны для рек с более или менее развитым течением воды и в таком масштабе не встречаются в других водоемах.

Прежде всего бросается в глаза уменьшение летом всей площади Новинского участка, покрытой водой. Длина участка весь год неизменна — 2070 м; но весной площадь, залитая водой, равна 1 626 375 м<sup>2</sup>, а летом 887 975 м<sup>2</sup>, т. е. почти вдвое меньше, поскольку ширина Оки в паводок равна 800 м, а летом 400 м. Однако отношение биомассы всего участка обратное: весной — 19 972.17 кг, а летом — 61 166.78 кг, т. е. втрое больше; с весны на лето площадь, залитая водой, уменьшается вдвое, а биомасса, наоборот, увеличивается втрое; растет всего более количество (по весу) личинок хирономид в 15 раз, затем гаммарид — в 10 раз, губок — в 6 раз, рачка *Sogorhium* — более чем в 3 раза, и т. д. Кроме разницы в площадях, легко заметить и разницу в распределении биоценозов.

Эти сезонные перемещения в основе зависят от влекомых придонными течениями наносов. В различные сезоны года скорости и направления течений меняются, а вместе с тем и количество влекомых наносов, места их сноса и места отложений; все это вместе взятое и ведет к перемене распределения биотопов, к сезонным передвижениям биоценозов, к гибели в данной точке одних и к развитию других организмов.

В зимнюю межень на Новинском участке реки Оки в марте 1934 г. под льдом площадь, залитая водой, в общем была равна площади в летнюю межень. Донные течения все время были направлены от правого крутого берега к низменному левому; благодаря их работе твердые подводные мергелистые грунты у правого берега все более освобождались от покрывавшего их песка, а песок все более отодвигался к левому берегу. Литореобионты получали в свое распоряжение новую добавочную жилую площадь. Благодаря незначительному количеству влекомых наносов (в пределах 0.1—10 мг/сек на 1 погонный метр) литореобионты проникли даже в область песка, фактически почти неподвижного и уподобившегося сплошному твердому грунту.

Благодаря высоким скоростям лета 1933 г. и осенним паводкам иловые грунты на Новинском участке были, вероятно, совсем снесены, и не обнаружены подо льдом в марте 1934 г. В зиму 1933/34 г. лед держался 168 дней, т. е. без двух недель полгода; в предшествующий год — 140 дней.

Совершенно иная картина наблюдается в период паводка и его спада. Скорость течения доходит до 1.41 м/сек против 0.49 м/сек зимой. Количество несущейся воды равняется 9420 м<sup>3</sup>/сек против 557—775 м<sup>3</sup>/сек в меженное время. Количество влекомых наносов доходит до 100 и 1000 мг/сек на 1 погонный метр. Придонные течения, обратно зимним, идут от мелкого

левого берега к крутому правому и несут песок, который наступает на мергелистое дно; зимой они этот песок, наоборот, сносили.

Населенная площадь голого мергеля соответствует району течения реки, где происходит такой транспорт, влечение песчаных частиц поверх мергеля, который препятствует развитию какого бы то ни было населения.

От карты распределения весеннего биоценоза резко отличается карта биоценозов в летнюю межень. Сильное сокращение залитой площади было уже отмечено выше. Оно идет главным образом за счет зоны крупного песка, ширина которой с 350 м в паводок падает до 60—100 м в межень. На сокращенной площади у левого берега отлагаются песчанистые илы, которые с левой стороны заходят даже на мергель, образуя биоценоз заиленного мергеля, который заметно отличается от биоценоза заиленного песка, необычайным массовым развитием моллюска *Viviparus* и олигохет. Они здесь буквально кишат: на 0.1 м<sup>2</sup> было найдено 1120 тубифицид и 186 *Viviparus*.

Так происходит дело на Новинском, перекатном участке реки Оки.

На соседнем плесовом участке иловые наносы летом захватывают даже все дно, совершенно вытесняя биоценозы как песка, так и твердого мергеля. Наблюдавшаяся весной полоса голого незаселенного мергеля исчезла. Сравнительно узкая весной полоса губок летом значительно расширяется. Вдоль правого берега развивается узкая полоса высшей растительности с соответствующим ей фитобиоценозом.

Что илы летом действительно откладываются на весенней зоне песка, можно ясно видеть на вертикальном разрезе дна, в области летнего ила. Под слоем ила ясно выступают слои сначала мелкого, а затем крупного песка.

Неизменным остается в течение всего года лишь часть биотопа мергеля, полоса шириной около 100 м; это — ее минимум в период паводка; стабильность данного района и является одной из причин богатства, населяющего мергель литореобиоценоза, биомасса которого составляет весной 94%, а летом 87% биомассы всего Новинского участка реки Оки, о чем более подробно уже было сказано выше, при описании литореобиоценоза.

Бентические формы рек как биологические показатели (биоиндикаторы) и участники формирования речного ложа

Из вышеуказанных и других данных следует, что по крайней мере три организма являются безусловными гидрологическими показателями; губки, олигохета *Prorappus volki* и личинки *Chironomus reductus*.

1) Губки, в виде плоских корок, обрастающих дно, показывают на стабильность обитаемого ими твердого грунта и на минимум влечения донных наносов в зоне их местожительства.

2) Олигохета *Prorappus volki* — наличие зоны движущегося крупного песка при значительном транзите.

Если *Prorappus* будет найден на иловато-песчаном дне вместе с пелореофилами, то это указывает, что в данной зоне происходит смена песчаного биотопа на илистый; при дальнейшем увеличении количества ила *Prorappus* обязательно исчезает.

3) Личинки *Chironomus reductus* — типичные показатели заиления на песчаном грунте и наличия хорошей аэрации.

Многие личинки *Simuliidae* являются показателями определенной скорости течения воды.

Наличие смеси псаммореофилов вместе с литореофилами указывает на то, что в данной зоне песок появился недавно и что раньше здесь был твердый мергель.

Голый безжизненный мергель доказывает, что песок с его фауной был смыт при значительном транзите наносов, мешающем заселению мергеля.

Явное участие принимают донные организмы и в процессах формирования ложа реки; это участие идет по различным путям: одни разрушают грунт, другие, наоборот, его укрепляют, стабилизируют, третьи его создают, например своим участием в процессах илообразования.

Глинистые обрывы, которые личинки поденок изрешечивают своими ходами, очень быстро размываются и распадаются на мелкие кусочки. Многие литореофилы, особенно губки, покрывая своим телом мергель, защищают его от размыва; то же делают *Scorophium*, покрывая ил слоем своих трубок, которые образуют целый упругий ковер, толщиной иногда более 0.5 см. В ирригационных каналах Голодной Степи личинки хирономид цементируют ложе каналов, склеивая своими железистыми выделениями подвижные частицы ила.

В толще воды несется много экскрементов хирономид, рачков и олигохет; эти экскременты при оседании являются составной частью ила. Почти 5 млн. моллюска *Viviparus* на Новинском участке выделяют в сутки 71.8 кг своих экскрементов. За 4 месяца нормального питания они выбрасывают в воду реки ни более, ни менее как 8.6 т этих остатков своего пищеварения. Гидрологи, устанавливая сроки заноса водохранилищ илом, учитывают в основе только размываемые породы, почву, по которым протекает река, и ее средний годовой уклон. Между тем в среднем в реке Оке в межень около 80% ее взвешенных наносов является экскрементами водной фауны и частями отмерших водных животных и растений, а не продуктами размыва.

## 9. Водохранилища

Все водохранилища, устраиваемые как для снабжения населения водой, так и для получения дешевой электроэнергии (гидроэлектростроительство), играют у нас теперь в СССР настолько большую роль, что вопрос о них заслуживает особого рассмотрения. Кроме того, специально для гидробиолога устройство нового водохранилища является грандиозным опытом для изучения вопросов образования и преобразования водных биоценозов и для пробы своих сил и знаний над составлением прогнозов всех вопросов продуктивности будущих водоемов. Эволюционисту предоставляется широкое поле для изучения вопросов борьбы за существование растений и животных на вновь возникающем биотопе.

Изложение сведений о водохранилищах мы ведем преимущественно по работам В. И. Жадина (1938, 1940, 1941).

Река, перегороденная плотиной достаточной высоты и создавшая водохранилище, иначе — озеро-реку или речное озеро, по мере вхождения в этот новый водоем и приближения к плотине все более и более теряет свою скорость. Несомые ею взвешенные вещества все в большем количестве начинают выпадать; сначала в верховьях водоема отлагаются более грубые вещества, крупный песок, ниже по течению — мелкий песок, далее песчано-илистые и всего ближе к плотине — илистые осадки. Если плотина наглухо закрыта и не сбрасывает воды, осаждение влекомых рекой наносов может быть полным; напротив того, при очень большом сбросе песок может доноситься до самой плотины. Количество донных отложений при определенных условиях может быть громадным; в водохранилище Закавказской гидроэлектростанции на Куре ежегодно отлагается слой толщиной в 2 м; донная фауна в таких водохранилищах

не существует, она не успевает развиваться. На водохранилищах гидроэлектростанций зимой расходуется так много воды, что она не может быть полностью компенсирована за счет реки, питающей водохранилище, и уровень водохранилища падает, и обнажается дно прибрежного мелководья, рипали, а иногда даже более глубокой зоны — субрипали, что, конечно, отзывается очень бедственно на прибрежной фауне и флоре; погибают все животные, кроме обладающих способностью к очень активным движениям или могущих переносить неблагоприятный период, закопавшись в ил. Подобная же картина наблюдается при стонных ветрах у пологих морских берегов, например в Азовском море.

Потерянное за зиму количество воды водохранилища пополняется весной за счет половодья, вследствие чего высота паводка и площадь разлива зарегулированной реки значительно уменьшается, между тем как именно на площади разлива и происходят икрометание и рост мальков целого ряда важнейших промысловых рыб.

Вычислено, например, что при осуществлении первого этапа строительства Большой Волги уменьшение половодья в низовьях Волги в маловодные годы сократит нерестово-выростную

площадь дельты на 90%, а в средневодные — на 50% (рис. 214). При опоздании паводка на 1 месяц в маловодные годы площадь для естественного размножения сазана и леща сократится на 90%, судака — на 80%, что, конечно, возлагает на рыбохозяйственные организации целый ряд очень ответственных задач, чтобы изыскать соответствующие рыбохозяйственные мероприятия. К таким мероприятиям в устьях Волги и в других аналогичных районах принадлежат мелиорация мест естественного размножения рыб и организация рыбных хозяйств, с питомниками интенсивного типа, где можно было бы выращивать мальков сазана, судака, леща и воблы до 5—7-месячного возраста.

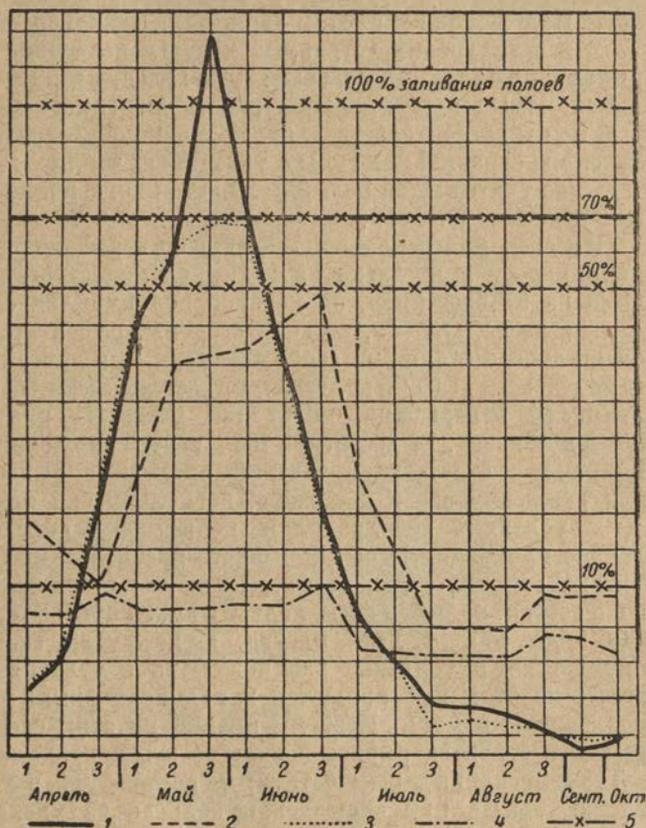


Рис. 214. Примерная схема паводка в низовьях Волги в средневодный и маловодный годы и заливание поймы в процентах при регулировании реки. (По М. Тихому и П. Викторову, 1940).

1 — бытовой уровень; 2 — зарегулированный уровень; 3 — бытовой уровень; 4 — зарегулированный уровень; 5 — заливание поймы в процентах.

Плотины прямо перегораживают пути движения проходным рыбам вверх по реке и обратно, как то: белорыбице; осетровым: осетру, белуге, севрюге; сельдям: черноспинке и волжской; миноге (если взять в качестве примера одну Волгу). Эти рыбы отсекаются от мест их икрометания. При постройке Черноярской плотины ниже Сталинграда у осетровых останется не более 0.1 площади их прежнего икрометания, а у сельдей около одной четверти; что же касается белорыбицы, то она при наличии и даже много выше Черного Яра лежащих плотин теряет все свои нерестовые площади.

Эти затруднения устраняются путем постройки у плотин разного рода рыбопропускных сооружений: рыбоходов, рыбных шлюзов и рыбоподъемников. Имеется специальная работа М. Тихого и П. Викторова «Запасы рыб и гидростроительство», где подробно описываются все эти сооружения. Здесь мы ограничимся только указанием, что при их проектировке и строительстве учитывается целый ряд чисто биологических показателей, за которые отвечают биологи.

Имеется много хорошо действующих рыбоходов у нас и за границей; например, у Мурманска на реке Туломе устроена высокая рыбная лестница из 57 бассейнов, по которой поднимаются семга, форель, хариус и другие рыбы. Однако, с одной стороны, рыбоходы являются обыкновенно очень дорого стоящими сооружениями, а, с другой, — не везде, не всегда и не для всех рыб они являются достаточно эффективными. Некоторые рыбы, например белорыбица, могут так уставать, преодолевая плотины, что повернут назад, не достигнув цели своего движения. На больших водохранилищах с отсутствием течений проходные рыбы теряют ориентировку для движения вверх и дальше, поскольку они являются реотропичными.

В условиях водохранилищ испытывают определенную депрессию не только проходные рыбы, но и чисто пресноводные формы, которые предпочитают текучие воды, реофилы, как то: стерлядь, предполагаемая речная раса осетра, налим, жерех, подуст и др. Напротив того, озерные, лимнофильные виды, как то: лещ, плотва, щука, судак, сазан, язь, густера, и др., процветают и усиленно размножаются в условиях водохранилищ; некоторые из этих рыб являются и полупроходными формами в устьях рек, впадающих в моря. Поэтомu именно на этих озерных и полупроходных рыбах и строится рыбное хозяйство в водохранилищах и морских устьях зарегулированных рек; о таких мероприятиях в устьях Волги было уже сказано выше при обсуждении вопроса об уменьшении половодья при гидростроительстве.

В водохранилищах, где жизнь не уничтожается чрезмерно быстрым темпом роста донных отложений, развивается часто богатая жизнь, при развитии которой происходят существенная перделка и перераспределение прежних речных биоценозов и возникновение новых.

Кроме влияния ослабленных течений в водохранилищах и образования вследствие этого часто мощных илистых биотопов, перделка биоценозов происходит еще и вследствие образования в ряде водохранилищ иных, чем в реках, температурных, газовых и других физико-химических условий.

Во многих водохранилищах исчезает характерный для рек температурный режим, при котором вообще не наблюдается существенной разницы в температурах поверхностных и более глубоко лежащих слоев воды. В больших и более глубоких водохранилищах, например в Днепрогэсе, на месте Кичкасской Ямы, в августе, ясно, как в озерах, различались три температурных слоя: эпилимнион на 0—20 м глубины с разницей температуры в  $2^{\circ}.1$ ; металимнион — 20—40 м с разницей  $4^{\circ}.9$  и гиполимнион 40—50 м с разницей  $0^{\circ}.5$ . В водохранилищах другого типа, на Куре и отчасти на Волхове, сохранилась речная вертикальная гомотермия.

Известно общее богатство речной воды кислородом сравнительно с озерами. Бывают случаи даже обратного распределения количества  $O_2$  в реках сравнительно с озерами, а именно: большее количество  $O_2$  у дна, чем у поверхности. Это богатство реки кислородом тоже не сохраняется в больших и глубоких водохранилищах. В то время как в водохранилище на реке Волхове на поверхности наблюдается 7.59 мг/ $O_2$ , а на глубине, как в реках, 13 м — 7.50 мг/л, в Днепровском водохранилище на поверхности было 7.00 мг/л, в слое 20—30 м уже только 4.73 мг/л, а на глубине 50 м всего 4.52 мг/л.

В первые годы затопления, вследствие усиленных процессов гниения затопленной почвы и растительности, кислород в глубоких слоях водо-

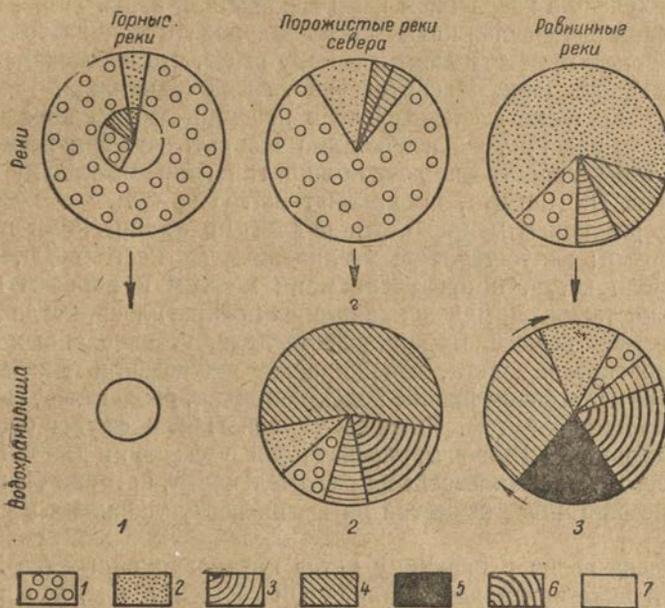


Рис. 215. Схема биоценозов рек и водохранилищ. (По В. И. Жадину, 1940).

Малый  $K_{2-4T}$  в первом ряду обозначает мутноводную группу горных рек. Биоценозы: 1 — литореофильный; 2 — псаммореофильный; 3 — фитореофильный; 4 — пелореофильный; 5 — пелофильный; 6 — фитофильный; 7 — фауны нет.

хранилища может исчезать даже нацело. Так, в Истринском водохранилище даже на третьем году существования наблюдалась обширная бескислородная зона. В Учинском водохранилище летом в глубоких слоях кислород исчезал, также в Самарском районе Днепровского водохранилища в июле 1934 г. недостаток кислорода вызвал массовую гибель рыбы. Одновременно с исчезновением кислорода происходит накопление углекислоты, сероводорода и растворенных биогенных элементов.

Распределение  $CO_2$ , подобно распределению кислорода, неодинаково в водохранилищах различного типа. В Волховском водохранилище, сохранившем многие черты речного водоема, в августе месяце было 5.42 мг/л  $CO_2$  у поверхности и 5.87 на глубине 13 м; в Днепровском, напротив, у поверхности 6.92 мг/л, а на глубине 50 м наблюдалось большое накопление углекислоты — до 14.28 мг/л — в том же августе месяце.

В силу всех этих новых физико-химических факторов в водохранилищах, сравнительно с рекой, прежде всего значительно сокращаются площади лито- и псаммореобиоценозов и, наоборот, увеличиваются площади пело-

реобиоценозов; затем появляются пелобиоценозы непроточной воды, и большие площади отходят под фитобиоценозы. Эта перестройка донных биоценозов различного типа рек на биоценозы построенных на тех же реках водохранилищ, очень наглядно представлена на схеме В. И. Жадина, которая освобождает нас от дальнейших описаний (рис. 215).

Что касается планктона, то накопление в водохранилищах биогенных элементов приводит прежде всего к усиленному цветению в них воды. Цветение является как бы неотъемлемой частью режима водохранилищ на равнинных реках. Цветение *Aphanizomenon flos aquae*, *Melosira* и другими планктонными водорослями в ряде водохранилищ приводит не только к изменению вкуса воды, но и к закупорке фильтровальных установок водопроводов и к получению населением нефилтрованной воды. При разложении массы отмерших водорослей количество кислорода в воде настолько уменьшается, что может привести даже к замору рыбы, что наблюдалось, например, в реке Урале, ниже Магнитогорского водохранилища.

Поскольку цветение сосредоточено в поверхностных слоях водохранилища, воду для водопровода необходимо забирать с глубин не менее 2.5—3 м. Однако это устройство не дает полной гарантии, поскольку некоторые водоросли, как *Oscillatoria*, процветают и глубже 3 м.

Борьбу с цветением можно вести и другими физическими и химическими способами: искусственным увеличением мутности воды, чтобы лишить водоросли света, и отравлением их медным купоросом и хлором. Цветение нижнетагильского водохранилища прекратилось, когда туда стали поступать мутные воды благодаря работе драг, установленных выше для добытия платины и золота. Американские наблюдения показывают, что водоросли, убитые в одном районе водохранилища, разлагаясь, содействуют развитию цветения в другом. Описаны случаи гибели фауны от излишней дозировки купороса. Высказывалась мысль о создании для уничтожения цветения своего рода «занавесей» из растительности, которая бы поглощала азот и другие биогенные вещества на путях поступления их в водохранилище.

К. А. Гусева ввела в практику метод кратковременных (за 3—6 дней) предсказаний цветения водохранилищ. Он состоит в том, что в термолюминостат А. В. Францева при температуре 21—25° С и освещении 7500 люксов, по 8 часов в день, вносится проба воды из водохранилища вместе с заключенным в ней растительным планктоном. Оказалось, что высокая температура и сильный свет ускоряют и форсируют развитие водорослей на 3—6 дней раньше сравнительно с тем, что происходит в природе. Так, например, проба, взятая 8 июля, дала в термолюминостате 12 июля, т. е. через 4 дня, вспышку развития *Anabaena* с 110 клеток в 1 см<sup>3</sup> на 2300 клеток в 1 см<sup>3</sup>. Такую же вспышку *Anabaena* дала и в природе, но только лишь 15 июля, причем в тех же размерах, а именно: со 125 клеток на 2255 клеток. Кривые на рис. 216 показывают, что ход развития *Anabaena* в термолюминостате идет совершенно так же, как в природе: обе кривые совершенно сходны, но все важнейшие изменения в характере кривой пробы в люминостате происходят всегда на несколько дней раньше, чем в кривой водохранилища. Таким образом, мы за несколько дней вперед можем знать о том, что произойдет в природе и подготовить вперед как очистные сооружения водопровода, так и указать сроки купоросования, которое, по американским данным, во всех отношениях выгоднее производить профилактически, небольшими порциями, и до периода максимального цветения.

Весь метод, лежащий в основе этих предсказаний, носит не очень удачное название метода «гидробиологической производительности» (E. Schreiber, 1927; А. В. Францев, 1932).

Относительно общего характера и распределения остального планктона в водохранилищах, сравнительно с рекой, можно судить по данным Е. С. Неизвестной-Жадиной о планктоне Иваньковского водохранилища (Московского моря) на реке Волге. От Калинина, в верхнем узком плесе водохранилища, где заметно течение, имеется волжский планктон с характерным вообще для речного планктона господством коловраток. В некоторых случаях количество ракообразных относилось к количеству коловраток даже, как 1 : 1587. На второй год затопления увеличилось количество всех групп планктона, кроме ракообразных. Что касается водорослей, то до затопления здесь господствовали диатомовые водоросли, а после затопления господство в летнем планктоне перешло к зеленым и сине-зеленым водорослям. Нижний плес водохранилища от реки Шоши до плотины является уже стоячим водоемом с планктоном озерного характера. Кроме коловраток, число видов которых сократилось, в нем были найдены *Daphnia cristata*, *D. longispina*, *Bosmina coregoni*, *Diaptomus graciloides* и другие представители озерного планктона. В конце лета количество ракообразных относилось к количеству коловраток уже как 2.5 : 1. Основная масса планктона сосредоточивается в теплое время года в верхних слоях воды; ниже 2—4 м количество планктона уменьшается во много раз, но снова увеличивается в придонных слоях. Послойное распределение планктона наблюдается и в верхнем плесе водохранилища.

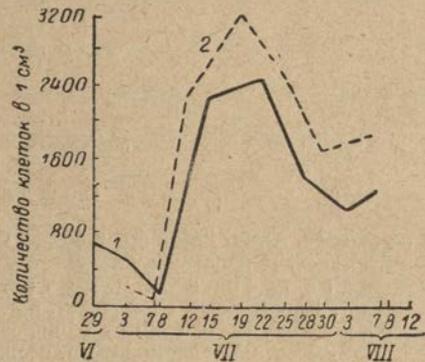


Рис. 216. Ход развития Апабаена в Учинском водохранилище и результаты опыта «гидробиологической производительности». (По К. А. Гусевой, 1941).

1 — в Учинском водохранилище; 2 — в лаборатории.

Здесь мы дали только краткие сведения о биологии и биологической продуктивности некоторых морских и пресноводных водоемов СССР. За более подробными данными мы отсылаем читателя к книге проф. Л. А. Зенкевича о биологической продуктивности морей СССР и издаваемому Академией Наук СССР под редакцией проф. В. И. Жадиной трехтомнику «Жизнь пресных вод СССР».

## УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

### Общая литература

- Аржанов С. П. Среди вод и болот. Пб., 1917.
- Артари А. К вопросу о влиянии среды на форму и развитие водорослей. М., 1903.
- Архангельский А. Д. и Страхов Н. М. Геологическая история Черного моря. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. геологии, X (1), 1932.
- Баранов Ф. И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства. Изв. Отд. рыбов. и научно-промысл. исслед., т. 1, 1.
- Беклемишев В. Н. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ. Тр. по заш. раст., т. 1, вып. 2, Л.
- Бенинг А. Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Моногр. Волжск. биол. станц., 1, 1924.
- Берг Л. С. Аральское море. Изв. Туркест. отд. Русск. геогр. общ., т. 5, СПб., 1908.
- Берг Л. С. Климат и жизнь. Госиздат, 1922.
- Берг Л. С. Новые данные по вопросу о происхождении фауны Байкала. Докл. Акад. Наук СССР, 1928.
- Биб В. В глубинах океана. М.—Л., 1936.
- Боровский В. М. Сравнительная физиология. М., 1929.
- Варминг Е. Ойкологическая география. М., 1901.
- Везенберг-Лунд К. Основные черты биологии и географического распространения пресноводного планктона. Иваново-Вознесенск, 1921.
- Верещагин Г. Ю. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры. Тр. Байкал. лимнол. станц., X, 1940.
- Вернадский В. И. Химический состав живого вещества в связи с химией земной коры. Изд. «Время», Пб., 1922.
- Вернадский В. И. Живое вещество в химии моря. Пгр., Научн.-хим.-техн. изд., 1923.
- Вернадский В. И. История минералов земной коры. II. История природных вод. Л., 1933—1934.
- Виноградов А. П. Геохимия живого вещества. Изд. Акад. Наук СССР, 1933.
- Вислоух С. М. Биологический анализ воды (в книге: Златогоров. Учение о микроорганизмах). Пгр., 1916.
- Воронков Н. В. Планктон пресных вод. М., 1913.
- Гартман М. Общая биология, 1—2. М.—Л., 1929—1931.
- Гендерсон Л. Ж. Среда жизни М., 1924.
- Геншель Э. Жизнь пресных вод. М., 1914.
- Гептнер В. Г. Общая зоогеография. М.—Л., 1936.
- Гримм О. А. Каспийское море и его фауна. Тр. Арало-Касп. экспед., вып. 2, СПб., 1876—1877.
- Дерюгин К. М. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. Акад. Наук, физ.-матем. отд., т. 34, 1915.
- Дерюгин К. М. Организация Тихоокеанской научно-промысловой станции и исследовательские работы на ней. Русск. гидробиол. журн., V, 1926.
- Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования. Исследования морей СССР, № 7—8, Л., 1928.
- Дерюгин К. М. Гидрология и биология. Исследования морей СССР, № 11, Л., 1930.
- Дерюгин К. М. Успехи советской гидробиологии в области изучения морей. Успехи совр. биологии, 1936, т. 5, № 1.
- Джонстон А. Условия жизни в море. Пгр., 1919.
- Догель В. А. Курс сравнительной анатомии беспозвоночных. Л., 1923.
- Доктуровский Вя. С. Болота и торфяники, развитие и строение их. М., 1922.
- Долгов Г. И. О неоднородности воды в реке. Русск. гидробиол. журн., 1928.
- Еленкин А. А. Биология низших растений. Л., 1925.

- Елеонский А. Н. Основы рыбоводства. М.—Л., Гос. Изд. сельхоз. и колхозно-коопер. лит., 1932.
- Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, V, 2—3, 1940.
- Жадин В. И. (ред.). Жизнь пресных вод СССР, т. I, М.—Л., 1940.
- Завадовский М. Динамика развития организма. Гос. Мед. изд., 1931.
- Загоровський Н. А. Життя Чорного моря. Держ. Вид-во України, 1928.
- Загоровський Н. А. Лимани, їхнє життя й значення. Держ. Вид-во України, Харків—Одеса, 1930.
- Закс И. Г. К познанию донных сообществ Шантарского моря. Изв. Тихоок. научно-промысл. станц., т. 3, вып. 2, 1929.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. Акад. Наук, физ.-матем. отд., т. 32, 1913.
- Зернов С. А. Опыт синхронической таблицы по развитию гидробиологии и других ближайших наук. Русск. гидробиол. журн., I, 1921.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. Л., 1938.
- Келлер. Жизнь моря. 2-е изд., 1905.
- Книпович Н. М. Каспийское море и его промыслы. Берлин-Пб., 1921.
- Книпович Н. М. Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914—1915 гг. Тр. Касп. экспед. 1914—1915 гг. Пб., 1921.
- Книпович Н. М. Гидрология и промысловое дело. Исследования морей СССР, М.—Л., 1930.
- Книпович Н. М. Гидрологические исследования в Азовском море. Тр. Азовск.-Черном. научно-промысл. экспед., 5, 1932.
- Книпович Н. М. Гидрологические исследования в Черном море. Тр. Азовск.-Черном. научно-промысл. экспед., 10, 1932.
- Книпович Н. М. Гидрология морей и солоноватых вод (в применении к промысловому делу). М.—Л., 1938.
- Костычев С. Физиология растений. Ч. I. Химическая физиология. Ленингр. Гос. изд., 1924.
- Ламперт К. Жизнь пресных вод. СПб., 1900.
- Ласточкин Д. А. Стоячие водоемы, озера и пруды. Иваново-Вознесенск, 1925.
- Лёб Ж. Динамика живого вещества. Одесса, 1910.
- Лёб Ж. Вынужденные движения, тропизмы и поведение животных. М.—Л., 1924.
- Лёб Ж. Организм, как целое с физико-химической точки зрения. М.—Л., 1926.
- Лепнева С. Г. Очерки из жизни пресных вод. Руководство к экскурсиям в окрестностях Ярославля. Ярославль, 1916.
- Липин А. Н. Пресные воды и их жизнь. 2-е изд., М., 1941.
- Любименко В. Н. Курс общей ботаники. Берлин, 1923.
- Любименко В. Н. Биология растений. М.—Л., 1924.
- Мартынов А. В. Экологические предпосылки для зоогеографии бентонических пресноводных животных. Русск. зоол. журн., 1923.
- Мейснер В. И. Основы рыбного хозяйства. 2-е изд., М., 1933.
- Мёррей. Океан. Общий очерк науки о море. Гос. Изд. Украины. 1923.
- Месяцев И. Материалы к зоогеографии русских северных морей. Тр. Плов. морск. инст., т. I, вып. 13, 1924.
- Наливкин Д. В. Учение о фациях. М.—Л., 1933.
- Никитин В. Н. Гудаутская устричная банка. Тр. Научн. рыбохоз. и биол. станц. Грузии, I, 1, 1934.
- Никитинский Я. Я. Микробиология воды. В книге: Худяков Н. Н. Сельскохозяйственная микробиология, М., 1926.
- Никитинский Я. Я. Некоторые итоги в области санитарно-технической гидробиологии. Микробиология, 1938, т. 7, вып. 1.
- Пирожников П. А. Исследование и использование водоемов Сибири. Сов. Азия, М., 1932.
- Пустовалов А. В. Петрография осадочных пород. Ч. I, II, М.—Л., 1940.
- Реклю Элизе. Земля. Вып. II. Круговорот воды на земном шаре. СПб., 1899.
- Рессель Ф. С. Научно-промысловые исследования и связь их с экологией. ВНИРО, М., 1934.
- Рессель Ф. С. и Ионг Ч. М. Жизнь моря. М.—Л., 1934.
- Рубинштейн Д. А. Физико-химические основы биологии. Л.—М., Гос. Мед. изд., 1932.
- Рылов В. М. Жизнь пресных вод. Планктон. Л., 1924.
- Скадовский С. Н. (ред.). Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М., 1928.
- Смирнов Н. П. Биоклимат СССР. Изв. Гос. Геогр. общ., вып. 6, т. 70, 1938.
- Совинский В. К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна. Киев, 1902.
- Солдатов В. К. Промысловая ихтиология. Ч. 1, 1934; ч. 2, 1938.

- Сукачев В. Н. Растительные сообщества. Л. — М., 1928.  
 Тагиев В. И. Биология наших растений. М. — Л., 1925.  
 Тарасов Н. Биология моря и флот. 1940.  
 Тильден Д. Е. Океан как источник витаминов на земле. Карело-Мурм. край, 1928.  
 Ульмер. Пресноводные насекомые. М., 1922.  
 Федченко Б. А. и Флеров Л. Ф. Водная флора Европейской России. М., 1913.  
 Федченко Б. А. Биология водных растений. Ленингр. Гос. изд., 1925.  
 Филипченко Ю. А. Экспериментальная зоология. М. — Л., 1932.  
 Фридерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. 1932.  
 Чугунов Н. Л. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района (к изучению биологических основ рыбного хозяйства). Тр. Астрах. научн. рыбохоз. станц., т. VI, вып. 4, 1923.  
 Шелл А. Ф. Общая биология. Части I и II, М. — Л., 1933.  
 Allen W. C., Morgan, Ann. Haven. Field Book of Ponds and Streams. An introduction to the life of fresh water, New York a. London, G. P. Putnam's Sons, 1930.  
 Allen E. J. The progression of life in the sea. Rep. Brit., London., 1923.  
 Allen E. J. Science of the sea. Sec. ed. Oxford (Clarendon Press), 1928.  
 Anson d'U. Influence des agents chimiques du milieu sur les organismes marins. Rapports et proces-verbaux des reunions de la commission pour l'exploration scientifique de la mer Mediterranée, vol. V, 1930.  
 Andrews F. B. The resistance of marine animals of different ages. Publ. Puget. Sound. Biol. Stat., 1925.  
 Arldt Theodor. Die Entwicklung der Kontinente und ihre Lebewelt. 2. vollst. neubearn. u. erw. Aufl., T. I. Berlin, Bornträger, 1936.  
 Berg L. S. Rezente Klimaschwankungen und ihr Einfluss auf die geographische Verbreitung der Seefische. Zoogeographica, Bd. 3, H. 1, 1935.  
 Bette Albrecht. The permeability of the surface of marine animals. Journ. gener. physiology, vol. 13, No. 4, 1930.  
 Die Binnengewässer. Herausg. v. August Thienemann. Stuttgart, Schweizerbartische Verlagsbuchhandlung (Erwin Nägele). Bände I—XLI, 1926—1936.  
 Bd. I. Thienemann A. Die Binnengewässer Mitteleuropas. 1926.  
 Bd. II. Lundqvist G. Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen. 1927.  
 Bd. III. Chappuis P. A. Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. 1927.  
 Bd. IV. Thienemann A. Der Sauerstoff im eutrophen und oligotrophen See. 1928.  
 Bd. V. Behning A. Das Leben der Wolga. 1928.  
 Bd. VI. Naumann E. Grundlinien der experimentellen Planktonforschung. 1929.  
 Bd. VII. Harnisch O. Die Biologie der Moore. 1929.  
 Bd. VIII. Pesta O. Der Hochgebirgsee der Alpen. 1929.  
 Bd. IX. Naumann E. Einführung in die Bodenkunde der Seen. 1930.  
 Bd. X. Haempel O. Fischereibiologie der Alpenseen. 1930.  
 Bd. XI. Naumann E. Grundzüge der regionalen Limnologie. 1932.  
 Bd. XII. Mauch R. Hydrochemische Methoden in der Limnologie. 1932.  
 Bd. XIII. Pia J. Kohlensäure und Kalk. 1933.  
 Bd. XIV. Grote A. Der Sauerstoffhaushalt der Seen. 1934.  
 Bd. XV. Rylov W. M. Das Zooplankton der Binnengewässer. 1935.  
 Bd. XVI. Huber-Pestalozzi G. Das Phytoplankton des Süßwassers. 1936.  
 Böcker Hans. Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I. Jena, G. Fischer, 1935.  
 Borech K. Kreislauf der Stoffe in der Natur: Handb. norm. u. pathol. Physiologie, Bd. I, Allgem. Physiologie, Berlin, 1927.  
 Borradaile L. A. The animal and its environment, a textbook of the natural history of animals. London (Oxford Univ. Press., Amer. Branch, New York), 1922.  
 Brandt K. Über den Stoffwechsel im Meere. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel., Bd. IV, Bd. VI, Bd. XVIII, 1899—1902—1920.  
 Brazier Howell. Aquatic Mammals, their adaptations to life in the water. Illinois, 1930.  
 Brehm E. Einführung in die Limnologie. Verl. Springer, Berlin, 1930.  
 Buddenbrock W. Grundriss der vergleichenden Physiologie. Berlin, 1924—1928.  
 Buxton P. A. The colonization of the sea by insects. Proc. Zool. Soc., London, 1926.  
 Cameron A. I. and Mounce J. Some physical and chemical factors influencing the distribution of marine flora and fauna in the straight of Georgie and adjacent waters. Contrib. Canad. biol., 1922.  
 Cahn A. K. The migration of animals. Amer. Nat., 59, 1925.  
 Carpenter J. R. Recent russian work on community ecology. Vol. 8, No. 2, 1939.  
 Chapman R. N. Animal ecology, with especial reference to insects. I. ed. New York a. London, 1931.  
 Chhun C. Aus den Tiefen des Weltmeeres. 2. Aufl. Jena, 1903.

- Clark A. H. Life in the ocean. Ann. Rept. Smiths. inst., 1925 (1923).
- Clements Fred E. Experimental ecology in the public service. Ecology, vol. XVI, No. 3, 1935.
- Collet L. Les dépôts marins. Paris, 1908.
- Cuënot. L'influence du milieu. Paris.
- Dacquè. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin, 1921.
- Dahl Fr. Ökologische Tiergeographie. Jena, 1921 u. 1923.
- Dakin W. J. The elements of general zoology; a guide to the study of animal biology. London, Oxford Press, 1927.
- Dakin W. J. The aquatic animal and its environment. Presidential address. Proc. Linn. Soc. New South Wales, LX, 1935.
- Danois E. Consequences des phénomènes hydrobiologiques sur la biologie des poissons comestibles. Rapp. Proc. verb. Réunions Conseil int. expl. mér., 31, 1923.
- Demel. Biologia Morza (Marine biology). Varsovie, 1927.
- Demoll R. und Maier H. N. Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas. Stuttgart, 1924.
- Ekmann S. Die biologische Geschichte der Nord und Ostsee. B. G. Grimpe, Die Tierwelt d. Nord- u. Ostsee, T. 1—6. (Lfg. 23), 1923.
- Ekmann S. Indo-Westpazifik und Atlanto-Ostpazifik, eine tiergeographische Studie. Zoogeogr., 2, 1934.
- Ekmann S. Tiergeographie des Meeres. Leipzig, 1935.
- Eltton C. Periodic fluctuations in the numbers of animals; their cause and effects. Brit. Journ. Exper. Biol., 2, 1927.
- Eltton C. Animal ecology. London, 1927.
- Eltton C. Ecology and evolution. Oxford, 1934.
- Festschrift der Preussischen Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere zu Kiel aus Anlass ihres 50-jährigen Bestehens. Kiel u. Leipzig, 1921.
- Fischer Ed. Recherches de bionomie et d'océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche. Ann. Inst. océanogr., t. 5, fasc. 3, Paris, 1929.
- Flatelly F. W. and Walton C. L. The biology of the seashore with an introduction, by J. Arthur Thompson. London, 1922.
- Forell F. A. Le Leman. Lausanne, vol. I—III, 1892—1904.
- Fowler G. H. and Allen E. J. Science of the sea; an elementary Handbook of practice oceanography etc. Oxford, 1928.
- Galtzoff P. The life in the ocean from a biochemical point of view. Journ. Washinton Acad. Sci., 1932.
- Gray J. The rôle of water in the evolution of terrestrial vertebrates. Brit. Journ. Exper. Biol., 6, 1928.
- Helland-Hansen B. and Nasen F. Die jährlichen Schwankungen der Wassermassen im Norwegischen Nordmeer in ihrer Beziehung zu den Schwankungen der meteorologischen Verhältnisse. J. R., H. 2, 1909.
- Henderson Lawrence J. The order of nature. Cambridge, 1925.
- Hentschel E. Grundzüge der Hydrobiologie. Jena, 1923.
- Hentschel E. Das Leben des Weltmeeres. Berlin, 1929.
- Herdman A. Founders of oceanography and their work. London, 1923.
- Hesse R. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena, 1924.
- Hesse R. Konvergenz. Abh. Preuss. Akad. Wiss. Jahrg., 1939, No. 8, Berlin, 1939.
- Hesse R. und Doflein F. Tierbau und Tierleben. I u. II, Leipzig, 1910 (первый том имеется в русском переводе).
- Hogben L. T. Comparative physiology. New York, 1926.
- Hopkins F. G. Some chemical aspect of life Science, 78, 1933.
- Huibs C. L. An hypothesis on the origin of graded series of local races in fishes. Anat. Rec., 1928.
- Huntington E. The character of races as influenced by physical environment, natural selection, and historical development. New York, 1927.
- Ihering H. v. Die Geschichte des Atlantischen Ozeans. Jena, 1927.
- Janisch Phil. E. Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. Abhandl. Theorie organ. Entwicklung, H. II, Berlin, 1927.
- Jennings H. S. Behavior of the lower organisms. Columbia Univ. Press, New York, 1931.
- Jewell Minna E. Aquatic biology of the prairie. Ecology, vol. VIII, No. 3, 1927.
- Johnstone J. Conditions of life in the sea. Cambridge, 1908.
- Johnstone J. Life in the Sea. Cambr. Univ. Press, 1911.
- Johnstone J. An introduction to oceanography. Liverpool, 1923.
- Johnstone James. A study of the Oceans. London, 1926.
- Jordan H. J. Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere. Berlin u. Leipzig, 1929.
- Joubin L. La vie dans les oceans. Paris, 1922.
- Joubin L. Elements de biologie marine. Paris, 1928.

- Kofoid Ch. A. The biological stations of Europe. Washington, 1910.
- Krogh August. Conditions of life of great depths in the ocean. *Ecolog. monographs*, vol. 4, 1934.
- Kükenthal W. Handbuch der Zoologie. Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. Begr. v. Dr. W. Kükenthal. Unter Mitarbeit v. Dr. Th. Krumbach.
- Kükenthal W. Über die Anpassungen der Säugetiere an das Leben im Wasser. *Zool. Jahrb., Syst.*, vol. 5, 1890.
- Lankere A. L'évolution des Premiers organisms. *Ann. Soc. Zool. Malac.*, 51, Bruxelles, 1917.
- Lenz Fr. Biologie der Süßwasserseen. Berlin, 1928.
- Lohmann H. Untersuchungen über das Pflanzen- und Tierleben der Hochsee. Veröffentlichungen des Instituts für Meereskunde an der Universität Berlin *Ann. Geogr. naturw. Reihe*, H. 1, 1912.
- Lorenz J. R. Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Quarnerischen Golfe. Wien, 1863.
- Lotka Alfred J. Elements of physical biology. Baltimore, 1925.
- Lauteborn R. Süßwasserfauna. Handwörterb. Naturwiss., vol. IX, 1903.
- Marmore H. A. The sea. New York, 1930.
- Martonne E. Traité de Géographie physique. Paris, 1909.
- Möbius K. Die Auster und Austernwirtschaft. Berlin, 1877.
- Moore J. The Tanganyika problem. London, 1903.
- Murray J. and Hjort J. The depths of the ocean. London, 1912.
- Naumann E. Die Arbeitsmethoden der regionalen Limnologie. Aus: *Handb. d. biol. Arbeitsmethod.*, Berlin, 1924.
- Needham J. G. and Needham P. R. A guide to the study of fresh-water biology. With special reference to aquatic insects, other invertebrate animals and plancton. A book of keys, tables and illustr. Comstock publ. Co., 1930.
- Oltmanns. Morphologie und Biologie der Algen. Jena, 1922.
- Ortmann. Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena, 1896.
- Osburn R. C. Aquatic adaptations No. 1, adaptations to aquatic, arboreal, fonorial and cursorial habits in mammals. *Amer. Nat.*, vol. 37, 1903.
- Pearse A. S. The effects of environment on animals. *Amer. Nat.*, vol. 56, 1922.
- Pearse A. S. Animal ecology. New York, 1926.
- Pearse A. S. Ecological segregation. *Science*, 79, 1934.
- Pelseneer P. La relation entre la diversité des formes des grands groupes zoologiques et celles de leurs conditions d'existence. *Ann. Soc. royale zool. de Belgique*, Bruxelles, 1939.
- Plate Ludwig. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Jena, T. I, 1922, II.
- Przi Bram H. Experimental-Zoologie. Eine Zusammenfassung der durch Versuche ermittelten Gesetzmässigkeiten tierischer Formen und Vorrichtungen. Bd. I—V, 1907—1914.
- Przi Bram H. Einleitung in die physiologische Zoologie (physikalische und chemische Funktionen des Tierkörpers). Leipzig u. Wien, 1928.
- Quinton R. L'eau de mer, milieu organique. Paris, 1912.
- Rogers C. G. Textbook of comparative physiology. New York, 1927.
- Roux W. Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung; I. Struktur eines hochdifferenzierten bindegewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphin). *Arch. Anat. Phys.*, 1883.
- Russell E. The behaviour of animals. An introduction to its study. London, 1934.
- Rylov W. M. Einige Bemerkungen betreffs des regional-limnologischen Studiums. Aus: *Verhandl. d. Int. Verein. f. theor. u. angew. Limnologie*, Bd. IV, 1929.
- Schnakenbeck W. Zum Rassenproblem bei den Fischen. Aus: *Zeitschr. Morphol. u. Ökol. Tiere*, Bd. 21, H. 3/4, 1931.
- Schott G. Geographie des Atlantischen Ozeans. 2. Aufl., Hamburg, 1926.
- Schott G. Die Aufteilung der drei Ozeane in natürliche Regionen. *Petermanns Mitt. L. XXXII*, Gotha, 1936.
- Schulze P. Biologie der Tiere Deutschlands. Berlin, 1924.
- Semper K. Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Leipzig, 1880.
- Shelford V. E. Animal communities in temperate America. Univ. Chicago Press, 1913.
- Shelford V. E. Laboratory and field ecology. Baltimore. Williams & Wilkins Co., 1929.
- Snyder C. I. The physical conditions of the beginning of life. *Sci. Progr.*, 3, 1909; 2. Life without oxygen, the anaerobic beginnings of life, *ibid.* 6, 1911.
- Spandl Herman. Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. Wien, 1926.
- Steuer A. Planktonkunde. Leipzig u. Berlin, 1910.
- Strel'nikov I. D. Les conditions écologiques d'existence de la faune de la mer de Kara. *C. R. Acad. sci.*, CL, 1929; La faune de la mer de Kara et ses conditions écologiques. *ibid.*, 1929.
- Strohl J. Poikilothermie und Homöothermie. Festschrift für Zschokke, Basel, 1921.

- Sumner F., Osburn B., Cole L. A biological survey of the waters of Woods Hole and vicinity. I. Physical and zoological. Bull. U. S. Bur. Fish., 31, 1913.
- Taylor H. E. Resources of the ocean. Journ. Franklin Inst., 214, 1932.
- Thienemann A. Tropische Binnengewässer. Arch. Hydrob. Suppl., VIII, 1930.
- Tressler D. Marine products of commerce. New York, 1923.
- Uexküll J. Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin, 1909.
- Vaughan Wayland J. Present trends in the investigation of the relations of marine organisms to their environment. Ecolog. monographs, vol. 4, 1934.
- Walter. Einleitung in die Geologie. I. Bionomie des Meeres. Jena, 1893—1894.
- Ward H. and Whipple G. Fresh-water biology. New York, 1918.
- Wardlaw H. S. H. Some aspects of the adaptation of living organisms to their environment. Rep. Smiths. Inst., 1931.
- Welch Paul S. Limnology. New York and London, 1935.
- Wesenberg-Lund C. Biologie der Süßwassertiere. Wien, 1932.
- Whipple G. Ch. The microscopy of drinking water. New York, 1933.
- Wilson D. Life of the shore and shallow sea. London, 1935.
- Winterstein H. Handbuch der vergleichenden Physiologie. Jena, 1910—1921.
- Woltereck R. Beobachtungen und Versuche zum Fragenkomplex der Artbildung. Wie entsteht eine endemische Rasse oder Art? Biol. Zentralbl., Bd. 51, 1931.
- Woltereck R. Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Stuttgart, 1932.

## 2. П л а н к т о н

- Богоров В. Г. Материалы по биологии Соперода Баренцова и Белого морей. Булл. Ок. инст., 4, 1932.
- Богоров В. Г. Биомасса планктеров. Булл. № 1. Всесоюз. научно-исслед. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., М., 1934.
- Богоров В. Г. Суточное вертикальное распределение планктона в полярных условиях (в юго-восточной части Баренцова моря). Полярн. научно-исслед. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр. им. проф. Н. М. Книповича, вып. 2 (3), Мурманск, 1938.
- Богоров В. Г. Особенности сезонных явлений в планктоне полярных морей и их значение для ледовых прогнозов. Зоол. журн., XVIII, 1939.
- Виркетис М. А. Зоопланктон Белого моря. Исследования морей СССР, вып. 3, 1926.
- Виркетис М. А. Некоторые данные о зоопланктоне Баренцова моря по Кольскому меридиану. Тр. Инст. по изуч. Севера, вып. 37, 1928.
- Киселев И. А. Фитопланктон Белого моря. Исследования русских морей СССР, вып. 2, 1925.
- Киселев И. А. К вопросу о распределении и составе фитопланктона в Баренцовом море. Материалы по биологии Баренцова моря. Тр. Инст. по изуч. Севера, вып. 37, 1928.
- Линко А. К. Исследования над составом и жизнью планктона Баренцова моря. СПб., 1907.
- Мантейфель Б. П. Зоопланктон прибрежных вод Мурмана по материалам 1931—1932 гг. Тр. ВНИРО, IV, 1939.
- Мейер К. И. Введение в флору водорослей реки Оки и ее долины. I. Река Ока, II. Пойма. Раб. Окск. биол. станц., III, IV, 1925—1926.
- Неизвестнова-Жадина Е. С. Зоопланктон реки Оки под гор. Муромом по сборам 1919—1922 гг. Раб. Окск. биол. станц., III, № 1, 1924.
- Никитин В. Н. Вертикальное распределение планктона в Черном море. I. Соперода-Cladocera. Тр. Зоол. лаб. и Сев. биол. ст. Акад. Наук, Сер. II, № 9, 1926.
- Никитин В. Н. Вертикальное распределение планктона в Черном море II. Зоопланктон кроме Соперода и Cladocera. Тр. Сев. биол. станц., I, Л., 1929.
- Рахманова С. И. Планктон Татарского пролива. Вестн. ДВФ Акад. Наук №№ 1—2—3, 1933.
- Рылов В. М. Что понимать под планктонным организмом? Русск. гидробиол. журн., I, 1922.
- Рылов В. М. Планктон озера Ильмень. Материалы по исследованию реки Волхова и его бассейна. Вып. 10, 1926.
- Скобичевский А. П. Наблюдения над планктоном Баргузинского залива озера Байкала в летний период 1932 и 1933 гг. Изв. Биол.-геогр. научно-исслед. инст. при Гос. Иркутск. унив., т. 6, вып. 2/4, 1935.
- Усачев П. И. О фитопланктоне Азовского моря. Сборн. в честь Н. М. Книповича, 1885—1925, М., 1925.
- Хмызникова В. Л. Материалы к изучению зоопланктона Маточкина шара и прибрежных районов Новой Земли. Исследования морей СССР, вып. 12, 1931.
- Хмызникова В. Л. Зоопланктон южной и юго-восточной части Карского моря. Исследования морей СССР, вып. 24, 1936.

- Чугунов Н. А. О планктоне северной части Каспийского моря. Тр. Волжск. биол. станц., 6, № 3, 1921.
- Ширшов П. П. Планктон, как индикатор ледового режима моря. Научные работы экспедиции на ледоколе «Красин» в 1935 г. Л., 1936.
- Яснитский В. Н. Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе Биологической станции за 1926—1928 гг. Изв. Биол.-геогр. научно-исслед. инст. при Гос. Иркутск. унив., т. 4, вып. 3/4, 1930.
- Яшнов В. А. Зоопланктон Карского моря. Тр. Морск. Плов. инст., II, М., 1927.
- Яшнов В. А. Биология *Calanus finmarchicus* Баренцова моря. Смена поколений и сезонные изменения в распределении возрастных стадий. Тр. ВНИРО, IV, 1939.
- Allen E. J. On the culture of the Plankton Diatom. *Thalassiosira gravida* Cleve in artificial sea water. Journ. Mar. biol. assoc., vol. X, 1914.
- Allen E. J. A contribution to the quantitative study of Plankton. Ibid., vol. XII, 1919.
- Allen W. E. Quantitative studies on marine phytoplankton et la Jolla in 1919. Univ. Calif. Publ. Zool., vol. XXII, 1922.
- Allen E. J. et Nelson E. W. On the artificial culture of marine plankton organism. Quart. Journ. micr. sci., vol. LV, 1910.
- Bernard F. et Fage A. L. Recherches quantitatives sur le plancton méditerranéen. Note préliminaire. Bull. Inst. océanogr., No. 701. Monaco, 1936.
- Berland L. Premiers résultats de mes recherches en avion sur la faune et la flore atmosphériques. Ann. Soc. entomol. de France, vol. 104, 1935.
- Bigelow Henry B. and Sears Mary. Studies of the waters of the continental shelf. Cape code to Chesapeake Bay III. A volumetric study of the zooplankton. Mem. Mus. Compar. Zool. at Harvard College, vol. LIV, No. 4, Cambridge, USA, 1939.
- Birge E. A. and Juday Ch. The inland lakes of Wisconsin. The Plankton. I. Its quantity and chemical composition. Wisconsin Geol. a. Natur. Hist. Survey Sc. Ser., No. 13, No. 64, 1922.
- Braarud T. D. A quantitative method for the experimental study of plankton diatoms. Journ. du Conseil, vol. 12, 1937.
- Brandt K. Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Plankton. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. Bd. III, H. 3, 1898.
- Dakin W. J. and Colefax A. Observations on the seasonal changes in temperature, salinity, phosphates and nitrate, nitrogen and oxygen of the ocean waters on the Continental shelf of New South Wales and the relationship to plankton production. Proc. Linn., Soc., New South Wales, LX, 303—314, Sydney, 1935.
- Esterly, C. O. Preliminary statistical report on the occurrence of marine Copepoda in the plankton et la Jolla California. Univ. Calif. Publ. Zool., vol. XXII, 1923.
- Gardiner A. C. Vertical distribution in *Calanus finmarchicus*. Journ. mar. biol. assoc., vol. XVIII, 1933.
- Gibbons S.G. and Fraser J. H. Experiments with the «Hardy» Plankton indicator in Scottish Waters. 1. Journ. du Conseil, 1937.
- Grahn H. H. The plankton production in the North European waters in the spring of 1912. Bull. Plankt., 1912. Publ. Cons. intern. perm. pour l'explor. de la mer, 1915.
- Grahn H. H. Phytoplankton. Methods and problems. Journ. du Conseil, vol. 7, 1932.
- Hansen V. Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. 5. Ber. Komm. wiss. Unters. deutsch. Meere, 12—16, Jahrg, 1887.
- Hardy A. C. and Puntner R. R. The Plankton of the South Georgia. Whaling grounds and adjacent waters. 1926—1927. Discov. rep., XI, Cambridge, 1935.
- Hardy A. Observations on the uneven distributions of oceanic plankton. Discov. rep., XI, Cambridge, 1936.
- Hardy A. The continuous plankton recorder. Discov. rep. XI, Cambridge, 1936.
- Hart T. Red-Water Bloom in South African Seas. Nature, CXXXIV, London, 1934.
- Harvey H. W. Annual variation of plankton vegetation. Journ. Mar. biol. assoc., vol. XIX, 1934.
- Harvey H. W. Nitrogen and phosphorus required for the growth of phytoplankton. Journ. Mar. biol. assoc., vol. XXIV, 1940.
- Harvey H. W., Cooper L. H. N., Lebour M. V. and Russell F. S. Plankton production and its control. Journ. mar. biol. assoc., vol. XX, No. 2, Plymouth, 1935.
- Hentschel E. Allgemeine Biologie des Südatlantischen Ozeans. I—II. Wiss. Ergebn. deutsch. Atlant. Exped. «Meteor», XI, 1925—1927.
- Hentschel E. und Wattenberg H. Plankton und Phosphat in der Oberflächenschicht des Südatlantischen Ozeans. Arch. Hydr., 1930.
- Jespersen P. Quantitative investigations on the distribution of the Macroplankton in different oceanic regions. Dana rep., No. 7, Copenhagen, 1931.
- Johnstone J., Scott A. and Chadwick H. The marine plankton. Univ. Press Liverpool, London, 1924.
- Joubin L. Caractères généraux du plancton. Bull. Soc. océanogr. de France, XIV.
- Lebour B. V. The microplankton of Plymouth Sound. Journ. Mar. biol. assoc., vol. XI, 1917.

- Lloyd B. Character and conditions of life of marine phytoplankton. Journ. ecology, XIV, 1926.
- Lohmann H. Über das Nannoplankton und die Zentrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben in lebendem Zustande. J. R. H. H., Bd. IV, 1911.
- Moberg Erik. Chemical composition of marine plankton. Proc. III. P. Pac. Soc. Cong., Tokyo, 1926.
- Persall W. Phytoplankton in relation to dissolved substances. Journ. ecology, XX, 1932.
- Rapport M. Das Oberflächenplankton der Küstengewässer Lettlands im Jahre 1925. Folia zool. et hydrobiol., 1, 1929.
- Rose M. Contribution à l'étude de la biologie du plancton, le problème des migrations verticales journalières. Arch. zool. expér., t. 64, Paris, 1925.
- Rose M. Le plancton et ses relations avec la température, la salinité et la profondeur. Ann. Inst. océanogr., t. 3, fasc. 4, 1926.
- Russell F. S. The vertical distribution of plankton in the sea. Biol. rev. a. biol. proc. Cambridge, Phil. Soc., 2, 1927.
- Russell F. S. The vertical distribution of marine macroplankton. Jour. Mar. biol. assoc., vol. XIII, 1925; XIV, XIV-bis, XV, XVII, XIX, 1934.
- Russell F. S. Hydrographical and biological conditions in the north sea as indicated by plankton organisms. Journ. du Conseil, vol. XIV, No. 2, Copenhagen, 1939.
- Rylov W. M. Einige Gesichtspunkte zur Biodinamik des Limnoplanktons. Verhandl. Intern. Verein. theor. u. angew. Limnologie, Bd. III, 1927.
- Schneider Georg. Das Zooplankton der Eiselmaare, insbesondere die Cyclomorphose von Anuraea cochlearis und Notholca longispina. Verhandl. Rheinlande, 77, Bonn, 1922.
- Seeler Theodor. Über eine quantitative Untersuchung des Planktons der deutschen Ströme, unter besonderer Berücksichtigung der Einwirkung von Abwässern und der Vorgänge der biologischen Selbstreinigung. Arch. Hydrobiol., 1936.
- Stemann Nielsen. On the relation between the quantities of Phytoplankton and Zooplankton in the sea. Journ. du Conseil, vol. 12, 1937.
- Waterman T., Nunemacher R., Choc F., Clarke G. Diurnal vertical migration of deep water plankton. Biol. Bull., 76, No. 2, 1939.
- Wattenberg H. Beziehungen zwischen Kalkgehalt des Meerwassers und Plankton. Spec. Scient. Meeting. Int. Cons. Copenhagen, 1931.
- Wesenberg-Lund C. Plankton investigations in danish lakes. Part I. 1908.

### 3. Определители и монографии

- Анненкова Н. П. Пресноводные и солоноватоводные Polychaeta СССР. Определ. орган. пресн. вод СССР, Л., 1930.
- Арнольди В. М. Введение в изучение низших организмов. М., 1925.
- Артари А. П. Руководящие принципы оценки воды по ее флоре. М., 1913.
- Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара (*Anopheles maculipennis* Meig.). М., 1944.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. 3-е изд., М., 1932—1933.
- Берг Л. С. Система рыб. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, V, 3, 1940.
- Борущкий Е. В. Пресноводные и солоноватоводные Harpacticoida СССР. Определ. орган. пресн. вод СССР, Л., 1931.
- Бронштейн З. С. Ostracoda пресных вод СССР. Фауна СССР, Н. С., № 31, 1947.
- Гаевская Н. С. (ред.). Краткий определитель фауны и флоры северных морей СССР. М., 1937.
- Гурьянова Е. Ф. Морские арктические равноногие раки (Isopoda). Определ. по фауне СССР. Изд. Акад. Наук СССР, Л., 1932.
- Гурьянова Е. Ф. Равноногие дальневосточных морей. Фауна СССР, Н. С., № 6, 1936.
- Догель В. А. Пресноводные Muxosporidia СССР. Определ. орган. пресн. вод СССР, Л., 1932.
- Дьяконов А. М. Наши стрекозы. ГИЗ, 1926.
- Дьяконов А. М. Иголкожные северных морей. Определ. по фауне СССР, Изд. Акад. Наук СССР, Л., 1933.
- Еленин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Изд. Акад. Наук СССР, 1936—1938.
- Жадин В. И. Наши пресноводные моллюски. Муром, 1926.
- Жадин В. И. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata* Müll. Моногр. Волжск. биол. станц., III, 1928.
- Жадин В. И. Пресноводные моллюски СССР. ОГИЗ, 1933.
- Жадин В. И. Моллюски сем. Unionidae. Фауна СССР, Н. С., № 18, 1938.
- Закс И. Г. Морские беспозвоночные Дальнего Востока. Хабаровск, Дальгиз, 1933.
- Зенкевич Л. А. Распространение пресноводных и солоноватоводных кишечнорастворимых. Зоол. журн., XIX, 4, 1940.

- Кожов М. М. Моллюски озера Байкала. Тр. Байкал. лимнол. станц., VIII, 1936.
- Липина Н. Н. Личинки и куколки хирономид. М., 1929.
- Макаров В. В. Ракообразные Anomura. Фауна СССР, Н. С., № 16, 1938.
- Маркевич А. П. Serepoda parasitica прісних вод СРСР. Акад. Наук УРСР, Київ, 1937.
- Мартынов А. В. Ручейники. Опред. по фауне СССР, Изд. Акад. Наук СССР, Л., 1934.
- Мончадский А. С. Личинки комаров. Опред. по фауне СССР, Изд. Акад. Наук СССР, М.—Л., 1936.
- Павлов А. П. Неогеновые и послетретичные отложения южной и восточной Европы. Мемуары Геол. отд. Общ. любит. естествозн., вып. 5, 1925.
- Резвой П. Д. Пресноводные губки. Фауна СССР, Н. С., № 3, 1936.
- Рейхардт А. Н. Наши водяные жуки. ГИЗ, 1926.
- Ролл Я. В. (ред.). Визничник прісноводних водорослей УРСР. Акад. Наук УРСР, Київ, 1938—1939.
- Рылов В. М. Свободноживущие веслоногие ракообразные. Пресноводная фауна Европейской России. М., 1922.
- Рылов В. М. Пресноводные Calanoida СССР. Опред. орган. пресн. вод СССР, Л., 1930.
- Рубцов И. А. Simuliidae. Фауна СССР, Н. С. № 23, 1938.
- Смирнов Н. А. Определитель ластоногих (Pinnipedia) Европы и северной Азии. Изв. Отд. прикл. ихтиол., IX, вып. 3, Л., 1929.
- Соколов И. И. Hydracarina — водяные клещи (ч. I: Hydrachnellae). Фауна СССР, Н. С., № 20, М.—Л., 1940.
- Франсэ. Мир малых существ. М., 1913.
- Brauer. Die Süßwasserfauna Deutschlands. Jena. Lief. 1—10, 1910.
- Döderlein L. Bestimmungsbuch für deutsche Land- und Süßwassertiere. Mollusken und Wirbeltiere. München u. Berlin, 1931.
- Eyferth-Schoenichen. Einfachste Lebensformen. I—II. Berlin, 1925—1927.
- Fauvel P. Faune de France. Annelides Polychetes. Paris, 1923.
- Frieling H. und Kossh A. Was finde ich am Strande? Tabellen zum Bestimmen von nahezu 300 Pflanzen und Tieren am deutschen Meeresstrand. 5 Aufl., Stuttgart, 1937.
- Gajewska J. N. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Infusorien des Baikalsees. Zoologica, 32, 1933.
- Kahl A. Urtiere oder Protozoa. Tierwelt Deutschlands. 1930—1935.
- Lepsi G. Die Infusorien des Süßwassers und Meeres. Hilfsbuch zum Bestimmen nebst... Einführung in deren Biologie. Berlin, 1926.
- Mez. Mikroskopische Wasseranalyse. Berlin, 1898.
- Miall A. Aquatic insects. London, 1912.
- Pascher. Die Süßwasserflora Deutschlands. 1914.
- Rousseau E. Les larves et nymphes aquatiques des insectes d'Europe. Bruxelles, 1921.
- Wagler E. Über die Systematik, die geographische Verbreitung und die Abhängigkeit der Daphnia cucullata Sars von physikalischen und chemischen Einflüssen des Milieus. Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., Bd. 11, 1923.

## 4. Гидрология

- Аполлов Б. и Лукшин М. Гидрометрия. Тифлис, 1932.
- Березкин Вс. А. Опыт характеристики приливов у берегов морей. Исследования морей СССР, вып. 24, 1936.
- Близняк Е. В. Производство исследований рек, озер и водоразделов. М.—Л., 1933.
- Бруевич С. В. Гидрохимические работы Океанографического института в Баренцовом море в 1927—1930 гг. Докл. Первой сессии ГОИН'а, 1931.
- Бруевич С. В. Методика химической океанографии. ЦУЕГМС, М., 1933.
- Великанов М. А. Гидрология суши. Л., 1932.
- Верещагин Г. Ю. Основные черты распределения динамики водных масс в Байкале. Акад. В. И. Вернадскому к 50-летию... Акад. Наук СССР, 1936.
- Гончаров В. Н. Движение наносов в равномерном потоке. Л.—М., 1938.
- Давильченко П. Т. и Чигирин Н. И. К вопросу об обмене веществ в Черном море. Зап. Крымск. общ. естествоисп., IX, 5, 1929.
- Добрянская М. А. Щелочность воды Черного моря. Изв. Акад. Наук СССР, № 4, 1930.
- Жадин В. И. Эрозия почв как гидробиологический фактор. Природа, № 9, 1946.
- Зенкевич Л. А. К вопросу о вентиляции придонного слоя при помощи вертикальной циркуляции. Бюлл. Гос. океаногр. инст., вып. 5, М., 1932.
- Зубов Н. Н. Морские воды и льды. М., 1938.
- Книпович Н. Основы гидрологии Евр. Ледовитого океана. Зап. по общ. географии Русск. геогр. общ., т. XLIV, 1906.

- Крепс Е. М. О соотношении  $\text{CO}_2$  и pH в морской воде при разных соленостях. Изв. Гос. Гидрол. инст., XVI, 34, 1926.
- Крепс Е. О равновесии угольной кислоты в морской воде. Изв. Гос. Гидрол. инст., XIX, 1927.
- Курнаков Н. С. О связи между метеорологическими и химическими факторами при образовании и использовании соляных озер Зап. Сибири. Проблемы Урало-Кузбасск. комбината, II, Изд. Акад. Наук СССР, Л., 1933.
- Кучин М. И. Соляная проблема в Западной Сибири. Проблемы Урало-Кузбасск. комбината, II, Изд. Акад. Наук СССР, Л., 1933.
- Ляхницкий В. Е. Устья рек в освещении современной гидрологии. Исследования морей СССР, вып. 24, 1936.
- Никитин В. Гидрологические исследования Черного моря (1923—1925). Зап. Крымск. общ. естествоисп., VIII, 1925.
- Николаев В. И. Соляные проблемы в СССР и физикохимический анализ. Изд. Акад. Наук СССР, Л., 1931.
- Николаев А. В. Общие итоги Кулундинской экспедиции 1931 г. Проблемы Урало-Кузбасск. комбината, II, Изд. Акад. Наук СССР, Л., 1933.
- Огиевский А. В. Гидрология суши. М.—Л., 1936.
- Поляков Б. В. Исследование стока взвешенных и донных наносов. ГГИ, Л., 1935.
- Советов С. А. Общая гидрология. Л.—М., 1935.
- Ушаков П. Охотское море (физико-географическая справка в связи с трехсотлетием открытия Охотского моря). Морск. сборн., № 1, 1940.
- Шокальский Ю. М. Физическая океанография. Л., 1933.
- Шокальский Ю. О результатах совокупности работ в северных водах Советского Союза и их ближайших задачах, а также о работах Советского Союза по второму международному полярному году. Изв. Гос. Геогр. общ., вып. 71, 1939.
- Шулейкин В. В. Очерки по физике моря. Госиздат, М.—Л., 1927.
- Шулейкин В. В. Современные задачи физики моря. Соц. реконстр. и наука, вып. 3, М., 1933.
- Atkins W. R. G. Seasonal changes in the Nitrite content of sea water. Journ. Mar. biol. assoc., vol. XVI, 1930.
- Beryet A. Leçons d'océanographie physique. Ann. Inst. océanogr., t. 9, Paris, 1930.
- Bigelow H. B. Oceanography: its scope, problems, and economic importance. Boston, 1931.
- Defant A. Die systematische Erforschung des Weltmeeres. Zeitschr. Gesellsch. Erdkunde zu Berlin, 1928.
- Defant A. Dynamische Ozeanographie. Einführ. in d. Geophysik, Bd. 3, Berlin, 1929.
- Defant A. Die vertikale Verteilung von Temperatur und Salzgehalt im Weltmeere. Zeitschr. d. Gesellsch. f. Erdkunde zu Berlin, 1930.
- Le Douwils. L'Atlantique, histoire et vie d'un océan. Sciences d'aujourd'hui, Paris, 1938.
- Ellis M. M. Erosion silt as a factor in aquatic environment. Ecology, vol. XVII, No. 1, 1936.
- Handbook of practical oceanography. Science of the sea, an elementary handbook of practical oceanography for travellers, sailors and yachtsmen. Prepar. Chaleng. soc. promot. study oceanogr. Origin. edit. by G. Herbert Fowler, 2 ed., Oxford, 1928.
- Harvey H. W. Biological chemistry and physics of sea water. Cambr. Univ. press., 1928. (Русский перевод: Хавей Х. В. Биохимия и физика моря. Л., 1933).
- Joubin L. Cours d'océanographie biologique. Bull. Soc. d'océanogr. de France, XVI—XVII, Paris, 1936—1937.
- Knauth Karl. Das Süßwasser, chemische, biologische und bakteriologische Untersuchungsmethoden. Neudamm, 1927.
- Krümme Otto. Handbuch der Oceanographie. I и II. Stuttgart, 1911.
- Schoff. Physische Meereskunde. Leipzig, 1903. (Русский перевод: Шотт Ф. Физическое мореведение. Изд. Библ. «Наука и Жизнь», Рига, 1914).
- Shelford V. E. The hydrogen ion concentration of certain western american inland waters. Ecology, vol. VI, No. 3, 1925.
- Valaix C. Géographie générale des mers. 1934.
- Wattenberg H. Die Durchlüftung des Atlantischen Ozeans. Journ. du Conseil., vol. 4, No. 1, 1929.
- Wulff A. Die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Meerwassers. Tabulae Biologicae, vol. 4, 1927.
- Wüst G. Das Bodenwasser und die Gliederung der Atlantischen Tiefsee. Wiss. Ergebn. deutsch. Atlant. Exped. «Meteor», 1925—1927.
- Wüst G. Der Golfstrom. Zeitschr. Gesellsch. Erdkunde zu Berlin, 1930.
- Wüst G. Meridionale Schichtung und Tiefe zirkulation in den Westhälfen der drei Ozeane. Journ. du Conseil., vol. 5, Copenhagen, 1930.

## 5. Журналы, серии, библиографии

Большая советская энциклопедия, М. (с 1926 г.).

Бюллетень Восточной научной рыбохозяйственной экспедиции. Год изд. первый, Баку, 1932.

- Бюллетень Всеукраинской Государственной Черноморской научно-промышленной опытной станции, Херсон (с 1922 г.).
- Бюллетень Главного управления по рыболовству и рыбной промышленности (Главрыба), с 1921 г. (С 1924 г. — Бюллетень рыбного хозяйства, М.).
- Вестник рыбопромышленности (1896—1917), всего 32 тома, СПб.
- Вісник Дніпропетровської гідробіологічної станції, I—VII, 1941.
- Долгов Г. И. и Никитинский Я. Я. Гидробиологические методы исследования. Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод. М., 1927.
- Есипов В. К. Указатель литературы по рыбному хозяйству европейского севера СССР, 1917—1933 гг. Изд. Гл. упр. Сев. м. п. Л., 1935.
- Записки Болшевской биологической станции, вв. 1—6, 1925—1932, М.
- Збірник праць Дніпрянської біологічної станції, № 1—6, Київ, 1926—1932.
- Зоологический журнал. I—XXVI, 1947.
- Известия Азербайджанской научно-исследовательской рыбохозяйственной станции.
- Известия отдела рыбоводства и научно-прикладных исследований с 1918 г. (с 1925 г. — Известия прикладной ихтиологии при ГИОА, Л.; с 1932 г. — Известия Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного хозяйства).
- Известия Российского Гидрологического института (с 1921); с 1924 наз.: Изв. Гос. Гидрол. инст., Л.
- Из Никольского рыбоводного завода (с 1899—1911), вып. 1—13.
- Исследования морей СССР, Изд. ГГИ.
- Исследования озер СССР, Изд. ГГИ.
- Материалы к познанию русского рыболовства. Многотомное издание.
- Работы Волжской биологической станции. Саратов, 1902—1930.
- Работы Мурманской биологической станции. Александровск (с 1925 г.).
- Работы Новороссийской биологической станции им. В. М. Арнольди, вып. 1—4, Новороссийск, 1930.
- Работы Окской биологической станции. Муром — Н.-Новгород, 1—6, 1919—1931.
- Работы Северо-Кавказской гидробиологической станции, Владикавказ, 1925—1946.
- Русский гидробиологический журнал, т. I—VIII, 1921—1929.
- Рыбное хозяйство, 1920—1946.
- Справочники по водным ресурсам СССР, I—XVII, 1934—1936.
- Труды Азовско-Черноморской научно-промышленной экспедиции (под ред. Н. М. Книповича), вып. 1—10, 1926—1933.
- Труды Аральской научной рыбохозяйственной станции, Аральск.
- Труды Астраханской ихтиологической лаборатории, Астрахань, 1909—1930.
- Труды Байкальской лимнологической станции, I—XI, 1945.
- Труды Балтийской экспедиции, вып. 1—2, 1910—1913.
- Труды Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. М., 1939.
- Труды Всеукраинской Государственной Черноморско-Азовской научно-промышленной опытной станции, Херсон (с 1925 г.).
- Труды Гидробиологической станции, Акад. Наук УРСР, Київ, 1938.
- Труды Зоологического института Академии Наук СССР.
- Труды Карадагской биологической станции, 1931.
- Труды Каспийской экспедиции, 1904, т. 1—4, 1908—1914.
- Труды Косинской биологической станции, М., 1924—1939.
- Труды лаборатории генезиса сапропеля, вып. 1—2, М.—Л., Акад. Наук СССР, 1939—1941.
- Труды Морского научного института, М. (с 1923 г.).
- Труды Новороссийской биологической станции им. В. М. Арнольди, Новороссийск, 1938.
- Труды Олонецкой научно-промышленной экспедиции, Л. (с 1920 г.).
- Труды Первой Всекаспийской научной рыбохозяйственной конференции, т. I, М.—Л., 1936.
- Труды Петергофского естественно-научного института (с 1925 г.).
- Труды Пресноводной (Бородинской) биологической станции, СПб., т. I—IV, 1901—1917 (с 1927 г. — Труды Бородинской пресноводной станции в Карелии).
- Труды Промысловой научной экспедиции по изучению Псковского водоема, Псков, 1912—1915.
- Труды Севанской гидробиологической станции, I—VIII, 1927—1947.
- Труды Северной научно-промышленной экспедиции (с 1920 г.). (С 1925 г. — Труды Института по изучению Севера), Л.
- Труды Сибирской ихтиологической лаборатории, Красноярск (с 1924 г.).
- Указатель литературы по гидрологии суши за 1928, 1929, 1930 гг., ЦУЕГМС, М., 1934, 1935, 1937.
- Экспедиция для научно-промышленных исследований у берегов Мурмана, под

- ред. Н. М. Книповича, т. I, 1902; т. 2, ч. I, 1904. Отчет за 1902, 1903, 1904 гг. (Л. Л. Брейтфуса). Труды Мурманской научно-промысловой экспедиции 1905—1906 гг. (Брейтфус Л. А., Исаченко Б. Л.).
- Acta Adriatici Instituti Biologico-Oceanographici. (Jugoslavia), No. 1—2, 1932.
- Allen E. J. A selected bibliography of Marine Bionomics and fishery investigations. Journ. du Conseil., vol. I, Copenhagen, 1926.
- Annales de biologie lacustre, vol. I—XV. Bruxelles, 1906—1922.
- Annales de l'Institut Océanographique, Paris.
- Archiv für Hydrobiologie, Stuttgart, 1908.
- Archiv Hydrobiologii i Rybactva, Varzsava.
- Beebe William. Eastern pacific expeditions of the New York Zoolog. Society, XIV. Introduction, Itinerary, list of stations, nets and dredges of the Eastern Pacific Zuca Expeditions 1937—1938, Sci. contrib. of the N. Y. Zool. Soc., 1938.
- Berichte der Deutschen wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung. Neue Folge, I—IX, 1925—1939.
- Bibliographia oceanographica. Fundator Johannes Magnini. 1936.
- Biological Bull. published by the Marine biological laboratory, vol. 1—77.
- Bulletin of the Scripps institute of Oceanography. L. Jolla, California, Technical series, vol. 1, No. 15, 1928.
- Folia zoologica et hydrobiologica, Riga, 1939.
- Handbuch der Seefischerei des Nordeuropas, Stuttgart.
- Ecology, 1—27, Brooklin, 1947.
- Institut océanographique de l'Indochine, Notes, 6—29, 31—32. Province de Nhatrang (Côte d'Annam). Station maritime de Cauda, 1929—1936.
- Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Leipzig (c 1908).
- Journal du Conseil, Copenhagen.
- Journal of Ecology, Cambridge.
- Journal of the marine biological association of the United Kingdom, Plymouth.
- Pubblicazioni della stazione zoologica di Napoli.
- Report of the Danish biological station to the Ministry of shipping and fisheries, I—XXXVII, 1890—1932, Copenhagen.
- Schulz. Bericht über die Fortschritte der Oceanographie 1915—1927. Geogr. Jahrb. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. Bd. 1—7 (c 1923—1935).
- Zeitschrift für Hydrologie (Hydrographie, Hydrobiologie, Fischereiwissenschaft), hrsg. von der Hydrologischen Kommission der Schweizerischen naturforschenden Gesellschaft, Aarau.
- Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie. Abt. A. Zeit. f. Morphol. u. Ökologie der Tiere, Berlin.
- Zoological Record.

## 6. Методика

- Алекин О. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.—М., 1941.
- Богоров В. Г. К методике обработки планктона (новая камера для обработки планктона). Русск. гидробиол. журн., VI, 1927.
- Верещагин Г. Ю. Методы полевого гидрохимического анализа в их применении к гидрологической практике. 2-е изд., Л., 1933.
- Верещагин Г. Ю. и Захваткин А. А. Новая модель горизонтальной планктонной сети. Тр. Байкал. лимнол. станц., V, 1933.
- Виркетис М. Сравнение уловистости планктонных сеток системы Нансена и Джеди. Изв. Гос. Гидрол. инст., № 68, 1934.
- Гаевская Н. С. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. III. Прибор для изучения водных животных (дворики). Зоол. журн., XVIII, 1939.
- Инструкции для исследования озер. Русск. Геогр. общ., СПб., 1908.
- Инструкции по биологическим исследованиям вод. Под ред. К. М. Дерюгина. Часть I. Биология морей. Раздел А: Исследование бентоса, вып. 1 и 2, ч. II, Биология материковых вод. Раздел А: Исследование бентоса, вып. 1—4. Раздел Б: Исследование планктона, вып. 1, Изд. ГГИ, Л., 1931.
- Карзинкин Г. и Кузнецов С. Новые методы в лимнологии. Тр. Лимнол. станц. в Косине, 13—14, 1931.
- Кашинский П. А. (ред.). Краткое руководство по химическому анализу воды в экспедиционных условиях. Акад. Наук СССР, М.—Л., 1946.
- Малинина В. С. Руководство для практических занятий по исследованию воды пресноводных водоемов (физикохимическое исследование). 2-е изд., Снабтехиздат, М.—Л., 1933.
- Поляков Ю. Д. Новый прибор для автоматической регистрации дыхания мелких животных (микрореспирограф). Тр. Мосрыбтуза, вып. 2, 1939.

- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. Изд. 3-е, Л., 1939.
- Рылов В. М. Краткое руководство к исследованию пресноводного планктона. Саратов, 1926.
- Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод. Изд. Постоянн. бюро Всесоюзн. водопров. съездов, М., 1927.
- Хлопин Г. В. Методы санитарных исследований. Т. I. Анализ питьевых и сточных вод. Изд. 3-е, Л., 1928.
- Abderhalden E. (herausg.). Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. IX. Methoden der Süßwasserbiologie, Methoden der Meerwasserbiologie, Berlin, 1930.
- Allen W. E. Methods in quantitative research on marine microplankton. Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Berkeley, 1930.
- Birge E. A. Limnological apparatus. Trans. Wisc. Acad. Sci., Au. L, vol. 20.
- Clark W. M. The Determination of Hydrogen Ions. Baltimore, 1922.
- Erdmann W. Ein neues Planktongerät für Horizontalfänge in verschiedenen Tiefen und seine Bedeutung für die praktische Fischerei. Ber. Deutsch. wiss. Komm. Meeresf., Neue Folge, Bd. 8, H. 3, 1937.
- Gibbons S. and Fräser J. The centrifugal pump and suction hose as method of collecting plankton samples. Journ. du Conseil vol. 12, Copenhagen, 1937.
- Halmé Erkki. Eine neue Methode zur Bestimmung der relativen Wanderungsintensität des Zooplanktons. Ac. Soc. f. fennica, 60, 1937.
- Hardy A. C. A new method of plankton research. Nature, CXVIII, 1926.
- Harvey H. W. Note concerning a measuring plankton net. Journ. du Conseil, vol. 10. Copenhagen, 1935.
- Hentschel E. Zur quantitativen Planktonmethodik. Kieler Meeresf., Bd., 1936.
- Issatschenko B. L. Apparat zur Entnahme von Wasserproben aus bedeutenden Tiefen. Zeitschr. d. gesamt. Hydrobiol., 1929.
- Kemp S., Hardy A. C., MacIntosh N. A. Discovery investigations objects. Equipment and methods. Discov. Rep., 1, 1929.
- Kofoid C. A. On a selfclosing plankton net for horizontal towing. Univ. Calif. Publ. Zool., vol. VIII, 1911.
- Krogh A. and Spärck R. On a new Bottomsampler for investigation of the Microfauna of the sea bottom with remarks on the quantity and significance of the Benthonic Microfauna. Kgl. Dans. Vidensk. Selskab. Biol. Medd., XIII, 4. Kobenh. 1936.
- Ostenfeld C. H. and Jespersen P. Standart net for plankton collections. Cons. perm. Int. Expl. Mer. Publ. circ., 84, 1924.
- Pearsall W. H. and Ulliyott P. A thermionic potentiometer for measuring light intensity with photo-electric cells. Journ. exper. biol., vol. 10, No. 4, 1933.
- Rylov W. M. Zur Methodik der Neuston Untersuchungen. Arch. Hydrobiol., Bd. 16, 1926.
- Schreiber E. Die Methoden einer physiologischen Meereswasseranalyse. Rapp. et proc. verb., LIII, 1929.
- Steiner G. Untersuchungsverfahren und Hilfsmittel zur Erforschung der Lebewelt der Gewässer. Handb. mikros. Tech., 1919.
- Steinmann P. Praktikum der Süßwasserbiologie. Berlin, 1915.
- Walther-Schurig. Hydrobiologisches und Plankton-Praktikum. Leipzig, 1910.
- Wunder W. Die Planktonröhre aus Cellhorn; ein neues hydrobiologisches Gerät. Arch., Hydrobiol., Bd. 28, 1935.

## 7. К главе первой

- Жадин В. И. Промысловые моллюски пресных вод СССР. Наркомместпром., М.—Л-1937.
- Морозов А. В. Биометрический анализ систематических отношений каспийско-волжских сельдей. Тр. Инст. рыбн. хоз., т. 2, вып. 4.
- Тихий М. И. Рыбоводство в водоемах общественного пользования СССР. Сборн. в честь Книповича, Л., 1927.
- Bateson W. Materials for the study of variation. London, 1894.
- Biddenbrock W. What physiological problems are of interest to the marine biologist in his studies of the most important species of fish? Cons. Perm. Intern. expl. me.: Rapp. et proc. verh. C I, 1. Pt., Copenhagen, 1936.
- Caullery M. Histoire des sciences biologiques. 1925.
- Davis H. S. Instructions for conducting stream and lake surveys. Bureau fish., Fish. circular, No. 26, Washington, 1938.
- Henking H. Die Wirkung des Krieges auf die Überfischung der Nordsee. Ber. Deutsch. Wiss. Komm. Meeresf., N. F., Bd. 1, 1925.
- Hjort Joh. Fluctuations in the year classes of important food fishes. Journ. du Conseil, vol. 1, 1926.
- Michael E. L. and Allen W. E. Problems of marine ecology. Ecology, vol. II, No. 2, 1921.

- Petterson O. Hydrographie, climate and fisheries in the transition area. Journ. du Conseil, vol. 1, 1926.
- Schnackenberg W. Zum Rassenproblem bei den Fischen. Journ. du Conseil, vol. 6, No 1, Copenhagen, 1931.
- Steur Ad. Rassenbildung bei einen marinen Planktoncopepoden. Zeitschr. wiss. Zoology, Bd. 125, 1925.
- The Woods Hole Oceanographic Institution. Journ. du Conseil, t. 5, 1930.
- Vaughan Thom W. Present trends in the investigations of the relations of marine organisms to their environment. Ecolog. monographs, vol. 4, 1934.
- Woltereck R. Races associations and stratification of pelagic Daphnids in some lakes of Wisconsin and other regions of the U. S. and Canada Transact. of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts a. Letters, vol. 27, 1932.

## 8. К главе второй

- Андряшев А. П. Об америкопацифическом распространении морской фауны в северной части Тихого океана. Зоол. журн., XVIII, 1939.
- Верещагин Г. К вопросу о биоценозах и стациях в водоемах. Русск. гидробиол. журн., II, № 3—4, 1923.
- Гурьянова Е., Закс И. и Ушаков П. 1. Сравнительный обзор литорали русских северных морей; 2. Литораль Кольского залива! Тр. Ленингр. общ. естеств., т. LVIII, вып. 2, 1928.
- Гурьянова Е. и Ушаков П. К фауне Черной губы на Новой Земле. Исследования морей СССР, вып. 6, 1928.
- Карзинкин Г. Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Русск. зоол. журн., VI, вып. 4, 1926.
- Ливанов Н. Система биоценозов моря. Тр. I Всеросс. съезда зоол., анат. и гистол., 1923.
- Потонье Г. Сапропелиты. Нефт. и сланц. хоз., Пгр., 1920.
- Резвой П. К определению понятия «биоценоз». Руск. гидробиол. журн., III, 8—10, 1924.
- Хохолкина Н. Н. Некоторые наблюдения в отношении распределения организмов обрастания на различных субстратах. Микробиология, 1939, т. 8.
- Черновский А. А. Вертикальное распределение животных в толще ила некоторых озер окрестностей Ленинграда. Зоол. журн., XVII, 1938.
- Agersborg H. P. K. The distribution, variation and evolution of certain prosobranchiate mollusca from the littoral zone of the coasts of New-Zeeland and Norway. Anat. Rec. 37, 1917.
- Alle W. C. Studies in marine ecology. 1. The distribution of common littoral invertebrates of the Woods Hole region.
- Alle W. C. Studies in marine ecology. 3. Some physical factors related to the distribution of littoral invertebrates. Biol. Bull., 44, 1923.
- Bauer Vict. Das Tierleben auf den Seegraswiesen des Mittelmeeres. Zool. Jahrb., Ab. Syst., Bd. 56, Jena, 1928.
- Brehm V. Ueber die Tiefenfauna japanischer Seen. Arch. Hydrobiol., Bd. 18, 1927.
- Crowder W. Between the tides. N. Y., 1931.
- Dahl F. Über die horizontale und vertikale Verbreitung der Copepoden im Ocean. Verhandl. deutsch. Zool. Gesellsch., 1914.
- Fischer E. Recherches de bionomie et d'oceanographie littorales sur la Rave et le littoral de la Manche. Ann. Inst. océanogr., t. 5, 1929.
- Hildebrand Samuel F. The Panama Canal as a passageway for fishes with lists and remarks on the fishes and invertebrates observed. Zoologica scient. contrib. New York Zoologic., vol. 24, pt. 1, No. 1—5, 1939.
- Moore G. M. A limnological investigation of the microscopic benthic fauna of Douglas lake, Michigan. Ecolog. monographs., vol. 9, 1939.
- Newcombe C. L. A study of the community relationships of the sea mussel *Mytilus edulis* L. Maryland Univ., Baltimore, Ecology, vol. XVI, No. 2, 1935.
- Raymond and Stetson. A new factor in the transportation and distribution of marine sediments. Science, 105, 1931.
- Richardson R. E. Changes in the bottom and shore fauna of the middle Illinois river and its connecting lakes since 1913—1915 as a result of the increase, southward, of sewage pollution. Bull. III. Natur. Hist. Survey, 14, 1921.
- Rylov W. M. Ueber das Neuston in einem Teiche der Umgebung von Alt-Peterhof (Gouv. Psk.). Arch. Hydrobiol., Bd. 15, 1925.
- Sparck B. Ueber die zoogeographische Bedeutung der Petersenschen Tiergemeinschaften. Zoogeographica, Bd. 3, H. 2, 1936.
- Spooner G., Mond a Moore H. B. The ecology of the Tamarestuary. VI. An account of the macrofauna of the intertidal muds. Journ. Mar. biol. Assoc. Unit. Kingdom, vol. XXIV, No. 1, 1940.

Thienemann. Die Grundlagen der Biocoenotik. Festschr. Zschokke, Basel, 1920.  
 Verwey J. Einiges über die Biologie Ost-Indischer Mangrove-Krabben. Treubia, 1930.  
 Watson J. G. Mangrove forests of the Malay Peninsula. Malayan For. Rec., 6, 1928.  
 Waughn T. W. Corals and the formation of coral reefs. Smithsonian Rept., 1919.

## 9. К главе третьей

- Быховская И. О влиянии размеров водоема на паразитофауну рыб. Уч. зап. Ленингр. Гос. унив., № 7, сер. биол., вып. 3, 1936.  
 Жадин В. И. К биологии моллюсков пересыхающих водоемов. Русск. гидробиол. журн., V, 1—2, 1926.  
 Засухин Д. Н., Кабанов Н. М., Неизвестнова Е. С. К изучению населения наносных песков в русле реки Оки. Русск. гидробиол. журн., VI, 3—5, 1927.  
 Москалев В. Влияние высушивания на латентный период «зимних» яиц *Daphnia pulex* de Geer. Сборн. научн. студ. работ Моск. Гос. унив., вып. 6, М., 1939.  
 Рылов В. М. К биологической характеристике населяемого личинками *Aporhels plumbeus* Steph. биотопа по анализу воды из дупла ясеня (*Fraxinus excelsior*). Докл. Акад. Наук СССР, 1927.  
 Суворов Е. К. О развитии яиц корюшки во влажной атмосфере. Зоол. журн., XVIII, 1930.  
 Bilski Fr. Über den Einfluss des Lebensraumes auf das Wachstum der Kaulquappen. Pflüg. Arch., 188, 1921.  
 Brandt A. Untersuchung in Baumhöhlengewässern auf *Fagus silvatica*. Arch. Hydrobiol., Bd. 27, 1934.  
 Goetsch W. Lebensraum und Körpergrösse. Biol. Zentralbl., Bd. 44, 1924.  
 Goetsch W. Die Körpergrösse der Tiere und die sie bestimmenden Faktoren. Naturwiss., No. 39, 1927.  
 Hall F. G. The vital limit of exsiccation of certain animals. Biol. Bull., 41, 1922.  
 Harms J. W. Die Realisation von Genen und die konsekutive Adaptation. Mitteilung. 4. Exper. Hervorg. Medienwechsel. Wasser zu Feuchtluft bzw. zu Trockenluft bei Gobiiformes *Gobius*, *Baleophth.* und *Periopht.* Zeitschr. wiss. Zoologie. Bd. 146, No. 3, 1935.  
 Hoffbauer C. Über den Einfluss des Wasservolumens auf das Wachstum der Fische. Allgem. Fisch. Zeit., 27, N. F., 1902.  
 Richet Ch., Bachrach E. et Cardioth. De l'adaptation des animaux marins à la mise à sec. C. R. Acad. Sci., Paris. CLXXXVII, 1928.  
 Varigny de. Recherches sur le nanisme exp. Contr. à l'étude de l'influence de milieu sur les organismes. Journ. Anat. Phys. 30, 1894.  
 Willer A. und Schnigenberg E. Untersuchungen über das Wachstum bei Fischen. I. Über den Einfluss des Raumfaktors auf das Wachstum der Bachforellenbrut. Zeitschr. Fischer., 25, 1927.  
 Woltereck I. Experimentelle Untersuchungen über die Blattbildung amphibischer Pflanzen. Flora, CXXIII, 1928.

## 10. К главе четвертой

- Васнецов В. О функции *Mesocercocoidium* костистых рыб. Русск. зоол. журн., т. 3, вып. 1—2, М., 1922.  
 Верещагин Н. К. К вопросу об экологических нишах и морфологических адаптациях. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., XLVIII, 1939.  
 Любичкая А. И. Изменение положения и функции полукружных каналов камбал как органа равновесия в связи с асимметрией их тела. Изв. Научно-исслед. инст. им. Лесгафта, т. XVI, вып. 1—2, Л., 1930.  
 Порецкий В. С. Материалы к изучению обрастаний в водоемах Карелии. Тр. Бородинск. пресноводн. станц., т. 5, 1927.  
 Рубцов И. А. Условия массового размножения мошек (*Simuliidae*). Тр. Военно-мед. акад. РККА им. С. М. Кирова, XIX, 1939.  
 Vorse Hildebrand. Ein Beitrag zum Problem der Schneckenbewegung. Zool. Jahrb., Bd. 54, H. 3, 1935.  
 Dabelow Ad. Die Schwimmanpassung der Vögel. Ein Beitrag zur biologischen Anatomie der Fortbewegung. Morphol. Jahrb., 54/2, 1925.  
 Eydend. Specific gravity of a factor in the vertical distribution of plankton. Proc. Canad. Phil. Soc., I, 1923.  
 Gray J. Studies in animal locomotion. The movement of fish with special reference to the eel; II. The relationship between waves or muscular contraction and the propulsive mechanism of the eel; III. The propulsive mechanism of the whiting (*Gadus merlangus*). Journ. exper. biol. vol. 10, 1933.

- Gray J. Studies in animal locomotion. VI. The propulsive powers of the Delphin. Journ. exper. biology, vol. XIII, London, 1936.
- Hill C. A. et Kofoid C. A. Marine borers and their relation to marine construction on Pacific coast. Univ. Calif. Press, Berkeley, 1928.
- Hors L. Ecology, bionomic and evolution of the torrential fauna with special reference to the organs of attachment. Philosoph. T. Roy. Soc., 218, London, 1930.
- Kokas E. Über die physiologische Bedeutung des Weberschen Apparates bei einigen Cyprionoiden. Zool. Jahrb., Bd. 52, H. 2, Jena, 1932.
- Neisvestnova-Shadina K. S. Zur Kenntnis des rheophilen Mikrobenthos. Arch. Hydrobiol., Bd. 28, 1935.
- Roll J. Die Entwicklung der Potamo Botanik. Ein Beitrag zur Geschichte von Fließwasserforsch. Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. u. Hydrogr. Bd. 39, H. 3/4, 1939.
- Russell F. S. On the value of certain plankton animals as indicators of water movements in the English channel and North Sea. Journ. Mar. biol. assoc., NS., vol. XX, No. 2, Plymouth, 1935.
- Schott G. Die Wasserbewegungen im Gebiete der Gibraltarstrasse. Journ. du Conseil, vol. 3, 1928.

## II. К главе пятой

- Алабышев В. Зональность озерных отложений. Изв. Сапропел. ком., 6, Акад. Наук, Л., 1932.
- Арнольд И. Н. Удобрение прудов. М.—Л., 1941.
- Беклемишев В. Н. Предварительные исследования по вопросу о выживании Entomostraca в растворах солей. II. Способы летального действия солей. Изв. Биол. научно-исслед. инст. при Пермск. унив., III, 3, 1924.
- Беляев Г. М. О развитии некоторых черноморских беспозвоночных в каспийской воде. Зоол. журн., XVIII, 1939.
- Ваксман С. А. Гумус, происхождение, химический состав и значение его в природе. М., 1937.
- Винберг Г. Новые работы по осморегуляции (реф.). Успехи совр. биологии, т. 10, 1939.
- Гаевская Н. С. Изменчивость у *Artemia salina*. Тр. Особ. зоол. лаб. Акад. Наук, сер. 2, № 8, СПб., 1916.
- Гаузе Г. Ф. Исследования по естественному отбору у простейших. I. Приспособление *Paramecium aequalia* к повышению солёности среды. Зоол. журн., XVIII, 1939.
- Гурвич В. Ф. К вопросу о влиянии степени солёности водоёма на состав его протофауны. Тр. Ср.-Аз. унив., сер. VIII-а, Зоология, вып. 12, 1934.
- Гурьянова Е., Закс И. и Ушаков П. К фауне эстуарий Мурманского побережья. Тр. Ленингр. общ. естеств., т. XI, вып. 2, 1926.
- Дагаева В. А. Наблюдения над жизнью Соленого озера Круглой бухты у Севастополя. Изв. Акад. Наук, № 15—17, Л., 1927.
- Дерюгин К. Реликтовое озеро Могильное. Тр. Петергофск. ест.-научн. инст., № 2, 1925.
- Джонстон. Условия жизни в море. П., 1919.
- Елицина Н. В. Влияние морской соли на развитие пресноводных дафний и адаптация их к условиям повышенной солёности. Вопросы экологии и биоэкологии, вып. 4, 1939.
- Ермаков Н. В. Жизнь солёных водоёмов (Эльтон и Баскунчак). Саратов, 1928.
- Исаченко Б. Л. Микробиологические процессы в солёных озерах Кулундинской степи. Проблемы Урало-Кузбасск. комбината, II, Изд. Акад. Наук СССР, Л., 1933.
- Исаченко Б. Л. Об очередных задачах микробиологического изучения воды и грунтов морей. Докл. Юбил. сессии Арктич. инст., М.—Л., 1945.
- Колесников В. П. К вопросу о происхождении каспийских моллюсков. Докл. Акад. Наук, нов. сер., т. XXV, № 5, 1939.
- Коржув П. А. Осморегуляция у водных животных. Успехи совр. биологии, № 3, 1938.
- Николаев В. И. Соляные проблемы в СССР и физико-химический анализ. Акад. Наук, Л. 1931.
- Рылов В. М. К вопросу о ледниковых реликтах в пресноводной фауне. Изв. Росс. гидр. инст., 1, 1920.
- Соловьев М. М. Проблема сапропеля в СССР. Акад. Наук СССР, Л., 1932.
- Твенхофел У. Х. Учение об образовании осадков. М.—Л., 1936.
- Тильден Д. Е. Океан как источник витаминов на земле. Карело-Мурманский край, № 3, 1928.
- Успенский Е. Е. Марганец в растениях. Журн. опытно. агрономии, 1915.
- Успенский Е. Е. Железо как фактор распределения водорослей. Тр. Бот. инст. при физ.-матем. факульт. I МГУ, М., 1925.
- Ушаков П. В. Некоторые особенности жизни в эстуариях. Природа, 1939.

- Шманкевич П. И. Некоторые ракообразные соляноозерных и пресных вод и их отношение к среде. Зап. Новороссийск. общ. естеств., вып. 3, Одесса, 1875.
- Яценко А. Т. Связь внешней среды и жидкости мантийной полости с кровью пресноводных Lamellibranchiata. Журн. exper. биол. и мед., 4, 1926.
- Adolph E. F. Some physiological distinctions between freshwater and marine organisms. Biol. Bull., 48, 1925.
- Adolph E. F. and P. E. The regulation of body volume in freshwater organisms. Journ. exper. zool., 43, 1925.
- Adolph E. F. The process of adaptation to salt solutions in frogs. Journ. exper. zool., 49, 1927.
- Allen E. J. et Nelson E. W. On the artificial culture of marine plankton organisms. Quart. Journ. Micr. Soc., t. 55.
- Alten. Der Einfluss der Düngung auf die Algen, insbesondere auf die Diatomeen. Zeitschr. Fischer, 20, 1919.
- Amei ya J. Observations on the development of the Oyster and the effect of salinity upon it. Suisan Gakkwai, H. 3, 1921.
- Amei ya J. Ecological studies of Japanese oysters with special reference to the salinity of their habitats. Journ. Col. Ags., Imp. Univ. Tokyo, 9, 1928.
- Ancona U. Influence de la concentration saline du milieu sur les organismes marins. Comm. int. pour l'exper. de la Mer Méditerranée. Rap. et Proc. Verb., N. S., IV, 1929.
- Anandale N. The fauna brackish ponds at Port Canning Lower-Bengal. Rec. Ind. Mus., 1, 1907.
- Anandale N. The marine element in the fauna of Ganges. Bijds. Dierk Amsterdam, 1922.
- Atkins W. R. G. The phosphate content of fresh and salt waters in its relationship to the growth of algal plankton.
- Atkins W. R. G. Seasonal variations in the phosphate and silicate content of seawater on relation to the Phytoplankton Crop. part V, Journ. Mar. biol. assoc., N. S., vol. XVI, 1930.
- Bateman J. B. Osmotic and ionic regulation in the shore crab, *Carcinus meanas* with notes on the blood concentrations of *Gammarus locusta* and *Ligia oceanica*, Exper. biol., 10, 1933.
- Batshelder C. H. An ecological study of a brackish-water stream. Ecology, vol. VII, 1926.
- Beadle L. C. Osmotic regulation in *Gunda ulvae*. Journ. exper. biol., vol. 11, 1934.
- Bethe A. Ionendurchlässigkeit der Körperoberfläche von wirbellosen Tieren des Meeres als Ursache der Giftigkeit von Seewasser abnormer Zusammensetzung. Pflüg. Arch. gesamt. Physiol., 1929.
- Birge E. A. and Juday C. Particulate and dissolved organic matter in inland lakes. Ecolog. monographs, vol. 4, 1934.
- Boas J. E. V. Über den ungleichen Entwicklungsgang der Salzwasser und Süßwasserform von *Palaemonetes varians*. Zool. Jahrb., Bd. 24, 1889.
- Bogucki M. Recherches sur la regulation osmotique chez l'isopode marine *Mesidotea*. entomon. Arch. Intern. Physiol., 35, 1932.
- Borcea J. Faune des liman roumains en relation avec le problème de l'adaptation des êtres marins a l'eau douce et données sommaires sur la faune de la Mer Noire. Intern. Congr. Zool., 10, 2, Budapest, 1929.
- Brandt K. Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Planktons. Wiss. Meeresunters., Kiel, 1888.
- Brandt K. Phosphate and Stickstoffverbindungen als Minimumstoffe für die Produktion im Meere. Rap. et Proc. verb., LIII, 1929.
- Chomkovič G. Über die Permeabilität der Haut bei Fischen für Lösungen von organischen Nährsubstanzen, Glukose, Sacharose, Pepton, 6 Mitt. Pflüg. Arch. gesamt. Physiol., 211, 1926.
- Cooper L. H. N. Phosphorus, nitrogen, iron and manganese in marine zooplankton. Journ. int. B. S. Ass., XXIII, 1939.
- Crétin M. Les réactions histologiques du calcium. C. R. Ass. Anat., t. 18, 1922.
- Czenzny R. Welchen Zweck verfolgt die Bestimmung der organischen Substanz im Wasser? Zeitschr. Fischer., 26, N. u. B., 1928.
- Dakin W. J. Aquatic animals and their environment. The constitution of the external medium and its effect upon the blood. Intern. Rev. Hydrobiol. u. Hydrol., 5, 53, 1912.
- Dakin W. and Edmonds F. The regulation of the salt contents of the blood of aquatic animals, and the problem of the permeability of the bounding membranes of aquatic invertebrates. Austral. Journ. exper. biol. med. sci., VIII, Adelaid, 1931.
- Defff. Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung wirbelloser Meerestiere. Wiss. Meeresunters., Kiel, 1912.
- Demöll R. Teichdüngung. Handb. Binnenfischer. Mitteleuropas, Bd. 4, Stuttgart, 1925.
- Duval M. Recherches physico-chimiques et physiologiques sur le milieu interieur des animaux aquatiques. Ann. Inst. océanogr. Monaco, Nouv. sér., t. 23, 233—407, 1925.

- Duval Marcel. Recherches sur le milieu interieur de *Telphusa fluviatilis* Latr. Bull. Inst. Océanogr., No. 490, 1927.
- Edmonds Enid. The relations between the internal fluid of marine invertebrates and the water on the environments with special reference to Australian Crustacea. Proc. Linn. Soc. New South Wales., vol. LX, p. 3/4, 1933.
- Ekmán Sven. Die südbaltischen marine-glacialen Relikte und die Stauseetheorie. Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., Bd. 24 Leipzig, 1930.
- Fischer E. Sur la faune littorale du *Fucus rocheux* en particulier, dans un milieu à salure très variable. Bull. Inst. océanogr., No 511, Monaco, 1928.
- Fischer H. Die Entwicklung der Teichdünung als Wissenschaft. Allgem. Fisch. Zeit., 22, 1916.
- Fountain M. Recherches sur le milieu intérieur de la Lamproie marine C. R. Acad. Sci., CXCI, 680, 1939.
- Fredericq L. Action du milieu marin sur les invertébrés. Arch. intern. Physiol., 19, 1922.
- Gardiner A. Phosphat production by planktonic animals. Journ. du Conseil, vol. 12, Copenhague. 1937.
- Germain L. Origine de la faune fluviatile d'Est Africain. 9. Congr. intern. Zool. Monaco, 1913, (1914).
- Gibitz Anton. Verbreitung und Abstammung mariner Cladoceren. Verhandl. Zool. Bot. Wien, 71, 1922.
- Gran H. H. und Rund B. Untersuchungen über die im Meerwasser gelösten organischen Stoffe. Avhand. utgiff. av Det. Norske, V. Akad., Oslo, Mathem-Naturwiss. Klasse, No 6, 1926.
- Gurney R. The origine and conditions of existence of the fauna of fresh water. Transact. Norfolk Naturalistes Soc., V, IX, 1914.
- Harnisch O. Osmoregulation und osmoregulatorischer Mechanismus der Larve von *Chironomus thummi*. Zeitschr. vergl. Physiol., 21, 1934.
- Juday Ch. and Birge E. A. Pontoporeia and Mysis in Wisconsin lakes. Ecology, vol. VIII. No. 4, 1927.
- Keys A. B. The mechanism of adaptation to varying salinity in the common cel and the general problem of osmotic regulation in fishes. Proc. Roy. Soc. B., vol. 112, 1933.
- Kreps E. and Verjbinskaya. Seasonal changes in the phosphate and nitrate content and in hydrogen ion concentration on the Barents sea. Journ. du Conseil, vol. 5, 1930.
- Kreps E. and Verjbinskaya A. N. The consumption of nutrient salts in the Barents Sea. Journ. du Conseil, vol. 7, 25, 1932.
- Krikeny J. Über die nutritive Bedeutung der im Wasser aufgelösten organischen Substanzen für die Wassertiere. Arch. Hydrol., 16, 1925.
- Krogh H. Über die Bedeutung von gelösten organischen Substanzen bei der Ernährung von Wassertieren. Zeitschr. vergl. Physiol., 12, 1930.
- Krogh A. The active absorption of ions in some fresh-water animals. Zeitschr. gesamt. Physiol., 25, 1938.
- Krogh G. Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge, 1939.
- Lunde Gulbrand, Bøe Jens and Closs Karl. Jodine content of American Marine Animals. Journ. de Conseil, vol. 5, 1930.
- MacCallum A. B. The Paleochemistry of the ocean. Trans. Canad. inst., VII, 1904.
- Maluf N. S. R. The blood of Arthropods. Quart. Rev., Biol., 14, 1939.
- Margaria R. The osmotic changes in some marine animals, Proc. Roy. Soc., B., -107, 1931.
- Martini E. Über Beeinflussung der Kiemenlänge von Aëdes-Larven durch das Wasser. Verhandl. intern. Verein. theor. organ. Limnologie, Bd. I, 1923.
- Medwedew N. B. Über den osmotischen Druck der Haemölymphe von *Artemia salina*. Zeitschr. vergl. Physiol., 5, 1927.
- Meyer. Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung wirbelloser Tiere. Kiel, 1913.
- Naumann E. Untersuchungen über die Eisenorganismen Schwedens. Sv. Vet. Akad. Hand., 62, 1921.
- Naumann E. Einige neue Gesichtspunkte in Systematik der Gewässertypen mit besonderer Berücksichtigung der Seetypen. Arch. Hydrobiol., 20, 1929.
- Neubaur R. Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna des Stetiner Haffs und der Swinemünder Bucht. Zeitschr. Fischer., 25, 1927.
- Needham J. On the penetration of marine organisms into fresh water. Biol. Zentralbl., Bd. 50, 1930.
- Noddack J. u. W. Schwermetalle in Meerestieren. Arch. Zool., 32, 1939.
- Orton J. H. Experiments in the sea, on the growth inhibitive and preservative value of poisonous points and other substance. Journ. Mar. biol. assoc., vol. XVI, 1930.
- Pauls Maria. Die Einwirkung von Mineraldüngung auf die planktonischen Lebewesen in Teichen. Zeitschr. Fischer., 20 (N. F. IV), Berlin, 1919.

- Pearse A. S. The migration of animals from the ocean in to fresh water and land habitats. Amer. Nat., vol. 61, 1927.
- Pearse A. S. Freezing-points of blood of certain littoral and estuarine animals. Pap. Tortugas Lab., 28, 1932.
- Pelssener P. L'origine des faunes d'eau douce. Rev. du mois, 2, Paris, 1906.
- Percival E. A report on the fauna of the Estuaries of the river Tamar and the river Lyncha. Journ. Mar. biol. assoc., N. S., vol. XVI, No. 1, Plymouth, 1929.
- Pirozhnikof P. L. Zur Limnologie der Baraba-Seen in Verbindung mit der Lehre von den Gewässertypen. Arch. Hydrobiol., Bd. 24, 1932.
- Ranson G. L'absorption des matières organique dissolutes sur la surface extérieure du corps chez les animaux aquatiques. Ann. Inst. Océanogr., t. 4, fasc. 4, Paris.
- Ranson G. Le rôle de la matière organique dissolue dans l'eau et les théories de Pütter. Bull. Mus. Nat. d'Histoire Nat., 2 sér., VIII, Paris, 1936.
- Redeke H. C. Zur Biologie der Niederländischen Brackwassertypen. Bijdr. Diesk., 22, 329—335, 1922.
- Redeke H. C. Über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. Verhandl. Intern. Vers. Limnol., VI, 1933.
- Remane A. Die Brackwasserfauna (mit besonderer Berücksichtigung der Ostsee). Zool. Anzeig. Suppl., Leipzig, 1934.
- Schermer E. Süßwassermollusken im Salzwasser. Monatsschr. Seeaquar. u. Meeresk., H. 4, 1924.
- Schliefer, C. Die biologische Bedeutung der Salzkonzentration der Gewässer, Naturwiss., No. 16, 1928.
- Schliefer C. Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf Marineorganismen. Zeitschr. vergl. Physiol., 9, 1929.
- Schliefer C. Neuere Ergebnisse und Probleme aus dem Gebiete der Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev., X, Cambridge, 1935.
- Schlienz W. Verbreitung und Verbreitungsbedingungen der höheren Krebse im Mündungsgebiet der Elbe. Arch. Hydrobiol., Bd. 14, 1923.
- Schwabe E. Über die Osmoregulation verschiedener Krebse. (Malacostraken). Zeitschr. vergl. Physiol., 19, 1933.
- Sollas W. J. On the origin of freshwater faunas. Sc. Tr. R. Dublin Soc., V, III (ser. 12), Dublin, 1884.
- Stamp L. The geographical evolution of the North Sea Basin. Journ. du Conseil, vol. 11, 135—63, Copenhagen, 1936.
- Stowell F. P. The absorption of ions from sea water by sand. Journ. Mar. biol. assoc., vol. XIV, No. 4, 1927.
- Thienemann A. Die Salzwassertierwelt Westfalens. Verhandl. deutsch. Zool. Gesellsch., 1913.
- Tschernowskij A. Über einen Fund von Süßwassermedusen in den Wasserbehältern der Stadt Alt-Buchara. Zool. Anzeiger. Bd. 103, H. 7/8, 1933.
- Vernadsky V. Sur le radium dans les organismes aquatiques. C. R. Acad. Sci. excl., 421, 1930.
- Vialli N. Zusammenstellung der osmotischen Drucke bei Wirbellosen. Arch. Physiol., 23, 1925.
- Wattenberg H. und Meyer H. Der jahreszeitliche Gang des Gehaltes des Meerwassers an Planktonnährstoffen in der Kieler Bucht im Jahre 1935. Kieler Meeresf., Bd. 1, Kiel., 1936.
- White F. D. Studies on marine wood barers. The toxicity of various substances on Limnoria lignorum. Contrib. Canad. biol. a. Fisch., N. S., IV, 1929.
- Welch P. S. The respiratory mechanism in certain aquatic Lepidoptera. Trans. Amer. Micr. Soc., 41, 1922.
- Wells N. Change in rate of respiratory metabolism in a Teleost Fish induced by acclimatization to high and low temperature. Biol. Bull. Woods Hole, LXIX, 1935.
- Willer A. Untersuchungen über das Wachstum bei Fischen. II, III u. IV. Weitere Untersuchungen über den Einfluss äusserer Faktoren auf das Wachstum der Bachforellen. Zeitschr. Fischer., 26, 1928.
- Willer A. Studien über das Frische Haff. Zeitschr. Fischer., 23, N. u. B. 1925.
- Woronichin N. N. Zur Biologie der Bittersalzigen Seen in der Umgebung von Pjati-gorsk. Arch. Hydrobiol., Bd. 17, 1926.
- Woskoboïnikoff M. M. Der Apparat der Keimenatmung bei den Fischen. Zool. Jahrb. Anat., 55, 1932.

## 12. К главе шестой

- Исаченко Б. Исследования над бактериями Северного Ледовитого океана. Тр. Мурманск. научно-промысл. экспед. 1906 г. 1914.
- Котовский Л. Химизм замора на Оби и меры борьбы с замором. Изв. Гос. Гидрол. инст., № 66, 1934.

- Крепс Е. К физиологии и биологии асцидий. Л., 1925.
- Кузнецов С. И. Определение интенсивности поглощения кислорода из водной массы озера за счет бактериологических процессов. Тр. Лимнол. станц. в Косине, 22, 1939.
- Митропольский С. А. «Сгар» рыбы в бассейне реки Ахтубы. Тр. Ихтиол. лаб. Упр. Касп.-Волжск. рыбол. пром., т. I, вып. I и 2. Астрахань, 1909.
- Никитин В. Н. и Мальм Е. К вопросу о влиянии кислородного режима Черного моря на вертикальное распределение зоопланктона. Изв. Гос. Семен. инст. физ. мет. л. III. Севастополь, 1928.
- Скопинцев Б. А. Подледный зимний гидрохимический режим реки Волги в связи с замором зимой 1939 г. Докл. Акад. Наук, 26, 1940.
- Суворов Е. Как рыба дышит. Природа, 1940.
- Шмидт П. Ю. Анабиоз. Пгр., 1923.
- Alsterberg G. Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden. Eine experimentell-physiologische Untersuchung auf ökologischer Grundlage. Lunds Univ. Hyndl., N. F., 33, 1922.
- Baldwin F. M. Comparative rates of oxygen consumption in marine forms. Proc. Iowa Acad. Sci., 30, 1924.
- Biernatzki R. Unsere Kenntnis vom Atmungsstoffwechsel der Wassertiere (Fische und Wirbellose). Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., Bd. III, 1910—1911.
- Birge Ed. und Juday Ch. The Inland lakes of Wisconsin. The dissolved gases of the water and their biological significance: Wisconsin Geol. a. Natur. Hist. Survey, Bull. No. 22, Madison Wisc., 1911.
- Bohn G. Des mécanismes respiratoires chez les Crustacés decapodes. Bull. scient. Fr. et Belg., t. 36, 1903.
- Borden M. A. A study of the respiration and of the function of haemoglobin in *Planorbis corneus* and *Arenicola marina*. Journ. Mar. biol. assoc., Unit. Kingdom, New Ser., vol. XVII, No. 3, 1931.
- Bruce J. R. The respiratory exchange of the mussel (*Mytilus edulis*). Bioch. Journ., 20, 1926.
- Brutschy A. und Güntert A. Gutachten über den Rückgang des Fischbestandes im Hallersee. Arch. Hydrobiol., Bd. 14, 1923.
- Buch Kurt. Die Verwendung von Stickstoff und Sauerstoffanalysen in der Meeresforschung. Journ. du Conseil, vol. 4, 1929.
- Bull H. O. Resistance of *Eurytemora hirudinoides* Nord a brackish copepod to oxygen depletion. Nature, 406, 1931.
- Carter G. S. and Beadle L. C. The fauna of the swamps of the Paravayan Chaco in relation to its environment. 1. Physicochemical nature of the environment; 2. Respiratory adaptation in the Oligochaeta; 3. Respirations, adaptations in the Oligochaeta. Journ. Linn. Soc., London, Zool., 37, 1930—1931.
- Cernajev N. und Nowak W. Ein Beitrag zur Frage des Gasstoffwechsels im Wasser mit besonderer Berücksichtigung des Sauerstoffgehalts und der Kohlensäuremenge. Arch. Hydrobiol., Bd. 21, H. 4, 1930.
- Dakin W. J. und Dakin C. M. G. The oxygen requirements of certain animals and its bearing on the food supply. Brit. Journ. Exper. Biol., 2, 1925.
- Dam van L. Über die Atembewegungen und das Atemvolumen von *Phryganea*-Larven, *Arenicola marina* und *Nereis virens*, sowie über die Sauerstoffausnutzung bei *Anodonta cygnea*, *Arenicola marina* und *Nereis virens*. Zool. Anzeiger, CXVIII, 1937.
- Dodson R. The problem of Polluted Shellfish and its solution. Journ. du Conseil, vol. 5, 1930.
- Green. Analysis of the gases of the air bladder of the California singing fish — *Porichthys notatus*. Journ. Biol. Chem., t. 59, 1924.
- Henze M. Über den Einfluss des Sauerstoffdruckes auf den Gaswechsel einiger Meerestiere. Biochem. Zeit., Bd. 26, 1910.
- Hora S. L. I. The value of the field observations in the study of organic evolution. Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 34, 1930; 2. Respiration in fishes. Ibid., 36.
- Issatschenko B. Über Nitrifikation im Meer. C. R. Acad. Sci., 1926.
- Jacubova L. und Malm E. Die Beziehungen einiger Benthosformen des Schwarzen Meeres zum Medium. Biolog. Zentralbl., Bd. 51, H. 3, 1931.
- Kniep A. Über die Assimilation und Athmung des Meeresalgen. Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., VII, 1914.
- Kreps E. Untersuchungen über den respiratorischen Gaswechsel bei *Balanus crenatus* bei verschiedenem Salzgehalt des Aussenmilieus. II. Mitteilung: Über den Einfluss von verschiedenen pH auf die O<sub>2</sub>-Verbrauchung, über die CO<sub>2</sub>-Abgabe bei verschiedenem Salzgehalt des Aussenmilieus. Pflüg. Arch., 222, Berlin, 1929.
- Krogh A. The abnormal CO<sub>2</sub> percentage in their in Greenland and the general relations between atmospheric and oceanic carbonic acid. Meddel. om Grönland, t. 26, 1904.
- Lecher Hermann. Der respiratorische Wert. Zeitschr. Fischer. 26, 1928.
- Leiner M. Die Physiologie der Fischatmung. Leipzig, 1938.

- Löwenstein O. Respiratory rate of *Gammarus chevreuxi* in relation to differences in salinity. Journ. exper. biol., XII, London, 1935.
- Marshall S., Nicholls A. and Orr A. On the biology of *Calanus finmarchicus*, Pt. VI. Oxygen consumption in relation to environmental conditions Journ. mar. biol. assoc., Plymouth, 1935.
- Nikitinsky J. und Mudrezow a-Wyss K. Über die Wirkung der Kohlensäure, des Schwefelstoffes, des Methans und der Abwesenheit des Sauerstoffes auf Wasserorganismen. Zentralbl. Bakt., Parasit. u. Infekt., II Abt., 81, 1930.
- Piehl S. Über die Beziehungen zwischen Atmung, Osmoregulation und Hydratation der Gewebe bei euryhalinen Meeresvertebraten. Zool. Jahrb., Abt. allgem. Zool. u. Physiol., LVI, Jena, 1936.
- Ruttner F. Bemerkungen über den Sauerstoffgehalt der Gewässer und dessen respiratorischen Wert. Naturwiss., No. 14, 1926.
- Ruttner F. Über den insbesondere von der Temperatur abhängenden respiratorischen Wert des im Wasser enthaltenden Sauerstoffes. Naturwiss. No. 14, 1926.
- Rylov W. M. Einige Beobachtungen über den Einfluss der Schwefelwasserstoffgährung in dem Schlamm-sedimenten kleiner Gewässer auf die Produktion und die vertikale Verteilung des Zooplanktons. Verhandl. Intern. Verein. Limnol., 2, 1924.
- Schäperclaus W. Untersuchungen über den Stoffwechsel, insbesondere der Atmung niederer Wassertiere. Zeitschr. Fischer., 23, 1925.
- Schoenemund E. Beiträge zur Biologie der Plecopterenlarven mit besonderer Berücksichtigung der Atmung. Arch. Hydrobiol. Bd. 15, 1924.
- Thienemann A. Der Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffgehalt und der Zusammensetzung der Tiefenfauna unserer Seen. Intern. Rev. gesamt Hydrobiol., 6, 1913.
- Thienemann A. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Zusammensetzung der Fauna in Norddeutschen Seen (erste Mitteilung). Arch. Hydrobiol., Bd. 12, 1918.
- Thienemann A. Die beiden Chironomusarten der Tiefenfauna der norddeutschen Seen. Arch. Hydrobiol., Bd. 13, 1922.
- Thienemann A. Mysis relicta im sauerstoffarmen Tiefenwasser der Ostsee und das Problem der Atmung im Salzwasser und Süßwasser. Zool. Jahrb. Allgem. Zool. u. Physiol., 45, 1928.
- Trawinsky A. Etudes sur la putrification des Ascidies. Bull. Inst. Océanogr., No. 541, Monaco, 1929.
- Troll W. Über die sogenannten Atemwurzeln der Mangroven. Natur. u. Museum, Bd. 62, H. 4, Frankfurt a/M., 1932.

## 13. К главе седьмой

- Кузнецов С. И. Окислительно-восстановительный потенциал в озерах и метод его колориметрического определения. Тр. Лимнол. станц. в Косине, 20, 1935.
- Михаэлис Л. Окислительно-восстановительные потенциалы и их физиологическое значение. М., 1936.
- Савич В. Г. Влияние реакции среды на пресноводных инфузорий. Изв. Инст. exper. биол., 1, 1921.
- Таусон В. Влияние водородных ионов и антагонистическое действие катионов на выживаемость животных. Изв. Биол. Научно-исслед. инст. при Пермск. унив., т. II, вып. 10; т. III, вып. 2—6.
- Успенская Я. И. Проникание красок и меди в клетки водорослей в связи с pH и гН внутри клеток и в среде. Микробиология, 1939, т. 8.
- Щербakov A. П. О концентрации водородных ионов в Глубоком озере. Тр. Гидробиол. станц. на Глубоком озере, т. 6, вып. 4.
- Atkins W. R. G. The hydrogen-ion concentration of sea water in its biological relations. Journ. Mar. biol. assoc., vol. XII, 1922.
- Bresslau E. Die Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration für die Hydrobiologie. Verhandl. Intern. Verein. Limnol., Bd. III, 1927.
- Clark W. M. The determination of Hydrogen ions. Baltimore, 1920.
- Creaser Charles W. Relative importance of hydrogen-ion concentration, temperature, dissolved oxygen and carbon-dioxide tension, on habitat selection by brooktrout. Ecology, vol. 11, No. 2, 1930.
- Fischer E. Sur la tolérance de quelques espèces animales du littoral, vis à vis des variations du pH. Bull. Inst. Océanogr., No. 505, 1927.
- Gail F. W. Some experiments with *Fucus* to determine the factors controlling its vertical distribution. Puget Sound. Mar. Stat., Publ. 2, 1920; Hydrogen-ion concentration and other factors affecting the distribution of *Fucus*. Ibid., 2.
- Harnisch O. Die Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration für die Eigenart der Moorfauna. Verhandl. Zool. Gesellsch., Bd. 29, 1924.
- Jewell M. E. The fauna of an acid stream. Ecology, vol. III, No. 1, 1922.

- Kandler R. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserstoffionenkonzentration, freier Kohlensäure und Alkalinität im Meerwasser. Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., Bd. 24, 3/4, 1930.
- Koltzoff N. K. Über die Wirkung von H-Ionen auf die Phagozytose von Carchesium Lachmani. Intern. Zeitschr. Physik.-chem. Biol., Bd. I, H. 1, u. 2, 1914.
- Labbé A. Influence du Ph. ascendant de l'eau de mer sur la rapidité de la segmentation des oeufs d'Halosydna et de Sabellaria. C. R. Acad. Sci., 176, Paris, 1923.
- Labbé A. Une lignée phylogénétique expérimentale. C. R. Acad. Sci., Paris, 179, 1924.
- Legendre René. La concentration en ions hydrogènes de l'eau de mer Paris, 1925.
- Legendre René. Bibliographie complémentaire sur la concentration en ions hydrogènes de l'eau de mer (1925—1935). Monaco, 1937.
- Lehmann C. Die Bedeutung der Alkalinität im Stoffhaushalte der Gewässer unter besonderer Berücksichtigung ihres fischereibiologischen Wertes. Zeitschr. Fischer., 23, 1925.
- MacClendon F. The composition, especially the Hydrogen ion concentration of sea water in relation to marine organisms. Journ. biol. chem., t. 28, 1916.
- Naumann E. Notizen zur experimentellen Morphologie pflanzlichen Limnoplanktons. I—II. Botaniska Notiser, 1925.
- Phillip C. B. Diurnal fluctuations in the hydrogen ion activity of a Minnesota lake. Ecology, vol. VIII, No. 1, 1927.
- Powers E. B. The variation of the condition of sea water, especially the hydrogen-ion concentration and its relation to marine organisms. Publ. Puget Sound biol. stat., vol. 2, 1920.
- Powers E. B. The relation between pH and aquatic animals. Amer. Naturalist, LXIV, 1930.
- Saunders I. Z. The effect of the hydrogen ion concentration on the behavior, growth and occurrence of Spirostomum. Proc. Camb. Phil. Soc. Biol. Sci., 1, 1924.
- Shelford V. E. and Pirvers E. B. An experimental study of the movements of Herring and other fishes. Biol. Bull., 28, 1915.
- Shelford V. E. The determination of hydrogen-ion concentration in connection with fresh water biological studies. Bull. III. div. Natur. Hist. Survey, XIV, 1923.
- Skadovskiy S. N. Hydrophysiologische und hydrobiologische Beobachtungen über die Bedeutung der Reaktion Mediums für die Süßwasserorganismen. Verhandl. Intern. Verein. Limnologie, Bd. I, 1923.
- Smith H. W. and Clow G. H. A. The influence of hydrogen ion concentration on the development of normally fertilized Arbacia and Asterias eggs. Biol. Bull. mar. biol. labor. Woods Hole, Mass., t. 47, No. 6, 1924.

## 14. К главе восьмой

- Берг Л. С. Недавние климатические колебания и их влияние на миграции рыб. Проблемы физ. географии, кн. 2, 1935.
- Бронштейн З. С. К биологии зимних яиц дафний. Русск. гидробиол. журн., 1, 1922.
- Буткевич В. Л. и Богданов И. В. Некоторые особенности бактериального населения арктических морей. Микробиология, 1939, т. 8.
- Винберг Г. Интенсивность обмена и температурная адаптация. Успехи совр. биологии, т. 5, вып. 2, 1936.
- Герасимов И. Н. и Марков К. К. Ледниковый период на территории СССР. М.—Л., 1939.
- Гурьянова Е. Ф. К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна. Изв. Акад. Наук, 1939.
- Дорофеев С. В. Влияние ледовых условий на поведение гренландского тюленя. Зоол. журн., XVIII, 1939.
- Закржевский Б. С. О термофильных дробянках горячих источников Таджикистана. Булл. Ср.-Аз. Гос. унив., вып. 19, № 20, 1934.
- Зернов С. А. О зимовке водяных организмов во льду и мерзлой земле. Русск. гидробиол. журн., 1928.
- Зернов С. А. и Шмальгаузен О. И. О пределах жизни при отрицательных температурах. Докл. Акад. Наук СССР, т. XLIV, № 2, 1944.
- Калабухов Н. И. Спячка животных. М.—Л., 1936.
- Личков Б. Л. О древних оледенениях и великих аллювиальных равнинах. Зап. Гос. Гидрол. инст., т. 4, 1931.
- Любименко В. Н. Биология растений. Анализ приспособительной деятельности растения. Вып. 1, Пб., 1922.
- Смирнов Н. А. Биологические отношения некоторых ластоногих ко льдам. Сборн. в честь Книповича. Л., 1927.
- Танасийчук Н. Материалы к познанию фауны Баренцова моря. I. К вопросу о влиянии Нордкапского течения на фауну Кольского залива. Раб. Мурманск. биол. станц., т. 3, Мурманск, 1929.

- Тарасов Н. И. О классификации водных организмов по их отношению к температуре. Изв. Гос. Геогр. общ., № 3, 1938.
- Ширшов П. П. Планктон как индикатор ледового режима моря. Научн. раб. экспед. на ледоколе «Красин» в 1935 г. Л., 1936.
- Agersberg H. P. K. The influence of temperature on fish. Ecology, vol. 11, No. 1930.
- Alsterberg Gustav. Die termischen und chemischen Ausgleiche in der Seen zwischen Boden- und Wasserkontakt, sowie ihre biologische Bedeutung. Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., Bd. 24, 1930.
- Atkins W. R. G. On the thermal stratification of sea water and its importance for the Algal plankton. Journ. Mar. biol. assoc., vol. XIII, 1925.
- Blegvad H. Mortality among animals of the littoral region in the winters. Rep. Danish. Biol. Stat., 35, 1929.
- Borcea J. Action du froid et du gel sur la faune littorale de la mer Noire. Ann. Sci. Univ. Jassy, XVI, 1931.
- Breder C. and Nigrelli R. The influence of temperature and other factors on the winter aggregation of the Sunfish, *Lepomis auritus*, with critical remarks on the social behavior of fishes. Ecology, vol. XVI, 1935.
- Brues Ch. F. Observations on animal life in the thermal water of Yellowstone Park, with a consideration of the thermal environment. P. Amer. Acad. Arts. et Sci., 59, 1924.
- Brues C. T. I. Animal life in hot springs. Journ. Geol., 1927; 2. Studies on the Fauna of hot springs in the Western States and the biology of thermophilous animals. P. Amer. Acad. Arts. et Sci., 63, 1928.
- Britton S. W. The effect of extrem temperatures on fishes. Amer. Journ. Physiol., 67, 1924.
- Britton S. W. The body temperature of fishes. Contrib. Canad. biol., No. 3, 1924.
- Cautley M. Effets des grands froids sur les organismes de la zone intercotidale dans le Boulonnais. Bull. Soc. zool. franc., LIV, 1929.
- Coker B. E. and Addlestone H. H. Influence of temperature on cyclomorphosis of *Daphnia longispina*. Journ. Elisha Mitchell scient. Soc., 54, 1938.
- Dannevig Alf. The death of fish in very cold winters. Journ. du Conseil, vol. 5, Copenhagen, 1930.
- Dudley Stamp. The geographical evolution of the North Sea Basin. Journ. du Conseil, vol. 11, 1936.
- Ekmann S. Fortpflanzung und Lebenslauf der maringlazialen Relikte, und ihre marinen Stammformen. Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., Bd. 8, 1920.
- Harnisch O. Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. Arch. Hydrobiol., Bd. 15, 1925.
- Issel R. Sulla biologia termale. Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., Bd. 1, 1908.
- Jacobs M. H. Acclimatisation as a factor affecting the upper thermal death points of organisms. Journ. exper. zool., 1919.
- Kanitz A. Temperatur und Lebensvorgänge. Berlin, 1915.
- Kolkwitz R. Tropische Algenbestände und ihre Entwicklungsbedingungen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., L, 1932.
- Lumby J. R. and Aktinson G. F. On the animal morbidity amongst fish during March and April 1929 in the North Sea. Journ. du Conseil, vol. 4, 1929.
- Mayer A. G. I. The effects of temperature upon tropical marine animals. Pap. Portugas Lab. Carhegic Inst. Washington, 6, 1914; 2. Totic effects due to high temperature. Ibid., 12, 1918.
- Munro Fox H. On the activity of poikilothermal animals in different latitudes. Proc. gener. Meet. Zool. Soc., t. 4, London, 1936.
- Nakai N. On the influence of water temperature upon the development of the eggs of *Leuciscus makaensis* Günter. Journ. Fischer Inst., 32, №. 4, 1927.
- Orton J. H. Sea temperature, breeding and distribution of marine animals. Journ. mar. biol. assoc., vol. XII, 1920.
- Pesta O. Über Hochgebirgsee der Ostalpen und über die Glazialreliktenhypothese der Eiszeit. Zeitscher. allgem. Eiszeitforsch., L, 1925.
- Pearse A. S. and Hall F. G. Homoionthermism, the origin of warmblooded vertebrates. New York, 1928.
- Rahm G. Weitere physiologische Versuche mit niederen Temperaturen. Verhandl. Zool. Gesellsch., Bd. 29, 1924.
- Runnström S. Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung warmer Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. Bergens Mus. Arb., 1927—1928.
- Runnström S. Weitere Studien über die Temperaturanpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere. Bergens Mus., Arb., 1929.
- Spärck R. On the relation between metabolism and temperature in some marine lamelibranches and its zoogeographical significance. Biol. medd. K. Dansk vid Selsk, XIII, 5, Kobenhavn, 1935.

- Thienemann A. Hydrobiologische Untersuchungen an den kalten Quellen und Bächen der Halbinsel Jasmund auf Rügen. Arch. Hydrobiol., Bd. 17, 1926.
- Weigman R. Zur Kältebeständigkeit poikilothermer Tiere. Untersuchungen an Schnecken und Fischen. Biol. Zentralbl., 51. Leipzig, 1936.
- Whitney R. J. The thermal resistance of mayfly nymphs from ponds and streams. Journ. exper. biol. vol. 16, 1939.
- Wundsch. Beiträge zur Frage nach dem Einfluss von Temperatur und Ernährung auf die quantitative Entwicklung von Süßwasserorganismen. Zool. Jahrb., Bd. 38, Abt. allgem. Zool. u. Physiol., 1921.

## 15. К главе девятой

- Башкирцева Н. А. О проникновении света в глубины моря. Тр. Морск. научн. инст., т. IV, вып. 2, М., 1929.
- Бирштейн Я. А. О пещерных креветках Абхазии. Зоол. журн., XVIII, 1939.
- Вавилов С. И. Действие света. Наука и техника, М., Гос. Изд., 1922.
- Дербек Ф. Наблюдения над свечением Охотского моря. Ежегодн. Зоол. музея Акад. Наук, XIV, 1909.
- Иванов К. И. О зависимости между цветностью и соленостью и между прозрачностью и глубиной в северной части Каспийского моря. Метеорология и гидрология. № 7—8, М.—Л., 1939.
- Рылов В. М. О биосетонных окрасках воды в водоемах окрестностей Старого Петергофа. Русск. гидробиол. журн., IV, 1925.
- Садовский А. А. *Xiphocaridinella kutaissiana* n. g. et sp. (сем. Athyidae) из подземной пещеры под Кутаисом. Закавказск. краев. сборн., серия А., Тифлис, 1930.
- Чохури Н. И. К вопросу о суточных вертикальных миграциях планктона в Батумской бухте. Тр. Научн. рыбохоз. и биол. станц. Грузии, т. 2, Батуми — Тбилиси, 1939.
- Allen E. J. Mackerel and Sunshine. Journ. Mar. biol. assoc., vol. VIII, 1909.
- Alverdes Fr. Das Verhalten positivphototaktischen Daphnien gegen eine doppelte Lichtquelle. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 123, 1924.
- Alvik G. Über Lichtabsorption von Wasser und Algen in natürlichen Gewässern. Bergens Mus. Årbok 1937.
- Amirthaligam C. On lunar periodicity in reproduction on *Pecten operculares* near Plymouth in 1927—1928. Journ. Mar. biol. assoc., vol. XV, 1928.
- Atkins W. R. G., Clark G. I., Pettersson H., Poole H. H., Utterback C. L. and Angström. Measurement of submarine daylight. Journ. du Conseil, vol. XIII, 1938.
- Atkins W. R. G. and Poole H. H. The distribution of Red Algae in relation to Illumination. Nature, CXVIII, 1926.
- Atkins W. R. G. and Poole H. H. A cubical photometer for studying the angular distribution of submarine daylight. Journ. mar. biol. assoc., vol. XXIV, 1940.
- Berlin L. Contribution à l'éthiologie des poissons abyssaux. Bull. mus. roy. d'hist. nat. de Belgique, VIII, 2-me sér., Paris, 1937.
- Birge E. A. and Juday C. Penetration of solar radiation into lakes, as measured by the thermopile. Bull. Nat. Res. Council, No. 68, 1929.
- Birge E. A. and Juday C. Transmission of solar radiation by the waters of inland lakes. Trans. Wisc. Acad. Sci., vol. 24, Madison, 1929.
- Birge E. A. and Juday C. A second report on solar radiation and inland lakes. Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts a. Letters, vol. 25, 1930.
- Birge E. A. and Juday C. A third report on solar radiation and inland lakes. Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts a. Letters, vol. 26, 1931.
- Birge E. A. and Juday C. Solar radiation and inland lakes, fourth report, observ. of 1931. Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts a. Letters, vol. 27, 1932.
- Brauer A. Tiefseefische. Ergebn. deutsch. Tiefsee Exped. 1908.
- Brown F. The chemical Nature of the pigments and the transformations responsible for color changes in *Palaemonetes*. Biol. Bull., Woods Hole, Mass., LXVII, 1934.
- Buddenbrock W. Untersuchungen über den Mechanismus der phototropen Bewegungen. Wiss. Meeresunters. Helgoland, Bd. XV, 1923.
- Clarke G. L. Diurnal migration of plankton in the Gulf of Maine and its correlation with changes in submarine irradiation. Biol. Bull., 65, 1933.
- Clarke G. On the depth at which fish can see. Ecology, vol. XVII, 1936.
- Cuenot L. Recherches sur la valeur protectrice de l'homochromie chez quelques animaux aquatiques. Ann. Sci. Nat. Zool., X, 1927.
- Doflein F. Die Augen der Tiefseekrabben. Biol. Zentralbl., Bd. 23, 1903.
- Erhard H. Zur Kenntnis des Lichtsinnes einiger niederer Krebse. Zool. Jahrb. Phys., 39, 1922.
- Fage L. et Legendre R. Pêches planctoniques à la lumière, effectués à Bangals sur mer et à concarneau. I. Annelides, Polychetés. Arch. zool. exper. gén., t. 67, 1927.

- Fage L. Pêches planctoniques à la lumière, effectués à Bangals sur mer et a concarneau. III. Crustacés. Arch. zool. expér. agén., LXXVI, fsc. 3, Paris, 1933.
- Fage L. et Legendre R. La pêche à la lumière, moyen d'étude de la faune littorale. C. R. Acad. Sci., Paris, 175, 1922.
- Fage L. et Legendre R. Essais de pêche à la lumière dans la baie de Concarneau. Bull. Inst. oceanogr., No. 431, 1923.
- Frisch K. v. Sind die Fische farbenblind? Zool. Jahrb., Abt. allgem. Zool. u. Physiol., 33, 1912.
- Frisch K. v. Zur Frage von dem Farbensinn der Tiere. Verhandl. Naturf. Versamml., Wien, 1913.
- Gamble F. und Keeble F. W. Hyppolyte varians. A study in colour change. Quart. Journ. micr. Sci., vol. 43.
- Giersberg H. Physiologie des Farbenwechsels bei Tieren. Zool. Anz., 7 Suppl. Bd., Leipzig, 1934.
- Harvey E. The production of light by the fishes Photoblepharon and Anomalops. Publ. Carneg. Inst. No. 312, Washington, 1922.
- Hora Sunder Lal. Notes on the biology of the fresh water Grey-Mullet. Mugil corsula Hamilton with observations on the probable mode of origin of aerial vision in fishes. Journ. Bombay natur Inst. Soc., vol., 40, London, 1938.
- Kammerer P. Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduction bei Proteus anguineus Laur. Arch. Entw., vol. 33, 1912.
- Kawaguti S. On the physiology of reef corals. II. The effect of light on the colour and forme of reef corals. Palao, Trop. Biol. Stat. stud., No. 2, Tokyo, 1937.
- Kawaguti S. On the physiology of reef corals. III. Regeneration and phototropism in reef corals. Palao, Trop. Biol. Stat. stud., No. 2, Tokyo, 1937.
- Keeble F. and Gamble F. W. The bionomics of *Convolvata roscoffensis* with especial reference to its green cells. Quart. Journ. micr. sci., Bd. 47, 1903.
- Klugh A. B. 1. Ecological photometry — a new instrument for measuring light. Ecology, vol. VI, 1925; 2. A comparison of certain methods of measuring light for ecological purposes. Ecology, vol. VIII, 1927.
- Loppens K. Origine des couleurs des eaux. Ann. biol. fac. vol. V, Bruxelles, 1911.
- Mangold E. Tierisches Licht in der Tiefsee. Meereskundes. volkst. ml. Vortr. z. Verständn. d. nation. Bedeut. v. Meer- u. Seewesen., H. 68, Berlin, 1912.
- Minckiewicz. Versuch einer Analyse des Instinkts nach objektiver, vergleichender und experimenteller Methode. Zool. Jahrb., vol. 28.
- Naumann E. Die Sestonfärbung des Süsswassers. Arch. Hydrobiol., Bd. 13, 1922.
- Oster R. and Clarke G. The penetration of the red, green and violet components of daylight into Atlantic waters. Journ. Optic. Soc. Amer., XXV, Philadelphia, 1935.
- Parker A. Über das regionale Auftreten roter Organismen in Süsswasserseen. Bot. Arch., 3, 1923.
- Pettersson H. Das Licht im Meer. Bioklim. Beitr., I, Braunschweig, 1936.
- Pincussen L. Photobiologie. Grundlagen, Ergebnisse, Ausblicke, Leipzig, 1930.
- Plotnikov J. Über die Fluoreszerz verschiedener Lebewesen vom Adriameer und mancher anderer Objekte. Biol. Zentralbl., Bd. 51, 1931.
- Poole H. H. and Atkins W. B. G. Further photo-electric measurements of the penetration of light into sea water. Journ. mar. biol. assoc., vol. XI, No. 2, 1928.
- Poole H. H. and Atkins W. B. Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. Journ. Mar. biol. assoc., 1929.
- Pratje A. Das Leuchten der Organismen. I. Eine Übersicht über die neuere Litteratur. München, 1923.
- Rose M. Contribution a l'étude de la biologie du plankton. Le problème des migrations verticales journalières Arch. zool. exper., t. 64, 1925.
- Russel F. J. The vertical distributions of marine macroplankton, Jour. mar. biol. assoc., vol. XIII, 1925.
- Ruttner F. Lichtklima im Wasser. Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., Bd. 15, 1924.
- Ruttner F. Eine biologische Methode zur Untersuchung des Lichtklimas im Wasser. Naturwiss., 1924.
- Schiller J. Über autoktone pflanzliche Organismen in der Tiefsee. Zeitschr. Biol. Zentralbl., Bd. 51, 1931.
- Shelford V. E. The penetration of light into Puget Sound Waters as measured with gas filled photoelectric cells and ray filters. Publ. Puget Sound Biol. Stat., vol. 7, Washington, 1929.
- Shelford V. E. and Cail F. W. A study of light mode with the Künz-photoelectric cell with particular reference to the distribution of plants. Publ. Puget Sound Biol. Stat., vol. 3, 1922.
- Spandl Hermann. Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. Wien, 1926.
- Sumner F. B. Studies of the mechanism of color change in fishes. Ann. report of the Lancashire sea fisheries, for the year 1933, memorial volume to James Johnstone.

- Wattenberg H. Untersuchungen über Durchsichtigkeit und Farbe des Seewassers. I. Kieler Meeresf., Bd. 2, H. 2, Kiel, 1938.
- Wiiler A. Untersuchungen über das Wachstum bei Fischen. II, III u. IV. Zeitschr. Fischer., 28, 1928.
16. К главе десятой
- Андрияшев А. П. О методике функционально-морфологического исследования глоточного аппарата костистых рыб. Зоол. журн., XXIII, вып. 6, 1944.
- Андрияшев А. П. О работе глоточного аппарата у некоторых хищных пелагических рыб. Природа, № 2, 1945.
- Арнольди Л. В. и Фортунатова К. Р. К экспериментальному изучению питания рыб. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, VII, 2, 1941.
- Бенинг А. Л. Основной пищевой ряд пелагиали Каспийского моря. Природа, № 9, 1938.
- Богоров В. Г., Мантейфель Б. П. и Павлова А. Е. Питание песчанки (*Ammodytes tobianus*) в Мурманских водах. Тр. ВНИРО, IV, 1939.
- Боруцкий Е. В. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера. Тр. Лимнол. станц. в Косине, 22, 1939.
- Боруцкий Е. В. Динамика общей биомассы бентоса профундали Белого озера. Тр. Лимнол. станц. в Косине, 22, 1939.
- Брискина М. М. Питание непромысловых рыб. Тр. ВНИРО, IV, 1939.
- Винберг Г. Г. Некоторые общие вопросы продуктивности озер. Зоол. журн., XV, вып. 4, 1936.
- Винберг Г. Г. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. Тр. Лимнол. станц. в Косине, 18, 1939.
- Вундш Г. Г. Питание, пищеварение и обмен веществ у рыб. Руководство по кормлению и обмену веществ у сельскохозяйственных животных. III. Сельхозгиз, 1937.
- Гаевская Н. С. О методах выращивания живого корма для рыб. Тр. Моск. техн. инст. рыбн. пром., 3, 1940.
- Гаевская Н. С. Опыт установления кормового коэффициента водорослевого корма для *Daphnia magna* в полевых условиях. Зоол. журн., XXIV, 1945.
- Грезе Б. С. Экспериментальные исследования над потреблением планктона окунем-сеголетком. Изв. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., XXI, М.—Л., 1929.
- Державин А. Н. Питание воibly *Rutilus rutilus caspius* Jak. Тр. Астрах. ихтиол. лаб., т. 3, вып. 4, Астрахань, 1915.
- Дзюбан Н. А. Новые данные о питании некоторых Cyclopidae. Тр. Мосрыбвуза, вып. 2, 1939.
- Желтенкова М. В. К вопросу о пищевой конкуренции некоторых бентосоядных рыб северного Каспия. Зоол. журн., XVIII, 1939.
- Задульская Е. С., Смирнов К. С. Суточный ход питания трески в промысловых районах Баренцова моря. Тр. ВНИРО, IV, 1939.
- Зенкевич Л. (под ред.). Материалы по питанию рыб Баренцова моря. Докл. Первой сессии Гос. Океаногр. инст., М., 1936.
- Иванов Т. М. К вопросу о питании байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gm.) и методе его изучения. Изв. Биол.-геогр. научно-исслед. инст. при Вост.-Сиб. Гос. унив., т. 7, вып. 1/2, Иркутск, 1936.
- Идельсон М. С. К вопросу о питании промысловых рыб в Баренцовом море. Русск. гидробиол. журн., VIII, 10—12, 1930.
- Карзинкин Г. С. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Тр. Лимнол. станц. в Косине, 19—22, 1935—1939.
- Кастальская-Карзинкина М. А. Материалы по питанию дафний. Зоол. журн., XXI, вып. 4, 1942.
- Клейнеберг С. Е. Некоторые данные о питании *Tursiops tursio*. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, XLVII, 1938.
- Кожов М. М. К вопросу о питании промысловых рыб Байкала. Изв. Биол.-геогр. научно-исслед. инст. при Гос. Иркутск. унив., т. 6, вып. 1, 1934.
- Комарова И. В. Питание камбалы-ерша *Hypoglossoides platessoides* в Баренцовом море в связи с кормовыми ресурсами. Тр. ВНИРО, IV, 1939.
- Петрович П. Насекомые-вредители прудовых хозяйств: «Слетанка» и «Волма» и меры борьбы с ними. Зоол. журн. XVIII, 1939.
- Рылов В. М. К вопросу о питании Ладожского сига (*Coregonus lavaretus ludoga* Polj.) в озере Севан. Тр. Севанск. гидробиол. станц., VII. Ереван, 1939.
- Салимовская-Родина А. Г. Бактерии и дрожжевые грибки как пища для *Cladocera*. Докл. Акад. Наук, 1940.
- Шорыгин А. А. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря. Зоол. журн., XVIII, 1939.
- Яблонская Е. А. Усвоение естественных кормов зеркальным карпом. Тр. Лимнол. станц. в Косине, 20, 1935.

- Alsterberg G. Nahrungszirkulation einiger Binnenseetypen. Arch. Hydrobiol., 1924.
- Ankel W. E. Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. Zool. Anzeiger, 11, Supplementband. 1938.
- Blegvad H. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. Rep. Danish biol. stat., 22, 1914.
- Bock Friedrich. Zur Frage der Ernährung von Amphibienlarven durch im Wasser gelösten Nährstoffe. Zool. Anzeiger, Bd. 61, 1924.
- Bond R. M. A contribution to the study of the natural foodcycle in aquatic environments. Bull. Bingham oceanogr. collect., vol. IV, 1933.
- Cannon H. G. On the feeding mechanism of the Copepoda, *C. finmarchicus* and *Diaptomus gracilis*. Brit. Journ. Exper. Biol., 6, 1928.
- Dodson R. The problem of polluted shellfish and its solution. Journ. du Conseil., vol. 5, 1930.
- Eriksson S. Studien über die Fangapparate der Branchiopoden nebst einigen phylogenetischen Bemerkungen. Zool. Bidragfr. Uppsala. XV, 23—288, Uppsala, 1936.
- Esterey V. O. The feeding habits and food of pelagic Copepods and the question of nutrition of organic substances in solution in the water. Univ. Cal. Rub. zool., 16, 1916.
- Fortner G. Zur Ernährungsfrage der Simuliumlarve. Zeitschr. Morphol. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 32, H. 2, 1937.
- Galtsoff P. S. Experimental study of the function of the Oyster Gills and its bearing on the problems of Oyster culture and sanitary control of the Oyster industry. Bull. Bur. Fisch., XLIV, Doc. No. 1033, 1921.
- Geng Hugo. Der Futterwert der natürlichen Fischnahrung. Zeitschr. Fischer., 23, 1925.
- Hardy A. C. The ecological relations between the herring and the plankton investigated with the plankton indicator. Part. I. The object, plan and methods of the investigation. Journ. Mar. biol. assoc., vol. XI, No. 1, 1936.
- Hertling H. Untersuchungen über die Ernährung von Meeresfischen. I. Quantitative Nahrungsuntersuchungen an Pleuronectiden und einigen anderen Fischen der Ostsee. Ber. Wiss. komm. Meeresunters., N. F., Bd. 4, H. 2, 1928.
- Hertwig O. Die Symbiose im Tierreich. Jena, 1883.
- Hickling C. F. The Fleetwood exploratory voyages for hake. Journ. du Conseil, vol. 3, 1928.
- Hinman E. H. The utilization of water colloids and material in solution by aquatic animals with especial reference to mosquito larvae. Quart. Rev. Biol., 7, 1932.
- Hunt O. D. Food of the bottom Fauna of the Plymouth fishing grounds. Journ. mar. biol. assoc., vol. 13, 1925.
- Johansen A. C. On the remarkable quantities of haddock in the Belt Sea during the winter of 1925—1926 and causes leading to the same. Journ. du Conseil, vol. 1, 1926.
- Jonge C. M. Feeding mechanism in the invertebrates. Biol. rev. a. biol. proc. Cambr. Phil. Soc., 3, 1928.
- Jordan. Vergleichende Physiologie der wirbellosen Tiere. Bd. 1. Ernährung, Jena, 1913.
- Križenecký J. Experimentelle Untersuchungen zur Frage nach Ernährung der Wassertiere durch gelöste Nährstoffe. Zool. Anzeiger, 58, 1924.
- Križenecký J. Über die nutritive Bedeutung der im Wasser aufgelösten Organismen-substanzen für die Wassertiere. Arch. Hydrobiol., Bd. 16, H. 2, 1925.
- Križenecký J. Untersuchungen über die Assimilationsfähigkeit der Wassertiere für im Wasser gelöste Nährstoffe. Biol. Gen., 1, 1926.
- Križenecký J. und Podrasdký J. Studien über die Funktionen der im Wasser gelösten Nährsubstanzen im Stoffwechsel der Wassertiere, 1—4. Pflüg. Arch., 1924.
- Krogh A. Dissolved substances as food of aquatic organisms. Biol. Rev., Cambr. phil. soc., VI, 4, Cambridge, 1931.
- Krogh A. Über die Bedeutung von gelösten organischen Substanzen bei der Ernährung der Wassertiere. Zeitschr. vergl. Physiol., 12, 1930.
- Lebour Marie V. The food of plankton organisms. Journ. Mar. biol. assoc., vol. XII, No. 4, 1923.
- Lefèvre M. L'utilisation des algues d'eau douce par les Cladocères. Bull. biol. de France et de Belgique, LXXVI, 1924.
- Lucas C. E. On certain interrelations between Phytoplankton and Zooplankton under experimental conditions. Journ. du Conseil, vol. 11, 1936.
- Lundbeck J. Die Bedeutung der Bodentiere für die Fischerei. Mitt. Fischereiverein. Prov. Brandenburg. No. 18, 3, 1926.
- Lundbeck J. Die Bodentierwelt Norddeutscher Seen. Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd. VII, 1926.
- Monti R. Biologia dei coregoni nei laghi italiani. L'Alimentazione del coregoni. Rev. di biologia, XI, 1929.
- Naumann E. Über die natürliche Nahrung des tierischen Limnoplanktons. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushaltes im Süßwasser. Lunds Univ. Arsskrift, N. Y., Afd. II, Bd. 14, No. 31, 1918.

- Naumann E. Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. Lund, 1, 1920, 11, 1923.
- Naumann E. Notizen zur Ernährungsbiologie der limnischen Fauna. Arch. Zool. 16 No. 12, 1924.
- Pottier J. Etude sur les possibilités d'utilisation des plantes marines tunisiennes pour la nourriture du bétail. Ann. Inst. océanogr., t. 6, fasc. 3, Paris, 1929.
- Pütter Aug. Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena, 1909.
- Pütter A. Die Ernährung der Copepoden. Arch. Hydrobiol., Bd. 15, 1925.
- Ranson G. La filtration de l'eau par les Lamellibranchia et ses conséquences. Bull. Inst. océanogr., No. 469, 1926.
- Savage R. E. The food of the Oyster. Ministry of agric. a. fisheries. Fish. invest., ser. 2, vol. VIII, No. 1, 1925.
- Savage R. E. and Hardy A. C. Phytoplankton and the herring. Min. of agric. a. fish. Fish. invest., ser. 11, vol. XIV, No. 2, 1934. London, 1935.
- Scheuring L. Beziehungen zwischen Temperatur und Verdauungsgeschwindigkeit bei Fischen. Zeitschr. Fischer., 26, 1928.
- Schiemenz P. Die Nahrung unserer Süßwasserfische. Naturwiss., No. 12, 1924.
- Schiemenz P. Wie finden die Fische ihre Nahrung? Mitt. Fischerei verein. Prov. Brandenburg, No. 5, 1928.
- Spärck R. On the food problems in relation to marine zoogeography. Physiol. papers dedicated to prod. A. Krogh., London, 1926.
- Stevenson G. A. Bottom fauna and the food of fishes. Journ. Mar. biol. assoc., vol., XVI, 1930.
- Storch O. Der Fangapparat der Daphniden für Nannoplankton. Verhandl. deutsch. Zool. Gesellsch., Bd. 27, 1922.
- Storch O. Morphologie und Physiologie des Fangapparates der Daphniden. Ergebn. u. Fortschr. Zool., Bd. 6, 1924.
- Susfa Jos. Die Ernährung des Karpfens und seiner Teichgenossen. Stettin, 1905.
- Thienemann A. Der Nahrungskreislauf im Wasser. Verhandl. deutsch. Zool. Gesellsch., Leipzig, 1926.
- Willer A. Nahrungsuntersuchung bei niederen Wassertieren. Zeitschr. Fischer., 12—21, 1917—1922.
- Willer A. Die Nahrungstiere der Fische. Handb. Binnenfischer. Mitteleuropas, Bd. 1, Stuttgart, 1924.
- Wladimirow and Smirnow. Experimente an Wasserinsekten, die sich von Culi-cidenlarven ernähren. Zool. Anzeiger, Bd. 99, No. 7/8, 1932.
- Wunder W. Die «Hungerform» und die «Mastform» des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.). Zeitschr. Morph. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 35, H. 4, Brl., 1939.

## 17. К главе одиннадцатой

- Алехин В. Что такое растительное сообщество? Изд. Сабашниковых, 1928.
- Арнольди Л. В. Материалы по изучению донной продуктивности озера Севан. Тр. Севанск. озера. станц., т. 2, вып. 1, 1929.
- Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, VII, 2, 1941.
- Белінг Д. О. Дніпро та його рібні багатства. Київ, Вид-во Всеукр. Акад. Наук, 1935.
- Бенинг А. Л. О некоторых биологических моментах водохозяйственного использования рек. Зап. Гос. Гидрол. инст., т. 1, 1933.
- Болдырева Н. В. К вопросу изучения жизни луговых болот Окской поймы. Раб. Окск. биол. станц., IV, 1926.
- Боруцкий Е. В. Вертикальное распределение бентоса в толще озерных отложений и значение этого фактора в оценке кормности водоемов. Тр. Лимнол. станц. в Косине, 20, 1935.
- Бродский К. А. Обзор количественного распределения и состава зоопланктона сев.-зап. части Японского моря. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, VII, 2, 1941.
- Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцова моря. Тр. ВНИРО, IV, 1939.
- Бруевич С. В. Распределение и динамика живого вещества в Каспийском море. Докл. Акад. Наук, т. XXV, 1939.
- Бруевич С. В. Динамика химического состава Каспийского моря в период падения его уровня. Изв. Гос. Геогр. общ., вып. 6, 1939.
- Вильямс В. Р. Почвоведение. 1936.
- Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря. 1935.
- Водяницкий В. А. К вопросу о биологической продуктивности Черного моря. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, VII, 2, 1941.

- Гаузе Г. Ф. О некоторых основных проблемах биоценологии. Зоол. журн., XV, 1936.
- Герд С. В. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии. Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ, II, 1946.
- Гурьянова Е. Ф. К вопросу о принципах классификации континентальных водоемов и типологии пойменных озер. Тр. юбил. научн. сессии Ленингр. Гос. унив., 1946.
- Гусева К. А. «Цветение» Учинского водохранилища. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, VII, 1, 1941.
- Дексбах Н. и Грандильевская - Дексбах М. Донное население и продуктивность дна Переславского озера. Тр. Лимнол. станц. в Косино, 13—14, 1931.
- Дексбах Н. К. Материалы к изучению водохранилищ: бентос, макрофауна и макрофлора Истринского водохранилища на втором году его существования. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., XLVIII, 1939.
- Доктуровский В. Торфяные болота. М., 1936.
- Докучаев В. В. Учение о зонах природы. 1948.
- Домрачев П. Ф. Рыбохозяйственная оценка биологической продуктивности озера Ильмень. Матер. исслед. реки Волхова, 10 вып. 1927.
- Еленкин А. Закон подвижного равновесия в сожительствах и сообществах растений. Изд. Гл. Бот. сада, т. XX, вып. 2, 1921.
- Жадин В. И. Формирование биологического режима водохранилищ. Успехи совр. биол., т. 9, 1938.
- Жадин В. И. Проблема реконструкции фауны Волги и Каспия в связи с Волжским гидростроительством. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, VII, 1, 1941.
- Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Печорского района Баренцова моря и Белого моря. Тр. Плов. морск. инст., т. II, вып. 4, 1927. (См. еще: Материалы по количественному учету донной фауны Баренцова моря... и т. д.).
- Зенкевич Л. А. Первые успехи реконструкции фауны Каспийского моря. Зоол. журн., XXIV, 1945.
- Ивлев В. С. О методе определения интенсивности образования органического вещества в водоеме. Микробиология, 1939, т. 8, вып. 8.
- Ивлев В. С. Биологическая продуктивность водоемов. Успехи совр. биологии, 19, 1, 1945.
- Идельсон М. Материалы по количественному учету донной фауны Баренцова, Белого и Карского морей, № 7. Распределение биомассы бентоса в южной части Баренцова моря. Тр. Гос. Океаногр. инст., т. III, вып. 4, М., 1934.
- Калабина М. М. Применение биологического метода для оценки работы очистных сооружений. Тр. Центр. Ком. водоохр., 9, 1930.
- Кац Н. Я. Болота и торфяники. М., 1941.
- Кизеветтер И. В. Техно-химическая характеристика дальневосточных промысловых рыб. Изв. Тихоок. научно-исслед. инст. рыбн. хоз. и океаногр., 21, 1942.
- Лейбсон Р. Г. Количественный учет донной фауны Мотовского залива. Тр. ВНИРО IV, 1939.
- Лепнева С. Г. Донная фауна горных озер района Телецкого озера. Исследования озер СССР, вып. 3, 1933.
- Липина Н. Н. Инвентаризация водоемов. (Научно-методические записки комитета по заповедникам). Вып. III, 1939.
- Львович М. И. Опыт классификации рек СССР. Тр. Гос. Гидрол. инст., 6, 1938.
- Львович М. И. Элементы водного режима рек земного шара. Гос. Гидрол. инст., сер. IV, 18, 1945.
- Лысенко Т. Д. Агробиология. 1948.
- Миклашевская Л. Г. Новые данные о продуктивности дна Байкала. Докл. Акад. Наук СССР, 1932, № 12.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. О годовых изменениях в бентосе Таганрогского залива. Зоол. журн. XVIII, 1939.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Наблюдения над экологией водорослей Новороссийской бухты. Тр. Черном. научно-исслед. инст. ВСНХ, вып. 52, 1927.
- Морозова-Водяницкая Н. В. К вопросу о растительной продуктивности Черного моря. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, VII, 2, 1941.
- Муравейский С. Д. Пути построения теории биологической продуктивности водоемов. Зоол. журн., XV, 4, 1936.
- Муравейский С. Д. Материалы по биологической продуктивности водохранилищ. Зоол. журн., XVI, 1937.
- Неизвестнова-Жадина Е. С. Планктон Иваньковского водохранилища в 1937—1938 гг. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, VII, 1, 1941.
- Неизвестнова-Жадина Е. С. и Ляхов С. М. Динамика донных биоценозов Оки в связи с динамикой гидрологических факторов. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, VII, 1, 1941.
- Озеров С. А. К вопросу о химическом определении продуктивности озер. Тр. Научн. инст. рыбн. хоз., т. 1, 1924.

- О с и п о в М. П. Химический состав и питательная ценность свежих рыб Волго-Каспийского района. Тр. Астрах. научн. рыбохоз. станц., Астрахань, 1931.
- П а н к р а т о в а В. Я. Распределение донной фауны в Верхневолжском водохранилище. Зоол. журн., XIX, 5, 1940.
- Р ы л о в В. М. Исследования над планктоном прудов окрестностей Петергофского естественно-научного института. Тр. Петергофск. ест.-науч. инст., № 4, 1927.
- С в и р е н к о Д. О. (ред.). Дніпровське водосховище, т. I—III. Работы Д. О. Свиренко, С. А. Гусинской, Л. С. Калитаевой, Г. Б. Мельникова, С. И. Рожко-Рожкевич, О. И. Берестова, М. Ф. Ярошенко, В. П. Приходько, П. А. Журавель. Вісн. Дніпропетр. гідробіол. станц., 1938—1941.
- С у к а ч е в В. Н. Болота, их образование, развитие и свойства. М., 1926.
- Т и х и й М. и В и к т о р о в П. Запасы рыб и гидростроительство. М.—Л. 1940.
- Ф и л а т о в а З. А. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцова моря. Тр. Полярн. научно-исслед. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр. им. проф. Н. М. Книповича, вып. 2 (1), Мурманск, 1938.
- Ф р а н ц е в А. В. Опыт оценки гидробиологической производительности Москворецкой воды. Микробиология, 1932, вып. 2.
- Ч у г у н о в Н. Л. Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны в северном Каспии и типичных водоемах дельты реки Волги. Тр. Астраханск. ихт. лаб., т. 5, вып. 1. Астрахань, 1923.
- Ч у г у н о в Н. Л. Предварительные результаты исследования продуктивности Азовского моря. Тр. Азовск.-Черном. экс., вып. 1, 1926.
- Ш м а л ь г а у з е н И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. Сборн. рост животных. М., 1935.
- Я ш н о в В. А. Планктическая продуктивность Каспийского моря. Изв. Акад. Наук СССР, 1939.
- Я ш н о в В. А. Планктическая продуктивность юго-западной части Баренцова моря. Тр. ВНИРО, IV, 1939.
- A l l e e W. C. Concerning the organization of marine communities. *Ecolog. monographs*, vol. 4, 1934.
- A l m G. Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna und Flora in ihrer Bedeutung für die theoretische und angewandte Limnologie. *Verh. Intern. Verein. Limnologie*, Innsbruck, 1924, и многие другие работы.
- B e t h g e H. Einige Fälle von Massenentwicklung bei Diatomeen. *Ber. deutsch. Bot. Ges.*, XLVIII, 1931.
- B i c k e t t H. W. A quantitative study of the larger aquatic plants of Green lake Wisconsin. *Rep. Trans. Wisc. Acad. Sci.*, vol. XXI, 1924.
- B l e g v a d H. Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Limfjord 1910—1927 with special reference to the Plaice-Food. *Rep. Danish. biol. Stat.*, 34, Copenhagen, 1928.
- B l e g v a d H. Quantitative Investigations of bottom invertebrates in the Kattegat with special reference to the Plaice-Food. *Rep. Danish. Biol. Stat.*, 36, 1930.
- B l e g v a d H. Investigations of the bottom Fauna at outfalls of Drains in the Soond. *Rep. Danish. Biol. Stat.*, 37, 1932.
- B o y s e n J. Studies concerning the organic matter of the sea bottom. *Rep. Danish Biol. Stat.*, 22, 1914.
- B r u n e l l i G. La pauvreté de la vie dans la Mer Méditerranée. Le stock biologique et l'étude des nitrates et des phosphates. *Comm. Intern. l'explor. Sc. de la Mer Méditerranée. Rap. et Proc. verb. d. Réunion. N. S.*, X, Paris, 1937.
- B ü l l o w K. *Handbuch der Moorkunde*. Berlin, 1929—1933.
- C a r t e r G. S. *Ecology of tropic swamps*. Nature, 1933.
- C u n n i n g t o n W. G. The fauna of the African lakes. *Proc. Zool. Soc.*, IV, London, 1920.
- D a k i n, William John. Migrations and productivity in the sea. *Austral. Zoologist*, vol. 7, part I, Sydney, 1931.
- G e s s n e r Fr. Die Planktonproduktion der Brackwässer in ihrer Beziehung zur Produktion der offenen See. *Verhandl. Inter. Verein. Limnologie*, 1932.
- H a e m p e l O. Über Vitaminversuche bei Fischen. *Zeitschr. Fischer.*, 25, 1927.
- H e s s l e Chr. *Bottnarbotniteringar i inre Östersjön. Meddelanden fran kungl. Lantbruksstyrelsen*, No. 250, Stockholm, 1924.
- H u s t e d t F. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeen-Flora von Java, Bali und Sumatra. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* Bd. 15—16, Tropische Binnengewässer, 1938—1939.
- K r e c k e r Frederik H. A comparative study of the animal population of certain submerged aquatic plants. *Ecology*, vol. XX, No. 4, 1939.
- L o h m a n n H. Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehalts des Meersee auf Plankton. *Wiss. Meeresunters.*, Bd. X, Kiel, 1908.
- L u n d b e c k Johs. Der Fb-Koeffizient für Teiche. *Zeitschr., Fischer.*, 25, 1927.
- M a r t i n i E. Gedanken und Rechnungen über Vermehrung und Verbreitung der Lebewesen. *Arch. Hydrobiol.*, Bd. 14, 1924.

- Münster-Strom K. Production biology of temperate lakes. Intern. Rev. gesamt. Hydrol., Bd. 19, 1928.
- Naumann Einar. Die regionale Gliederung von Süd- und Mittelschweden im pflanzengeographischer bzw. limnologischer Hinsicht. Botan. Not. Lund., 1928.
- Otto G. Die Fauna der Enteromorphazone der Kieler Bucht. Kiel. Meeresf., Bd. 1, H. 1, Kiel, 1936.
- Pearse A. S. The chemical composition of certain freshwater fishes. Ecology, vol. VI, No. 1, 1925.
- Petersen C. G. Joh. On the stock of place in relation to the intensive fishing of the present time in the Balt sea and other waters. Rep. Danish. Biol. Stat., 27 (1920), 1921.
- Petersen C. H. Joh. A brief survey of the animal-communities in Danish waters, based upon quantitative samples taken with the bottom sampler. Amer. Journ., 3, ed. 7, 1926.
- Petersen C. G. Joh. On works concerning the valuation of the Southern-North sea. Journ. Cons., vol. 1, 1926.
- Schepers H. J. Japans Seefischerei. Eine wirtschaftsgeographische Zusammenfassung Hrsg. v. Japan. Inst. in Berlin. Breslau, F. Hirt, 1935.
- Schmidt C. Biocönologie und Soziologie. Naturw. Woch., Bd. 37, No. 7, 21, 1922.
- Schreiber E. Die Reinkultur von marinen Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meereswassers. Wiss. Meer. Unt., N. F. XVI, Helgoland, 1927.
- Segerstale Sven G. Kommt bei Tellina baltica eine Wanderung aus der Uferzone? Nord. Soc. Sc. Fennica, Comment. biol., II, 9, 1926.
- Segerstale Sven G. Quantitative Studien über den Tierbestand der Fucus-Vegetation in den Schären von Pellinge (an der Südküste Finnlands). Soc. Sc. Fennica Comment. biol., III, 2, 1927.
- Shadin W. I. Zur Kenntnis der Genesis der Gewässer der Überschwemmungsgebiete. Arch. Hydr., XXIV, 1932.
- Shelford V., Weese A., Rice L., Rasmussen D., MacLean A. and Markus H. Some marine biotic-communities of the Pacific coast of North America. I. General Survey of the communities, their extent, and dynamics. Ecolog. Monographs, 1933.
- Solowiew M. M. Über die Rolle des Tubifex in der Schlammerngänzung. Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., Bd. 12, H. 1, 1924.
- Spärck R. On the importance of quantitative investigation of the bottom fauna in marine biology. Journ. du Conseil, 10, 1935.
- Stangenberg M. Psammolitoral, ein extrem-eutrophes Wassermedium. Arch. Hydrobiol. i rybac., t. VII, 1934.
- Thienemann A. Über biologische Seetypen und ihre fischerliche Bedeutung. Allgem. Fisch. Zeit., 46, 1921.
- Thienemann A. Der Produktionsbegriff in der Biologie. Arch. Hydrobiol. Bd. 22, 1931.
- Valle K. Ökologisch-limnologische Untersuchungen über die Boden und Tiefenfauna in einigen Seen nördlich vom Ladoga-See. Acta Zool. fennica, 2, 1922.
- Volterra Vito. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. Journ. du Comm., vol. 2, 1927; vol. 3, 1928.
- Wasmund E. Biocoenose und Thanatocoenose. Arch. Hydrobiol., Bd. 17, 1926.
- Wundsch H. H. Studien über die Entwicklung der Ufer- und Bodenfauna. Zeitschr. Fischer., 20, 1919.
- Wundsch H. H. Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna und Flora für die theoretische und angewandte Limnologie. Innsbruck-Stuttgart, 1924.

## УКАЗАТЕЛЬ ПРЕДМЕТОВ И ИМЕН

- Абиссаль 48  
 Абиссальная зона 48, 285  
 Абиссальные организмы (см. Глубинные организмы) 342—344  
 Автотрофные растения 360, 361, 500  
 Автохтоны 186  
 Агалинные бассейны 160, 170  
 Агассиз 16  
 Азот в водных бассейнах 220, 422—425  
 — как удобрение для прудов 463, 464  
 — количество его в воде 424, 425  
 Азотсобирающие бактерии 422  
 Азотусвояющие бактерии 422, 423  
 Акалефы 112  
 Акклиматизация рыб 25  
 Аксолотль 109  
 Активная реакция 256 и сл.  
 Актил 432  
 Активный ил 432  
 Аккумулятивное действие изменений среды 184  
 Алабышев 443  
 «Александр Ковалевский» 20, 21  
 Алкалитрофные озера 490  
 Аллигаторы 109, 110  
 Альм 453  
 Амеба дизентерийная 22  
 Амебондное движение 137  
 Аммониты 88  
 Амфибийные организмы 37, 40, 41  
 Амфибионты 40  
 Амфигония 301  
 Амфитрофные растения 363  
 Анабиоз 196  
 — солевой 196 и сл.  
 — тепловой 308, 309  
 Анадромия 172  
 Анаэробноз 235 и сл.  
 — факультативный 237  
 Анаэробные организмы 237, 243  
 Андрияшев А. П. 404  
 Аноксибиоз 237  
 Аноксибионты 243  
 — факультативные 237  
 Антагонизм ионов 216  
 — солей 217  
 Антарктические формы 276  
 Анчоус 284, 292  
 Аппендикулярии, их питание 395  
 Аральское море, его история 180 и сл.  
 Аргиллотрофные озера 490, 494  
 Аргиллореобионты 506  
 Аргиллореобиоценозы 506, 515  
 Аргиллореофилы 506  
 Арктическая область 282, 283  
 Арктические формы 276, 278, 293  
 Арктическо-бореальные формы 278  
 Аррениус 316  
 Архангельский А. Д. 177, 226  
 Аскарида 22, 237  
 Ассимилянты, растворенные в воде бассейна 369  
 Ассоциация 49  
 Атерина 486  
 Аткинс 48  
 Афотный ярус планктона 327  
 Ацидофилы 504  
 Ацидотрофные озера 490  
 Ациклические организмы 302  
 Аэриобиология 7  
 Аэриобионты 33  
 Аэриобиос 33  
 Аэробные организмы 237  
 Аэротанки 432  
 Аэрофилтры 432  
 Бактерии азотфиксирующие 422, 423  
 — водородные 360  
 — гнилостные 224  
 — десульфуризирующие 175  
 — известковые 175, 209  
 — клубеньковые 420  
 — нитратные 423  
 — нитритные 423  
 — нитрифицирующие 360, 423  
 — патогенные 21, 22  
 — пурпурные 223  
 — светящиеся 356, 358  
 — серные 360, 433  
 Балтийское море, его история 169 и сл.  
 Балхашит 443  
 Банки, их богатство рыбой 149  
 Барий в организмах 201  
 Батинальная зона 48  
 Батибионты 81  
 Батифильные организмы 82  
 Бейеринк 424  
 Беклемишев В. Н. 370, 435, 436  
 Белемниты 87  
 Белуга 62, 295, 383, 403  
 Белуха 276  
 Белорыбца 406  
 Бенинг А. Л. 9, 122, 511  
 Бенталь 43, 51  
 Бентические организмы 43  
 Бентонектонные организмы 43  
 Бентос 52, 54

- Бентос, вес и количество 139  
 — годовая производительность 455, 458  
 — годовая смена 295  
 — малопродуктивный 454  
 — отношение к качеству грунта 139  
 — продуктивный 454  
 Бентофаги 362  
 Берг Л. С. 186  
 Бердж 404, 436  
 «Беспользные» организмы 409, 454  
 Бессветовой планктон 327  
 Бессточные озера 167, 168  
 Биогеологический профиль 507, 509  
 Биологическая очистка сточных вод 430 и сл.  
 Биологическая пленка 143  
 Биологическая продуктивность 467 и сл.  
 — — Азовского моря 482—484  
 — — Балтийского моря 471  
 — — Баренцова моря 467—469, 479  
 — — Белого моря 471, 472  
 — — Восточносибирского моря 472  
 — — Ирландского моря 478, 479  
 — — Карского моря 472  
 — — Каспийского моря 487  
 — — морей 467—489  
 — — морских и пресноводных бассейнов 498  
 — — моря Лаптевых 472  
 — — озер 490—497  
 — — планктона Азовского моря 482—484  
 — — Атлантического океана 476—479  
 — — Каспийского моря 489  
 — — Полярного бассейна 472, 473  
 — — Таганрогского залива 482  
 Биологические станции см. Гидробиологические станции  
 Биологические фильтры 430  
 Биологический анализ вод 16, 17, 142, 143  
 «Биологический слой» пла 460  
 Биоиндикаторы в реках 517  
 Биомасса 449  
 — бентоса озер 496, 497  
 — бе позвоночных морей 498  
 — — озер 498  
 — — рек 508  
 — планктона озер 494—496  
 — потенциальная 452  
 Бионты 23  
 Биоты 33  
 Биофильтры 431  
 Биоценозы Азовского моря 482, 483  
 — Балтийского моря 480  
 — водные 7, 48—50, 54, 434—437  
 — Каспийского моря 487  
 — Таганрогского залива 481, 482  
 — Черного моря 52, 53  
 Биоценогические факторы 8  
 Биоплярные организмы 276, 281, 284  
 Бируля А. А. 308  
 Бирш ейн Я. А. 27  
 Блевг д 454  
 Блунк правило 313  
 Бобер камчатский 249  
 Богоров В. Г. 13, 387, 474  
 Бокковая линия рыб 150, 151  
 Болота 501—504  
 — их типы 502  
 — мангровые 503  
 — пресноводные 504  
 — приморские 503  
 Болотный газ 222  
 Боме градусы 161  
 Бонитировка прудов 426  
 Бореальные формы 276, 293  
 Бореарктические формы 278  
 Боруцкий Е. В. 13, 457  
 Ботаци 36  
 Брандт 227, 428, 476  
 Бродский А. Л. 71  
 Бродский К. А. 511  
 Бруевич 451, 455  
 Буткевич В. 224  
 Буферные растворы 258  
 Бушкиль 420, 497  
 Вальтер 496  
 Ванадий в организмах 201  
 Вант Гофф 206, 213, 217, 312, 499  
 Варминг 290  
 Вёдан 173  
 Везенберг-Люнд 49, 298, 316  
 Величина холодноводных и тепловодных организмов 302, 303  
 Венерия пояс 97, 99  
 Веншер 67  
 Вернадский В. И. 197, 198  
 Вержбинская 423, 451  
 Весенне-осенние формы планктона 295  
 Вибан 20  
 Визе В. Ю. 27  
 Викторов П. 519, 520  
 Вильямс В. Р. 30, 459, 497  
 Винклер 240  
 Виноградов А. П. 452  
 Виктория-регия 45  
 Витамины 370  
 Включения газовые 87 и сл.  
 — жировые 87 и сл.  
 Влаголюбивые организмы 68, 69  
 Влажный воздух 68—70  
 Власоглав 22  
 ВНИРО 22, 34  
 Вобла 406  
 Вода, внутреннее трение ее 85  
 — вязкость ее 85  
 — давление ее 82  
 — диссоциация ее 257  
 — как растворитель 35, 36  
 — количество ее в водных организмах 37, 57  
 — количество ее в среде, окружающей гидробионтов 37, 57, 58  
 — поверхностная пленка ее 116  
 — поверхностное натяжение 36, 116  
 — пригодность для жизни 33 и сл.  
 — прозрачность ее 326  
 — скорость диффузии газов в ней 234  
 — сопротивление движению 83 и сл.  
 — термические особенности ее 35  
 — физико-химические особенности ее 35 и сл.  
 — циркуляция ее в природе 58  
 Водные бассейны 7, 8

- Водные бассейны, изменение солености на протяжении геологического времени 176 и сл.  
 — — — непостоянство солености в них 176 и сл.  
 — — — особого химического состава 174  
 — — — подразделение их по солености и населению 171  
 — — — размеры их 58  
 — — — солевой состав их 197  
 Водные организмы, их величина и объем водоемов 61  
 — — — и их деление по способу лова и составу пищи 391—400  
 — — — беспозвоночные, их пища 378—381  
 — — — млекопитающие, их пища 388—391  
 — — — птицы, их пища 387  
 Водородное число 255  
 Водородные бактерии 360  
 Водоросли, их дыхание 241, 242  
 — — — дыхательный коэффициент 242  
 — — — сверлящие 128  
 Водохранилища 518—523  
 Водяная кутюра 388  
 Воейков А. И. 504  
 Воздушные камеры 88, 89  
 Воздушный планктон 54  
 Воздухводные организмы 40, 41  
 Возрастной состав (сельдей) 418, 420  
 Волны 142  
 Вольтерек 9, 26, 218, 300  
 Воробьев В. 434, 456, 482, 484  
 Воронковидная форма 124, 125  
 Восстановители 363  
 Времена года в воде 293, 294  
 Временные бассейны 63 и сл.  
 «Встречаемость» 436  
 Вторичноводные организмы 37  
 Вуде Гол (биологическая станция) 14  
 Входные пруды 461  
 Выделительные органы 205  
 Высокоарктические формы 278, 283  
 Высокогорные озера 286, 288, 298  
 Высыхание организмов 64, 65  
 Выхухоль 109, 389  
 Вьюг 141
- Гагары 105, 106  
 Гаевская Н. С. 370  
 Газовые вакуоли 87, 89  
 — — — камеры 86—89  
 — — — полости у водорослей 89  
 Газовый обмен у первичноводных животных 234, 235  
 Газообмен у высших водных растений 254, 255  
 Газы, принос их в море реками 148  
 — — — растворенные в воде, количество их 220 и сл.  
 — — — пропорции их 220 и сл.  
 Гализотонические животные 202  
 Галобии 169, 170  
 Галобионты 169  
 Галоксены 43, 169, 170  
 Галофилы 169, 170  
 Галофильные организмы 43  
 Галофобные организмы 43  
 Гарвей 417  
 Гарди 387, 408, 409
- Гёбер 213, 219  
 Гелиотропизм 319, 328, 330  
 Гелланд-Гансен 417  
 Геммулы 305, 306  
 Гензен В. 476  
 Геотропизм 76—79  
 Гербст 213  
 Гессе 302, 478  
 Гетерогалинные организмы 31  
 Гетерогенность организмов 30, 31  
 Гетерогония 300  
 Гетеротрофные организмы 361, 362  
 Гибризация 306  
 Гигрофильные организмы 68 и сл.  
 Гидробиологические станции 13, 14, 15, 16  
 Гидробиология, определение 7, 8, 18  
 — — — журналы 9  
 — — — и медицина 21 и сл.  
 — — — методика 11 и сл., 25 и сл.  
 — — — орудия исследования 12  
 — — — практическое значение 9—12, 18 и сл.  
 — — — преподавание ее 32  
 — — — пути развития 9  
 — — — терминология 41, 42  
 Гидробиологической производительности метод 522  
 Гидробионты 33, 37  
 Гидробиос 33  
 Гидроионотаксис 269  
 Гидроморфоз 38  
 Гидростатический аппарат 87 и сл.  
 Гидросфера и организмы 55  
 Гильзен 227  
 Гиполимнион 48, 51, 227, 229, 288  
 Гипоталасса 48  
 Гиттия 438—443  
 — — — водорослевая 439  
 — — — глинистая 440, 442  
 — — — диатомовая 442  
 — — — известковая 438, 439  
 — — — крупнодетритная 442  
 — — — мелкодетритная 442  
 Глаза водных животных 337—342  
 — — — глубоководных и пещерных животных 342—344, 375  
 — — — отсутствие их 342  
 — — — редукция их у глубинных и других животных 342 и сл.  
 Глобигериновый ил 415, 438  
 Глотальщики 393  
 Глубинные организмы 342—344  
 Глубокоозерная станция 16, 17  
 Гниение гидробионтов 223  
 Годовые кольца рыб и моллюсков 304, 411, 412  
 Годовая смена бентоса 295, 296  
 — — — планктона 294, 295  
 ГОИН 22  
 Голодание у водных организмов 364  
 Голотурия планктонная 113  
 Гомогалинные организмы 31  
 Гомогенность организмов 31  
 Гомойотермные животные 293  
 Гомотермия 288  
 Гомохромия 345, 349—351  
 Горячие бассейны, их население 289 и сл.  
 Горячие источники, их население 289 и сл.

- Гофер 432  
 Гофстен 278  
 Гран 147  
 Граптолиты 88  
 Грей 104  
 Гримм О. 12  
 Грунтоядные 362  
 Грунты 415  
 Гурьянова Е. 27, 29  
 Гусева К. А. 522
- Давильные органы 399, 400  
 Давление воды 80 и сл.  
 Дарвин 13  
 Движение воды и организмы 140—143  
 Двойственной солености бассейны 170  
 Двуустка китайская 22  
 — кошачья 22  
 — печеночная 22  
 Дедерлейн 121  
 Демоль 459, 460, 463, 467  
 Денитрифицирующие бактерии 423  
 Депрессия соков и жидкостей тела животных 205  
 Державин А. Н. 181  
 Дерюгин К. М. 25—27, 278  
 Десмопланктон 97  
 Десульфуризирующие бактерии 175  
 Детрит 44, 55, 56, 362, 363  
 Детритоядные 362  
 Дефант 141  
 Дефицит кислорода 238 и сл.  
 Джеди 404  
 Джиллеспи, способ определения рН 260  
 Диатомовый ил 438  
 Дисковидная форма организмов 96, 97  
 Дископланктон 97  
 Дисперсии коэффициент 436  
 Диссоциация воды 255  
 Дистрофные водоемы 490  
 Дистрофные озера 228, 229, 490—493  
 Дициклические организмы 302  
 Дночерпатель 26  
 Добавочные пруды 432  
 «Дождь трупов» 368  
 Докучаев В. В. 30, 459  
 Долгов Г. И. 16, 60, 428  
 Домрачев П. Ф. 454  
 Донные отложения 438 и сл.  
 Дорн 16  
 Дыхание водных млекопитающих 249  
 — водорослей 241  
 — гидробионтов 233 и сл.  
 — диффузное 243  
 — низших водных животных 252  
 — подо льдом 251, 253  
 Дыхания органы 243 и сл.  
 Дыхательное значение кислорода 236  
 Дыхательный аппарат рыб 247  
 Дыхательный коэффициент водных животных 240, 241  
 — — водорослей 242  
 Дыхательные органы 243 и сл.  
 Дю 443  
 — гиттиевые 443  
 Дюгонг 109
- Ежевидная форма организмов 97, 98  
 Еленкин 290
- Жаба-повитуха 365  
 Жадин В. И. 13, 65, 506, 507, 515, 518, 521—523  
 Железистые отложения озер 443  
 Железо, значение для организма 175, 201, 214, 215  
 Железные воды 175, 176  
 Железные организмы 201  
 Железобактерии 175, 176, 201, 202, 215, 360  
 Жиар 308  
 Живорождение у северных форм 307, 308,  
 «Живцы» 232, 233  
 Жир, большие подкожные скопления его 90, 304  
 Жировка рыб 401  
 Жировые включения 87  
 Жуков А. 486
- Загрязнение водоемов 22, 143, 144, 427 и сл.  
 — — вторичное 430  
 — морских вод 433, 434  
 Закапывающиеся организмы 130—133  
 Залесский М. Д. 443  
 Замор 227, 232, 233  
 Замораживание организмов 64, 272, 273  
 Зарастание озера 51, 52  
 Засадчики 399  
 Засушливые зоны 167, 168  
 Засухин Д. Н. 70  
 Зацепин В. И. 27  
 Защитное действие ионов 206, 216  
 Земное притяжение и организмы 74  
 Зенкевич Л. А. 13, 139, 140, 188, 189, 416, 455, 486, 523  
 Зернов С. А. 272, 290, 370, 382  
 Зимние почки 306  
 — формы планктона 295  
 Зимние яйца 307  
 Зимующие почки растений 306, 307  
 Змеи водяные 101—103  
 Зограф 16  
 Зоны 44, 48, 49  
 — озерных отложений 442  
 Зооксантеллы 247  
 Зоохлореллы 247
- Иванов 201  
 Идельсон М. С. 384, 386  
 Идеотонические виды 204, 205  
 Идеографическая ступень 8  
 Известковые бактерии 175, 209  
 Изменчивость флюктуирующая бентических организмов 120, 121  
 Изопланкты 145  
 Изрубье 45  
 Ил озерный 223  
 — прудовой 459  
 Иловые организмы 459, 460  
 Илоядные 393  
 Ил 415 и сл.  
 Имбибиция 37  
 Иммигранты 186  
 Индукция 31

- Интенсивность жизни, районы ее 147—150  
 Интерферометр водяной Лёве 161  
 Инфауна 140  
 Иод в организмах 201, 216  
 — значение для организмов 216  
 Ионы, защитное действие 206  
 Иоргенсен 85  
 Ихтиозавры 109, 111  
  
 Кабанов Н. М. 70  
 Калий в организмах 201  
 — значение для организма 207  
 — как удобрение рыбных прудов 461, 462  
 Калуга 383  
 Кальмар 102, 383  
 Кальциевые организмы 209 и сл.  
 Кальций, значение для организмов 209 и сл.  
 — как удобрение рыбных прудов 460—462  
 — отложение его в скелете 210  
 Кальцефильные организмы 210  
 Кальцефобные организмы 210  
 Калмпер 342  
 Канализационные воды 431  
 Каплевидная форма тела 46  
 Карась 62, 233, 428  
 Карп 62, 63, 83, 87, 102, 235, 236, 309, 313, 364, 381, 382, 428, 463  
 Касатка 391  
 Каспийское море, его история 180 и сл.  
 Катадромия 172  
 Катарсбии 428  
 Катаробрионты 20  
 Кац Н. Я. 501, 502  
 Кашалот 108, 250, 304, 389, 390  
 Кашкаров Д. Н. 49  
 Кета 383, 384  
 Кефаль 166, 188, 385  
 Кильки 284, 333, 407  
 Кипарис болотный 189  
 Кислород в водных бассейнах 220—233  
 — вертикальное распределение в водоемах 224, 225, 228, 240, 241, 318  
 — влияние на распределение организмов 239, 240  
 — дефицит его в водных бассейнах 232, 233  
 — «дыхательное значение» его 236  
 — количество его в воде 221  
 — потребители его 223  
 — производители его 223  
 — производство и потребление его в водоемах 223  
 — распределение его в морских бассейнах 224, 225  
 — — — в озерах 231  
 — — — в реках и ключах 231 и сл.  
 Кислотность 256  
 Кислые полионные бассейны 262  
 Кит голубой 389  
 — гренландский 108, 111, 250, 389  
 — синий 250  
 Китовый ус 390, 396  
 Кларк 210—212  
 Клеве 146  
 Клещ прудовой 154  
 Клещ ручьевой 154  
 Климат, колебания его в истории земли 280, 281  
 Климатический коэффициент 501  
 Клубеньковые бактерии 420  
 Ключи, распределение кислорода в них 231, 232  
 Книпович Н. М. 12, 163, 188, 334  
 Кноп 213  
 «Ковалевский», судно Мурманской станции 21  
 — — Севастопольской станции 20  
 Кокен 43  
 Кокколитофориды 91, 92, 144, 145, 208, 210, 305, 367, 368, 379  
 Кокколиты 209  
 Количественный учет 436  
 Колониальные организмы 122  
 Кольбе 173  
 Кольквитц 16, 25, 428, 499  
 Кольрауш 161  
 Колошка 169, 430  
 Кон 16  
 Конвергенция 43, 46, 47, 92, 125, 134, 176  
 Конгерии 181  
 Консервативные реликты 186  
 Константа диссоциации воды 257  
 Континентальные солевые озера 167  
 Консументы 360, 363  
 Концентрация водородных ионов 257 и сл.  
 Коррелиновые тротуары 352  
 Кораллиосидная форма 124  
 Кораллоидная форма 124  
 Коралловые полипы 41, 158, 172, 280, 281  
 — — их геологическое прошлое 228, 281  
 — — область их распространения 277, 279  
 Коралловые рифы 278, 279, 281  
 Кормовая база 402 и сл.  
 Кормовая зона рыб 381  
 — интенсивность слоя 387  
 — площадь 402  
 Кормовое значение слоя 387  
 Корушка 62, 184, 390  
 — морская 62  
 Космополитические формы 276  
 Костычев П. А. 422, 459  
 Котики 109  
 Коэффициент дисперсии 436  
 — общности 436  
 Краб японский 302  
 Кравков 68  
 Красная глина 415, 438  
 Красноперка 383  
 Кремневые организмы 200, 201  
 Крепс 425, 451  
 Кретчмер 300  
 Криопланктон 310, 311  
 Криофильные организмы 291  
 Крог А. 370  
 Круговая кривая 315  
 Крозье 316  
 Крокодилы 109  
 Кроне 213  
 Крыска 248, 428  
 Ксероморфизм 73

- Ксерофильные организмы 72  
 Кувшинка белая 254  
 Кузовки 191  
 Кукерсит 443  
 Кун 43  
 Кутора 389  
  
 Лабиринтовые рыбы 249  
 Ламантин 109  
 Лангуст 136  
 Ланцетник 235  
 Лаутерборн 176  
 Леб Ж. 216, 291, 328, 330, 331  
 Левенгук 66  
 «Ледяные» организмы 310  
 Лежащие на дне формы 134  
 Лемминги 388  
 Ленивцы 68  
 Ленгец широкий 22  
 Ленц 141  
 Летальные границы жизни 42  
 Летние формы планктона 295  
 Летучие рыбы 103, 104  
 Лещ 384  
 Лещи морские 376, 383  
 Либих (правило минимума) 29, 30  
 Лигулез 387  
 Лилянталь 105  
 Лимнобиология 7  
 Лимнологическая ступень 7, 8  
 Лимнология 7  
 Лимномезогалинные бассейны 170  
 Лимнополигалинные бассейны 170  
 Лимностеногалинные организмы 170  
 Лимноультрагалинные бассейны 170  
 Линь 383, 430  
 Листья, влияние водного образа жизни на их форму 38, 39  
 Литораль 49, 51  
 Литоральная зона 47—49  
 Литоральные организмы 248  
 Литобионты 513  
 Литореобионты 506  
 Литореобиоценозы 506, 508, 510  
 Литореофилы 506, 509  
 Литотамниевые водоросли 128, 209  
 Личинки летние 253  
 — осенние 253  
 Ловен 183  
 Ловчие воронки 397  
 — сети 397, 398  
 Локальные формы 159  
 Локк 213  
 Ломани 325, 419, 455, 476, 478  
 Лососи 83, 172, 205, 364, 365, 411  
 Лотка 58  
 Лотце 213, 219  
 Луна-рыба 90, 383  
 Лундбек 381, 454, 456, 497  
 Лыенко Т. Д. 459  
 Лютик водяной 38—40  
 Лягушечник 89  
 Ляхов 502  
  
 Магниеиые организмы 201, 213  
 Магнийиый наркоз 213  
 Магний, значение для организма 213  
 Магний, угнетающее действие на организмы 213  
  
 Мак Интош 10  
 Мак Каллум 214, 218  
 Мак Клендон 218  
 Макрель 105, 385, 386  
 Макропланктонные организмы 92  
 Макрослоистость кислорода 227  
 Малярный комар 23  
 Мангровые заросли 129, 503  
 — растения 255  
 Манник 490  
 Мантийные глаза 337—342  
 Марганец в организмах 202  
 Марсон 16, 428  
 Мартене 286  
 Марти Ю. 485  
 Мартынов А. В. 190  
 Марши 503  
 Маскировка 349, 350, 351  
 Материковая ступень 45  
 Материковое плато 46  
 Материковый склон 45  
 Мегалопланктонные организмы 92  
 Медь в организмах 201  
 Международная комиссия по исследованию морей 12  
 Мезогалинные бассейны 42, 164  
 Мезоонные бассейны 262  
 Мезопланктон 90  
 Мезосапробные бассейны 20  
 Мезосапробы 17, 20, 428 и сл.  
 Мезосестон 398  
 Мезотрофия 199  
 Мезотрофные организмы 504  
 Мезофотный ярус планктона 327, 328  
 Мергель озерный 438  
 Меррей 209, 212  
 Мерц 141  
 Металлимион 48, 51, 227, 229, 288  
 Метан, количество его в воде 222  
 Метаталасса 48  
 Метизотонические виды 204  
 Метод гидробиологической производительности 522  
 Меч-рыба 299, 400  
 Мечехвост 330  
 Миграции суточные планктона 333, 334  
 Мидиевый ил 226  
 Миклашевская Л. Г. 436  
 Микотрофное питание 504  
 Микроводоемы 61, 62  
 Микрозоны 447, 450  
 Микропланктонные организмы 92  
 Микросестон 398  
 Микрослоистость кислорода 227, 228  
 Миксотрофные растения 363, 500  
 Минога 382, 406  
 «Мирные» животные 362  
 — рыбы 362, 381  
 Митчерлих (правило совокупного действия факторов) 29, 30  
 Мичурин И. В. 30  
 Михаэлиса способ определения рН 260  
 Млекопитающие водные, bipolarность 281  
 — — — особенности дыхания 248  
 — — — пища их 389—391  
 Могильное озеро 170  
 Модель Г. 159

- Мозазавр \*111  
 Мойва 384, 390  
 Монакский океанографический институт 14  
 Монофаги 362  
 Моноциклические организмы 302  
 Мордухай-Болтовской Ф. Д. 187  
 Море, вертикальные зоны 49, 51  
 — свечение его 354—356  
 Моржи 389  
 Морозова-Водяницкая Н. В. 174  
 Морская вода 162, 163  
 — — изменение ее состава вследствие жизнедеятельности организмов 200 и сл.  
 — — искусственная 218  
 — — приспособление пресноводных организмов к жизни в ней 205  
 — — состав ее 197  
 — — сходство по составу с кровью и соками тела 202—204, 218  
 — — физико-химические свойства 161  
 Морская игла 54, 166, 376  
 — корова 376, 377  
 — пила 191, 382  
 — собачка 297  
 Морские бассейны 162, 163  
 — — состав населения 159 и сл.  
 Морские воды, загрязнение их 433, 434  
 — козочки 380  
 — организмы в пресной воде 166  
 — — в солоноватоводных бассейнах 166  
 — — переход к пресноводному образу жизни 190, 191  
 Морской ангел 390  
 — гребешок 54, 75, 113  
 — жолудь 380  
 — заяц 389  
 — конек 54, 103  
 — котик 109, 111, 389  
 — петух 235  
 — салат 375  
 — слон 276  
 — таракан 183, 184, 185  
 — финик 129, 130  
 — чорт 376, 377  
 — язык 47, 134  
 Мотыль 25, 133, 430  
 Мурены 101, 103, 109  
 «Мурман» 21  
 Мурманская станция 15, 17  
 Мюллер 16  
  
 Нагон воды ветрами 141, 142  
 Нагорный 68  
 Налим морской 297  
 Наннопланктон 90, 92, 145, 279  
 Нанносестон 393, 398  
 Нансен Ф. 146, 417  
 Нарвал 390  
 Наросты 121, 363, 429  
 Населения комплекс (см. Биоценозы) 7, 48—50  
 Насекомоядные растения 373  
 Натансон 468  
 Натриевые организмы 201  
 Натрий, значение для организмов 206, 207  
 Натрий, накопление его в океане 207  
 Науманн 49  
 Наутилус 88, 89  
 Неаполитанская станция 14, 16  
 Неизвестнова-Жакина Е. С. 70, 507, 509, 512, 513, 523  
 Нейстон 44, 52, 54, 116, 120  
 Нейтральные мезоионные бассейны 262  
 Нектон 43, 54  
 Нектонные организмы 84, 146  
 Нектонофагия 362  
 Нельма 232  
 Нептунова чаша 125  
 Неритические формы 147  
 Неритический район 46  
 Нефть, ее происхождение 226, 227, 421, 443  
 Никитинский Я. Я. 16, 428  
 Николаев А. В. 176  
 Нитратные бактерии 361  
 Нитритные бактерии 361  
 Нитрифицирующие бактерии 360, 361  
 Нитрозные бактерии 361  
 Нитрофильность 504  
 Нитчатый планктон 286  
 Ноктилука (см. Ночесветка) 294  
 Нотальные формы 276  
 Ночесветка 355  
 Нуллипоровые банки  
  
 Обилие какого-либо вида животных 435  
 Области океана 278—288  
 — — абиссальная 285  
 — — антарктическая 282, 283  
 — — арктическая 282, 283  
 — — бореальная 281, 282  
 — — нотальная 281, 282  
 — — тропическая 278  
 Оболочки растений и животных, их солевая проницаемость 203—205  
 Обрастания (обюст) 121, 363, 429  
 Общности коэффициент 436  
 Одноядные 362  
 Озера алкалитрофные 490  
 — аргиллотрофные 490, 494  
 — арктические 298  
 — ацидотрофные 490  
 — балтийского типа 228, 229  
 — биологическая продуктивность их 490—497  
 — вертикальные зоны 49—52  
 — высокогорные 286, 288, 298  
 — годовая смена планктона 495  
 — годовая продукция бентоса 497  
 — (бассейны) горячие 289, 290  
 — дистрофные 228, 229, 490—493  
 — зарастание их 51, 52  
 — количество планктона 494  
 — олиготрофные 228, 229, 491, 494  
 — основные типы их 491—493  
 — пелагиаль 51  
 — переход одного типа в другой 446, 447  
 — полярные 286, 287  
 — прибрежная область 49—52  
 — распределение температур, кислорода и пр. 228, 229  
 — сидеротрофные 494

- Озера субальпийского типа 228, 229  
 — субарктические 298  
 — теплые 285  
 — тропические 286, 497—500  
 — умеренные 286, 288, 289  
 — холодные 286  
 — эвтрофные 229, 490—493  
 Озерные отложения донные 438—445  
 — железистые 443  
 — исторический ход их образования 446, 447  
 — карты их 444, 445  
 Озерные руды 443  
 Океан, области, определяемые температурой верхних слоев 278—288  
 Океанический район 46  
 Океанобиология 7  
 Океанологическая ступень 7, 8  
 Океанология 7  
 Окислительно-восстановительный потенциал 270  
 Окисляемость органического вещества 420  
 Окраска воды 345 и сл.  
 Окраска гидробионтов 345, 348, 352, 355  
 — и зрение 348—351  
 Окул А. 384  
 Олигогалинные бассейны 42, 162, 163, 170  
 Олигосапробные бассейны 20, 428  
 — организмы 16, 20, 427  
 Олиготрофия 199  
 Олиготрофные бассейны 229, 490—493  
 — организмы 504  
 Олигофотный ярус планктона 327  
 Омар 120, 136, 186, 203, 204, 235, 236, 302, 399, 400, 433  
 Ондатра 251, 253, 389  
 Опреснение, влияние его на организмы 164, 171, 191,  
 — способность водных организмов переносить его 164, 165  
 Организм, мозаичность его 30  
 — скрытые потенции его 30  
 Организмы гетерогенные 30, 31  
 — гомогенные 30, 31  
 Органические удобрения 464, 465  
 Органическое вещество, содержание его в водных бассейнах 420—427  
 — принос его в море реками 147, 148  
 — химическое определение его в растворах 420  
 Ортманн 285  
 Осаждающиеся 398, 399  
 Осборн 350  
 Осетр 403  
 Осмотическая зависимость и независимость организмов от окружающей среды 200 и сл.  
 Осмотическое окочение 196  
 Осолодение, влияние на организмы 164, 165, 171  
 Оствальд 85, 86  
 Острица 22  
 Отливы 141, 142  
 Отложения морские 438  
 Отложения озерные (см. Озерные отложения)  
 — пресноводные 438  
 Павловский Е. Н. 20  
 Пагон 44, 52, 54, 310  
 Палоло 332  
 Пальменовский орган 78, 79  
 Пальмовый вор 68, 245, 249, 375  
 Партеногенез 31, 300, 301  
 — цикличность и ограничение его на севере 300  
 Парящие организмы 83  
 Пассивная пловучесть 85  
 Пелагиаль 46, 47, 51  
 Пелагические организмы 43  
 — отложения 438  
 Пелагос 43  
 Пеламида 186  
 Пелобонты 513  
 Пелоген 447  
 Пелореобонты 506  
 Пелореобиоценозы 506, 513  
 Пелореофилы 506  
 Первичноводные организмы 37  
 «Первичные едоки» 360  
 Первопища, основной запас ее в водоеме 360 и сл.  
 Переселенцы 187  
 — активные 187  
 — пассивные 187  
 Пересолоненные бассейны 167, 170  
 Перитриттон 500  
 Перифитон 121, 122  
 Перкарина 486  
 «Персей» 22  
 Перфильев Б. В. 446, 450, 494  
 Пескарь 233, 383  
 Петерсен 409, 436, 454  
 Педилогония 194  
 Пещерные животные 342  
 Пигменты водорослей 352  
 Пикша 145, 383, 385  
 Пила-рыба 191, 399, 400  
 Пингвины 105—107, 111, 388\*  
 Пирлимнометр 325  
 Пирозомы 86, 112, 283, 355  
 Питание водных организмов 365 и сл.  
 — животной пищей и детритом 377  
 — беспозвоночных 377—381  
 — рыб 381—385  
 — планктоном рыб 386, 387  
 — птиц 387, 388  
 — растворенными органическими веществами 365 и сл.  
 — растительной пищей 373—376  
 — беспозвоночных 373—375  
 — рыб 375, 376  
 — рептилий и млекопитающих 376  
 Питание рыб Северного Каспия 403  
 — и органы чувств 403, 404  
 — и рост рыб 412  
 Пища водных организмов 373 и сл.  
 — вынужденная 362, 387  
 — главная 362  
 — животная 377 и сл.  
 — заменяющая 362, 364

- Пища китов 389  
 — количество ее 402 и сл.  
 — круговорот ее 407—409  
 — млекопитающих 389, 390, 391  
 — отношения к температуре 319  
 — планктона, распределение ее по месяцам 418, 419  
 — побочная 364  
 — птиц 387, 388  
 — растительная 373  
 — рыб 381—387  
 — случайная 364  
 — состав ее 373 и сл.  
 — способы лова ее животными 391 и сл.  
 — трески 385, 386  
 Пищеварение вне организма 371  
 Пищевой дождь 368, 369  
 Пищевые вещества и их распределение 147—150  
 Пищевые организмы, химический состав их 404—406  
 Пищевые ряды (цепи) 406  
 Пиявка цейлонская 69  
 Плавание 98—116  
 Плавание активное 98, 99, 104 и сл.  
 — китов 106  
 — ластоногих 106, 107  
 — по спирали 114, 116  
 — птиц 105  
 — путем змеевидных движений 101  
 — путем изгибания хвоста 102  
 — рыб 101, 104, 105  
 — сиреновых 109  
 — с помощью жгутов и ресниц 99  
 — с помощью мышц 99 и сл.  
 — с помощью рычагов 104, 110  
 — пассивное 85 и сл.  
 — реактивное 112, 113  
 Плавательные перепонки 112  
 «Плавательные пузырь» водорослей 156  
 Плавательный пузырь 87, 88  
 — связь его со статическим аппаратом 82  
 Плавники анальные 102, 103  
 — грудные 103, 108, 114  
 — непарные 103  
 — спинные 103  
 — хвостовые 103, 108, 109, 115  
 — гипобатные 103  
 — изобатные 103  
 — эпибатные 103  
 Плазма, удельный вес ее 83  
 Плазмоллиз 203  
 Планктон 12, 43, 44, 52, 54  
 — арктический 287  
 — животный 287  
 — растительный 287  
 — воздушный 54  
 Планктон, годовая производительность в прудах 465, 466  
 — годовая смена его 294, 295  
 — годовой цикл изменений его 288  
 — деление на ярусы по вертикали 327  
 — животный 287  
 — колебания количества его 279, 283  
 — количественное определение его 436  
 Планктон морской, количество его, 476—480  
 — сезонные изменения его 419  
 479  
 — озер умеренной области 494  
 — океанический, деление на ярусы 327  
 — окраска планктонных животных 86  
 — окрашивание им воды 345  
 — предротовой 393  
 — пресноводный, количество и сезонные изменения его 224, 225, 288, 494, 495  
 — распределение по вертикали 279, 290, 333—335  
 — — — зимой 240  
 — растительный 287—290, 490,—493  
 — суточные миграции его 333—335  
 — теневой 327  
 — тропический 279  
 — — пресноводный 286  
 — химический состав его 452  
 — центрифужный 395  
 — цикличность его 288  
 — формы весенне-осенние 295  
 — — зимние 295, 296  
 — — летние 295, 296  
 — — постоянные 295  
 Планктонная сеть Нансена 24  
 Планктонные календари 294  
 Планктонные организмы 43, 84  
 — сети 23, 91, 436  
 Планктонты, их размеры 85, 90  
 Планктоноядные 362, 387  
 Плейстон 47, 89  
 Плейстонные организмы 41  
 Плёнская станция 16, 18  
 Плимуская морская лаборатория 15  
 Пловучесть 83—85  
 — формула Оствальда 85  
 — — Иоргенсена 85  
 Плотность воды 161  
 Плотоядные растения 401  
 Поверхностная пленка воды 116 и сл.  
 Поганки 105  
 Подземные воды, их население 342 и сл.  
 — ручьи 191  
 Подошисты 306  
 Позвонки, увеличение их количества у северных рыб 303  
 Пойкилоэмотические животные 202  
 Пойкилотермные животные 293  
 Показатели загрязнения 428—431  
 Покровительственная окраска 347, 348, 350  
 Покоящиеся споры 307  
 «Полезные» животные 409, 454, 455  
 Полигалинные бассейны 42, 162, 163, 170  
 Полигидрогенионные организмы 265  
 Полионные бассейны 262  
 Поликсибионты 242  
 Полисапробные бассейны 20  
 Полисапробы 16, 20, 427 и сл.  
 Подитрофия 174, 199, 424, 425, 427  
 Полифитный ярус планктона 328  
 Полициклические организмы 300  
 Полосатик 62, 90, 250, 390

- Полуводные организмы 37, 40  
 Полупроницаемые перепонки амфибий 205  
 Полусветовой планктон 327  
 Поля орошения 431  
 Полярный фронт 141, 416  
 Полярные воды, их население 281—285  
 Полярные пресные воды 286  
 Пономарев 389  
 Пост 447  
 Постоянные формы планктона 295  
 Потамопланктон 143  
 Потенциал окислительно-восстановительный 270, 271  
 Потенции организма скрытые 30, 31  
 Потребители органического вещества 361  
 Преиндукция 32  
 Пресноводная фауна, древность ее 189  
 — происхождение ее 189—191  
 Пресноводные бассейны 170, 227 и сл.  
 — кратковременность их существования 159  
 — состав населения 158 и сл.  
 — спектры солей 199  
 — выходы в солоноватоводных бассейнах 166  
 — организмы, выживание в соленой воде 166, 173  
 — разнообразие вариаций у них 159  
 — широкое географическое распространение 158  
 Пресные воды, температурный диапазон и население 285  
 — вертикальные районы, определяемые светом 326 и сл.  
 Прибой 142  
 Прибойная зона, население ее 41  
 Прибрежная область моря 46  
 — озер 46  
 Прибрежные воды, отношение их населения к температуре 292  
 Приливо-отливная зона, население ее 40, 41, 237, 248, 283  
 Приливы 140  
 Прикрепленные формы 123, 124, 240, 397  
 Прикрепления способы 125 и сл.  
 — воздушными корнями 129  
 — корневыми выростами 126  
 — корнями и корневищами 127, 128  
 — приклеиванием 125  
 — прирастанием 126, 127  
 Присасывание водных организмов к субстрату 153  
 Присоски 153  
 Приспособления к движению по дну 137—139  
 — воды 151—156  
 — дыханию в воде у растений 254, 255  
 Приспособления к дыханию в воде у животных 243—247  
 — атмосферным воздухом 248—254  
 — при уменьшении кислорода 238  
 Приспособления к жизни в поверхностной пленке 116—120  
 — на поверхности дна 134—137  
 — закапыванию 131—133  
 — изменениям солёности 203—206  
 — плаванию 98—116  
 — планктонному образу жизни 83—98  
 — пресноводных форм к морской воде 205  
 — прибою 155, 156  
 — креплению 123—130  
 — сверлению 130, 131  
 — световым условиям 352—354  
 — течению 151—154  
 — цвету и прозрачности воды 347  
 Продуктивность в прибрежных областях, причины повышения ее 417  
 Продукция 449, 451  
 — конечная 453 и сл.  
 — первичная 452 и сл.  
 — потенциальная 452  
 — промежуточная 452 и сл.  
 — рыбная в озерах 453, 454, 457, 495  
 — рыбоводных прудов 459, 464  
 — соотношение с биомассой 455  
 — сравнение ряда бассейнов 498  
 Продукты 360, 362  
 Прозрачность воды 325, 326  
 Прозрачные организмы 347  
 Производители органического вещества 360, 361  
 Производительность водоемов 413 и сл.  
 — коэффициенты ее 454, 455  
 Производительность Азовского моря 456, 482—484  
 — Баренцова моря 455, 467—469  
 — Белого озера 457, 458  
 — годовая растений и животных и отношение между ними 453, 454  
 — Каспийского моря 455, 456, 487, 489  
 — рыбоводных прудов 159  
 Происхождение пресноводных организмов 182 и сл.  
 — пресноводной фауны 189  
 Проницаемость оболочек 204, 205  
 Протей 342, 343  
 Прототрофные организмы 360  
 Профундаль 48, 49  
 Профундальная зона 47—49, 51  
 Прудовик малый 22  
 — озерный 63  
 Прыгун ильный 130  
 Псаммобикоеносы 512  
 Псаммон 70, 71 и сл.  
 — глубинный 72  
 Псаммореобионты 506  
 Псаммореобиоценозы 506—511  
 Псаммореофилы 506—511  
 Псевдоабиссальная зона 48, 51  
 Псевдореликты 186  
 Психрофильные организмы 176  
 Птероподовый ил 438  
 Птицы водные, их пища 388  
 Пузанок 403

- Пузырчатка 401  
 Пурпурные бактерии 191, 223  
 Пустовалов 198, 224  
 Пушица 72  
 Пфедфер 285  
 «Пыльцевой спектр» 447  
 Пютгер 365, 370, 457  
 рН 256 и сл.  
 — влияние на движение мерцательных ресниц мидий 270  
 — влияние на организмы 264 и сл.  
 — — на размножение и пр. 269 и сл.  
 — — на фагоцитоз сувоек 270  
 — фотосинтетических процессов на рН 263  
 — зависимость от организмов 262  
 — методы определения 259, 260  
 — распределение в водных бассейнах 261 и сл.  
 — сравнение рН внешней и внутренней среды 270
- Радиоляриевый ил 437, 438, 440  
 Разлив рек 430  
 Размножение 305 и сл.  
 Размножение, периоды его 296, 297  
 устойчивые и неустойчивые периоды 31  
 Рак-отшельник 54, 68, 69  
 Рак речной 136, 194, 205, 245  
 — пещерный 342, 343  
 Раковины моллюсков, годичные дуги на них 411, 412  
 Распространение организмов 143  
 — пресноводных организмов 158  
 Расс Т. С. 18  
 Растения водные 90, 126, 148, 155, 206, 210, 262, 306, 310  
 — — вегетация подо льдом 254  
 — — приспособление к движению воды 151, 153, 155, 156  
 — — приспособления к газообмену 254, 255  
 «Ржавец» 232, 233  
 Реактивное движение 112, 113  
 Реверсивный удар 113  
 Регенерация 79, 314  
 Региональные организмы 158, 159  
 Редуценты 360, 362  
 Редукция организма 305  
 — глаз 342, 343  
 Резвой 49  
 Реки, биологические показатели в них 517  
 — биомасса бентоса 508—511  
 — биоценозы их 507—516  
 — грунты в них 506  
 — динамика их биоценозов 507—516  
 — количество видов по биоценозам 507  
 — распределение кислорода в них 231—233  
 — скорость течения в них 142  
 — типы их 504—506  
 Реликты 182, 184, 186—188, 238, 284, 287, 289  
 — адаптивные 182, 186  
 Реликты консервативные 182, 186
- Реньяр 82  
 Реобиинты 506  
 Реотропизм 150  
 Реофильные организмы 150 и сл.  
 Реснички 99, 137, 138  
 Ресничное движение 99, 137  
 Рингер 213, 218  
 Рипаль 519  
 Ришта 22  
 Роголист 127, 430  
 Родина А. Г. 368, 370  
 Роз 336  
 Ролен 213  
 Рост 194, 418, 420  
 Росянка 73  
 Рубинштейн Д. Л. 216  
 Рудисты 124  
 Рули 114—116, 298, 299  
 Руттнер 236  
 Рыба как пища 18—20  
 — количество на 1 га водного бассейна 19, 20  
 Рыбий жир 19  
 Рыбная продукция в морях и пресных водоемах 454—461  
 Рыбные запасы 11, 12, 484—486  
 — промыслы 148, 149  
 Рыбоводные пруды 458 и сл.  
 — — годовая производительность 465, 466  
 — — изменение состава населения при удобрении 465, 466  
 — — прирост рыбы в удобренных прудах 459  
 — — прирост в удобренных и неудобренных прудах 465, 466  
 — — спуск их 460, 465  
 — — удобрение их 458—466  
 Рыболовство 10, 13  
 — размер уловов рыбы 18, 19, 20  
 Рыбы, запасы их в Азовском море 484—486  
 — как промежуточные хозяева глист 22  
 — пища их 381—387  
 Рылов, В. М. 25, 96, 368  
 Ряпушка 384  
 Ряска 89
- Сагитта 84, 95, 98, 285, 376, 377  
 Сазан 403, 406  
 Сакс 410  
 Саламандра 151, 243  
 Самозагрязнение водоемов 430  
 Самоочищение рек 427 и сл.  
 Сапробность 16, 427  
 Сапробные бассейны 20, 428  
 — организмы 427  
 Сапрокол 449  
 Сапропелевый ил 52  
 Сапропелиты 52, 440  
 Сапропели 52, 440 и сл.  
 — кремнистые 443  
 — лечебное значение их 449  
 — прикладное значение их 447 и сл.  
 — продукты их перегонки 447, 449  
 — сухая перегонка их 449  
 Сапрофиты 362  
 Сардиночные промыслы 148  
 Сарс 189

- Свал 45  
 Сверлящие организмы 128, 129, 130  
 Свет, взаимоотношения с водными организмами 328 и сл.  
 — влияние на распределение организмов 329  
 — и движение 333  
 — и деление моря по вертикали 327  
 — органы восприятия его 336—342  
 — проникновение в глубь водных бассейнов 323, 324  
 — распределение его в воде 320 и сл.  
 — сезонное распределение его в море 323  
 Световой диапазон водных бассейнов 320 и сл.  
 Световой планктон 328  
 Светящиеся бактерии 356  
 — организмы 354 и сл.  
 — органы 356, 357  
 Свечение моря 355 и сл.  
 Свечения органы 358, 359  
 Сгон воды ветрами 141, 142  
 Севан озеро 25  
 Севастопольская станция 15, 16  
 Севрюга 59, 403  
 Седиментаторы 398  
 Сезонные вариации 146, 297—300  
 — формы 297—301  
 — явления в жизни водоемов 293 и сл.  
 — — — гидробионтов 296  
 Сельдь волжская 403  
 — каспийская 403  
 — расы их 146  
 Семга 30  
 Семпер 63  
 Сепия 130, 134, 134  
 Септиктанки 430  
 Серенсена способ определения рН 259  
 Серные воды 174  
 Серобактерии (серные бактерии) 175, 224, 287, 290, 428, 429, 433  
 Сероводород в термах 290  
 — действие на организмы 222  
 — количество его в воде 221, 222  
 Сероводородное брожение 225—227  
 Сероводородные бактерии 54  
 Сессильные формы 121 и сл.  
 Сестон 44, 54  
 Сестонофаги 362  
 Сивуч 276  
 Сиг волховской 25  
 — чудской 25  
 Сидеротрофные озера 494  
 Сидячие организмы 121 и сл.  
 — приспособленность к анаэробным условиям 239, 240  
 — упрощение формы и организации 121 и сл.  
 Симбиоз водорослей и животных 247  
 — внутриклеточный 371  
 Синерозис 37  
 Сиреновые 109  
 Сирены 87, 109, 110, 111, 377, 389  
 Скадовский С. Н. 265  
 Скатовидная форма 43  
 Скелет плавающих животных, уменьшение веса его 86  
 Скользящее движение 137  
 Скорость погружения 85  
 Скумбрейка 365  
 Слабосоленые озера 174  
 Слепни 23  
 Слизистые образования 90  
 Слизистые капсулы 305  
 Слизь двигательная 139  
 — как осмотическая защита 217  
 Слоистость обратная 288  
 — прямая 288  
 Смазывающиеся организмы 117—120  
 Снеток 25, 62, 193, 386  
 Совинский В. К. 189  
 Содовые озера 176  
 Соки тела животных, сходство их по солености с морской водой 203, 204  
 Солеводные организмы 169  
 Солевой анабиоз 196  
 Солевой состав природных вод 197  
 Солеозерные организмы 170  
 Соленость 157 и сл.  
 — вертикальное распределение в водоемах 318  
 — влияние на изменение формы 183, 185, 191, 195  
 — — — и размеров 193  
 — и дыхание 255  
 — и осмотическое давление 202 и сл.  
 — и распределение организмов 164, 165  
 — и физические свойства морской воды 161  
 — материковых озер 167  
 — морей и океанов 162  
 — непостоянство ее 176 и сл.  
 — обозначение ее 160, 161  
 — озер и рек 163  
 — отношение к ней организмов при разных температурах 206, 318  
 — распределение ее по бассейнам 162  
 — роль отдельных элементов ее 206 и сл.  
 Соленые озера 170  
 Соленые озера двойственной солености 170  
 — — материковые 167, 168  
 — — морские 164, 169, 171  
 — — — особого химического состава 174  
 — — терминология бассейнов по солености 171  
 — — терминология организмов по солености 171  
 Соли, извлечение их организмами 200 и сл.  
 — образование их на дне бассейнов 209  
 — принос их в море реками 209  
 Солоноватоводные бассейны 164, 170  
 — — количество видов в них 164, 165  
 — — состав населения 165, 166  
 Солоноватоводные организмы, 166, 167  
 Сам 62, 383

- Сообщество 7, 49  
 — водных организмов 9, 49  
 Сопротивление формы 85  
 — движению воды 151, 152, 154  
 Спермацет 304  
 Спуск прудов 465  
 Среда внешняя 36, 37  
 — внутренняя 36  
 — промежуточная 37  
 Стабилизаторы 114 и сл., 298, 299  
 Стагнация зимняя 288  
 — летняя 288  
 Статические органы 75—77  
 Статоакустические органы 77  
 Статобласты 306  
 Статокрипы 76, 77  
 Статолиты 77—79  
 Статоцисты 76, 77, 81  
 Стеллерова корова 377  
 Стенобатные организмы 41  
 Стеногалинные организмы 41, 172  
 Стеноионные организмы 265  
 Стеноойкийные организмы 41  
 Стенооксибионты 242  
 Стенопластичность 42  
 Стенотермные организмы 83, 291  
 Стенотопный 41  
 Стенофаги 362  
 Стенофотные организмы 345  
 Стереотропизм 79, 139  
 Стерлядь 403  
 Стигмы 337, 338  
 Стилипланктон 97  
 Сточные воды 340  
 — — биологическая очистка их 430 и сл.  
 Стойкие стадии 305 и сл.  
 — яйца 67, 387  
 Стоячие воды 227  
 Стратосфера (в океане) 141  
 Стрелolist 38, 39, 461  
 Строганов С. Н. 16, 432  
 Студенистые образования 91  
 Стюарта органы 244  
 Субарктические формы 276, 293  
 Суббореальные формы 276  
 Сублитораль 45, 49, 51  
 Сублиторальная зона 45, 48, 49  
 Субрипаль 519  
 Субтропические формы 276, 293  
 Судак 486  
 Сукцессии 434, 435  
 Сукцессии биоценозов в Азовском море 435  
 Султанка 54, 235, 236, 296, 297, 383, 434  
 Сульфатные воды 175  
 Супралиторальная зона 48, 51, 68  
 Сухость физиологическая 72, 73  
 Сфагновые озера 160  
 Сферидии 75  
 Сферический планктон 92  
 Тазовые кости, редукция их у сирен 108, 109  
 Танасийчук 27  
 Танатоценоз 48, 51  
 Танитарзусные озера 238  
 Тарань 486  
 Телескопические глаза 342, 344  
 Температура, вертикальное распределение в водоемах 318  
 — влияние на живорождение и уход за потомством 305  
 — — на количество позвонков у рыб 303  
 — — на образ жизни 308  
 — — на продолжительность жизни 314, 315  
 — — на развитие 307, 314  
 — — — яйца 312, 313, 314  
 Температура, влияние на размеры тела 302, 303  
 — — на размножение 305, 307  
 — — на распределение гидробионтов 291, 292  
 — — на скорость жизненных процессов 315, 316  
 — — на форму тела 297—302  
 — восприимчивость ее 291  
 — глубин океана 375  
 — диапазон ее в водных бассейнах 272 и сл.  
 — как регулятор населения вод 417  
 — отношение к пловучести организмов 316, 317  
 — предельная для жизни 290, 309, 310  
 — распределение по глубинам 275, 276  
 — распределение по поверхности океана 274—276  
 — тела водных организмов 308, 309  
 Температурные области океана 276—285  
 Температурный диапазон высокогорных озер 288  
 — — горячих бассейнов и источников 289, 290  
 — — морских вод 273 и сл.  
 — — общий 272, 273  
 — — пресных вод 285  
 Температурный коэффициент Вант Гоффа 312  
 Теневой планктон 327, 328  
 Теплолюбивые организмы 291  
 Термические особенности воды 35  
 Термотропизм 291  
 Термофильные организмы 292  
 Термофобные организмы 292  
 Термы, их население 289 и сл.  
 Терригеновые отложения 415  
 Течения морские 144—147, 292, 416—418  
 Тинеманн А. 9, 30, 48, 49, 326, 435, 494  
 Тионовокислые бактерии 175  
 Типы бассейна 8  
 Тихий М. 519, 520  
 Тиховская З. П. 353, 458  
 Торпедная форма тела 46, 47, 99  
 Трал Сигсби 24  
 Трансгрессия моря 176 и сл.  
 Треска 11, 146, 171, 309, 312, 376, 384, 385, 389, 407, 454,  
 Тригла 90  
 Тридакна 303  
 Триптон 44, 54  
 Тритон 252, 430

- Трифоль 73  
 Тропические водоемы озера и пруды 286, 497—500  
 Тропические воды 278, 497  
 — — их население 278 и сл.  
 — — количественная бедность их населения 279  
 — — обилие и разнообразие родов и видов 279  
 Тропические формы 276, 293  
 Тропосфера (в океане) 141  
 Трофичность 490  
 Трофогенный слой озера 51, 414  
 Трофолитический слой озера 414  
 Трофология 360 и сл.  
 Трофолютный слой озера 51  
 Трубочатые образования 124, 125  
 «Трупоеды» 417  
 Тунец 87, 115, 308, 385  
 Турионы 306, 307  
 Тюлька 486  
 Тюремнов Н. С. 501, 502
- Убиквисты 42, 64  
 Углекислота, вертикальное распределение ее в водоемах 228, 229, 318  
 — действие ее на водных животных 239  
 — количество ее в воде 221  
 — круговорот ее в природе 222  
 — недостающая 261  
 — производители ее в воде 220  
 — связанная 261  
 Угри 30, 70, 93, 102, 205, 206, 364, 411, 430  
 Удельная поверхность 85, 90  
 Удобрение прудов 458—467  
 — — органическое 464, 465  
 Узкоглубинные организмы 81  
 Узкосветовые организмы 345  
 Узкосолевые организмы 172  
 Узкотепловые организмы 291, 292  
 Узкоядные организмы 362  
 Уклейка 364, 430  
 Ультрагалинные бассейны 167, 170  
 — организмы 167  
 Ультрасестон 393, 398  
 Ультрафильтрация 369  
 Ультраэврионные организмы 266  
 Умеренные воды, их население 281—285  
 Универсальные организмы 158  
 Уруть 306  
 Усачев П. 486  
 Успенский Е. Е. 199, 214  
 Устрицы 10, 54, 74, 121, 128, 201, 212, 235, 240, 291, 246, 373, 379, 406, 407, 433  
 Устричные банки 201, 240, 433  
 Утермоль 496
- Фазеолина 52  
 Фазеолиновый ил 226  
 Факторы среды 41—43  
 — диапазон 42  
 — — олиго- 42  
 — — оптимум 42  
 — — максимум 42  
 — — мезо- 42
- Факторы среды минимум 42  
 — — поли- 42  
 — — спектр 42  
 Фалес Милетский 36  
 Физиографические факторы 8  
 Физиологическая сухость 72, 73  
 Филлофора 201  
 Филлофорное поле 352  
 Фильтраторы 393  
 Фильтровальщики активные 393, 396  
 — пассивные 396—398  
 Фильтрующий аппарат аппендикулярный 397  
 Фитобииоты 513  
 Фитореобииоты 506  
 Фитореобииоценозы 506, 514  
 Фитореофилы 506  
 Фолады 130, 358  
 Форель 25, 102, 235, 290, 309, 313, 381, 384, 430  
 Фосфор в водных бассейнах 425—427  
 — значение для организмов 425, 426  
 — как удобрение для рыбных прудов 462, 463  
 Фосфоресценция моря 355  
 Фотоморфозы 156  
 Фотосинтез растений 353  
 Фотостатический аппарат 333  
 Фототаксис, изменение его при различных рН 265  
 Фототропизм 328 и сл.  
 — зависимость от факторов среды 331, 332  
 — и геотропизм 332  
 — при двух источниках света 332, 333  
 Фотофобные организмы 323  
 Францев А. В. 522
- Хамса 292, 383, 384, 486  
 Хемосинтезирующие бактерии 360  
 Хетопланктон 98  
 Химический состав водорослей 405 406  
 — — животных 211, 212, 405, 406  
 — — мяса рыб 406  
 «Хирономусные» озера 238  
 Хлоридные воды 174  
 Хлорное число 161  
 Холодный Н. Г. 175  
 Холодолюбивые организмы 287, 289, 292  
 Хорология 8  
 Хроматическая адаптация организмов 349, 354  
 Хроматофоры 350 и сл.
- Цахариас 9, 16, 66  
 Цвета, различение их водными животными 351, 352  
 Цветение воды 296, 347  
 Ценографическая ступень 7, 8  
 Цепень карликовый 22  
 Цикломорфоз 297—302  
 Цисты 305—307  
 Циркуляция весенняя 289  
 — — полная 288, 289  
 — воды в океане вертикальная 141  
 — зимняя частичная 288  
 — летняя частичная 288

- Циркуляция осенняя 288  
 — — полная 288  
 Циркумпольярные виды 287
- Ч**  
 Частуха 461  
 Чайнова Л. А. 387  
 «Челленджер» 19, 415  
 Черепахи 107, 111, 112, 286, 376  
 — морские 107  
 Черное море, биоценозы его 54  
 — — история его 180 и сл.  
 — — сероводородное брожение 225, 226  
 Чешуя рыб, годовые кольца 411  
 Чугунов Н. Л. 407, 436, 485, 487, 488
- Ш**  
 Шаровидные глаза 340  
 Шаровидная форма организмов 92, 93  
 Шеффелт 462  
 Шип 383  
 Широкоглубинные организмы 81  
 Ширококислородные организмы 242  
 Широкосветовые организмы 345  
 Широкосолевые организмы 172  
 Широкоотепловые организмы 291  
 Широкоядные организмы 362  
 Шмальгаузен О. И. 272  
 Шманкевич 318  
 Шокальский Ю. М. 162  
 Шорыгин А. 402  
 Шпарлинский 18  
 Штром 56  
 Шулейкин В. В. 104, 105
- Щ**  
 Щелочной резерв 256  
 Щелочные воды 176  
 Щелочные полионные бассейны 262  
 Щука 340, 341, 384, 400  
 Щупальщики 391
- Э**  
 Эврибатные организмы 41, 81  
 Эвригалинные организмы 41, 172
- Эврионные организмы 265  
 Эвриойкийные организмы 41  
 Эвриоксибионты 242  
 Эврипластичность 42  
 Эвритермные организмы 41, 291  
 Эвритонность 41  
 Эврифаги 362  
 Эврифотные организмы 345  
 Эвтрофные озера 229, 490—493  
 — организмы 504  
 Экман 49, 164, 184, 192, 436  
 Экологические спектры 42, 414  
 — факторы 8, 41, 42  
 Экология 8  
 Экспоненциальная кривая 315, 316  
 Элементы химические, концентрация их в теле водных организмов 209—216  
 Элитораль 49  
 Элодея 461  
 Эмбриональное развитие, зависимость от температуры 305, 307, 312—315  
 Эмигранты 187  
 Эндемизм фаун 188, 189  
 Эпилимнион 48, 51, 227, 288  
 Эпиталасса 48  
 Эпифауна 140  
 Эпифитные водоемы 59, 61  
 Эстивация 305  
 Эфиопиумы 67
- Я**  
 Яниш 315, 316  
 Ярус афотный 327  
 — мезофотный 327  
 — олигофотный 327  
 — полифотный 327  
 Яценко 36  
 Яшинов В. А. 13, 470—475, 489  
 Ящерицы 101, 102, 286, 376  
 — ископаемые 101, 102  
 — морские 109, 376
- A**  
*Abra alba* 27, 480  
*Acanthostepheia malmgreni* 283  
*Acartia clausi* 478  
 Acentropidae 253  
*Acera bullata* 26  
*Acerina acerina* 115  
 — *cernua* 385  
*Acholoe ostericola* 356  
*Acilius* 253  
*Acipenser guldensstaedti* 383  
 — *nudiventris* 383  
 — *ruthenus* 383  
 — *stellatus* 383  
*Acmaea* 373  
*Acroperus harpae* 308  
*Actinia equina* 239  
 — *mesembryanthemum* 80  
 — *plumosa* 83
- A**  
*Actinosphaerium* 204  
*Adacna* 166  
 — *laeviuscula* 28  
 — *plicata* 27, 487  
 — *minima* 28  
*Aeolosoma* 290, 305  
*Aequorea* 376  
*Aeschna* 112, 245  
*Agabus* 253  
*Agarum turneri* 155, 156  
*Agrionidae* 245  
*Aipoceras* 88, 89  
*Alaria* 156  
 — *fistulosa* 283  
 — *oblonga* 155  
*Alcidae* 105  
*Alciopa* 336  
*Alcyonidium disciforme* 124, 379

- Alcyonium palmatum 202  
 Aldrovandia vesiculosa 307  
 Alisma 461  
 Alismaceae 38  
 Alloposus mollis 86  
 Alona tenuicaudis 67  
 Alosa alosa 392  
 Amalus 117  
 Amathillina cristata 27  
 Amblyopsis 342  
 — spelaeus 343  
 Amblyrhynchus cristatus 101, 376  
 Ammodytes 385  
 — tobianus 376  
 Amoeba blattae 138  
 — dofleini 372  
 — limax 137, 138  
 — polypodia 138  
 — proteus 139  
 — radiosa 137, 138  
 — verrucosa 137, 138  
 — vespertilio 137  
 — viridis 331  
 Ampelisca diodema 482  
 Ampelisca duodenum 483  
 — spinipes 339  
 Amphioxus 57, 157  
 Amphisolenia 95, 98  
 — tenella 95  
 Amphitretus 341, 344  
 — pelagicus 344  
 Amphiuira 52  
 Amphora ovalis 466  
 Ampullaria 64, 244, 248  
 Ampyx maccalumi 400  
 Anabaena 97, 347, 405, 494, 522  
 — affinis 295  
 — flos aquae 496  
 — spiroides 299, 496  
 — thermalis 290  
 Anabas scandens 249  
 Anabiosis 66  
 Anableps tetraphthalmus 340  
 Anapus ovalis 377  
 Ancydonema nordenskiöldii 311  
 Ancyclus 153  
 — fluviatilis 154, 175  
 — lacustris 173  
 Andromeda 72, 504  
 Angelica 61  
 Anguilla 30  
 Annelides 84  
 Anodonta 133, 158, 159, 172, 173, 205, 482  
 — complanata 159  
 — cygnea 159  
 Anomalocerca 86  
 — patersoni 377, 478  
 Anomiidae 127  
 Anopheles 119, 248, 395  
 — maculipennis 23, 370  
 — rossi 370  
 — superpictus 397  
 Antedon 378  
 Antennarius 150  
 Antennularia 80, 127  
 — antennina 79  
 Anthra cereus 57  
 Anthracosia 133  
 Anuraea 247  
 — aculeata 166, 241, 265, 295, 300, 301, 495  
 — curvicornis 300  
 — cochlearis 114, 166, 240, 292, 295  
 — recurvispina 166  
 — tropica 166  
 Antipa 65, 183  
 Aphanizomenon 347, 494  
 — flos aquae 95, 430, 496  
 Aphelenchus nivalis 311  
 Aphelochirus 151, 152, 253  
 Aphyia 86  
 Aphanothece stagnina 500  
 Aphrodite aculeata 378  
 Aphysia 202  
 Aplysia 373  
 Aporrhais pes pelicani 135  
 Appendicularia 116  
 Aptenodytes forsteri 106  
 — longirostris 107  
 Apus 64, 302  
 Arbacia 392  
 Arcella vulgaris 268  
 Arcestes inflatogaleatus 88  
 Archaeobdella 166  
 Archaeocyathides 122  
 Archelon 112  
 Archimedes 124, 125  
 Ardea 388  
 Arenicola 81, 433  
 — marina 378  
 Arenicolidae 77  
 Argonauta argo 212  
 Argyroneta 118, 251, 253  
 — aquatica 252  
 Argyropelecus 341  
 — affinis 357  
 Ariciidae 77  
 Aristozoe 34  
 Artemia 176  
 — jelskii 196  
 — salina 165, 167, 169, 175, 187, 195, 318, 435  
 Arum 241  
 Ascomorpha ecaudis 268  
 Asellus 63, 245, 375  
 — aquaticus 222, 252, 428  
 Aspidophoroides ölricki 283  
 Aspius aspius 383  
 Asplanchna 93  
 — priodonta 94, 166, 173, 241, 295, 298  
 Astacus 205  
 — fluviatilis 57  
 Astarte 284, 480  
 — banksii 470  
 — borealis 480  
 — crenata 212  
 Asterias 202, 332  
 — glacialis 139  
 — hexactis 308  
 — panopla 289, 308  
 — rubens 164  
 — tenuispina 433  
 — vulgaris 211  
 Asterionella 286, 289, 496  
 — gracillima 295  
 Asteromonas 435  
 — gracilis 169

- Astropecten* 130, 139, 202  
*Astroriza granulosa* 302  
*Atherina* 188, 384  
 — *pontica* 384  
*Atikokania* 122  
*Atkins* 451  
*Atolla* 347  
*Aturus* 153  
*Aulacantha scolymantha* 316  
 — — *bathybia* 317  
 — — *typica* 317  
*Aurelia* 202  
 — *flavidula* 202  
*Auricularia nudibranchiata* 99  
*Avicula cygnipes* 135, 136  
*Azotobacter* 422, 423, 460  
  
*Bacterium amylobacter* 237, 460  
 — *calcis* 176, 200, 209  
*Balaena glacialis* 284  
 — *mysticetus* 108, 111, 389  
*Balaenoptera boops* 62, 389  
 — *borealis*, 251, 389  
 — *musculus* 389  
 — *physalus* 108, 389  
*Balanus* 52, 68, 122, 187, 434, 481, 483  
 — *crenatus* 284  
 — *improvisus* 380, 434, 482  
 — *porcatus* 284  
*Balistes* 103  
*Banes* 405  
*Bangia* 272  
*Bathymicrops* 344  
 — *regis* 343  
*Bathypterois* 344  
 — *dubius* 343  
*Batrachospermum* 157  
*Beggiatoa* 175, 290, 428  
 — *alba* 433  
 — *leptomitiformis* 433  
*Begonia* 255  
*Belone* 399  
*Benthophilus macrocephalus* 402, 403  
 — *stellatus* 403  
*Benthosaurus* 343  
 — *grallator* 343  
*Beroë* 356, 378  
*Berula* 156  
 — *angustifolia* 155  
*Biddulphia* 478  
 — *mobiliensis* 147  
*Bidens beckii* 38, 39  
*Bidessus* 290  
*Biloculina elongata* subsp. *turcomanica* 71  
*Bipalium strubelii* 69  
*Birgus latro* 68, 245, 249, 375  
*Bithynia leachi* 511  
 — *tentaculata* 194  
 — *thermalis* 290  
*Bithynella dunkeri* 291  
*Blackfordia virginica* 187  
*Blastoidea* 124  
*Blegvad* 454  
*Bodo* 428  
*Boops* 376  
*Bosmina* 115, 158, 159, 237, 298, 299, 392  
 — *coregoni* 295, 298, 299, 523  
 — *longirostris* 241, 265, 289, 295, 308, 496  
  
*Bosmina obtusirostris* 287, 308, 387  
*Botrylloides* 306  
*Botryllus* 433  
*Botryococcus* 84, 347  
 — *braunii* 347, 443  
*Bougenvillea britannica* 376  
*Box salpa* 434  
*Brachinecta paludosa* 287  
*Brachionus* 241, 410  
 — *amphiceros* 300, 319, 411  
 — *angularis* 295  
 — *bakeri* 166  
 — *dorcas spinosus* 410  
 — *hyphalmyros* 166  
 — *mülleri* 166  
 — *pala* 166, 173, 222, 300, 319, 410  
 — *urceolaris* 265  
*Brachygraphis episcopi* 499  
*Brachynotus lucasi* 482, 483  
*Bradypus* 68  
*Branchiomma* 336, 338  
 — *vigitans* 337  
 — *viligans* 336  
*Branchipus* 64, 74  
*Brandtia fasciata* 191  
*Briaster fragilis* 26  
*Brissopsis* 409, 454  
*Bromeliaceae* 61  
*Bronteus* 136  
 — *planus* 136  
*Bryopsis* 80, 307  
 — *mucosa* 79  
*Bubyr caucasicus* 403  
*Buccinum* 181  
 — *undatum* 212  
*Bugula* 433  
*Bursaria* 160  
*Butomus* 510  
 — *umbellata* 514  
*Bythotrephes* 143, 242, 287, 289, 346  
 — *longimanus* 387, 430  
  
*Cabomba* 39  
*Caecharias* 383  
*Caenis* 245  
*Calanus finmarchicus* 147, 284, 333—335,  
 — 347, 348, 387, 390, 410, 472—475,  
 478  
 — *hyperboreus* 284, 316, 473  
*Calappa* 244  
*Calionassa* 346  
*Callianira* 75  
*Callichtys* 67  
*Callidina* 65, 66  
 — *multispinosa* 65  
*Calliteuthis reversa* 356, 357  
*Callithamnion* 156  
*Callitriche verna* 38, 39  
*Callorhinus ursinus* 389  
*Calluna* 72, 504  
*Calocalanus pavo* 97  
*Calyptosphaera oblonga* 144  
*Cambarus pellucidus* 342, 343  
*Candona* 238  
*Canthocamptus microstaphylinus* 305  
*Capitella capitata* 240, 433  
*Caprinula* 123, 124  
*Capulidae* 127  
*Carabus* 110

- Caranx trachurus* 305  
*Carchesium lachmanni* 239  
*Carcinus* 86, 332  
   — *moenas* 166, 203  
*Cardium* 57, 166, 172, 181, 187, 336, 338,  
   378, 434, 440, 480—482  
   — *aculeatum* 131  
   — *ciliatum* 470  
   — *edule* 28, 188, 193, 380, 412, 434,  
     456, 482, 483, 487  
   — *grönlandicum* 27  
   — *substriatum* 212  
*Carex* 72, 504  
   — *lasiocarpa* 504  
   — *maritima* 503  
   — *rostrata* 490  
   — *salina* 503  
*Carinaria mediterranea* 75  
*Carmarina* 57  
*Carpinula* 123  
*Cartaria* 371  
   — *flos aquae* 175  
*Cartesia* 247  
   — *obtusa* 269  
*Caryophyllia* 123  
*Casp. alosa caspia volgensis* 32  
   — *brashnikovi* 172, 403  
   — *kiselevitchi* 172  
   — *sphaerocephala* 403  
   — *tanaica* 384  
*Catablema* 338  
   — *eurystoma* 337  
*Caulerpa* 126, 128  
   — *prolifera* 126  
*Cellopora incrassata* 211  
*Centropages* 323  
   — *hamatus* 478  
   — *typicus* 333  
*Centropyxis* 290  
*Ceramaster* 26  
*Ceramium* 206  
   — *rubrum* 206  
*Ceratum* 85, 97, 146, 148, 307, 314, 315,  
   355, 413, 495, 500  
   — *arcticum* 146  
   — *cornutum* 114  
   — *hirundinella* 295, 298, 314, 377, 414  
   — *palmatum* 317  
   — *reticulatum* 317  
   — *tripes* 316, 427, 478  
*Ceratocephale ozawae* 333  
*Ceratodus* 383  
*Ceratophyllum* 127  
   — *demersum* 330  
*Ceratopogon* 238  
*Cercopagis* 167  
*Cerodaphnia laticauda* 265  
   — *quadrangula* 295  
   — *reticulata* 169  
*Cestus* 57, 97  
   — *veneris* 57, 98  
*Cetorhinus* 90, 284  
   — *maximus* 146, 386  
*Chaetoceras* 98, 144, 166, 200, 294, 478  
   — *wighami* 166  
*Chaetomorpha* 172  
*Challengeridae* 327  
*Chantransia* 511  
*Characeae* 210
- Chelone* 309  
   — *imbricata* 107  
   — *midas* 376  
*Chelura* 375  
   — *terebrans* 130  
*Chilodon uncinatus* 239  
*Chimera* 81  
*Chionea araneoides* 311  
*Chiridothea* см. *Mesidothea*  
*Chiridus obtusifrons* 474  
*Chirocephalus* 64  
*Chironomus* 25, 134, 290, 380  
   — *bathophilus* 296  
   — *halophilus* 169  
   — *liebeli* 414  
   — *liebeli-bathophilus* 238, 493  
   — *plumosus* 238, 239  
   — *reductus* 513, 514, 517  
   — *salinarius* 165, 169  
   — *tentans* 405  
*Chiton* 373, 378  
*Chlamydomonas* 462  
   — *nivalis* 311  
*Chlamydothrix* 215  
*Chlorella* 247  
*Chlorophthalmus* 344  
   — *productus* 373  
*Chorda* 241  
*Chromadora* 238  
*Chromulina* 52  
*Chrysophrys* 399  
   — *aurata* 400  
*Chondrosia reniformis* 57  
*Chondrostomus nasus* 376  
*Chthamalus* 68  
*Chydorus* 169, 170, 264  
   — *ovalis* 265, 269  
   — *sphaericus* 93, 94, 265, 287, 295, 302  
*Cion* 52  
   — *intestinalis* 433  
*Cirrothauma* 113  
*Cladophora* 157, 165, 170, 172, 210, 214,  
   264, 352, 405, 430  
   — *glomerata* 511  
   — *siwaschensis* 165  
*Cladotricha koltzowii* 195, 196  
*Claparadiella* 305  
*Clathrocystis* 387, 496  
*Clavellina* 306  
*Clepsine* 379  
*Clidastes* 111  
*Clipeonella* 172  
*Clypeaster* 134, 137  
   — *testudinarius* 211  
*Coccolithophora leptopora* 91  
   — *wallichi* 91  
*Coccolithophoridae* 144, 146, 201, 209, 367  
*Cocconeis placentula* 466  
*Codium* 307  
*Coeloptychium* 124  
*Coelosphaerium* 240  
*Coenobita* 68  
*Coleps* *hirtus* 222

- Collidae 327  
 Colobocentrotus atratus 135  
 Collozoum inerme 327  
 Coloazon 27  
 Colpoda 366  
 — cuculus 66  
 Colpodium campylum 265  
 Colymbetes 158  
 Colymbidae 105  
 Comephorus 346  
 Condyllostoma patens 172  
 Conferva 214, 295  
 — bombicina 214  
 Conochiloides natans 295  
 Conochilus inicornis 90, 295  
 Constantia 98  
 Convolvata roscoffensis 247, 371  
 Cooper 451  
 Copilia 292  
 — mirabilis 292  
 Corallina 155, 156, 209, 353  
 Corallinaceae 120  
 Corallium elatior 211  
 Corilopsis opuntia 153, 155, 156  
 Corbulomya 481  
 — maeotica 482, 483  
 Cordylophora lacustris 166, 194  
 — caspia 187, 188, 487  
 Coregonus 159, 287  
 — laceratus 25  
 — oxyrinchus 387  
 Coregonus schinzii 387  
 Corethra 86, 89, 238, 381, 457, 493  
 — plumicornis 238, 239  
 Corethrinae 89  
 Corneocycas 238  
 Corophium 122, 133, 185, 487  
 — curvispinum 185, 193, 194, 508, 509, 515  
 — lacustre 166  
 — volutator 190  
 Corystes 244  
 — cassivelanus 245  
 Coscinocyathus 34  
 Coscinodiscus 96, 166, 327, 367, 478  
 Cosmetira pilocella 333, 376  
 Cranchia scabra 47  
 Crangon 86, 284, 349  
 — vulgaris 166, 349  
 Craniadae 127  
 Craspedotella 112  
 — pileolus 113  
 Crassatellites 131  
 Crassopus fodiens 388  
 Craticularia 124  
 Crenilabrus 52  
 Crenothrix 175, 215  
 Crepidula 127  
 Cricotopus 515  
 Cristatella mucedo 66  
 Cryptomonas 247, 371  
 Cryptozoon 122  
 Crystallogobius 86  
 Ctenodiscus 211  
 — procurator 211  
 Ctenopteryx cyprinoides 115  
 Cucumaria 80  
 — frondosa 202, 211, 297  
 Culex 117, 119, 248  
 Culicinae 23  
 Culicoides 23  
 — salinarius 169  
 Cuthona 26  
 Cyanea arctica 92, 302  
 Cyanoderma 68, 69  
 Cyathocystis 124  
 Cybistes 372  
 Cyclas 119, 173  
 Cyclidium 290  
 — glaucoma 239  
 Cycloporippe glaucoma 344  
 — uncifera 343  
 Cyclops 25, 405  
 — bicuspidatus 169, 237  
 — bisetosus 169  
 — dybowskii 295  
 — insignis 265, 295  
 — languidus 265, 269  
 — leuckarti 295, 496  
 — oithonoides 292, 295, 496  
 — prasinus 246  
 — scutifer 307  
 — strenuus 169, 222, 286, 347  
 — viridis 169, 269  
 Cyclotella 30, 289, 413  
 — comta 414  
 Cyclothone 347  
 Cyphoderia ampulla 41, 172  
 Cymodocea 127, 157  
 Cymonemus granulatus 343  
 Cyprideis littoralis 482  
 Cypridopsis newtoni 302  
 Cyprina islandica 409, 454, 480  
 Cyprinus 63  
 — carpio 383  
 Cyrthoceras 88, 89  
 Cystococcum 241  
 Cystoseira 52, 156, 157, 327  
 Cystisoma 338  
 — neptuni 339, 344  
 Cyteis vulgaris 113  
 Dallia 287  
 Dalyellia 64  
 Daphnia 25, 26, 115, 139, 158, 159, 298, 299, 392, 394  
 — hyalina 298, 299, 335  
 — longispina 166, 237, 238, 265, 295, 328, 329, 430, 529  
 — — var. cristata 295  
 — — var. cucullata 303, 523  
 — magna 64, 67, 307, 318, 329  
 — pulex 67, 170, 173, 237, 265, 287, 405  
 Degeria nivalis 311  
 Delesseria 322  
 Delphinus 251  
 — delphis 77  
 Dentalium 378  
 Dentex 434  
 Derjuginia tolli 474  
 Dermochelis coriacea 111  
 Desmidiaceae 214  
 Desoria glacialis 311  
 Diaphanosoma brachyurum 392  
 Diaptomus 25, 158, 331, 392, 495, 496  
 — amblyodon 67  
 — coeruleus 238, 241  
 — denticornis 239

- Diaptomus gracilis* 173, 287, 289  
 — *graciloides* 166, 289, 292, 295  
 — *laciniatus* 62, 357  
 — *salinus* 169  
 — *vulgaris* 67  
*Diastylis* 332, 480  
*Diatoma* 430  
*Diceras* 123, 124, 281  
*Dicotylus pulvinar* 137  
*Dictyota* 337  
*Dictyotaceae* 281  
*Didacna protracta* 27  
 — *barbot de marnyi* 487  
 — *trigonoides* 27, 487  
*Didiamesa* 238  
*Didinium nasutum* 372  
*Diffugia* 290  
*Dikerogammarus* 194  
 — *haemobaphes* 87, 511  
 — *villosus* 511  
*Dileptus* 160  
 — *tracheloides* 295  
*Dinobryon* 98, 286, 287  
 — *sertularia* 295  
*Dinophysis norvegica* 166  
*Diodon* 383  
*Diogenes* 54, 239  
*Diopatra amboinensis* 294  
*Diphyes arctica* 284  
*Diphyllbothrium latum* 22  
*Dipnoi* 249  
*Dischidia* 61  
*Discognathus* 65  
*Discoidea* 96  
*Distichlis spicata* 503  
*Discorbina* 71  
*Diurella stylata* 295  
*Dixa* 119  
*Doliolum* 77  
*Donacia* 253  
*Donax* 378  
*Doracozoon brachionoides* 190  
*Doratopsis vermicularis* 95  
*Doris verrucosa* 433  
*Dorosoma cepedianum* 362  
*Dorylaimus stagnalis* 514  
*Dracunculus medinensis* 22  
*Draparnaldia glomerata* 155, 156  
*Dreissena* 122, 187, 481  
 — *caspia* 27  
 — *polymorpha* 27, 430, 481, 487  
*Drepanopus bungei* 474  
*Drosera* 73, 504  
*Drosopistoma loliaceum* 152  
*Drusus* 153, 154  
*Dunaliella* 167, 347, 435  
 — *salina* 169  
*Dytiscidae* 119, 253  
*Dytiscus* 83, 117, 158, 205, 253, 372  
 — *marginalis* 251, 252, 314  
  
*Ebria tripartita* 166  
*Ecdyurus* 152, 153  
 — *volitans* 152  
*Echiniscus blumi* 65  
*Echinocardium* 131, 409, 454  
 — *cordatum* 131  
*Echinoidea* 130  
*Echinus esculentus* 26, 202  
  
*Ectocarpus* 172  
 — *siliculosus* 206  
*Egretta* 283  
*Eichornia* 89  
*Eisenia* 283  
*Elaphocaris* 97  
*Elasipodae* 77  
*Elatine alsinastrum* 244  
*Elodea* 210, 262, 307, 310  
*Elosa worallii* 265, 269  
*Endochironomus nymphoides* 515  
*Endodesma* 133  
*Engraulis* 284, 292, 304  
*Enhydra* 249  
 — *lutris* 389  
*Enoploides fluviatilis* 512, 513  
*Ensigerilleia* 133  
*Enterobius vermicularis* 22  
*Enteromorpha* 54, 89, 170, 172, 173, 241, 262, 272  
*Eosiren* 108  
*Eotherium* 108, 109  
*Ephemera vulgata* 515  
*Ephydatia fluviatilis* 158, 509  
*Ephydra* 118, 169, 175  
 — *riparia* 169  
*Epeorus* 152  
*Equisetum* 72, 514  
 — *limosum* 490  
*Erica* 72  
*Ericaceae* 73  
*Erignathus barbatus* 389  
*Eriophorum* 72, 504  
*Eriphia sebana* 212  
 — *spinifrons* 180  
*Eristalis* 248  
 — *tenax* 428  
*Esox licius* 341, 384  
*Euastrum* 139  
*Eucaliptocrinus* 126, 127  
*Eucypris* 167  
 — *glacialis* 287  
 — *inflata* 167  
*Eudorina* 496  
 — *elegans* 268  
*Euglena* 338, 462  
 — *acus* 95  
 — *sanguinea* 52, 347  
 — *tripteris* 114  
 — *viridis* 66, 173, 428  
*Eumetopias* 284  
 — *stelleri* 389  
*Eunectes sticticus* 158  
*Eunice aphroditois* 244  
 — *viridis* 332, 336  
*Eupagurus bernhardus* 332  
*Euplectella* 125, 200  
 — *speciosa* 211  
*Euplotes charon* 172  
*Eurycercus lamellatus* 67, 301  
*Eurypterigius* 111, 112  
*Eurytemora* 335, 496  
 — *hirundoides* 166  
 — *grimmi* 387  
 — *lacustris* 292  
*Euspongia* 123, 124  
 — *officinalis* 213  
*Evadne* 166, 167  
 — *nordmanni* 166

- Exocoetus 77  
 Exuviella 348  
 Fabricia 188, 204  
 Fauna hydropetrica 62  
 Felis concolor 341  
 Fiber zibethicus 253, 389  
 Filigrana 125  
 Fissurella 173, 377  
 Fontinalis antipyretica 155, 156  
 Fordilla 34  
 Foreliella perforans 128  
 Fragillaria 97, 295  
 — crotonensis 494  
 Fucus 89, 156, 157, 272, 353  
 — serratus 271  
 — vesiculosus 353  
 Fulmarus 388  
 Fundulus 207  
 Furcellaria 271  
 Gadus morrhua callaris 291, 312, 384  
 — kildinensis 170  
 Gaidius tenuispinus 474  
 Gaidropsarus 404  
 Galionella 175, 215  
 — ferruginea 214  
 Galvina farrani 26  
 Gammaracanthus 184  
 Gammarus 138, 158, 160, 194, 375  
 — locusta 170, 308  
 — zaddachii 166  
 Gasterosteus aculeatus 169, 194  
 Gastrana 187  
 Gastropus 90  
 Gelasimus 503  
 Geodia 200, 211, 282  
 — mesotriena 211  
 Geryonia 75  
 Gibbula tumida 26  
 Gigantocypris 302  
 — agassizii 94  
 Gigantostraca 109, 110  
 Gigantura 344  
 Glaucoma colpodium 314  
 Glaucus 97, 379  
 — atlanticus 97  
 Gloecapsomorpha plisca 443  
 Globigerina 98, 377  
 — turcomanica 71  
 Glossosiphonia 153  
 Glyceria aquatica 490  
 Glyptotendipes 515  
 Gobio golio 383  
 Gobius fluviatilis pallasii 400, 405  
 — affinis caspius, kessleri, melanostomus 403  
 Goera 153  
 — pilosa 154  
 Gomontia polyrrhiza 128  
 Gomphus 65, 153  
 Goniaulax 348  
 Gorgonia 201  
 — sufruticosa 211  
 Gorgonocephalus arcticus 211  
 Grammisia 131, 133  
 Grantia ciliata 211  
 Grapsus 68  
 Grimaldotoothis 86  
 Gryphaea 136  
 Guinardia flaccida 478  
 Gyridae 405  
 Gyrimus 110, 117, 118, 340  
 — natator 110  
 Habrotrocha ampulla 65  
 — caudata 65  
 Haemadipsa 68  
 — ceylonica 69  
 Haemopsis sanguisuga 101  
 Halacarus 98  
 Halichondria panica 211  
 Halicore 109  
 — dugong 108  
 — tubernacoli 108  
 Halicystis 128  
 Halimeda 210  
 Haliotis 373  
 Haliplus 117, 118  
 Halitherium 108  
 Halophila 121, 157  
 Halosphaera viridis 92, 94, 146, 284  
 Halteria 269  
 Halycyclops 166  
 Hardy 387  
 Harengula delicatula 384  
 Harmathoe sarsi 481  
 Harpes 135, 136  
 — ungula 135  
 Harpinia 342  
 Hastigerina 98  
 Heliastes 57  
 Helmis 153  
 Helobiae 157  
 Hendley M. 183  
 Hemiaster philippi 308  
 Hemimysis lamorne 394  
 Heptagenia 153  
 — interpunctata 77  
 Hesperornis 105, 106  
 — regalis 107  
 Heterocope 158  
 Heteropoda 87  
 Hexacoralla 126  
 Himantalia 156  
 Himantallopsis sniatkovii 443  
 Hippocampus 52  
 Hippogrossoides platessoides 303  
 Hippoglossus 31  
 — hippoglossus 308  
 Hippolyte 349, 375  
 — varians 348  
 Hippopotamus amphibius 389  
 Hippospongia equina 211  
 Hippurites 123, 124  
 Hirudinea 405  
 Hirudo 337  
 — medicinalis 337  
 Histiophorus 41  
 Höll 210  
 Holopedium 90, 93, 287, 289, 413  
 — gibberum 43, 308, 414  
 Holothuria floridana 211  
 Homarus americanus 202, 212  
 — vulgaris 202, 400  
 Huso dauricus 383  
 — huso 383  
 Hyalonoecia artifex 211

- Hyalodaphnia* 335, 339  
 — *cristata* 292  
 — *cucullata* 298, 299, 329, 339, 496  
*Hyalosphenia* 265, 269  
*Hyas* 349  
*Hydra viridis* 371  
*Hydrilla* 307, 500  
*Hydrobia* 181, 329, 334, 481  
 — *apponensis* 290  
 — *baltica* 166  
 — *ulvae* 194  
 — *ventrosa* 482, 483  
*Hydrocharis* 89, 307  
 — *morsus ranae* 306  
*Hydrocharitaceae* 127  
*Hydrometra* 117, 340  
*Hydrometridae* 118  
*Hydrophilidae* 117, 118, 253  
*Hydrophilus* 250, 251  
 — *piceus* 245, 252  
*Hydropsyche* 122, 397  
 — *ornatula* 508, 510, 511, 515  
*Hymenophyllaceae* 68  
*Hymenolepis nana* 22  
*Hypania* 166, 187, 188  
 — *invalida* 28  
*Hypaniola* 481  
 — *kavalewskyi* 482  
*Hyperamoeba flagellata* 137  
*Hyperina* 380  
*Hyperoodon ampullatus* 389  
*Hypotricha* 269  
*Hyrconogobius bergi* 403
- Ichtyosaurus* 103  
*Idothea* 239, 348, 349  
 — *baltica* 26  
 — *tricuspidata* 375  
*Ignops* 344  
 — *murrayi* 343  
*Illex illecebrosus* 390  
*Iphinoe serrata* 483  
*Isoëtes* 38
- Jaera* 170  
 — *nordmanni* 511  
*Janthina* 347, 379  
*Jasmineira elegans* 75
- Kaempfferia* 380  
 — *kaempfferi* 302  
*Knipowitschia longicaudata* 402, 403  
*Kokas* 82  
*Krohnia hamata* 284
- Labrus* 376  
*Lagena* 72  
 — *subterranea* 71  
 — *turcomanica* 71  
*Laccobius* 290  
*Lakson* 37  
*Lamellidoris bilamellata* 26  
*Laminaria* 126, 157, 201, 241, 283, 353  
 — *digitata* 216, 283, 320  
 — *saccharina* 372, 373  
*Lamna* 383  
 — *cornubica* 383  
*Larus* 388  
*Lauderia boreale* 478
- Lauterbornia* 238  
 — *coracina* 414  
*Leander* 52  
 — *adspersus* 188  
*Lebertia complexa* 154  
 — *insignis* 154  
*Ledum* 72, 504  
*Legendre* 427  
*Lemanea* 157  
*Lemma* 89, 307  
*Lepas* 122  
 — *anatifera* 212  
*Lepidosiren* 65, 109, 383  
*Lepidosteus* 399  
*Lepidurus* 287  
 — *arcticus* 302  
*Leptocephalus* 86  
*Leptodiscus* 97  
*Leptodora* 86, 289, 335  
 — *kindtii* 295, 496  
*Leptomysis* 75  
 — *gracilis* 75  
*Leptomitus lacteus* 428  
*Leptothrix* 175  
*Lessonia* 156, 157  
 — *fuscenceus* 155  
*Leuciscus cephalus* 74, 383  
*Leydigia acanthocercoides* 67  
*Libellula* 112  
*Ligula simplicissima* 387  
*Limacina* 379  
 — *helicina* 284  
 — *retroversa* 27  
*Limnadia* 302  
*Limnaea* 117, 119, 373  
 — *abissicola* 248  
 — *auricularia* 430  
 — *ovata* 153, 169  
 — *var. baltica* 166  
 — *palustris* 65  
 — *stagnalis* 63, 158, 252  
 — *truncatula* 22, 42, 66  
*Limnetis* 64  
*Limnocalanus* 183—185  
 — *grimaldii* 166, 183—185, 188, 191, 335, 474  
 — *macrurus* 183—184, 185, 191  
*Limnodrilus newaensis* 513  
*Limnoria* 375  
 — *lignorum* 130  
*Limulus* 329—332  
 — *polyphemus* 332  
*Lineus* 52  
*Lingulella* 34  
*Liponeura* 152, 153  
 — *brevirostra* 152  
*Lithoderma* 157  
 — *fontanum* 153, 155  
*Lithodes maja* 27  
*Lithodomus* 129  
*Lithothamnion* 153, 155, 204, 209, 210  
*Littorina* 68, 332, 378, 379  
*Loliginidae* 86  
*Loligo vulgaris* 101  
*Lophius* 97, 247, 376  
 — *piscatorius* 377  
*Lopholatilus* 292  
*Loxodes* 244  
*Lucernaria* 84

- Lucifer 95  
 Lucioperca lucioperca 385  
 Luidia 99  
 Lumbricillus lineatus 169  
 Lumbriculus variegatus 265  
 Lutra 249  
 — vulgaris 389  
 Lycanora setosa 208  
 Lyngbya 439, 441  
 — compressa 387  
 Lysmata 74  
 Lytoceras immane 88  
 Lythrum salicaria 255  
  
 Machlonyx 89  
 Macoma baltica 27, 194, 480  
 — calcarea 480  
 — sabulosa 212  
 Macrobiotus granulatus 65  
 — hufelandi 65  
 Macrocystis 149, 157, 208  
 — pyrifera 62, 156, 215  
 Macropsis slabberi 190  
 Macrorhinus 284  
 — leoninus 103  
 Macrostoma hystrix 172  
 Macrurus fasciatus 343, 344  
 Madrepora 122, 201, 241, 371  
 — polifera 211  
 Maeandrinae 192  
 Magilus 305  
 Maja squinado 434  
 Malaptera ponti 135, 136  
 Mallomonas caudata 327  
 Manatus 250, 376  
 Manayunkia 187  
 Mansonia 253  
 Margarita 284  
 — grønlandica 302  
 Margaritana 373, 461  
 — margaritifera 159, 411  
 Margarites 88  
 Margaropus annulatus 314  
 Margellium octopunctatum 170  
 Marmonilla minor 474  
 Mastigoclaudus laminosus 290  
 Matula 244  
 — picta 245  
 Medusites 34  
 Medusochloris phiale 113  
 Melania 64, 284  
 Melanocoetus johnstoni 47  
 Melanogrammus aeglefinus 384  
 Melanopsis 286, 290  
 Melobesia 209, 352  
 Melosira 472, 173, 206, 240, 287, 289,  
 496  
 — boneri 166  
 — islandica 95  
 — italica 430, 494  
 — varians 430  
 Melusina 153  
 Menyanthes 73, 504  
 Metridia longa 473  
 Mesidothea entomon 183—185, 188 192,  
 282, 480  
 — sibirica 185, 192, 282  
 Microcystis 295, 405, 494  
 — ickthyoblabe 292  
  
 Microdiscus 34  
 Micromelania 181  
 Micrometes 66  
 Microspira amoena 226  
 Miliolina tricarinata 302  
 Millepora alcicornis 211  
 Mimonectes loveni 93, 94  
 Misgurnus fossilis 243  
 Mitraria mülleri 97  
 Mixosaurus 103  
 Modiola phaseolina 52  
 Modiolaria discors 81  
 Moerisia 188  
 Moina 64  
 — macropora 67  
 — rectirostris 318  
 Mola 41, 90, 383  
 Molana angustata 153, 154  
 Molgula reomeri 392  
 Monas 99  
 Monodacna 166, 187, 481  
 — caspia 487  
 — colorata 482  
 Monodiamesa 238  
 Monostroma 157, 322  
 Monostyla lunaris 269  
 Montipora 153, 154  
 Moore 451  
 Motella tricirrata 297  
 Mucor 428  
 Mugil auratus 188  
 Mullus 52, 434  
 — barbatus 297  
 Munida balfia 27  
 Murex 378, 379  
 — fortispina 372, 379  
 Mya 131, 166, 480  
 Myliobatis 399  
 — aquila 400  
 Myogale moschata 389  
 Myoxocephalus lönbergi 191  
 — quadricornis 183, 191  
 — relictus 191  
 Myriophyllum 306, 307, 310  
 Myriotella austrogeorgiae 302  
 Mysis 86, 183, 332  
 — oculata 179, 183, 185, 192  
 — — relictus 183, 185, 192, 238  
 — vulgaris 166  
 Mystacoceti 250  
 Mystophidas 357  
 Mytilaster lineatus 28, 187, 188, 380,  
 482, 483, 487  
 Mytilus 40, 52, 210, 378, 480, 503  
 — edulis 20, 29, 57, 173, 193, 284  
  
 Nais 102  
 — behningi 510  
 — bretscheri 511  
 Nassa 332  
 — californiana 212  
 — clausa 302  
 — reticulata 296  
 Nasturtium 156  
 — officinale 155  
 Natica 133, 379  
 Naucoris 341  
 Nausithae 337  
 — albida 337

- Nautiloidea* 87  
*Nautilus* 87—89  
 — *pompilius* 212  
*Navicula* 143, 430  
 — *minuscule* 173  
*Nebalia galathea* 433  
*Nemalion* 156  
 — *multifidum* 155  
*Nematocarcinus* 70  
*Nematoscelis mantis* 357  
*Neobalaena marginata* 304  
*Neomenia* 379  
*Nepa* 78, 79, 169, 253, 341  
 — *cinerea* 252  
*Nepenthaceae* 61  
*Nepenthes* 61  
*Nephele* 247  
*Nephtys* 480, 483  
 — *homborgii* 442  
*Nereis* 187, 373, 378, 481  
 — *cultrifera* 166  
 — *diversicolor* 240, 481, 482  
 — *succinea* 434, 482, 483  
 — *virens* 26  
 — *zonata* 240  
*Nereocystis* 201, 208, 241  
 — *lütkeana* 155, 156  
*Nerita* 135, 136  
*Neritina* 136  
*Neureclipsis* 398  
 — *bimaculata* 397  
*Niphargoides* 487  
*Niphargus* 70  
*Nitrobacter* 361, 423  
*Nitrosomonas* 361, 423  
*Nitzschia* 286  
 — *palea* 173  
 — *putrida* 173, 291  
*Noctiluca* 90, 93, 356, 377  
 — *miliaris* 355, 478  
*Nodosaria turcomanica* 71  
*Notholca* 287  
 — *acuminata* 169  
 — *longispina* 143, 166, 173, 292, 295, 430, 495  
 — *striata* 169  
*Notonecta* 74, 117, 118, 251—253  
 — *glauca* 252, 340  
*Nucula* 131  
*Nulliporae* 352  
*Nuphar advena* 241  
 — *luteum* 490  
*Nyctiphanes conchii* 357  
*Nymphæa* 241  
 — *alba* 254  
*Nymphon robustum* 302  
  
*Obelia* 376  
*Ochthebius* 169  
*Octocoralla* 122  
*Octopus macropus* 202  
 — *vulgaris* 113, 202  
*Ocypoda* 68  
*Odobenidae* 106  
*Odonata* 40  
*Oedogonium capillare* 214  
*Oicomonas mutabilis* 428  
*Oicopleura albicans* 392  
*Oithona* 387  
  
*Oithona similis* 478  
*Opercularia coarctata* 433  
*Ophiomusium lumani* 211  
*Ophiopsila annulosa* 356  
*Ophiura albida* 26, 27, 164, 480  
*Ophthalmosaurus* 81  
*Opisthoteuthis* 135, 136  
*Opistoproctus soleatus* 344  
*Orbitolites* 137  
*Orca gladiator* 391  
*Orchestia* 69, 375  
 — *bottae* 69  
*Ornithoceras* 97  
*Orn. torhinchus anatinus* 391  
*Orthosina* 34  
*Orthoceras* 88, 89  
*Oscillaria sancta* 354  
*Oscillatoria* 97, 428, 522  
 — *agardhii* 166  
 — *coerulea* 222  
 — *limosa* 430  
 — *tenuis* 70  
*Osmerus eperlanus* 184, 186, 193, 194, 384  
 — — *var. spirinchus* 62  
*Ostrea* 52, 57, 74, 172, 210, 378  
 — *laperousii* 212  
 — *taurica* 240  
*Otariidae* 106  
*Otoplana fluviatilis* 512  
*Owenia fusiformis* 238  
*Oxycoccus* 504  
  
*Pachygrapsus* 52  
*Pachyophis* 102  
*Pagellus* 434  
*Pagurus bernhardus* 26  
*Palaemon* 76, 78, 349  
 — *cavernicola* 342, 343  
 — *hendersoni* 343  
*Palaemonetes varians* 290, 380  
*Palaeosolen* 133  
*Palingenia longicauda* 515  
*Palinurus* 97  
*Pallasea quadrispinosa* 238  
*Panopaea* 131  
*Pantia* 137  
*Paracalanus parvus* 478  
*Paracentrotus* 132  
*Paractis striata* 166  
*Paralichthys albiguttatus* 350  
*Paramaecium* 82, 99, 366, 398  
 — *aurelia* 314  
 — *bursaria* 371, 394  
 — *caudatum* 372  
 — *putrinum* 239, 428  
*Paratelpusa* 375  
*Parhypania* 188  
*Patella* 52, 81, 136, 172, 375  
*Pecten* 52, 74, 112, 113, 173, 210, 336—338, 378  
 — *inflexus* 75  
 — *maximus* 202  
 — *tigrinus* 27  
*Pectinaria* 481, 484  
 — *koreni* 27  
 — *neapolitana* 187, 240  
*Pectinidae* 136  
*Pedalion ferricum* 167

- Pedalion oxyure* 166  
*Pediastrum* 96, 496  
*Pelagonemertes* 97  
*Pelagophycus* 283  
*Pelagothuria* 84, 113  
*Pelamydrus* 102  
*Pelicanus* 388  
*Pelvetia canaliculata* 65  
*Peneroplis* 371  
*Pentanelli* 427  
*Perca* 249  
   — *fluviatilis* 385  
*Pericoma decipiens* 69  
   — *ocellaris* 69  
*Peridineae* 210  
*Peridinium* 295, 355, 478, 500  
   — *willei* 363  
*Periophthalmus* 70, 129, 340  
*Peritricha* 269  
*Perlidae* 40  
*Petalocrinus* 125  
*Petricola* 129, 130  
*Phacus longicauda* 114  
*Phaeocystis* 280  
   — *globosa* 292  
   — *poucheti* 94, 292  
*Phalacrocorax* 340  
*Phallusia* 392  
*Pharyngelidae* 327  
*Phascosoma margaritaceum* 284  
*Pheronema raphanus* 126  
*Philodina* 66  
   — *roseola* 65, 290, 311  
*Philydrus* 169  
*Phisiculus caupi* 81  
*Phoca caspia* 188  
   — *vitulina* 341  
*Phocaena* 249, 390  
*Phocidae* 106  
*Phoenicopterus antiquorum* 388  
*Pholis dactylus* 129, 356  
*Pholis gunellus* 170  
*Phormidium* 70  
   — *laminosum* 290  
*Phragmites communis* 490, 504  
*Phyllirhoë* 379  
*Phyllodoce* 101  
   — *tuberculata* 240  
*Phyllophora* 52, 216, 352  
   — *brodiaei* 170  
*Phyllosoma* 97  
*Physa fontinalis* 143, 173  
*Physalia* 89, 347  
*Physeter macrocephalus* 108, 389  
*Physophora hydrostatica* 146  
*Pinna* 210  
*Pinnipedia* 106  
*Pinnularia* 138, 139, 214  
*Pisidium* 25, 133, 238  
*Planaria alpina* 143, 152, 242, 292  
   — *gonocephala* 143, 152, 252, 291, 337  
*Planes* 150  
*Planktomya* 84  
*Planktoniella* 96, 327  
   — *sol* 114  
*Planorbis* 158, 373  
   — *septemgyratus* 173  
   — *vortex* 173  
*Platanista gangetica* 108, 111
- Plecoptera* 40  
*Pleurobrachia*\* 52, 355, 376, 377  
   — *pileus* 284  
*Pleurochoron* 124, 125  
*Pleuonectes flesus* 194  
   — *platessa* 94, 193  
*Pleuronema* 269  
   — *chrysalis* 172  
*Pleurosigma* 143  
*Pleurostauron* 214  
*Pleurotoma* 81  
*Pleurotomaria alata* 135, 136  
*Pocillopora* 122  
*Podicipidae* 105  
*Podoceras lobatus* 332  
*Podon leuckartii* 170  
   — *polyphemides* 166  
*Polyartemia forcipata* 287  
*Polyartemiella hazeni* 287  
*Polyarthra* 287  
   — *platyptera* 66, 166, 295  
*Polycentropus* 398  
*Polycheles* 94  
*Polyclis cornuta* 143, 152  
*Polydo* a 128  
*Polygonum amphibium* 38, 39  
*Polygordius* 319  
*Polymitareys virgo* 515  
*Polyorophe* 126  
*Polyphemus* 329, 346  
   — *pediculus* 269, 328  
*Polysiphonia* 156  
   — *violacea* 206  
*Polystomella crispa* 371  
*Polythalamia* 71  
*Polytoma uvella* 239, 428  
*Pompholyx sulcata* 295  
*Pontaster* 354  
   — *tenuispinus* 322  
*Pontobdella* 337  
*Pontogammarus maeoticus* 187, 481—483  
   — *obesus* 194  
   — *caudatus* 194  
   — *sarsi* 512  
*Pontoporeia* 184  
   — *affinis* 238, 480  
   — *femorata* 480  
*Pontosphaera huxleyi* 91, 145  
*Porcellana* 95, 98  
*Porites* 122, 201, 281  
   — *asteroides* 211  
*Porphyra* 272  
*Porpita* 97  
*Portunus* 239  
*Posidonia* 127, 157  
   — *oceanica* 127  
*Potamodrilus stephensoni* 512  
*Potamogeton* 41, 128, 210, 306  
   — *pectinatus* 514  
   — *perfoliatus* 514  
*Potamogetonetum pectinati* 128  
*Potamonidae* 68  
*Pouchetia cornuta* 337, 338  
*Priacanthus* 344  
*Priamaster* 303  
*Prionastraea* 371  
*Pristis* 191  
*Productus proboscideus* 124, 125  
*Proganochelys* 112

- Propappus 508  
 — volki 509, 511, 512, 517  
 Proserpinaca palustris 38, 40  
 Prosimulium columbasense 154  
 Prosopistoma 151  
 Proteus anguineus 342, 343  
 Protoblepharon 357, 358  
 — palpebratus 357  
 Protocaris 34  
 Protocetus 106  
 Protodrilus 218  
 Protophyta 323  
 Protopteris 65, 383  
 Protula 125  
 — intestinum 125  
 — tabularia 211  
 Prunus laurocerasus 241  
 Psammobia tellinella 131  
 Pseudocalanus elongatus 170, 473  
 — major 474  
 Psilaster andromeda 26  
 Psiloceras 88  
 Psychoda 428  
 Psychodidae 70  
 Pterocuma 428, 487  
 Pteromya costata 28  
 Pterois 303  
 Pteropoda 84  
 Pterotrachea 336, 344  
 Pterygotus 109  
 Ptilocrinus pinnatus 211  
 Puffinus 388  
 Pulvinulina menardii 211  
 Purpura 81, 172, 379  
 — lapillus 120, 173, 212  
 Putrius lutreola 389  
 Pyrgoma 124  
 Pyrocystis 355  
 Pyrosoma 355
- Quinqueloculina auberiana 211  
 Quinton 219
- Rana temporaria 366  
 Ranatra 77, 78, 328, 330, 340  
 Ranunculus 38  
 — aquaticus 38  
 — purschii 39  
 Rathkea 378  
 Regalecus 86  
 Requiencia 123  
 Rhabdonectes armatus 95  
 Rhabdosphaera claviger 91  
 Rhabdosoma 98  
 Rhinodon 386  
 Rhisoclonium 175  
 Rhitrogena 153  
 Rhizophora 129, 255, 503  
 Rhizophoraceae 129  
 Rhizosolenia 97, 478, 489  
 — alata 91  
 — calcar avis 188, 486  
 — hebetata 95  
 — styliiformis 97  
 Rhizostoma 52, 366  
 — cuvieri 57  
 Rhodomonas 354  
 Rhodine loweni 480  
 Rhodymenia 283
- Rhombus 52  
 Rhopalonema 75  
 Rhynchonella psittacea 212  
 Rhytina stelleri 377  
 Riccia natans 38  
 — — var. terrestris 38  
 Richthofenia 123, 124  
 Richthofeniidae 124  
 Rivularia 170, 210, 347  
 Rose M. 336  
 Rothpletzia 127  
 Rubus 504  
 Rudistae 124  
 Rugosa 126, 127  
 Ruppia 165  
 Rutilus rutilus 74, 115, 364, 383  
 — — caspicus 117, 383
- Saccocirrus 54  
 Sagartia schilleriana 191  
 — troglodytes 57  
 Sageceras walteri 88  
 Sagitta 98, 104, 109, 378  
 — bipunctata 172, 303, 377, 478  
 — hexapta 95, 172  
 Sagittaria sagittaeifolia 38, 39, 306, 510  
 Salamandrina 243  
 Salicornia 207  
 Salmo fario 193, 384  
 — mykiss 290  
 — salar 30, 194  
 — trutta 188, 194  
 Salpa tilessi 366  
 Salvinia 41, 89  
 Sapphirina 97  
 Sardinopsis 376  
 Sargassum 89, 156, 281, 283  
 — bacciferum 150  
 Sarsia 340  
 — mirabilis 339  
 Scaphocalanus magnus 474  
 Scapholeberis microcephala 269  
 — mucronata 328, 329  
 Scenedesmus 363  
 Schelfordia 191  
 Schistosomum 22  
 Schizochiton incisus 339  
 Schizoporella unicornis 211  
 Schizotherus mutallii 397  
 Schreiber E. 522  
 Scirpus lacustris 490, 510  
 Sclerocrangon ferox 283  
 Scoloplos 480  
 Scomber scombrus 187  
 Scorpaena 54, 247, 303  
 Sylliorhynchus 383  
 Scytosiphon 156  
 Sebastes 82, 303  
 Sebastoides 303  
 Seiwel 451  
 Sepia 47, 135  
 Sepioteuthis blaiuilliana 47  
 Sergentia 238  
 Sergestes 98  
 Serpula 123  
 Serrasalmo 381  
 Setella 95, 98, 100  
 — gracilis 95  
 Sialidae 40

- Sialis* 169, 380  
*Sida cristallina* 394  
*Siliquaria* 125  
*Silurus* 383  
*Simocephalus* 169, 300  
 — *serrulatus* 265  
*Simulia nölleri* 307  
*Simuliidae* 144  
*Simulium* 23, 150, 153, 154, 397  
 — *columbaszense* 144  
*Siphonocladiales* 128  
*Sipunculus* 202  
*Sirenia* 109  
*Solea* 47  
*Solen* 131, 133, 134  
*Somniosus microcephalus* 383  
*Sonneratia* 255, 503  
*Sparganium* 510, 514  
*Spartina glabra* 503  
 — *var. alterniflora* 503  
 — *pitens* 503  
*Sparus desfontainii* 290  
*Spatangidae* 132  
*Spatangoidea* 130  
*Spatha* 65  
*Spelerpes* 243  
*Sphaelaria* 281  
*Sphaerella* 311  
*Sphaerium corneum* 428  
 — *rivicola* 514, 515  
 — *scaldianum* 407  
*Sphaeroma* 239, 481, 482  
*Sphaerotilus* 143, 144  
 — *natans* 155, 156, 428  
*Sphagnum* 210  
*Sphagnum acutifolium* 504  
 — *cuspidatum* 58  
 — *fuscum* 504  
 — *medium* 504  
*Spheniscidae* 105  
*Spirodomus* 129, 130  
*Spirographis spаланзани* 330, 378, 433  
*Spirogyra* 157, 206, 210, 405  
*Spiroculina turcomanica* 71, 72  
*Spirorbis* 125  
*Spirostomum* 268  
*Spondylus* 136  
*Spongilla lacustris* 66, 153, 154, 509  
*Spratus* 284  
*Squalus acanthias* 389  
*Squilla* 377  
 — *mantis* 380  
*Staurastrum* 496  
*Staurocephalus* 87  
*Stegocephalus inflatus* 27  
*Stenodus leucichthys* 188  
*Stenopterigius* 103  
*Stenoteuthis bartrami* 47  
*Stenotheca* 34  
*Stentor* 398  
 — *coeruleus* 488  
*Stercorarius* 388  
*Stigeoclonium tenue* 428  
*Stoichactis kenti* 303  
*Storch* 110  
*Stratiomys* 117, 119, 252  
*Stratiotes* 210  
*Streptelasma* 123  
*Strombus* 378  
*Strongylocentrotus droebachiensis* 211, 362  
 — *purpuratus* 312  
*Stychostemnia* 305  
*Styela rustica* 382  
*Stylocheiron mastigophorum* 379  
*Stylonichia* 99, 137, 160  
 — *mytilus* 138, 303  
*Stylophthalmus paradoxus* 341  
*Suberites* 52  
 — *domuncula* 57, 366  
 — *suberea* 211  
*Surirella nyassae* 286  
*Symbranchidae* 65  
*Synapta inhaerens* 75  
*Synchaeta pectinata* 265, 266  
*Syndesmya* 187  
 — *ovata* 140, 187, 240, 434, 481—483  
*Synedra* 95, 97, 147, 214, 286  
*Syngnathus* 52  
 — *schmidti* 95  
*Syracosphaera* 280  
 — *pulchra* 91  
*Syringoceras* 88, 89  
*Tabanidae* 23  
*Tabellaria* 173, 286, 287, 289, 496  
*Tabulata* 122  
*Tagelus* 131, 166  
*Tanyppus* 134, 238, 380  
*Tanytarsus* 238, 414, 493  
*Tapes* 133, 187  
 — *aureus* 433  
*Taphrocampa selenura* 268  
*Tardigrada* 65  
*Tarsius* 344  
*Taumastocheles* 399  
 — *zalenka* 406  
*Taxodium distichum* 189  
*Tealia crassicornis* 308  
*Tellina* 166, 378  
 — *baltica* 27  
*Temora* 323, 387  
 — *longicornis* 212, 333, 478  
*Terebellides strömii* 284, 480  
*Terebra* 378  
*Teredo navalis* 129, 373  
*Tetradon* 191  
*Tetracoralla* 122, 125  
*Textularia* 71  
*Thalassarctos maritimus* 389  
*Thalassemys* 112  
*Thalassia* 127  
 — *testudinum* 127  
*Thalassiophyllum* 283  
*Thalassiosira* 144, 367, 478  
*Theodoxus fluviatilis* 153, 194, 511  
*Thoracostraca* 109  
*Thorea ramosissima* 511  
*Thremma gallicum* 153  
*Thynnus thynnus* 309, 385  
*Thypholoscoclex mülleri* 474  
*Tima flavilabris* 113  
*Tinca tinca* 383  
*Tintinnidium fluviatile* 166  
*Tintinnus acuminatus* 114  
*Tipulidae* 117, 119  
*Tjalfiella* 84  
*Tomopteris* 97

- Tomopteris euchaeta 97  
 — helgolandica 377  
 Torpedo 47  
 Tortonia appendiculariformis 116  
 Toxochelys 112  
 Trachelomonas 91  
 — volvocina 268  
 Trachinus 247  
 Trapa natans 89, 201  
 Triarthra 288  
 — longiseta 166, 173, 295  
 Trichocephalus trichiurus 22  
 Trichocladus halophilus 165  
 — algarum 515  
 Trichodesmium 280  
 — erythreum 97, 348  
 Trichophilus 68  
 Tridacna 120, 281  
 — gigas 303  
 Trilobus 238  
 Triloculina turkomanica 71  
 Triodon 74  
 Trionyx 111  
 Triposolenia 114  
 Trochus 181  
 Troglychthys 342  
 — rosae 343  
 Trophonopsis 52  
 Tubifex 379  
 — barbatus 238  
 — hammoniensis 238  
 — tubifex 252, 428  
 — velutinosus 238  
 Tubularia 79, 270, 314, 315  
 — larynx 302  
 Turbo neritoides 173  
 Turris pileata 333, 376  
 Tuscarora 327  
 Tygon 191  
 Typha latifolia 254  
 Typhlichthys 342  
 — subterraneus 343  
 Ulva 54, 157, 172, 173, 241, 267, 375, 433  
 Umbelliferae 61  
 Unio 133, 158, 172, 173, 482, 487  
 — crassus 159  
 — pictorum 159, 411  
 — — platyrhynchus 159  
 — tumidus 159  
 Unionidae 159  
 Upogebia 377  
 Uroglena 99  
 Urosalpinx 379  
 Utricularia 127, 306, 307  
 — vulgaris 401  
 Vaccinium 72  
 Valvata 430  
 — piseinalis 252  
 Vanadis 340  
 — formosa 341  
 Varicorhinus capoeta 363  
 Vaucheria 210, 214  
 — terrestris 38  
 Velates 135  
 Velella 41, 89, 347, 379  
 Venus 52, 131, 187, 378  
 Vermetidae 125  
 Vermetus gigas 125  
 Victoria alba 254  
 Vioa 128  
 Viviparus 187, 430, 487, 502, 517  
 — viviparus 508, 510, 511  
 Volvox globator 94  
 Vorticella 81, 82, 99  
 — microstoma 433  
 — putrina 428  
 Willsia stellata 376  
 Wolterstoffia 167  
 — blanchardii 167  
 Xantho 239  
 Xenophyphoridae 201  
 Xiphias gladius 299  
 Xiphocephalus 98  
 Yoldia arctica 278, 283  
 Zeuglodon 101, 102  
 — cetoides 101, 102  
 Zeus faber 103  
 Zoëa 109  
 Zoochlorellae 371  
 Zoogloea ramigera 428  
 Zoothamnion 216  
 Zooxantellae 371  
 Zostera 52, 127, 157, 165, 200, 375, 454, 489  
 — maritima 201  
 — marina 503  
 — nana 188  
 Zosteretum marinae 127



## ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
От редакционной коллегии . . . . .	3
Предисловие к 1-му изданию . . . . .	4
Предисловие ко 2-му изданию . . . . .	5

### Глава первая

#### ВОЗНИКНОВЕНИЕ, ЗАДАЧИ И РАБОТА ГИДРОБИОЛОГИИ

I. Определение и содержание гидробиологии . . . . .	7
II. Развитие гидробиологии и ее прикладное значение . . . . .	9
1. Интересы рыболовства и количественное определение производительности морских и пресных вод . . . . .	10
2. Развитие гидробиологических (биологических) станций . . . . .	13
3. Биологический анализ питьевых и сточных вод . . . . .	16
4. Размах практических интересов, связанных с гидробиологией . . . . .	18
III. Методика гидробиологии . . . . .	25
1. Методика и длительность опытов . . . . .	25
2. Изменчивость . . . . .	28
3. Действие факторов. Правило минимума Либиха и правило совокупного действия факторов Митчерлиха . . . . .	29
4. Гетерогенность организмов и скрытые потенции . . . . .	30
5. Периоды устойчивости и неустойчивости организмов и явления индукции . . . . .	31
V. Преподавание гидробиологии . . . . .	32

### Глава вторая

#### ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ И ИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДОЙ

I. Пригодность воды для жизни . . . . .	33
II. Среда внешняя, внутренняя и промежуточная . . . . .	36
III. Терминология взаимоотношений между водной средой и гидробионтами . . . . .	37
1. Отношение организмов к водной среде как таковой; первично- и вторично-водные, амфибийные и полуводные организмы . . . . .	37
2. Отношения к биотопу, солености, свету и прочим факторам . . . . .	41
IV. Общее понятие об основах распределения гидробионтов . . . . .	43
1. Биотоп, жизненная форма и зона . . . . .	43
2. Биоценоз и танатоценоз . . . . .	48
V. Схема ряда круговых зависимостей между водными организмами и окружающей их средой . . . . .	55

### Глава третья

#### КОЛИЧЕСТВО ВОДЫ В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ И В ОРГАНИЗМАХ

I. Количество воды в водных организмах . . . . .	57
II. Количество воды в среде, окружающей гидробионтов . . . . .	58
1. Размеры бассейнов . . . . .	58
2. Объем бассейна и величина организмов . . . . .	62
3. Временные бассейны и высыхание водных организмов . . . . .	63
4. Влажный воздух . . . . .	68
5. Псаммон . . . . .	70
III. Физиологическая сухость . . . . .	72

## Глава четвертая

## ВОДА И ДНО БАСЕЙНА КАК ОПОРА ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ, ПЛАВАЮЩИХ И ДОННЫХ

I. Земное притяжение	74
1. Положение водных организмов в пространстве	74
2. Геотропизм и статические органы	76
II. Давление воды и его значение для водных организмов	80
III. Толща воды и организмы, плавающие активно и пассивно	83
1. Удельный вес плазмы; планктонные и нектонные организмы; формулы пловучести; сопротивление воды движению тел различной формы	83
2. Пассивная пловучесть; пути приспособления	85
Обилие воды	86
Уменьшение количества тяжелых веществ	86
Газовые и жировые включения	87
Слизистые и студенистые образования	90
Размеры планктонов, нанопланктонные организмы; удельная поверхность	90
Конвергентные формы планктонных организмов	92
3. Активное плавание	98
Жгутики и реснички; методы и скорость плавания с их помощью	99
Мышечное плавание	99
IV. Поверхностная пленка воды	116
V. Дно бассейна и связанные с ним организмы	120
1. Прикрепленные формы (сидячие, сессильные)	121
Влияние сидячего образа жизни на организацию водных животных	121
Термины «перифитон», «оброст» и «нарост»	121
Колониальные организмы	122
Принцип подъема прикрепленных форм вверх и конвергентные формы; подвижное и неподвижное прикрепление	123
2. Свешивающиеся формы	130
3. Закапывающиеся формы	130
Приспособления закапывающихся моллюсков	132
4. Формы, свободно лежащие на дне бассейна; принцип уплощения тела и конвергентные формы	134
5. Формы, свободно двигающиеся по дну бассейна	137
6. Стереотропизм	139
7. Закономерные связи между весом и количеством бентических организмов, с одной стороны, и качеством грунта, — с другой	139
VI. Движения воды и его значение в жизни водных организмов	140
1. Реки, течения, стоны и нагоны воды, прибой, прилив и отлив и пр. Диапазон скорости движения	140
2. Роль движения воды в распространении водных организмов	143
3. Роль движения воды в распределении пищевых веществ	147
4. Реотропизм; органы боковой линии рыб и амфибий	150
5. Приспособление подвижных и неподвижных животных и растений к движению воды	151
Организмы, сопротивляющиеся течению	151
Организмы, тело которых извивается и бьется вместе с течением и прибоем	156

## Глава пятая

## ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ И РАСТВОРЕННЫХ В ВОДЕ СОЛЕЙ

I. Распределение и система водных бассейнов и их населения в связи с соленостью	157
1. Общий очерк состава населения пресноводных и морских бассейнов	157
2. Бассейны без солевых растворов (агалинные) и почти несоленые	160
3. Бассейны с солевыми растворами и их население	160
Обозначение солености	160
Диапазон и распределение общей солености по типам бассейнов	162
4. Бассейны особого химического состава	174
II. Непостоянство солености водных бассейнов	176
1. Изменение солености пресноводных и морских бассейнов	176
2. Реликты адаптивные и консервативные и происхождение пресноводных организмов	182
III. Влияние на организмы процессов опреснения и осолонения	191
1. Наблюдения в природе	191

2. Данные опытов . . . . .	195
3. Солевой анабиоз . . . . .	196
IV. Двусторонний процесс зависимости организмов от солевого состава бассейна и солевого состава — от организмов . . . . .	197
1. Солевой состав морских и пресных вод . . . . .	197
2. Соли и организмы . . . . .	200
Извлечение солей организмами . . . . .	200
Осмотическая связь с наружной средой морских, пресноводных и солоно-озерных организмов . . . . .	202
Роль отдельных элементов солености. Защитное действие ионов . . . . .	206

### Глава шестая

#### ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ И РАСТВОРЕННЫХ В ВОДЕ ГАЗОВ

I. Количество и пропорции растворенных в воде газов . . . . .	220
II. Взаимодействие организмов и растворенных в воде газов . . . . .	222
1. Газы и организмы . . . . .	222
Производство и потребление $O_2$ в водоемах . . . . .	223
Морские бассейны. Сероводородное брожение в Черном море . . . . .	224
Пресноводные бассейны. Стоячие воды; типы озер и количество кислорода . . . . .	227
Реки и ключи. . . . .	231
Замор в ряде водоемов и на реке Оби . . . . .	232
2. Процессы дыхания у гидробионтов; ассимиляция $CO_2$ . . . . .	233
Сравнение процессов дыхания в воде, в атмосфере и в разных условиях солености. . . . .	233
Отношение газов, потребляемых и выделяемых водными животными. Анаэробизм. Роль газов в распределении водных животных. . . . .	235
Отношение газов, потребляемых и выделяемых водорослями. . . . .	241
Терминология отношений гидробионтов к кислороду окружающей среды. . . . .	242
3. Общий очерк органов дыхания у гидробионтов . . . . .	243
Приспособления водных животных к дыханию кислородом, растворенным в воде . . . . .	243
Симбиоз водорослей и животных . . . . .	247
Приспособления водных животных к дыханию атмосферным кислородом . . . . .	248
Использование водными животными подводных и подледных скоплений воздуха . . . . .	251
Приспособления к газообмену у высших водных растений . . . . .	254

### Глава седьмая

#### ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ И АКТИВНОЙ РЕАКЦИИ (рН) ВОДЫ. ОБ ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНОМ ПОТЕНЦИАЛЕ

I. Общее понятие об активной реакции (рН) . . . . .	256
1. Активная реакция, титриметрическая кислотность и щелочность, или щелочной резерв . . . . .	256
2. Диссоциация воды и способы обозначения активной реакции . . . . .	257
3. Буферные растворы . . . . .	258
4. Начальные сведения о методах определения рН . . . . .	259
5. Физико-химическое равновесие системы $CO_2 \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons HRCO_3 \rightleftharpoons R_2CO_3$ . . . . .	260
II. Диапазон и распределение рН в природных водных бассейнах . . . . .	261
III. Зависимость рН среды от организмов и зависимость организмов от рН среды . . . . .	262
1. Влияние организмов на рН среды . . . . .	262
2. Влияние рН среды на организмы . . . . .	264
Прямое и косвенное действие рН. . . . .	264
Распределение организмов по водоемам с различным рН и терминология отношений организмов к рН . . . . .	265
Другие области воздействия рН на организмы. . . . .	267
3. Сравнение рН внутренней среды организмов с рН окружающей их внешней среды . . . . .	270
IV. Об окислительно-восстановительном потенциале . . . . .	270

### Глава восьмая

#### ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВОДНЫМИ ОРГАНИЗМАМИ И ТЕМПЕРАТУРОЙ БАССЕЙНА

I. Распределение организмов по бассейнам в связи с температурой. . . . .	272
1. Общий диапазон температуры в водных бассейнах . . . . .	272

2. Морские воды . . . . .	273
Температурный диапазон морских вод . . . . .	273
Главнейшие области мирового океана, определяемые температурой верхних слоев воды . . . . .	276
Тропические воды и основные черты их населения. Коралловые рифы и их геологическое прошлое . . . . .	278
Воды умеренных и полярных областей и основные черты их населения. Биполярные организмы . . . . .	281
Область абиссали (глубин) мирового океана . . . . .	285
3. Пресные воды . . . . .	285
Температурный диапазон пресных вод и основное деление озер на типы по температуре . . . . .	285
Тропические пресные озера . . . . .	286
Полярные пресные воды и высокогорные озера . . . . .	286
Пресные воды умеренной области . . . . .	288
Горячие бассейны и источники (термы) . . . . .	289
II. Восприятие температуры и термотропизм . . . . .	291
III. Терминология отношений гидробионтов к температуре . . . . .	291
1. Эвритермные (широкоотепловые) и стенотермные (узкоотепловые) организмы. Деление стенотермных на криофильных, иначе термофобных (холодолюбивых) и термофильных (теплолюбивых) . . . . .	291
2. Деление организмов по областям: арктические организмы, субарктические, бореальные, субтропические и тропические . . . . .	293
3. Деление организмов по температуре их тела: организмы с постоянной температурой, гомойотермные, и организмы с переменной температурой тела, пойкилотермные . . . . .	293
IV. Роль температуры в строении и жизни гидробионтов . . . . .	293
1. Сезонные явления . . . . .	293
Сезонные явления в жизни водоемов, связанные с температурой . . . . .	293
Сезонные явления в жизни гидробионтов, связанные с температурой . . . . .	295
2. Морфологические и другие особенности гидробионтов, обусловленные температурой . . . . .	302
Морфологические особенности . . . . .	302
Особенности размножения . . . . .	305
Образ жизни и особенности распределения . . . . .	308
Температура тела гидробионтов и тепловой анабиоз . . . . .	308
Пагон и криопланктон . . . . .	310
3. Гидробионты и температурный коэффициент Вант-Гоффа ( $Q_{10} = 2$ ) . . . . .	312
4. Температура и другие факторы . . . . .	316
Температура и пловучесть организмов . . . . .	316
Отношение организмов к солености при разных температурах . . . . .	318
Вертикальное распределение $T^{\circ}$ , $O_2$ , $CO_2$ и $S^{1/100}$ . . . . .	318
Температура и гелиотропизм . . . . .	319
Температура и пища . . . . .	319

## Глава девятая

## ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВОДНЫМИ ОРГАНИЗМАМИ И СВЕТОМ

I. Световой диапазон и распределение света в воде . . . . .	320
II. Распределение вертикальных районов моря и пресных вод в зависимости от света и основные черты их населения . . . . .	326
III. Фототропизм, или гелиотропизм . . . . .	328
1. Описание и вероятное объяснение фототропизма . . . . .	328
2. Влияние на фототропизм других факторов . . . . .	331
3. Фототропизм и геотропизм . . . . .	332
4. Фототропизм при двух источниках света . . . . .	332
IV. Свет и движение . . . . .	333
V. Распределение и суточная миграция планктона . . . . .	333
VI. Органы восприятия света и окраски . . . . .	336
VII. Глубинные организмы и население подземных вод; органы зрения пещерных и глубинных животных, телескопические глаза . . . . .	342
VIII. Терминология отношений гидробионтов к свету . . . . .	345
IX. Окраска воды и гидробионтов . . . . .	345
1. Окраска водных животных . . . . .	345
Общий обзор окраски гидробионтов и окрашивание ими водоемов . . . . .	345
Зрение и окраска водных животных . . . . .	348
Восприятие цвета водными животными . . . . .	351
2. Распределение и окраска водорослей в морских и пресноводных бассейнах . . . . .	352
X. Свечение моря и гидробионтов . . . . .	354

## Глава десятая

ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ МЕЖДУ СОБОЙ  
И СРЕДОЙ. УЧЕНИЕ О ПИЩЕ (ТРОФОЛОГИЯ)

I. Первопища, производители, потребители и восстановители (продуценты, консументы и редуценты) . . . . .	366
II. Явления, осложняющие изучение пищи гидробионтов . . . . .	364
III. Особенности питания водных организмов . . . . .	365
1. Теория Плоттера о питании водных организмов растворенными органическими веществами . . . . .	365
2. Питание с помощью симбионтов. Внутриклеточный симбиоз . . . . .	371
3. Частичное переваривание пищи вне организма . . . . .	371
IV. Пища водных животных и насекомоядных растений . . . . .	373
1. Растительная пища . . . . .	373
2. Животная пища и детрит . . . . .	386
V. Способы лова пищи и номенклатура водных организмов по способу лова и по составу пищи . . . . .	391
VI. Колличество употребляемой пищи и кормовая база . . . . .	402
Роль органов чувств при добывании пищи у рыб . . . . .	403
VII. Химический состав пищевых организмов . . . . .	404
VIII. Пищевые ряды и их экономическое значение . . . . .	406
IX. Морфологические и другие особенности водных животных, связанные с пищей . . . . .	410
1. Пища и цикломорфоз . . . . .	410
2. Годовые кольца у рыб и моллюсков . . . . .	412

## Глава одиннадцатая

## ОБЩЕЕ УЧЕНИЕ О ПРОИЗВОДИТЕЛЬНОСТИ ВОДОЕМОВ

I. Повторный обзор основных исторических, физических, химических и биологических факторов, влияющих на количество населения в водоемах . . . . .	413
II. Органическое вещество . . . . .	420
1. Количество органического вещества в морских и пресноводных бассейнах . . . . .	420
2. Загрязнение вод и показательные организмы . . . . .	427
III. Необходимость изучения биоценозов для определения производительности водоемов . . . . .	434
IV. Отложения в морских и пресноводных бассейнах . . . . .	438
1. Донные отложения морей . . . . .	438
2. Донные отложения озер . . . . .	448
V. Биомасса и продукция . . . . .	449
1. Основные понятия и терминология . . . . .	449
2. Количественные отношения между растительностью, беспозвоночными животными и рыбой (первичная, промежуточная и конечная продукция) . . . . .	452
3. Годовая производительность . . . . .	455
4. Удобрение рыбных прудов . . . . .	458
VI. О биологической продуктивности водоемов . . . . .	467
1. Северные моря . . . . .	467
2. Балтийское море . . . . .	480
3. Азовское море . . . . .	481
4. Каспийское море . . . . .	487
5. Озера . . . . .	490
6. Особенности жизни в тропических водоемах . . . . .	497
7. Болота . . . . .	501
8. Реки . . . . .	504
9. Водохранилища . . . . .	518
Указатель литературы . . . . .	524
Указатель предметов и имен . . . . .	555

*Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Академии Наук СССР*

*Редактор издательства Н. Н. Хавкина  
Технический редактор А. В. Смирнова  
Корректор Н. П. Ракова*

РИСО АН СССР № 2829. Подписано к печати  
18/1 1949 г. М 23963. Печ. л. 36  $\frac{3}{4}$  + 1 вкл.  
Уч.-изд. л. 59. Тираж 3000. Заказ 1183.

2-я типография „Печатный двор“ им. А. М. Горь-  
кого треста „Полиграфкига“ ОГИЗ при Совете  
Министров СССР. Ленинград, Гатчинская, 26.

---

Отпечатано с готовых матриц во 2-й типо-  
литографии Гидрометиздата. Зак. № 199.  
Бумага 72 × 108  $\frac{1}{16}$ . Подписано к печати  
18/1 1949 г. М 23963.

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
21	Подпись под рис. 11	Севастопольской	Мурманской
34	Подпись под рис. 20	З — аравоциат	З — археоциат
51	20 сн.	биценозе	биоценозе
289	Подпись под рис. 130	В (II)	Б (II)
346	11 сн.	зоопланктоны	зоопланктонты
423	17 "	$\text{NH}_3 \rightarrow \text{H}_2\text{O}_3 \rightarrow \text{H}_2\text{O}_5$	$\text{NH}_3 \rightarrow \text{N}_2\text{O}_3 \rightarrow \text{N}_2\text{O}_5$
456	6 "	Лундбека	Лундбек

С. А. Зернов. Общая гидробиология.









POLSKA AKADEMIA NAUK  
BIBLIOTEKA  
Instytutu im. M. Nenckiego

3552