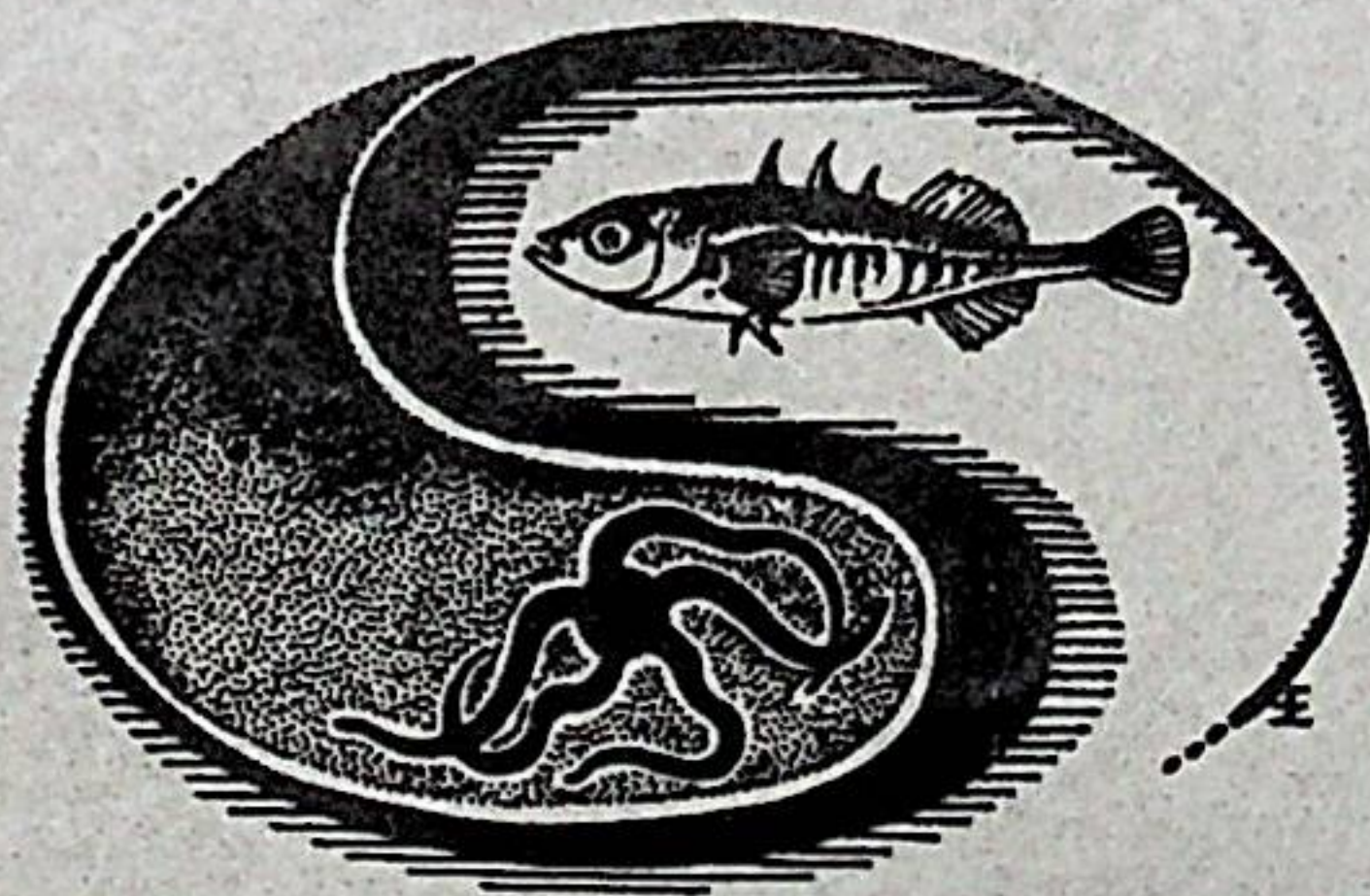


АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ  
ИССЛЕДОВАНИЯ ЭСТУАРИЕВ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА  
Том 141

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ  
ИССЛЕДОВАНИЯ ЭСТУАРИЕВ

Под редакцией В. В. Хлебовича

ЛЕНИНГРАД  
1986

HYDROBIOLOGICAL INVESTIGATIONS  
OF ESTUARIES

Edited by V. V. Khlebovich

Главный редактор

директор Зоологического института АН СССР

О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (редактор серии), Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин,  
И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, М. Г. Петрушевская, В. А. Тряпичин,  
И. М. Фокин, В. В. Хлебович (зам. редактора), С. Я. Цалолыхин

Рецензенты:

Б. Л. Гутельмахер, Г. М. Лаврентьева



Г 2001501000—002  
055(02)3—86

Без объявления

ПРЕДИСЛОВИЕ

Советский Союз — обладатель крупнейших в мире солоноватоводных бассейнов, к числу которых относятся знаменитые моря-озера (Каспийское и Аральское), многочисленные минерализованные континентальные озера, лиманы, лагуны и эстуарии рек. Особый интерес представляют солоноватые воды, образованные смешением пресных и морских вод. Вопреки распространенному мнению, морская береговая линия омывается, как правило, не полносоленой морской водой, а водой солоноватой. Процесс смешения соленых и пресных вод (в результате чего в водоемах создается градиент соленостей, что в свою очередь определяет изменение характера многих физико-химических и биологических их свойств) особенно ярко выражен в эстуариях. В этих своеобразных биотопах складывается характерная флора и фауна. Непрерывный транспорт аллохтонного материала создает совершенно особые условия биологического продуцирования.

Однако степень изученности наших эстуариев оставляет желать лучшего. Даже там, где биологические исследования в эстуариях ведутся более или менее регулярно, они обычно решают частные задачи данного водоема, зачастую без учета мировой литературы и даже сведений о ближайших эстуариях. Серьезных обобщений биологических данных об устьевых процессах все еще очень мало.

Одним из важных моментов изучения солоноватых вод остается выяснение и уточнение зависимостей различных процессов от величины солености в создаваемом при смешении морских и пресных вод градиенте этого фактора. Удобными регионами для такого рода исследований оказываются водоемы с широко раздвинутыми и относительно постоянными по положению изогалинами — Балтийское море и его заливы, Северный Каспий, Обская губа и Енисейский залив, Таганрогский залив и черноморские лиманы. При этом следует учитывать, что в различных географических зонах, в зависимости от особенностей реки и моря могут формироваться эстуарии с разным характером физико-химических и биологических процессов, поэтому вопросы биологической типологии этих экосистем очевидно долго будут в поле зрения специалистов.

В нестабильных условиях эстуария обитает сравнительно небогатая видами фауна, дающая, однако, часто огромную продукцию за счет развития этих немногих форм, значительная доля которых имеет промысловое значение или может считаться перспективной в плане марикультуры (например, двустворчатые моллюски-фильтраторы или креветки). Исследования масштабов привнесения аллохтонного материала, первичного продуцирования на месте и утилизации того и другого вторичными продуцентами — необходимая задача будущих работ на всех значительных эстуариях страны. Крайне важным моментом нужно признать изучение жизненных циклов и аутоэкологии эстуарных видов. По-видимому, в некоторых случаях эстуарная фау-

К БИОЛОГИЧЕСКОЙ ТИПОЛОГИИ  
ЭСТУАРИЕВ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

В. В. Хлебович

Зоологический институт АН СССР

V. V. Khlebovich. On biological typology of estuaries of the USSR

Несмотря на то, что устьевые районы интенсивно исследуются различными науками, публикуются соответствующие монографии и даже выходит международный журнал «Estuaries», вопрос о том, что такое эстуарий, до сих пор не имеет однозначного ответа. За рубежом чаще всего цитируют определение Притчарда: «Эстуарий — полузамкнутый прибрежный водоем, который имеет свободную связь с открытым морем и в котором морская вода измеримо разбавляется пресной, происходящей от наземного стока» (Pritchard, 1967: 3). Ему комплиментарны определения эстуариев как районов реки, которые заметно осолоняются морем (Day, 1951; Ketchum, 1951).

Геоморфологически эстуарий определяется как воронкообразное расширение устья реки при ее впадении в море (или озеро), возникшее в результате затопления речной долины морем. Водоемы этого типа предлагается отличать от других устьевых образований — дельт, с их многочисленными протоками, и лагун, прикрытых со стороны моря тянущимися параллельно береговой линии песчаными косами. Однако, нельзя не видеть, что и протоки дельты, и лагуны оказываются частными случаями эстуариев в понимании Притчарда.

До сих пор нет единого мнения в отношении пространственных характеристик эстуариев. Комментируя свое определение этого географического объекта, Притчард считает эстуарий ограниченной частью побережья и на этом основании исключает из рассмотрения такие водоемы как Балтийское море и даже его заливы — Финский и Ботнический. Принципиальный вопрос о конкретных размерах эстуариев этот автор обходит. Остается неясным, считать или не считать эстуарием устья малых ручьев, часто временных, или, наоборот, такие обширные водные объекты как Обская губа или Амурский лиман. Противоположную Притчарду позицию занимает, например, Мак Хаг (Mc Hugh, 1967), считающий, что в северо-восточной части Атлантического океана имеется единая эстуарная система, включающая Балтийское море, юго-восточную часть Северного и полосу вдоль побережья Норвегии. В северной части Тихого океана этот автор единым эстуарием считает все Берингово море, находящееся под влиянием стока через Берингов пролив слегка опресненных (за счет

на может дать перспективные объекты для акклиматизации в типичные пресноводные водоемы с целью повышения их кормности. Известно, что через эстуарии вдоль их оси проплывают проходные формы, которые без этого не могут завершить жизненного цикла. К таким видам относятся ценнейшие промысловые рыбы — осетровые и лососевые. Менее известно значение пребывания этих видов в эстуарии для адаптации их к новым условиям солености и осморегуляции. Можно полагать, что здесь происходит своего рода «физиологическое шлюзование», параметры которого еще предстоит исследовать. О том насколько такие исследования важны, можно судить по имеющему реальный смысл подозрению, что в основе сокращения промысла осетровых при спрямлении некоторых эстуариев может лежать нарушение режима адаптации к изменению солености, вызванное изменением протяженности и соленостного градиента этого биотопа.

Эстуариям следует отводить совершенно особое место в общей системе экологического мониторинга. Обычно здесь чрезвычайно сильно выражено антропогенное воздействие, поскольку в низовьях рек (на их берегах) располагаются крупные города. Об экологическом здоровье обширных пространств водосбора можно судить по наблюдениям на минимальном количестве станций в эстуарии реки.

Настоящий сборник представляет собой попытку, которая в последние годы практически не предпринималась, объединить в одном томе работы, ориентированные на исследования биологических процессов в устьевых районах рек. В него вошли материалы по эстуариям различных регионов — вершине Финского залива, понтокаспийским водоемам, устьевому району реки Гладкой южного Приморья. Биологическим процессам в восточной части Финского залива посвящены четыре статьи сборника. В этой акватории работают гидробиологи различных учреждений. Ими накоплен большой материал, который позволяет более тесно, чем раньше, оценить связь биологических процессов с факторами среды и подойти к созданию адекватных математических моделей развития фито- и зоопланктона с учетом их сезонной и межгодовой динамики.

В связи с тем, что в устьевых процессах соленость обычно оказывается главным фактором, определяющим их ход, вниманию читателей предлагается статья о криоскопических методах исследования среды и осморегуляторных способностей гидробионтов. В сборнике публикуются также статьи о формах осморегуляции жаброногих и ракушковых ракообразных из водоемов с различным соленостным режимом, которые существенно расширяют наши представления об эволюции отношений организмов к фактору солености. Определенный интерес могут представить материалы по биологической типологии эстуариев нашей страны.

В. В. Хлебович

действия рек) вод Северного Ледовитого океана. Логическим завершением такого подхода было шутливое предложение Хеджпета (Hedgpeth, 1967) считать эстуарием то пространство в океане, на котором лососи чувствуют влияние родных рек.

Сам Хеджпет предложил критерий относительного размера эстуария: «Эстуарная экосистема есть зона смешения морской воды и наземной природы пресной, которая имеет такую форму и глубину, на которой время существования материала во взвешенном состоянии, превышает время, потребное для заполнения объема пресной водой» (с. 708). Рациональное зерно в подходе к определению эстуария по характеру осадкообразования, безусловно, имеется, о чем мы скажем ниже. Однако осадкообразование в зонах встречи пресной воды с морской будет зависеть от величины солености, размеров частиц и природы осаждаемого материала. Отдельные элементы речного стока могут быть обнаруженными во взвешенном состоянии на громадных расстояниях от устьевых районов. Как мы могли убедиться во время воздушной арктической экспедиции, воды восточной части Карского моря и значительной части моря Лаптевых сохраняют желтую окраску речного стока. Влияние стока Амазонки по влекомым речной природы взвешенным частицам отмечается в океане на расстоянии до 2000 км от берегов (Gibbs, 1976).

Столь же спорным, как проблема размеров эстуария, представляется вопрос о связи эстуариев с приливо-отливными явлениями. Большинство авторов, работавших на участках рек, подверженных приливам и отливам, считают эти воздействия обязательным свойством истинных эстуариев (Emery, Stevenson, 1957; Caspers, 1967; Green, 1968; Perkins, 1974).

Одум (1975) определяет эстуарий как устьевой участок реки, на котором действия приливов и отливов вызывают смешение соленых и пресных вод. Еще дальше идет Касперс (Caspers, 1967), который считает верхней границей эстуария чисто пресноводную зону, в которой нет никаких признаков смешения вод реки с морскими водами, а отмечается лишь чисто гидродинамическое замедление или, наоборот, ускорение течения под воздействием соответственно приливного подпора или отливного ската прибрежных масс воды. По существу, обязательность для эстуария приливо-отливных явлений признают те специалисты по литорали, которые определяют эстуарий как один из биомических типов этой зоны (Гурьянова и др., 1930). Однако даже то обстоятельство, что само слово «эстуарий» производят от греческого слова «эстус», обозначающего «прилив» (Одум, 1975), не может легко убедить в том, что мы не вправе считать эстуариями устьевые районы Дона, Днепра, Днестра, Дуная, Волги, Западной Двины, Невы, Оби, Енисея и других рек, не имеющих приливов и отливов. Так ли уж принципиально комплекс условий в устьях этих рек отличается от того, что наблюдается в «истинных» эстуариях, допустим, Темзы или Чесапикского залива?

Существующий разнобой в понимании эстуария как географического объекта, который выше был продемонстрирован лишь ча-

стично, не может не тормозить научных представлений об этой важной экологической системе. Недоговоренность о том, что такое эстуарий и каковы его границы, приводит часто к тому, что исследователи водоема, считая его уникальным (это в известной степени справедливо), не считают себя обязанными знать литературу по другим водоемам из далеких регионов. В нашей стране с 1973 г. действует ГОСТ № 18457—73 «Устьевые области рек, впадающих в моря. Термины и определения» (см. ГОСТ №№ 18451—73—18458 Океанология. Термины и определения», М., Госстандарт). Этот документ не может в полной мере удовлетворить исследователей, главным образом потому, что в нем мало отражены биологические стороны процессов, происходящих в устьях впадающих в моря рек.

Главным и определяющим процессом в эстуариях, конечно, следует считать смешение пресной и соленой воды. При этом возникает градиент солености, всегда горизонтальный, и иногда в дополнение к нему — вертикальный. Именно биологи первыми обратили внимание (на основе анализа фаунистического состава) на то обстоятельство, что по мере разбавления в водоеме пресной воды морской некоторые характеристики экосистемы меняются нелинейно. Ремане (Remane, 1934, 1940) показал, что в Балтийском море основная масса пресноводных животных не встречается при солености выше 5—8‰, тогда как морские виды не проникают, как правило, ниже этих соленостей. Позже было показано, что этот узкий соленостный диапазон является фаунистической границей во всех водоемах, где происходит смешение морских и пресных вод, а также оказывается граничным для самых различных физиологических процессов, включая клеточные и биохимические реакции (Хлебович, 1965, 1974 и др.). Наше представление о барьере «критической солености» послужило основанием Кинне (Kinne, 1971) для выделения в водоемах с градиентом соленостей *хорогалинной* зоны, разделяющей два главных типа водной фауны — морскую и пресноводную (*хорео*, греч. — разделяю).

Следует указать, что в хорогалинной зоне резко меняется не только облик фауны, но, очевидно, весь комплекс биотических и абиотических факторов. Именно здесь особенно заметен переход от пресных вод к морским, и наоборот, по изменению соотношения ионов меняется характер осадкообразования, определяемый сменой ряда на влекомых частицах (иллит и каолинит полностью оседают при 4—5‰), изменяется видовой состав бактерий, водорослей и грибов (см. обзоры: Хлебович, 1974; Гордеев, 1983). Все это дает основание согласиться с предложением Кинне (Kinne, 1971) считать хорогалинную зону ядром эстуария, что должно быть включено в определения этой экосистемы.

Это представление о зоне критической солености или хорогалинной зоне как о центре эстуария и узле эстуарных проблем имеет принципиальное значение для анализа устьевых процессов. Упомянутая многими авторами как характерное свойство этой экосистемы нестабильность и переменчивость факторов, очевидно, будет относиться в первую очередь к зоне критической солености. В разных

эстуариях хорогалинная зона в зависимости от конфигурации берегов и интенсивности пресного стока будет иметь разные относительные размеры, различную относительную протяженность. Кроме того, из-за сгонно-нагонных явлений, непериодических или сезонных изменений мощности стока, а также под действием приливов и отливов будет меняться как положение зоны критической солености относительно берегов, так и ее площадь и объем. Положение осложняется различным характером перемешивания вод по вертикали, в связи с чем уместно напомнить о существовании классификаций эстуариев по динамике их вод (Pritchard, 1955; Bowden, 1967; Dyer, 1979).

Интегральным показателем взаимодействия сложного комплекса абиотических и биотических факторов вдоль оси смещения пресных и морских вод, очевидно, следует признать состав флоры и фауны. Очень важным для понимания формирования состава флоры, и особенно фауны в тех или иных зонах эстуария, должны быть экологические, физиологические (главным образом осморегуляция) и репродуктивные характеристики видов.

Из животных в хорогалинной, центральной зоне эстуария, могут быть встречены:

I. Пресноводные эвригалинные организмы. Способные к гиперосмотической регуляции в пресной воде, они в зоне критической солености становятся изоосмотичными среде. Как правило, в более высокие солености не проникают. Могут быть подразделены на две категории: 1) взрослые не способны жить выше 5—8‰ (моллюски, олигохеты, пиявки, гидры и др.) и 2) взрослые способны к нормальному функционированию при высоких соленостях за пределами критической, однако размножение выше 5—8‰ невозможно (*Acantocyclops viridis*, *Asellus aquaticus*).

II. Проходные — главным образом рыбы. В пресной воде осуществляют гиперосмотическую регуляцию, в морской — гипоосмотическую. Переключение на другой тип осморегуляции происходит при критических соленостях. Для большинства анадромных 5—8‰ — верхний предел размножения.

III. Собственно эстуарные. Не встречаются в настоящих пресных водах или в полносоленых морях. Их центр развития, очевидно, хорогалинная зона, но могут встречаться как при более низких, так и при более высоких соленостях. По происхождению подразделяются на лимногенных и талассогенных. Ремане (Remane, 1971) подсчитал, что не менее 90% солоноватоводных эстуарных видов не выходят в своем распространении за пределы солености 3—18‰. Формы осмотических отношений со средой самые разнообразные. Проникающие ниже критической солености в той или иной мере способны к гиперосмотической регуляции. При солености выше 5—8‰ талассогенные эстуарные виды становятся пойкилоосмотичными. Способность эстуарных форм при солености выше хорогалинной осуществлять гипоосмотическую регуляцию (кладоцеры, остракоды, креветки-палемониды, костистые рыбы) мы связываем с их лимногенным происхождением (Хлебович, Аладин, 1976; Аладин, 1984).

У большинства эстуарных видов соленостные пределы экологического распределения, личиночного развития и нормального функционирования взрослых обычно не совпадают. В этом отношении известны следующие ситуации:

1) Взрослые имеют несколько иную толерантность к опреснению, чем оплодотворенные яйца и стадии развития, но те и другие не идут в сторону пресных вод далее 5—3‰ (*Corbulomya maeotica*: см. Карпевич, 1964; *Crassostrea virginica*: см. Loosanoff, 1952),

2) Оплодотворение и личиночное развитие неосуществимы при солености ниже 5‰, взрослые благодаря гиперосмотической регуляции могут нормально функционировать (за исключением размножения) при солености ниже 3‰ вплоть до нормальной пресной воды. Последних мы предлагаем выделять под названием «физиологически пресноводных» (Хлебович, 1974; Хлебович, Комендантов, 1985). К этой группе видов по данным о соленостных пределах жизнедеятельности взрослых и личиночного развития относятся такие хорошо изученные формы как *Nereis diversicolor* и *Eriocheir sinensis* (см. обзор: Хлебович, 1974), а также *Rangia cuneata* (см. Cain, 1975). По косвенным показателям мы относим сюда животных, которые в эксперименте недели жили в практически пресной воде, но в природе были встречены и при значительной солености (дальневосточные полихеты *Tylorrhynchus heterochaetus* и двустворчатые моллюски *Corbicula finitima* и *C. japonica*: Хлебович, Комендантов, 1985).

Существенная разница в соленостных потребностях взрослых и личинок видов этой категории оказывается предпосылкой относительной легкости образования у этих форм поселений, которых мы можем квалифицировать как псевдопопуляции. Псевдопопуляции могут образовываться в тех случаях, когда язык соленой воды вместе с поздними возрастами личинок под влиянием аномального прилива или нагона проникает вверх по реке так далеко, куда он обычно не доходит в течение многих лет. Причиной образования псевдопопуляций эстуарных видов этой категории в принципе может оказаться антропогенный перенос вверх по реке с балластной водой или с грунтом, взятом в эстуарии землечерпалками. Эти процветающие, на первый взгляд, поселения принципиально отличаются от истинных популяций тем, что они состоят из особей, не способных к размножению в данных конкретных условиях. Только образованием псевдопопуляций можно объяснить обнаружение *Nereis diversicolor* в средней части Куршского залива в 30 км южнее стабильных поселений (Гасюнас, 1959), или промыслового моллюска *Rangia cuneata* в тех участках впадающей в Чесапикский залив реки Джеймс, которые, по крайней мере, 4—5 лет не подвергались вторжению осолоненных вод (Cain, 1975). В то же время истинные популяции перечисленных и других животных этой группы тоже могут значительное время существовать в пресной воде, но они хотя бы раз именно в сезон размножения должны подвергаться воздействию вод соленостью не менее 5‰ в течение времени, потребного для завершения личиночного развития.

3) Взрослые способны жить в полносоленой морской воде, личиночное развитие возможно лишь в солоноватой воде. При этом физиологические потенции взрослых к жизни в полносоленом море не всегда могут быть реализованы из-за экологических биотических отношений. Так, в эксперименте Смиса (Smith, 1964) *Nereis diversicolor* с побережья Швеции во взрослом состоянии длительно выжидали при солености более 33‰, тогда как личиночное развитие блокировалось при солености около 26‰. В Датских проливах этот вид не встречается при солености выше 20—22‰, потому что не выдерживает конкуренции с морским *N. virens* (см. Rasmussen, 1972).

4) Как личинки, так и взрослые не способны жить в полносоленой морской воде по физиологическим причинам, безотносительно к наличию или отсутствию конкуренции. У упоминавшихся моллюсков *Corbulomya maeotica* верхним пределом личиночного развития оказывается соленость 22‰, тогда как личиночное развитие возможно лишь до 16‰ (Карпевич, 1964).

IV. Морские эвригалинные виды. Нормально живущие и размножающиеся в полносоленом море, но способные к тому и другому при значительном смещении пресных и морских вод. Ремане (Remane, 1971) удачно подразделяет их на эвригалинных 1-й степени (соленостный диапазон 30—18—15‰), 2-й степени (до 8‰), 3-й степени (до 7—3‰) и 4-й степени (ниже 3‰). Следовательно, в хорогалинной зоне могут быть встречены морские эвригалинные виды 2—4 степеней. Однако приведенная классификация основана лишь на встречаемости форм в тех или иных условиях, т. е. она формально экологическая, не учитывающая репродуктивные и физиологические потенции. Очевидно морские виды, подобно солоноватоводным, в своем продвижении в сторону пресных вод могут иметь различия в соленостных потребностях личиночного развития и существования взрослых. На этом основании мы считаем возможным выделить среди них две группы:

1) Взрослые и личинки не выходят за пределы критической солености, т. е. ниже 5‰. Очевидно, к таким животным можно отнести балтийских сцифоидных медуз *Aurelia aurita* и *Cyanea capillata*, полихету *Pygospio elegans*, моллюска *Mytilus edulis*, морскую звезду *Asterias rubens*, асцидию *Ciona intestinalis* и др. (Dybern, 1967; Remane, 1971; Хлебович, 1974);

2) Взрослые могут существовать в пресной или почти пресной воде, имея механизмы гиперосмотической регуляции; лишенные осморегуляторных структур личинки не могут преодолеть нижнюю границу хорогалинной зоны — развитие прекращается при солености ниже 5‰. Подобно солоноватоводным видам 2-й группы таких животных можно отнести к физиологически пресноводным и к ним, очевидно, применимо все то, что мы говорили о таких организмах выше, особенно в части относительной легкости образования псевдопопуляций. Единственное отличие физиологически пресноводных морских форм от физиологически пресноводных солоноватоводных заключается в способности первых жить и размножаться в полносоленом море.

Удельный вес каждой из четырех групп животного населения, обитающих в хорогалинной зоне, не равноценен. Пресноводные организмы, как мы уже отмечали (Старобогатов, Хлебович, 1978), проникают в сторону моря с трудом, под воздействием течений (солнечники, коловратки, кладоцеры) или в связи с относительной осмотической независимостью (личинки насекомых, клещи). То же распространяется на лимногенные солоноватоводные формы, которых при критических соленостях относительно немного. Основу животного населения хорогалинной зоны составляют морские эвригалинные и талассогенные солоноватоводные виды.

V. Последняя пятая группа проходных форм, очевидно, менее характерна для зоны критической солености, пересекая ее транзитом во время миграций.

Если хорогалинная зона — ядро эстуария, то облик этой экосистемы будет определяться, прежде всего, морской эвригалинной и солоноватоводной талассогенной фауной. Их оказывается не всегда легко различать как формально, так и по существу. Мы упоминали работу Смиса (Smith, 1964), показавшего, что на побережье Швеции полихета *Nereis diversicolor* даже во взрослом состоянии не выдерживает соленость выше 27‰. По данным того же автора, популяция этого вида с побережья Финляндии (Тверминне) состоит из особей, не выдерживающих осолонение выше 16‰. Обе популяции должны считаться солоноватоводными. В то же время нам встречались поселения *N. diversicolor* при солености 35‰ и выше (в северном Сиваше), которые нельзя не считать принадлежащими к эвригалинной морской форме. Еще сложнее ситуация, когда вид и физиологически, и репродуктивно приспособлен к жизни в полносоленом море, но в конкретной природной обстановке не выдерживает конкуренции с представителями стеногалинной морской фауны. Достоверных, проверенных экспериментально сведений о таких животных мы не знаем, но существование их вполне реально, например, среди устриц или полихет семейства нереид. Такие формы должны считаться промежуточными между морскими и солоноватоводными, и они являют собой первую ступень на пути формирования истинных солоноватоводных или (что в данном случае одно и то же) эстуарных видов.

Наиболее показательна для ядра эстуария, и для всей экосистемы в целом, естественно, должна быть специфическая эстуарная или солоноватоводная фауна: «Солоноватоводной зоной следует считать ту зону, где обитает солоноватоводная фауна» (Зенкевич, 1956, с. 132). Однако в различных эстуариях специфическая фауна развивается в разной степени. Она слабо выражена на участках с плотным расположением изогалин в так называемых полипойкилогалинных зонах (Логвиненко, 1968). Наибольшего расцвета она должна достичь на относительно обширных стабильных во времени пространствах смешения речных и морских вод между двумя полипойкилогалинными зонами, верхняя из которых близка к верхней границе критической солености (Старобогатов, Хлебович, 1978). Очевидно, что в эстуариях со слабым развитием солоноватоводной

фауны (возможно полное отсутствие ее) нижнюю границу солоноватых вод можно отметить по пределу проникновения в сторону пресных вод последних морских эвригалинных видов. Так, в восточной части Финского залива у о. Котлин эта граница очерчивается пределом распространения в сторону Невы моллюсков *Macoma balthica*. При этом показателем солоноватых вод могут быть животные, называемые нами «физиологически пресноводными», но только в том случае, если они представлены репродуцирующимися, т. е. истинными, популяциями. Сам факт их присутствия свидетельствует о том, что солоноватая вода периодически обязательно проникает в эту зону. Наличие в фауне псевдопопуляций физиологически пресноводных организмов, естественно, не может быть критерием эстуарных вод.

Следует отметить, что предлагаемое установление границ солоноватых вод по пределу распространения широко эвригалинных морских видов может иметь даже некоторое преимущество перед районированием по солоноватоводной фауне. Дело в том, что широкоэвригалинные морские формы в силу своего широкого распространения вдоль побережий и относительной массовости принадлежат к видам, хорошо изученным с различных сторон, в том числе в части соленостных потребностей взрослых и личинок.

Крайне важным для оценки процессов, происходящих в животном мире эстуария, представляется вопрос о характере изменения важнейшего абиотического фактора — солености. Эволюционные адаптации возможны только по отношению к факторам, меняющимся периодически (Мончадский, 1958, 1961). Частота периодических изменений солености в эстуарии может быть двух видов — приливоотливная (примерно, полусуточная или суточная) и сезонная (весеннее половодье, летняя межень, осенние циклоны и т. д.). В устьевых районах большинства рек Советского Союза приливы и отливы не выражены. Наоборот, сезонные изменения различных факторов, включая соленость, обычно очень сильно выражены. Имеются данные, свидетельствующие о том, что наличие или отсутствие приливов и отливов не сказывается существенно на фаунистическом облике устьевых районов. Когда в Голландии приливоотливной эстуарий постройкой дамбы превратили в бесприливную солоноватоводную лагуну-озеро, состав фауны, включая солоноватоводных и эвригалинных морских животных, мало изменился (Lambek, 1981). Этот факт, в частности, свидетельствует о том, что оба типа водоемов достаточно близки, во всяком случае настолько, чтобы объединять их под общим названием — «эстуарии».

Однако следует отметить, что фенотипические адаптации к факторам, меняющимся в приливоотливном и сезонном ритме, базируются на различной основе. Сезонный ход изменения солености, или например, температуры, меняется постепенно, и новый их уровень (зимний или летний) устанавливается на относительно длительное время. Времени этого достаточно для того, чтобы осуществилась физиологическая адаптация, связанная со специфическим изменением биосинтезов — акклимация. При приливоотливной периодике

факторы среды меняются так быстро, что адаптация типа акклимации, требующая для завершения обычно не менее одной-двух недель, не может быть реализована. На первое место здесь выходят оперативные поведенческие адаптации, базирующиеся на нейрорефлекторной деятельности и не зависящие от специфических изменений биосинтезов. К таким адаптациям относится вертикальная миграция в толще грунта или воды в поисках подходящей солености (реакции избегания) и плотное смыкание створок раковины или запирающие крышечкой у имеющих такие структуры форм для сохранения в мантийной среде высокой солености до следующего прилива (изолирующий рефлекс). Столь существенные различия в характере адаптаций дают основание предполагать некоторые различия в направлении эволюции в устьевых акваториях в зависимости от наличия или отсутствия приливов и отливов (Хлебович, 1981). С этой точки зрения целесообразно подразделять эстуарии на приливоотливные и бесприливные.

Зоогеографическое районирование эстуариев, очевидно, должно базироваться исключительно на анализе распространения собственно солоноватоводной фауны, естественно, с учетом условий и источников ее формирования. Л. А. Зенкевич (1956, 1959, 1963) выделяет в фауне солоноватых вод Советского Союза три комплекса: 1) Балтийского моря и сибирских морей от Карского до Чукотского; 2) Черного, Азовского и Каспийского, 3) дальневосточных морей. Несколько более дробные выделы предлагает П. Л. Пирожников (1965).

Общая схема зоогеографического районирования солоноватых вод Советского Союза, по нашему мнению, очень близка таковой континентальных вод Я. И. Старобогатова (1970), названиями выделов которого мы здесь пользуемся, признавая однако реальность Голарктической области.

I. Понтокаспийская солоноватоводная область. Лиманы и эстуарии Азовского и Черного морей и все Каспийское море. Характерен так называемый понтокаспийский комплекс видов, сформировавшийся в условиях аридного климата с относительно высокой минерализацией пресных речных вод, под влиянием известных с третичного времени «переливов» вод из водоема в водоем.

Следует отметить, что только в истинных эстуариях Черного и Азовского морей, где происходит смешение пресных вод с морской, близкой по составу к океанической, хорогалинная зона располагается в диапазоне 5—8‰. В Каспийском море она сдвинута в сторону более высоких соленостей и несколько расширена. В Аральском море сдвиг и расширение границ хорогалинной зоны выражен еще сильнее (Аладин, 1983). Это связано с тем, что как было показано А. Ф. Карпевич (1958, 1964), экологические пределы распространения видов определяются не столько соленостью, сколько хлорностью воды, сочетания которых в разных морях, особенно с метаморфизированной водой, оказываются отличными от тех, которые наблюда-



ются при смешении пресной воды с океанической. Непосредственное воздействие на биологические процессы оказывает, вероятно, не столько хлор, сколько натрий, который является главным объектом активного переноса в системе механизмов осморегуляции.

II. Голарктическая солоноватоводная область. Характерен комплекс, определяемый в ряде солоноватых водоемов как ледниковые реликты, из которых наиболее примечателен *Mesidothea entomon*. Границы области на юге несколько смазаны. Так, в Балтийском море налицо смешение палеарктических форм даже со средиземноморскими элементами (*Nereis diversicolor*). В дальневосточном секторе переходным районом, очевидно, является пространство между Амурским лиманом и Тугурским заливом. В Амурском лимане отмечены как типичные для области *Mesidothea entomon* (Кусакин, 1982) и *Portlandia aestuariorum* (Скарлато, 1981), так и характерные для Сино-Индийской области *Potamocorbula amurensis* (Скарлато, 1981). Такое же сочетание видов наблюдал Я. И. Старобогатов в Тугурском заливе.

III. Сино-Индийская область: Амуро-Японская подобласть. От Тугурского залива и Амурского лимана до северной части Желтого моря. Устьевые районы южных Курильских островов, лагуны-озера южного Сахалина и северных Японских островов. Фауна сформировалась под влиянием муссонного климата с холодными сухими зимами и теплым летом, с обилием осадков во время прохождения циклонов. В этих специфических условиях преимущество получают физиологически пресноводные виды, которые, пережив инвазии пресной воды, приступают к размножению осенью, когда вода еще теплая, а соленость ее после прекращения сезона дождей высокая: *Tylorhynchus heterochaetus*, *Nereis japonica*, *Corbicula japonica*.

Одна из важных задач зоогеографии солоноватых вод — районирование внутри областей. Особый интерес в этом отношении представит обширная Голарктическая область, включающая эстуарии величайших рек Европы, северной Азии и Северной Америки.

Совершенствование биологической типологии эстуариев, этих своеобразных высокопродуктивных и сильноранимых экосистем между реками и морем, должно способствовать их более глубокому познанию и тем самым сохранению и рациональному использованию.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аладин Н. В. О смещении барьера критической солености в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных. — Зоол. журн., 1983, т. 62, № 5, с. 689—694.
- Аладин Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых ракообразных из Черного и Азовского морей. — Зоол. журн., 1984, т. 63, № 2, с. 185—190.
- Гасюнас И. Кормовой зообентос залива Куршю Марес. — В кн.: Куршю Марес. Итоги комплексного исследования. Вильнюс, изд. АН ЛитССР, 1959, с. 191—285.

Гордеев В. В. Речной сток в океан и черты его геохимии. М., Наука, 1983, 160 с.

Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива, ч. III. Условия существования на литорали Кольского залива. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 1930, т. 60, вып. 2, с. 2—107.

Зенкевич Л. А. Моря СССР, их фауна и флора. М., Учпедгиз, 1956, 424 с.

Зенкевич Л. А. (Zenkevitch L. A.) The classification of brackish-water basins as exemplified by the seas of the U.S.S.R. — Archiv. oceanogr. limnol. 1959, vol. 11, suppl., p. 53—62.

Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., изд. АН СССР, 1963, 739 с.

Карневич А. Ф. Выживание, размножение и дыхание мизиды *Paramysis lacustris kowalevskyi* в водах солоноватых водоемов СССР. — Зоол. журн., 1958, т. 37, № 8, с. 1121—1135.

Карневич А. Ф. Особенности размножения и роста двустворчатых моллюсков солоноватых морей СССР. — В кн.: Экология беспозвоночных южных морей. М., Наука, 1964, с. 3—60.

Кусакин О. Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод Северного полушария. Подотряды Anthuridae, Microcerberidae, Valvifera, Tyloidea. Л., Наука, 1982, 462 с.

Логвиненко Б. М. Полипойкилогалинная зона как экологический барьер для моллюсков. — В кн.: Моллюски и их роль в экосистемах, т. 3. Л., Наука, 1968, 43—44.

Мончадский А. С. О классификации факторов окружающей среды. — Зоол. журн., 1958, т. 37, № 5, с. 680—692.

Мончадский А. С. Понятие о факторах в экологии. — Зоол. журн., 1961, т. 40, № 9, с. 1299—1303.

Одум Ю. Основы экологии. М., Мир, 1975, 740 с.

Пирожников П. Л. Эстуарные биомы как крупные экосистемы и их изменения под влиянием хозяйственной деятельности. — В кн.: Биологические процессы в морях и континентальных водоемах. Кишинев, 1965, с. 296—298.

Скарлато О. А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л., Наука, 1981, 479 с.

Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л., Наука, 1970, 372 с.

Старобогатов Я. И., Хлебович В. В. Проблемы типологии солоноватых вод. — Гидробиол. журн., т. 14, № 6, с. 3—6.

Хлебович В. В. К физиологии эвригалинности: критическая соленость внешней и внутренней среды. — В кн.: Вопросы гидробиологии, т. 1, М., Наука, 1965, с. 440—441.

Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., Наука, 1974, 235 с.

Хлебович В. В. Акклимация животных организмов. Л., Наука, 1981, 135 с.

Хлебович В. В., Аладин Н. В. Гипотоническая регуляция у морских ветвистоусых ракообразных *Evadne nordmanni* и *Podon leuckartii*. — Журн. эвол. биохим., физиол., 1976, т. 12, № 6, с. 591—592.

Хлебович В. В., Комендантов А. Ю. О физиологически пресноводных беспозвоночных морского происхождения. — Журн. общ. биол., 1985, т. 46, № 3, с. 331—335.

Bowden K. F. Circulation and diffusion. — In: Estuaries. Washington. Amer. Ass. Adv. Sci., N 83, 1967, p. 15—36.

Cain Y. Th. D. Reproduction and recruitment of the brackish-water clam *Rangia cuneata* in the James River, Virginia. — Fishery Bull., 1975, vol. 73, N 2, p. 412—430.

Caspers H. Estuaries: analysis of definition and biological considerations. — In: Estuaries. Washington. Amer. Ass. Adv. Sci. 1967, N 83, p. 6—8.

Day J. H. The ecology of South African estuaries. I. A review of estuarine conditions in general. — Trans. Roy. Soc. S. Afr., 1951, vol. 33, p. 53—91.

Dybern B. The distribution and salinity tolerance of *Ciona intestinalis* (L.) f. *typica* with special reference to the water around southern Scandinavia. — Ophelia, 1967, vol. 4, N 2, p. 207—226.

Dyer K. R. Estuaries and estuarine sedimentation. — In: Estuarine hydrography and sedimentation. London ect., Cambridge Univ. Press., 1979, 230 p.

- Emery K. O., Stevenson R. E. Estuaries and lagoons. I. Physical and chemical characteristics.— In: Treatise on marine ecology and paleoecology, vol. 1, Mem. geol. Soc. Amer. N 67, 1957, p. 673—693.
- Gibbs R. Amazon river sediment transport in the Atlantic Ocean.— Geology, 1976, vol. 4, N 1, p. 45—48.
- Green J. The biology of estuarine animals. London. Sidgwick and Jackson Limited, 1968, 401 p.
- Hedgpeth J. W. The sense of the meeting.— In: Estuaries. Washington; Amer. Ass. Adv. Sci. Publ., 1967, N 83, p. 707—710.
- Ketchum B. H. The flushing of tidal estuaries.— Sewage Ind. Wastes, 1951, vol. 23, p. 198—209.
- Minne O. Salinity—Animals—Invertebrates.— In: Marine Ecology, vol. 1, pt. 2, London ect., Wiley-Interscience, 1971, p. 821—995.
- Lambeck R. H. D. Effect of closure of the Grevelingen estuary on survival and development of macrozoobenthos.— In: Feed. Survival Strategies Estuarine Organisms — Joint Meet. Estuarine and Brackish-Water Sci. Assoc. Ned. Oceanogr. and Hydrobiol. Verenig., Hull, 17—20 Sept. 1980, New York, London, 1981, p. 153—158.
- Loosanoff V. L. Behavior of oysters in water of low salinities.— Proc. Nat. Shellfish Ass., 1952, vol. 43, N 1, p. 135—151.
- McHugh J. L. Estuarine necton.— In: Estuaries: Washington: Amer. Ass. Adv. Sci. Publ. N 83, 1967, p. 581—620.
- Perkins E. J. The biology of estuaries and coastal waters. London and New York, Academic Press, 1974, 678 p.
- Pritchard D. W. Estuarine circulation patterns.— Proc. Amer. Soc. Civil. Engin., 1955, vol. 81, p. 1—11.
- Pritchard D. W. What is an estuary: physical viewpoint.— In: Estuaries, Washington: Amer. Ass. Adv. Sci. Publ. N 83, 1967, p. 3—5.
- Rasmussen E. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark).— Ophelia, 1973, vol. 11, 495 p.
- Remane A. Die Brackwasserfauna.— Zool. Anz. (Suppl.), 1934, Bd. 7, S. 34—74.
- Remane A. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee.— Tierwelt der Nord- und Ostsee, 1940, Bd. 24, Teil 1a, S. 1—238.
- Remane A. Ecology of brackish water.— In: Biology of Brackish water. Die Binnengewässer, Bd. 25, New York ect., Wiley and Sons, 1971, p. 1—210.
- Smith R. I. On the early development of *Nereis diversicolor* in different salinity.— Journ. Morphol., 1964, vol. 114, p. 437—464.

#### SUMMARY

As fresh river water is diluted by sea water, many physical and chemical properties of the medium and biological properties of organisms show non-linear dependence on salinity. The „critical salinity zone“ (Khlebovich, 1965, 1974), aptly named „horohalimum“ (Kinne, 1971) should be considered the core of the estuary processes — transitional effects are most pronounced here. Adaptation of organisms to tidal rhythm is governed by adaptive behaviour, and seasonal adaptation is controlled by acclimation processes. Therefore estuaries should be subdivided into tidal and tideless. In a succession; typical talassogenic estuaries — the Caspian sea — the Aral sea, the critical salinity zone shifts to higher values and considerably extends, everywhere corresponding to chlorinity equal to 2.8—4.4‰. Extreme in this succession are typical limnogenic brackish waters of arid zones, horohalimum of which corresponds to the same values of chlorinity. The estuaries of the Soviet Union are classified into three brackish water zoogeographic regions; 1) Ponto-Caspian region — estuaries of the Black and Azov seas, the Caspian sea and, presumably, the Aral sea; 2) Holarctic region — from the Baltic sea via the Sibir seas down to Tugur bay and Amur estuary in the sea of Okhotsk; 3) Sino-Indian region (Amur-Japan subregion) — from Tugur bay and Amur estuary down to the northern part of the Yellow sea, the estuaries of southern Sakhalin, the estuaries of southern Kurile islands and Hokkaido.

## МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ФИТОПЛАНКТОНА МОРСКОЙ ПРИБРЕЖНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ

И. И. Крышев, В. Н. Михайлов, Т. Г. Сазыкина

Госкомитет по использованию атомной энергии СССР

I. I. Kryshev, V. N. Mikhailov, T. G. Sazykina. The mathematical model of phytoplankton dynamics in a coastal ecosystem

Вопросы построения и идентификации математических моделей водных экосистем приобрели в последние годы особое значение в связи с необходимостью прогноза последствий антропогенного воздействия на водоемы. Необходимым блоком в таких моделях является описание динамики фитопланктона. Существующие имитационные модели планктона обычно достаточно детализированы, содержат большое число параметров и не ориентированы на моделирование факторов антропогенного воздействия. Данная работа посвящена проблеме разработки достаточно простой точечной модели динамики фитопланктона, допускающей применение к широкому классу водоемов.

При построении модели все виды фитопланктона, вегетирующие в течение года, разделены на 2 экологические группы. В I группу входят весенние массовые виды с низким температурным оптимумом, развивающиеся вскоре после таяния снегов. Массовыми видами в этой группе являются диатомовые водоросли родов *Asterionella*, *Fragilaria*, *Diatoma*. Вторую группу (II) представляют виды летне-осеннего комплекса. Эта группа характеризуется повышенным температурным оптимумом, многие виды способны усваивать органические соединения, выделенные предшествующими популяциями микроводорослей (Хайлов, 1971). Для использованных в модели данных по прибрежным водам восточной части Финского залива (Балашова, Никитина, 1983) группу II составляют преимущественно сине-зеленые водоросли родов *Oscillatoria*, *Gomphosphaeria*, а также диатомея *Skeletonema costatum*. Традиционное деление фитопланктона по систематическим группам при построении модели оказалось неудобным, поскольку, несмотря на близость по систематике, отдельные виды могут сильно различаться по отношению к факторам окружающей среды.

Зоопланктон при наличии данных по динамике отдельных видов также может быть разделен на экологические группы. Для данной модели использовалась динамика суммарной биомассы зоопланктона  $M_3$ .

Из абиотических факторов среды минимальный набор важнейших параметров включает температуру воды, освещение, лимитирующие элементы питания.

В качестве базового уравнения для построения точечной модели использовано балансное уравнение динамики роста фитопланктона

$$dN_i/dt = (-\varepsilon_i + \beta_i \cdot s)N_i - \gamma_i M_3 N_i \quad (i=1, 2), \quad (1)$$

где  $N_i$  — число клеток микроводорослей  $i$ -й экологической группы (млн. кл/л);  $\varepsilon$  — коэффициент потерь вещества при отмирании и метаболизме водорослей;  $\beta$  — коэффициент фотосинтеза, зависящий от температуры и условий освещения;  $s$  — концентрация в среде элемента минерального питания, лимитирующего (по Либиху) скорость роста микроводорослей;  $\gamma_i$  — коэффициент выедания зоопланктоном.

Лимитирующим в (1) является элемент  $s_e$ , для которого отношение  $s_e/\alpha_e$  ( $\alpha_e$  — потребность в элементе на единицу прироста биомассы) оказывается минимальным по сравнению с аналогичными отношениями для других элементов питания (Алексеев, Сазыкина, 1981). Средние потребности водорослей в элементах можно определить по их химическому составу (Виноградов, 1937—1944). Обычно лимитирующим элементом в водоемах является фосфор, реже — азот. При соотношении азот/фосфор больше 15 и достаточном содержании других компонентов питания рост микроводорослей лимитируется фосфором, в противном случае — азотом (Niemi, 1979). Случай смены лимитирующих факторов в течение вегетационного сезона математически описывается системой с переключениями (Алексеев, Сазыкина, 1982).

Коэффициенты  $\varepsilon$  и  $\beta$  в (1) являются функциями температуры среды. Из множества возможных способов описания температурной зависимости, приводимых в литературе по имитационному моделированию (Моделирование процессов..., 1979), теоретически обоснованно использование экспоненциальных зависимостей Аррениуса. Поскольку от температуры экспоненциально зависят скорости как процессов синтеза, так и распада, то обычная «колоколообразная» форма температурной зависимости удельной скорости роста фитопланктона есть результат совместного действия этих процессов. Коэффициент  $\beta$  при этом имеет вид  $\beta = \beta_c e^{a_c t}$  ( $t$  — температура, °C);  $\varepsilon = \varepsilon_0 + \varepsilon_p \exp(\alpha_p t)$ . Расчеты на ЭВМ с определением областей допустимых значений показателей экспонент  $a_c$ ,  $\alpha_p$ , а также аппроксимация экспериментальных данных по температурным зависимостям отдельных видов водорослей в культуре (Erpley, 1972) показали, что область оптимальных значений  $a_c$ ,  $\alpha_p$  очень узка, и целесообразно задание показателей экспонент в виде фиксированных величин, равных  $a_c = 0.065$ ,  $\alpha_p = 0.2$ . Уравнение (1) при этом принимает вид

$$dN_i/dt = N_i (-\varepsilon_{0i} - \varepsilon_{pi} e^{0.2t} + \beta_{ci} s e^{0.065t}) - \gamma_i M_3 N_i \quad i=1, 2 \quad (2)$$

Параметры, подлежащие идентификации, входят в (2) линейно, что значительно упрощает задачу их определения по экспериментальным данным. Уравнение (2) способно описать всю зону термотолерантности как отдельного вида, так и экологически близкой группы видов фитопланктона, что особенно важно при моделировании воздействия антропогенных потоков тепла на экосистему.

Зависимость роста водорослей от условий освещения моделируется функцией  $\beta_c$ , которую в простейшем случае можно считать пропорциональной произведению средней освещенности за день  $E$  на продолжительность светового дня  $\tau_E$ , т. е.  $\beta_{ci} = a_i \cdot E \cdot \tau_E$ ,  $i=1, 2$ . При отсутствии метеорологических данных в модели можно использовать теоретические значения  $E$ ,  $\tau_E$ , соответствующие географическому расположению водоема (Бартенева, 1971).

Динамика концентрации в среде лимитирующего элемента питания (в данной модели фосфора) при отсутствии притока извне определяется потреблением водорослями и разложением детрита:

$$ds_F/dt = -N_1 \delta(\mu_1) - N_2 \delta(\mu_2) + p_d M_d, \quad (3)$$

$$\delta(\mu_i) = \begin{cases} 0.001 \cdot p_i \mu_i, & \text{при } \mu_i > 0, \\ 0, & \text{при } \mu_i \leq 0, \end{cases}$$

$$\mu_i = -\varepsilon_{0i} - \varepsilon_{pi} e^{0.2t} + \beta_{ci} \cdot s_F \cdot e^{0.065t}, \quad i=1, 2,$$

где величины  $\delta(\mu_i)$  определяют удельное потребление водорослями, множитель 0,001 характеризует ориентировочное содержание фосфора в клетках (Handbook..., 1978),  $M_d$  — концентрация взвешенного детрита (мг/л),  $p_d$  — коэффициент высвобождения фосфора при разложении детрита.

В зимне-весенний период до установления температурной стратификации вод, а также с началом осеннего перемешивания вод, вместо уравнения (3) следует использовать экспериментальные значения концентрации фосфора, поскольку его приток значительно превышает в это время потребление в экосистеме.

Уравнение для динамики зоопланктона строится аналогично (2) и имеет вид

$$dM_3/M_3 dt = -\varepsilon_{03} - \varepsilon_{p3} e^{0.2t} + F \cdot e^{0.065t}, \quad (4)$$

$$F = k_1 \gamma_1 N_1 + k_2 \gamma_2 N_2 + k_d \gamma_d M_d,$$

где  $\varepsilon_{03} + \varepsilon_{p3} e^{0.2t}$  характеризует потери биомассы за счет смертности, выедания и метаболизма,  $k_1$ ,  $k_2$ ,  $k_d$  — коэффициенты усвоения пищи зоопланктоном.

Детрит  $M_d$  входит в модель в качестве дополнительного источника пищи для зоопланктона. Его концентрация в воде (мг/л) может быть описана уравнением

$$dM_d/dt = N_1 \delta_1(-\mu_1) + N_2 \delta_2(-\mu_2) - v_{oc} M_d - \gamma_d M_d M_3, \quad (5)$$

$$\delta_i(-\mu_i) = \begin{cases} -r_i \mu_i, & \text{при } \mu_i < 0, \\ 0, & \text{при } \mu_i \geq 0, \end{cases} \quad i=1, 2,$$

Численные значения параметров модели (2) — (5)

Параметр, размерность	Значение параметра	Среднеквадратичная ошибка определения параметра (расчетная)
$\epsilon_{o1}$ (сут) <sup>-1</sup>	0.192	0.001
$\epsilon_{p1}$ —»—	0.00177	$3.10^{-5}$
$\epsilon_{o2}$ —»—	0.085	0.001
$\epsilon_{p2}$ —»—	0 (фикс.) *	
$a_1$ (тыс. лкчас мг/л) <sup>-1</sup>	0.0331	$1.210^{-4}$
$a_2$ —»—	0.0186	$1.610^{-4}$
$\gamma_1$ (сут·мг/л) <sup>-1</sup>	0.049	0.001
$\gamma_2$ —»—	0.01	0.001
$\gamma_d$ —»—	$\gamma_d = \gamma_1$ (фикс.)	
$\rho_1$ (мг/млн.кл)	1.862	0.08
$\rho_2$ —»—	1.311	0.06
$\rho_d$ (сут) <sup>-1</sup>	$10^{-4}$ (фикс.)	
$\epsilon_{o3}$ —»—	0.25	0.04
$\epsilon_{p3}$ —»—	0 (фикс.)	
$k_1$ (мг/млн.кл)	0.62	0.05
$k_2$ —»—	0.3	0.05
$k_d$ —»—	$k_d = k_1$ (фикс.)	
$r_1$ —»—	1 (фикс.)	
$r_2$ —»—	0.3 (фикс.)	
$u_{oc}$ (сут) <sup>-1</sup>	0.02 (фикс.)	

\* — значение параметра фиксировано до идентификации.

где  $\delta_i$  ( $-\mu_i$ ) равны удельной скорости отмирания микроводорослей,  $u_{oc}$  — скорость оседания детрита,  $\gamma_d$  — коэффициент потребления детрита зоопланктоном.

Таким образом, модель содержит 5 дифференциальных уравнений, 2 независимых входных параметра (температура и освещение) и 20 параметров, подлежащих определению.

Идентификация параметров по экспериментальным данным производилась на ЭВМ с помощью универсальной диалоговой системы «Идентификатор». Для идентификации использовались данные за один год (1981). Полученные численные значения коэффициентов модели приведены в таблице. Среднеквадратичные ошибки определения параметров  $\sigma_p$  получены в предположении, что ошибки экспериментальной информации распределены по нормальному закону со среднеквадратичным отклонением 10% от максимального значения за сезон. При этом среднеквадратичные ошибки между моделируемыми и экспериментальными процессами составили также около 10%, что свидетельствует о приемлемом результате настройки идентифицируемых параметров.

С этими же коэффициентами и соответствующими температурами были выполнены ретроспективные расчеты динамики фитопланктона за 1979 и 1980 гг., давшие хорошее совпадение натуральных и расчетных значений. Температура воды и динамика развития фитопланктона экологических групп I и II за 1979—1981 гг. приведены на рис. 1 а, б. Детальное сопоставление натуральных и расчетных значений по 1981 году показано на рис. 1 в.

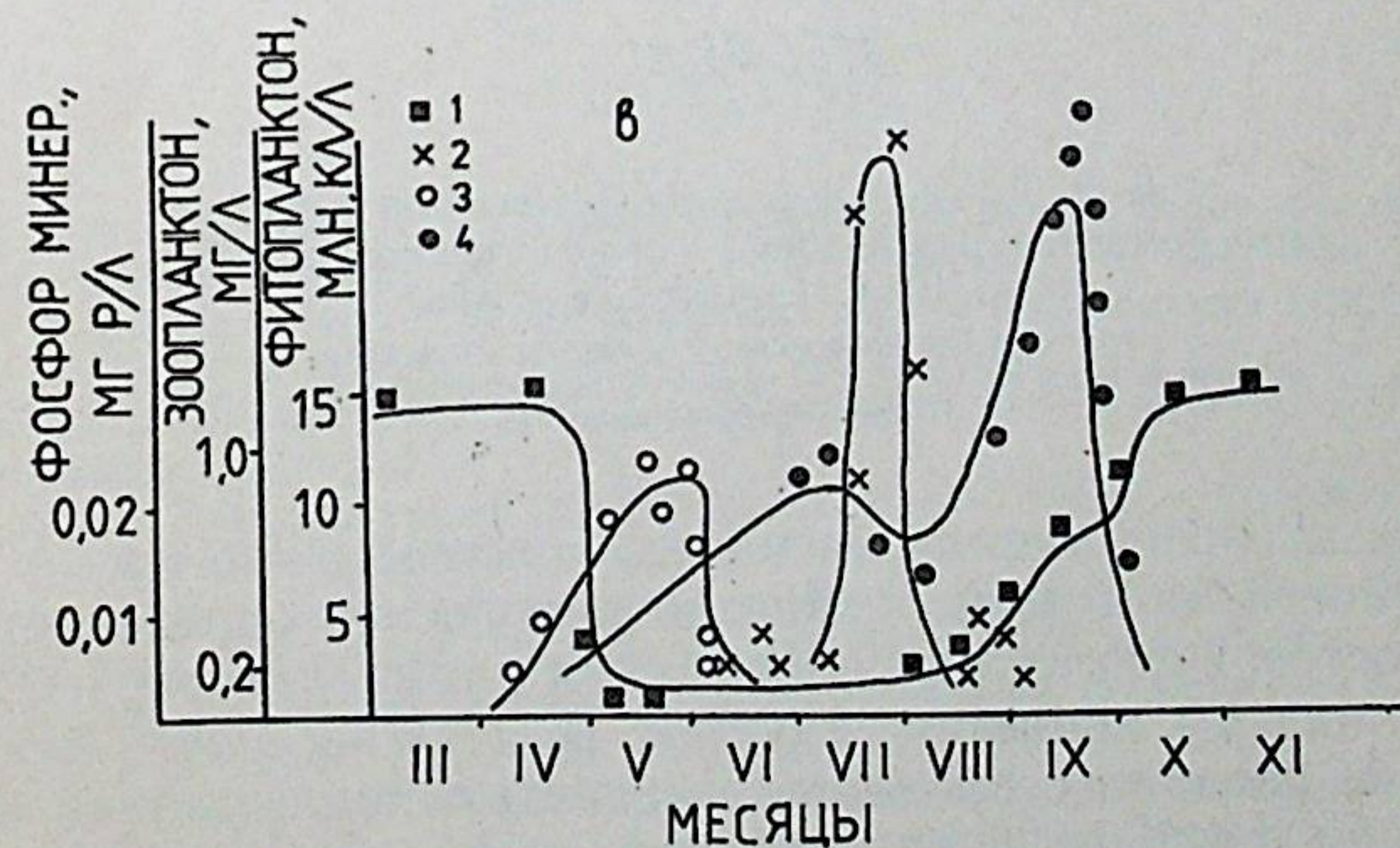
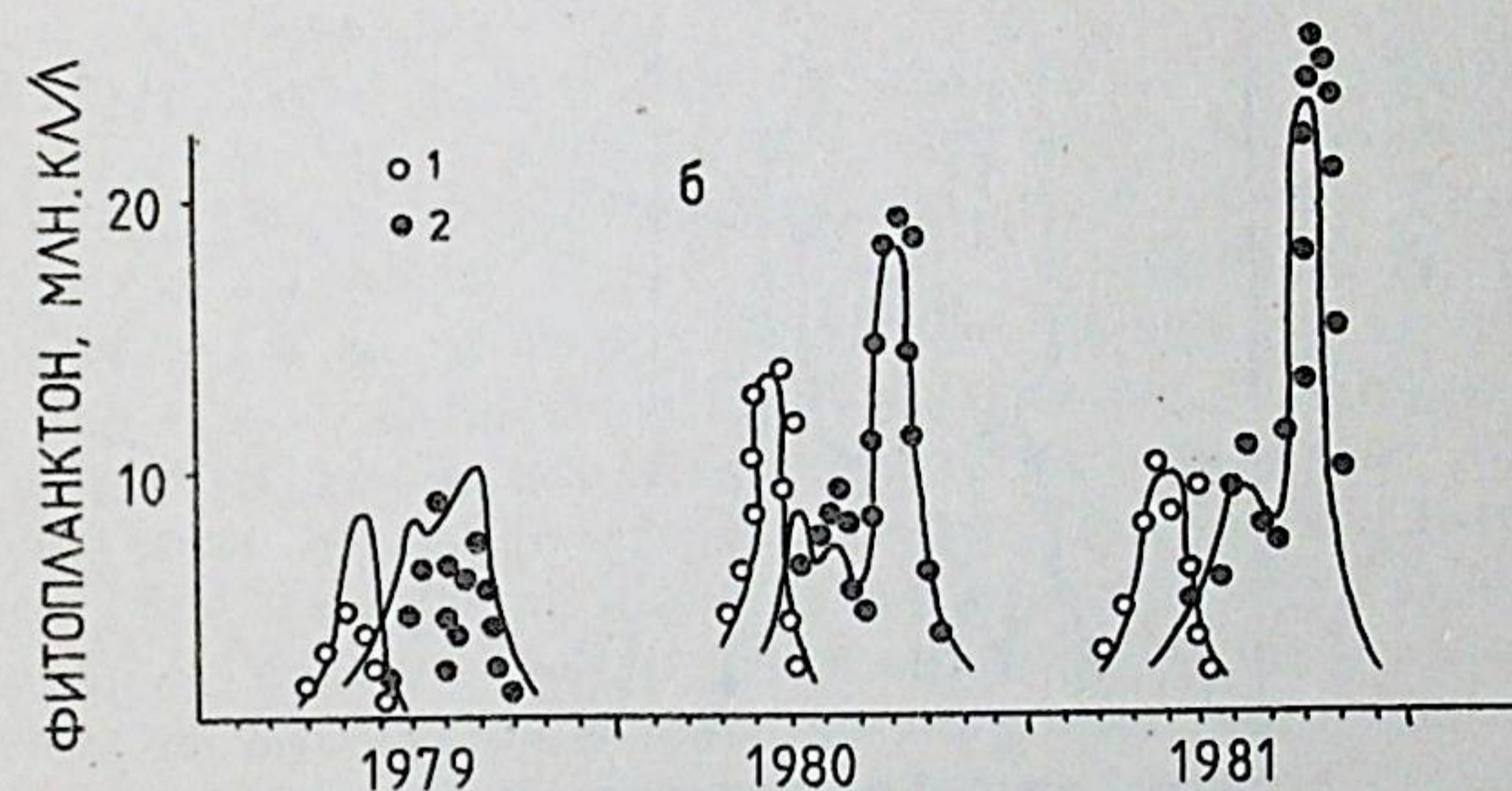
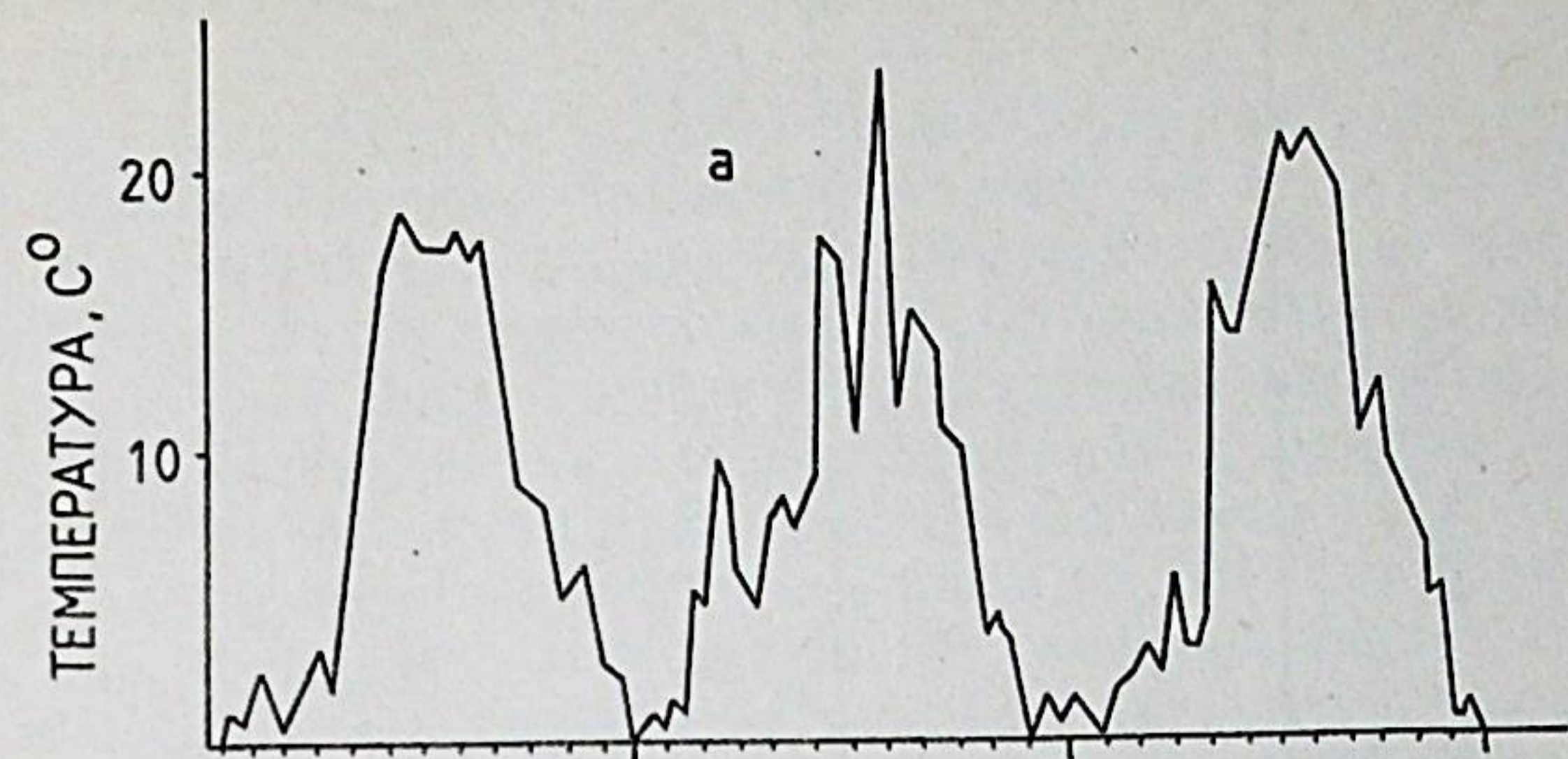


Рис. 1. Сравнение результатов расчетов по модели (2) — (5) и данных наблюдений за динамикой морской прибрежной экосистемы. А — температура воды вблизи поверхности, Б — динамика фитопланктона: 1 — данные наблюдений по группе I, 2 — данные по группе II. В — сопоставление натуральных наблюдений и теоретических кривых для фосфатов, фито- и зоопланктона по данным за 1981 г. Сплошные линии — результаты расчетов, 1 — фосфаты, 2 — зоопланктон, 3 — фитопланктон группы I, 4 — фитопланктон группы II.

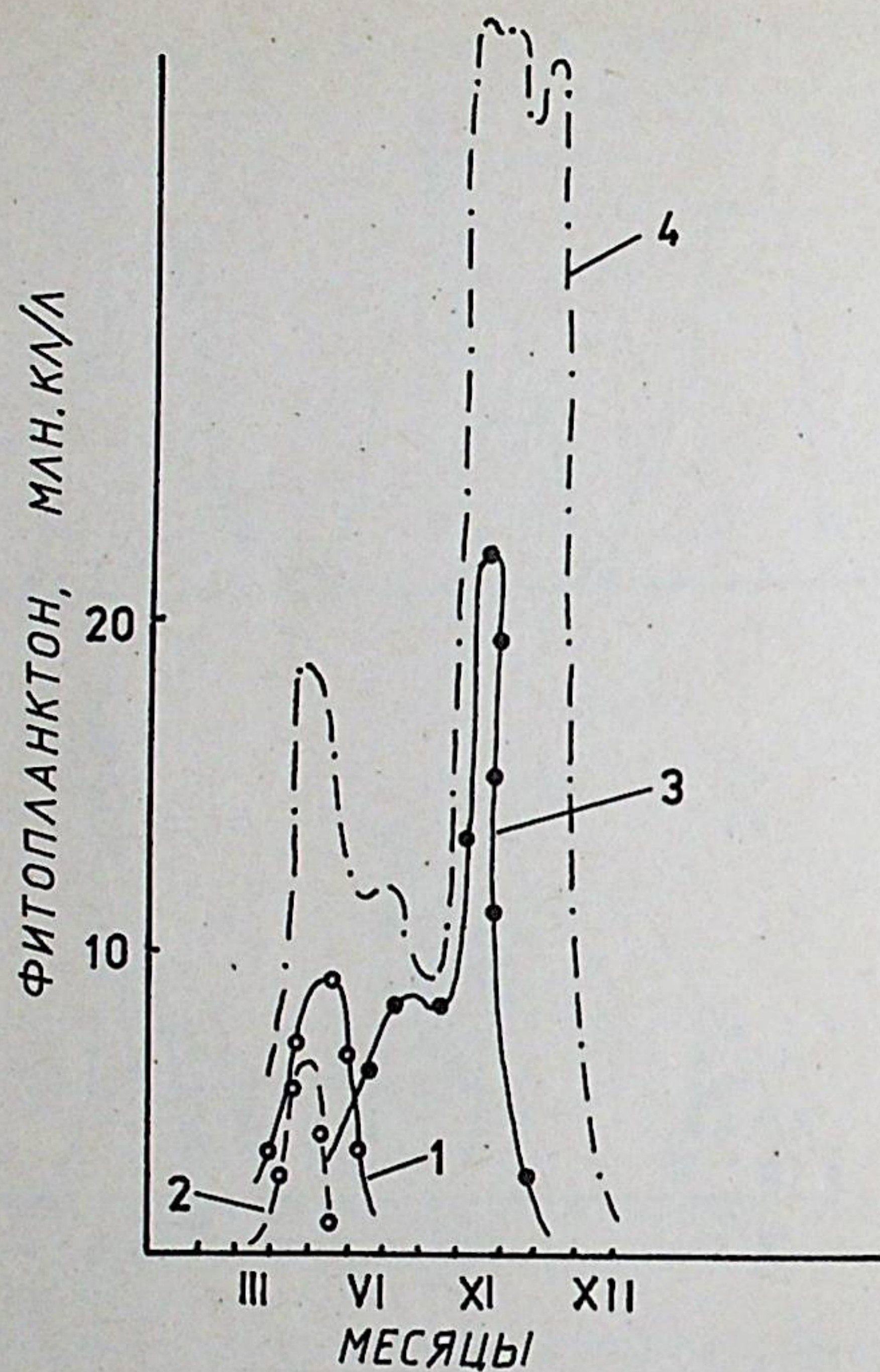


Рис. 2. Динамика фитопланктона при естественных температурах водоема и искусственном подогреве на  $10^{\circ}\text{C}$  (расчетные данные).  
 1 — группа I без подогрева, 2 — группа I при среднем годовом подогреве воды на  $10^{\circ}\text{C}$ , 3 — группа II без подогрева, 4 — группа II при подогреве на  $10^{\circ}\text{C}$ .

Численные эксперименты на модели показали, что время наступления весеннего максимума развития водорослей определяется совместным ростом 2 факторов — освещения и температуры, из которых свет (величина  $\beta_c$ ) является ведущим. Высота весеннего пика «цветения» тесно связана с продолжительностью поддержания высокой концентрации фосфора в воде за счет притока талых вод и перемешивания водных масс. Например, задержка установления летней температурной стратификации на 2 недели может привести к увеличению максимума численности весенних видов в 2 раза, вследствие быстрого роста средней освещенности и светового дня в весеннее время.

При формировании осеннего пика развития фитопланктона, наоборот, время наступления связано с началом перемешивания

вод, величина пика в основном определяется условиями температуры и освещения.

Модель допускает описание влияния тепловой нагрузки на фитопланктон. При повышении средней температуры воды численные расчеты дают картину, типичную для водоемов-охладителей: весенний пик развития фитопланктона смещается на более ранние сроки и может несколько снижаться, период вегетации теплолюбивого комплекса (группа II) значительно расширяется, максимумы численности в этой группе повышаются приблизительно в 2 раза при повышении среднегодовой температуры воды на  $10^{\circ}\text{C}$ , что соответствует известной величине температурного коэффициента Вант-Гоффа (Винберг, 1983). На рис. 2 показаны варианты развития фитопланктона при естественных температурах и при искусственном среднем годовом подогреве на  $10^{\circ}\text{C}$ .

Таким образом, модель, построенная на основе простых теоретических представлений математической экологии, позволяет достаточно реалистично описать динамику сообщества фитопланктона в природном водоеме. Опыт работы с моделью заставляет по-иному взглянуть на проблему устойчивости водных экосистем. В частности, в предложенной модели равновесные значения численностей не достигаются, все пики развития планктона оказываются неустойчивыми и сильно зависящими от внешних факторов среды. По-видимому, в вопросах о видовом разнообразии и динамике видов в природных водных экосистемах целесообразным является представление о существенной нестационарности процессов и решающей роли вынуждающих колебаний факторов внешней среды.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. В., Сазыкина Т. Г. Модель конкуренции между водорослями в замкнутом фитопланктоне. — Журн. общ. биол., 1981, т. 42, № 3, с. 448—456.
- Алексеев В. В., Сазыкина Т. Г. Конкуренция между водорослями в проточной системе. — Журн. общ. биол., 1982, т. 43, № 2, с. 205—211.
- Бартенева О. Д. Режим естественной освещенности на территории СССР. Л., Гидрометеиздат, 1971, 175 с.
- Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии. — Журн. общ. биол., 1983, т. 44, № 1, с. 31—43.
- Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря. — Тр. биогеохим. лаб., 1937—1944, М.—Л., изд-во АН СССР, вып. 4—6.
- Моделирование процессов переноса и трансформации вещества в море (под ред. Ю. Н. Сергеева). Л., изд-во ЛГУ, 1979, 291 с.
- Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. Киев, Наукова Думка, 1971, 252 с.
- Никитина В. Н., Балашова Н. Б. К сезонной динамике фитопланктона Копорской губы Финского залива. — В кн.: Экологические аспекты исследований водоемов-охладителей АЭС. М., ИЭМЭЖ АН СССР, 1983, с. 33—43.
- Eppley R. W. Temperature and phytoplankton growth in the sea. — Fishery Bulletin, 1972, N 4, p. 1063—1085.
- Handbook of environmental data and ecological parameters (S. E. Jørgensen et al. — eds.) — ISEM, Vaerlose, Denmark, 1978.
- Niemi A. Blue-green algal blooms and N:P ratio in the Baltic sea. — Acta bot. fennica, 1979, N 110, p. 57—61.

## SUMMARY

The mathematical model of the plankton seasonal dynamics for a coastal ecosystem is formulated. The phytoplankton is divided to 2 ecological groups with different temperature optimum. The universal mathematical expression is given for the temperature dependent plankton growth (in the whole plankton thermal tolerance range). Water temperatures, phosphate concentration and light exposition are chosen as the most important environmental factors. The model is identified using one year data; retrospective calculations of plankton dynamics during 2 previous years are in a good accordance with the observations. The prognosis is made for seasonal development of phytoplankton in the abnormally high temperature conditions.

## РЕАКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА НА ИЗМЕНЕНИЕ УРОВНЯ ПАДАЮЩЕЙ РАДИАЦИИ

С. Л. Басова

Северо-западное территориальное управление по гидрометеорологии  
и контролю природной среды

S. L. Basova. Phytoplankton's reaction on the change of the level  
of incident solar radiation.

Необходимость решения проблемы охраны эстуариев в условиях увеличивающейся антропогенной нагрузки и роста их использования определяют потребность и важность разработок методов контроля стационарности параметров, характеризующих состояние этих водных объектов.

В предыдущей статье, написанной по материалам выполненных в 1978—1983 гг. гидробиологических съемок на акватории Невской губы, обсуждался вопрос об использовании так называемой приведенной биомассы  $\bar{\mu}$  фитопланктона в качестве одного из интегральных показателей состояния акватории. Было установлено, что эта величина может в пределах акватории рассматриваться как случайная с логарифмически-нормальным распределением (Басова, 1985). Принципиально важным оказался вывод о статистической равнозначности всех станций гидробиологического контроля по значениям  $\bar{\mu}$  (Басова, 1986). В этой же работе удалось доказать, что год съемки представляет собой гораздо более существенный фактор, влияющий на значение  $\bar{\mu}$ , чем станция на акватории. Средствами математической статистики доказано, что усредненные по всем станциям значения приведенной биомассы  $\bar{\mu}$  весьма значимо разнятся между собой от года к году (различие выборочных средних) (Басова, 1985).

Предметом настоящей публикации является отыскание фактора, который и определяет собой динамику значимого варьирования  $\bar{\mu}$  на акватории от года к году. Давно известно, что для умеренной зоны весной биомасса фитопланктона максимальна, летом и осенью она существенно меньше. Но насколько значимы вариации  $\bar{\mu}$  от года к году в пределах одного и того же сезона, и чем обусловлены эти вариации — этими вопросами никто, по-видимому, не задавался, так как вряд ли сами различия биомассы от года к году признавались реальными. С другой стороны, всегда существует искушение признать за частным фактом возрастания или уменьшения  $\bar{\mu}$  неслучайный характер или судить по нему о тенденциях евтрофикации водоема.

Ниже выдвигается и обосновывается гипотеза о тесной связи динамики биомассы фитопланктона  $\bar{\mu}$  с динамикой солнечной активности. Падающая на поверхность акватории солнечная радиация в среднем примерно одна и та же в разные годы для одного и того же месяца, но сами эти средние значения обнаруживают флуктуации второго порядка значимости. Ход этих флуктуаций предположительно вызывает изоморфные им флуктуации средних значений биомассы от года к году.

Материалы по актинометрии содержатся в ежемесячных бюллетенях, выпускаемых с середины шестидесятых годов ГГО им. А. И. Воейкова (1966—1982). В этом справочном издании среди прочих печатаются среднесуточные значения суммарной радиации за каждый месяц  $\bar{T}$  и среднесуточные значения продолжительности солнечного сияния (также помесечно)  $\overline{SS}$ .

В работах последних лет имеются многочисленные указания на солнечный свет как фактор роста клеток водорослей (например, Верзилин и др., 1984; Руднев, 1984), но количественные оценки вида этой связи остаются за пределами публикаций. В монографии Дж. Раймонта (1983) собран материал, характеризующий скорость фотосинтеза как функцию интенсивности падающего света. Однако все графики построены их авторами для отдельных видов морских водорослей, специально выделяемых в качестве объекта изучения. Материал съемок Невской губы дает возможность перейти от характеристик индивидуально-видовых особенностей усвоения света водорослями к характеристикам суммарного реагирования биомассы фитопланктона на изменчивость уровня падающей радиации.

По материалам съемок 1978—1982 гг. можно набрать по пяти значений усредненной по акватории приведенной биомассы  $\bar{\mu}$  для мая и для октября и сопоставить эти коротенькие отрезки временных рядов  $\bar{\mu}$  аналогичным отрезкам хода таких характеристик падающей радиации, как  $\bar{T}$  или  $\overline{SS}$ .

Рабочим показателем наличия или отсутствия связи между флуктуациями биомассы и падающего излучения солнца служит коэффициент корреляции. Его можно вычислить формально для любого множества пар. Однако, как известно, содержательные выводы о тесноте связи по рассчитанному  $r$  возможны лишь в случае, когда сопоставляются выборки с нормальным распределением случайной величины. Доказательству логнормальности распределения  $\mu$  была посвящена отдельная статья (Басова, 1985). Поскольку здесь мы будем пользоваться не самими  $\mu$ , распределенными логарифмически нормально, а средними по годовым выборкам, применимо известное суждение о том, что закон распределения этих средних можно считать практически нормальным. Недоказанной остается «нормальность» распределения привлекаемых к сопоставлению с  $\bar{\mu}$  показателей солнечной радиации.

По  $\bar{T}$  (как за май, так и за октябрь) в нашем распоряжении оказывается по 17 значений с 1966 по 1982 гг. По  $\overline{SS}$  — по 14 значений с 1969 по 1982 гг. Проверка каждой выборки по критерию

$\chi^2$  элементарна и здесь не приводится. Вид гистограмм для  $\overline{SS}$  и  $\bar{T}$ , вынесенных на рис. 1, свидетельствует об очевидной нормальности распределения этих величин. А это значит, что, интерпретируя корреляции между  $\bar{\mu}$  и  $\overline{SS}$  или  $\bar{\mu}$  и  $\bar{T}$ , можно пользоваться пороговыми (критическими) значениями  $r_{кр}$  для 5%-ного или 10%-ного уровней значимости. Это чрезвычайно важно для признания действительной значимости связи между сопоставляемыми рядами наблюдений.

Прежде чем приступить к расчетам, сделаем два замечания по сути привлекаемых данных. Первое — о правомочности использования наблюдений Воейковской обсерватории, находящейся в десятках километров от Финского залива. Можно ли принять, что уровень радиации там в точности такой же, что и для Невской губы?

Сошлемся на утверждение К. Я. Винникова и М. Д. Дворкиной (1970), доказавших в своей публикации, что для климатологических целей расстояние между станциями радиационных наблюдений в условиях равнинной местности не должно превышать 500 км. Помимо этого, прямое обращение в том же справочном издании ГГО им. А. И. Воейкова (1966—1982) к данным по радиации для обсерватории «Бромма» (возле Стокгольма) и «Каунас» убеждает, что среднемесячные показатели сходятся в пределах первых процентов, что устраняет всякие сомнения касательно резкой градиентности поля солнечной радиации.

Второе замечание — по поводу правомерности использования значений именно суммарной радиации как фактора, определяющего прирост биомассы. У Дж. Раймонта (1983), например, говорится о влиянии интенсивности света ( $J$ ) на скорость фотосинтеза, тогда как в излагаемых ниже расчетах привлекается суммарная ( $R$ ), а не только световая радиация. Но между  $J$  и  $R$  существует простая связь:  $J \approx 0,40 \div 0,45R$ , где  $J$  — фотосинтетически активная радиация (ФАР), а  $R$  — суммарный поток радиации Солнца (Руднев, 1984). Множитель пропорциональности никак не сказывается на численном значении коэффициента между  $\bar{\mu}$  и  $\bar{T}$  ( $\bar{T}$  — среднесуточный уровень суммарной радиации  $R$ ).

Поясним еще, почему именно май и октябрь представляют ствуют об уровне радиации и продолжительности солнечного сияния. Весенняя гидробиологическая съемка выполнялась, как правило, в самом конце мая, а осенняя — в конце октября—начале ноября. Принимая в расчет пределы для скорости деления клеток фитопланктона, а также интервал начального накопления энергии перед запуском активного фотосинтеза, месячный интервал, предшествующий отбору пробы и принят в качестве срока, физически разумного в смысле воздействия на биомассу.

Уже из рис. 2, иллюстрирующего динамику величин  $\overline{SS}$ ,  $\bar{T}$ , и  $\bar{\mu}$ , явствует, что ход значений  $\bar{\mu}$ , как в мае, так и в октябре, в основных чертах повторяет ход  $\overline{SS}$  и  $\bar{T}$ .

Табл. 1—4 численно закрепляют наглядность этой важной синхронности. Каждая из таблиц, кроме двух рядов значений сопоставляемых величин и вычисленных коэффициентов корреляции, содержит

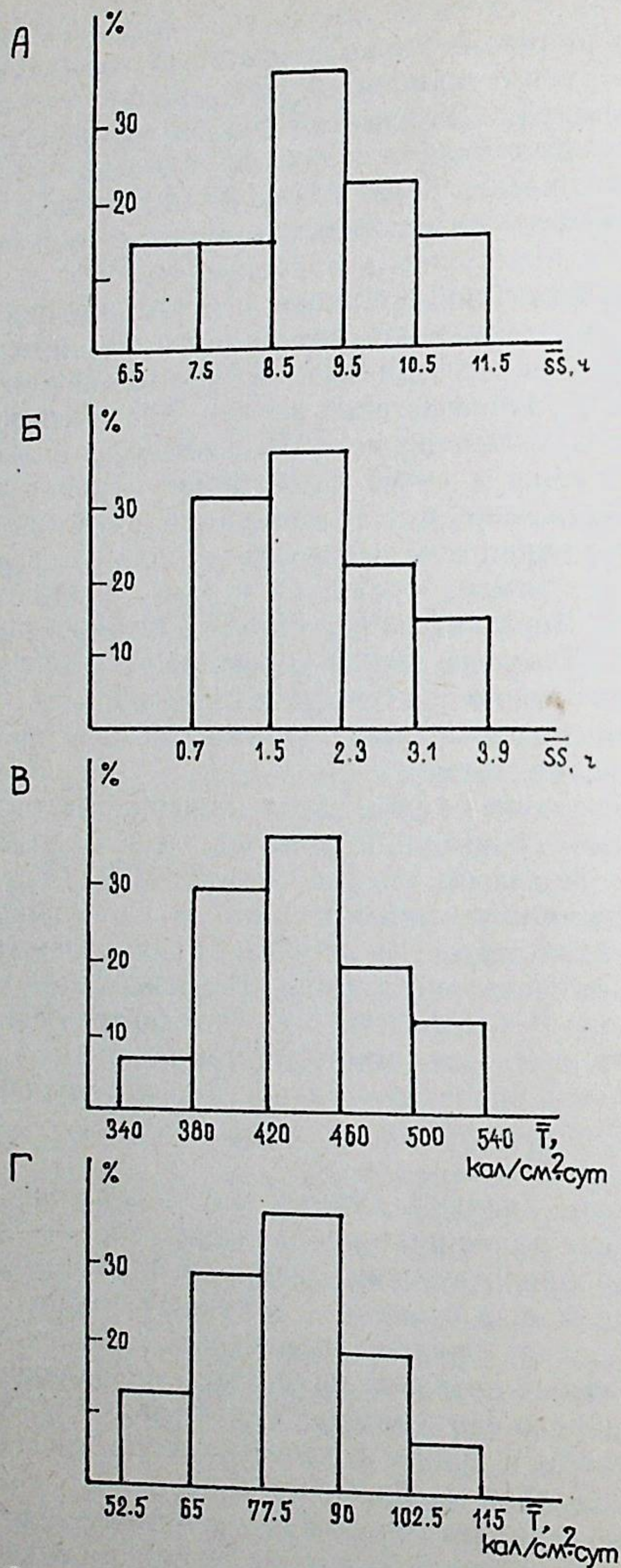


Рис. 1. Гистограммы, характеризующие распределение значений среднесуточной продолжительности солнечного сияния  $\overline{SS}$  (1969—1982 гг.) и среднесуточной суммарной радиации  $\overline{T}$  (1966—1982 гг.).  
А, В — май; Б, Г — октябрь.

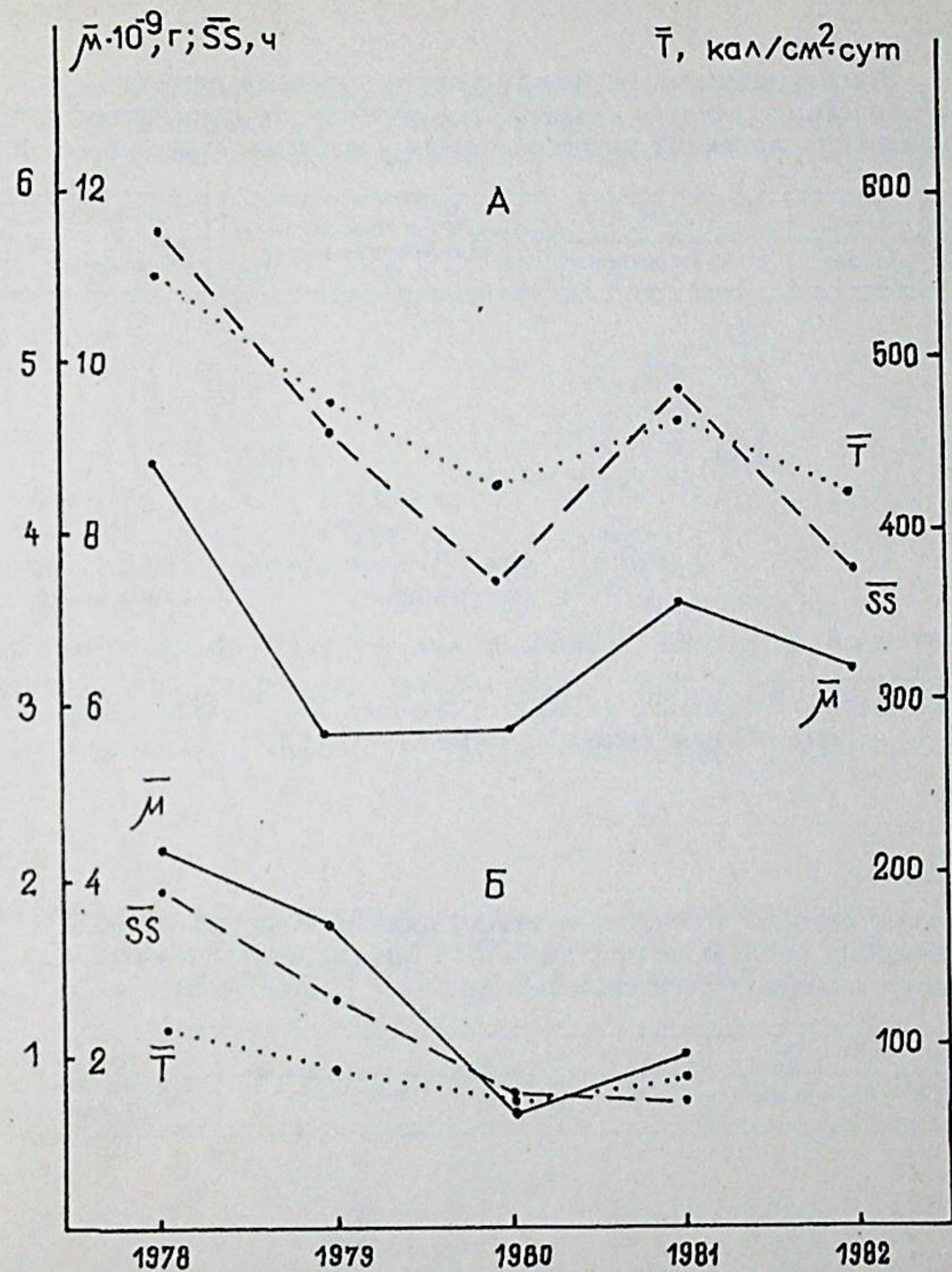


Рис. 2. Ход среднесуточных значений суммарной радиации  $\overline{T}$ , среднесуточной продолжительности солнечного сияния  $\overline{SS}$  и усредненных по акватории Невской губы значений приведенной биомассы  $\overline{\mu}$  (1978—1982 гг.)

А — май; Б — октябрь.

жит также уравнение линейной связи между этими величинами (рис. 3—5). Коэффициенты линейной регрессии рассчитываются по программам для микрокомпьютеров МК-56 или МК-34 (Цветков, Епанечников, 1984) и получают содержательный смысл при условии подтверждения значимости корреляций ( $r \geq r_{кр}$ ). По этим уравнениям легко, задаваясь известными значениями  $\overline{SS}$  или  $\overline{T}$ , моделировать динамику усредненных по акватории значений приведенной биомассы, что и выполнено (табл. 4).

Несколько пояснений к таблицам. Напрасный, казалось бы, расчет корреляции между значениями  $\overline{SS}$  и  $\overline{T}$  дает возможность почувствовать «физический вес» числовых значений коэффициента



Расчет корреляций между рядами опытных данных:  
продолжительность солнечного сияния  $\bar{SS}$  — суммарная солнечная радиация  $\bar{T}$   
и уравнения линейной регрессии между  $\bar{T}$  (кал/см<sup>2</sup>сут) и  $\bar{SS}$  (ч)

Год	$\bar{SS}$ , ч		$\bar{T}$ , кал/см <sup>2</sup> ·сут		Коэффициент корреляции для сезонных групп	Коэффициент корреляции при объединении данных по сезонам в одну группу
	май	октябрь	май	октябрь		
1978	11,4		545		$r=0,973$	
1979	9,1		472			
1980	7,3		421			
1981	9,5		459			
1982	7,4		418			
1978		3,8	104		$r=0,964$	$r=0,978$
1979		2,5	85		$r_{кр.}=0,950$	$r_{кр.}=0,667$
1980		1,4	69		для 5%-ного уровня	для 5%-ного уровня
1981		1,3	77		значимости	значимости

Уравнения линейной регрессии: радиация как функция продолжительности солнечного сияния:

для весны  $\bar{T}=29,6\bar{SS}+198,3$ ; для осени  $\bar{T}=12,4\bar{SS}+55,9$ ;  
для объединенных данных  $\bar{T}=52,4\bar{SS}-18,3$

Таблица 3

Коэффициенты корреляции между рядами опытных данных:  
суммарная солнечная радиация  $\bar{T}$  — приведенная биомасса  $\bar{\mu}$ ,  
и уравнения линейной регрессии между  $\bar{T} \cdot 10^{-3}$  (кал/см<sup>2</sup>с) и  $\bar{\mu} \cdot 10^{-9}$  (г)

Год	$\bar{T}$ , кал/см <sup>2</sup> сут	$\bar{T} \cdot 10^{-3}$ , кал/см <sup>2</sup> с	$\bar{\mu} \cdot 10^{-9}$ , г	Коэффициент корреляции для сезонных групп	Коэффициент корреляции при объединении данных в одну группу
1978	545	6,308	4,32	$r=0,807$ $r_{кр.}=0,800$ (при 10%-ном уровне значимости)	$r=0,915$ $r_{кр.}=0,667$
1979	472	5,463	2,80		
1980	421	4,873	2,84		
1981	459	5,313	3,53		
1982	418	4,838	3,16		
1978	104	1,204	2,13	$r=0,955$	(при 5%-ном уровне значимости)
1979	85	0,984	1,70	$r_{кр.}=0,950$	
1980	69	0,799	0,62	(при 5%-ном уровне значимости)	
1981	77	0,891	0,90		

Уравнения линейной регрессии: приведенная биомасса как функция суммарной солнечной радиации:

для весны  $\bar{\mu}=0,85\bar{T}-1,20$ ; для осени  $\bar{\mu}=3,85\bar{T}-2,39$

корреляции в сравнении с коэффициентом корреляции между величинами, несомненно взаимосвязанными ( $\bar{SS}$  и  $\bar{T}$ ). Видно, что биомасса коррелирует с  $\bar{SS}$  и  $\bar{T}$  на столь же высоком уровне значимости.

При заполнении табл. 2 пришлось позаботиться о том, чтобы сопоставлялись близкие по порядку значения величин; в противном

Коэффициенты корреляции между рядами опытных данных:  
приведенная биомасса  $\bar{\mu}$  — продолжительность солнечного сияния  $\bar{SS}$ ,  
и уравнения линейной регрессии между  $\bar{\mu} \cdot 10^{-9}$  (г) и  $\bar{SS}$  (ч)

Год	$\bar{SS}$ , ч		$\bar{\mu} \cdot 10^{-9}$ , г		Коэффициент корреляции для сезонных групп	Коэффициент корреляции при объединении данных по сезонам в одну группу
	май	октябрь	май	октябрь		
1978	11,4		4,32		$r=0,828$ $r_{кр.}=0,800$ (при 10%-ном уровне значимости)	$r=0,961$ $r_{кр.}=0,667$ (при 5%-ном уровне значимости)
1979	9,1		2,80			
1980	7,3		2,84			
1981	9,5		3,53			
1982	7,4		3,16			
1978		3,8	2,13		$r=0,955$	(при 5%-ном уровне значимости)
1979		2,5	1,70		$r_{кр.}=0,950$	
1980		1,4	0,62		(при 5%-ном уровне значимости)	
1981		1,3	0,90			

Уравнения линейной регрессии: приведенная биомасса как функция продолжительности солнечного сияния:

для весны  $\bar{\mu}=0,31\bar{SS}+0,57$ ; для осени  $\bar{\mu}=0,57\bar{SS}+0,05$ .

Таблица 4

Ретроспективные усредненные значения приведенной биомассы  $\bar{\mu} \cdot 10^{-9}$  (г),  
рассчитанные на основе уравнений линейной связи  
между  $\bar{\mu}$  и  $\bar{SS}$  (ч) и  $\bar{\mu}$  и  $\bar{T}$  (кал/см<sup>2</sup>сут)

Год	М а й				О к т я б р ь			
	$\bar{SS}$	$\bar{\mu}_{расч.}$	$\bar{T}$	$\bar{\mu}_{расч.}$	$\bar{SS}$	$\bar{\mu}_{расч.}$	$\bar{T}$	$\bar{\mu}_{расч.}$
1966	—	—	393,5	2,67	—	—	81,5	1,24
1967	—	—	411,9	2,85	—	—	77,9	1,08
1968	—	—	356,2	2,30	—	—	64,6	0,49
1969	8,6	3,24	428,2	3,01	2,9	1,70	84,2	1,36
1970	10,9	3,95	513,2	3,85	1,3	0,79	65,4	0,53
1971	9,7	3,58	478,1	3,51	1,9	1,13	78,9	1,13
1972	8,5	3,20	430,2	3,03	1,8	1,02	72,6	0,85
1973	8,8	3,30	441,5	3,14	2,8	1,65	102,2	2,16
1974	9,6	3,55	461,4	3,37	1,5	0,91	72,9	0,86
1975	9,6	3,55	443,8	3,18	3,1	1,82	95,6	1,87
1976	9,4	3,48	452,4	3,25	3,6	2,10	114,1	2,69
1977	7,8	2,99	392,8	2,66	1,8	1,08	79,4	1,15
1978	11,4	4,11	545,3	4,16	3,8	2,22	104,3	2,25
1979	9,1	3,39	471,7	3,44	2,5	1,48	84,7	1,39
1980	7,3	2,82	420,5	2,94	1,4	0,85	68,9	0,68
1981	9,5	3,52	459,1	3,32	1,3	0,79	76,6	1,02
1982	7,4	2,88	417,8	2,91	2,3	1,36	91,4	1,67

случае коэффициенты, связывающие эти величины уравнений регрессии, оказываются исчезающе малыми, что затрудняет не только их истолкование, но и возможность построения соответствующих графиков. Читателю предлагается следить за размерностью фигурирующих в таблице величин.

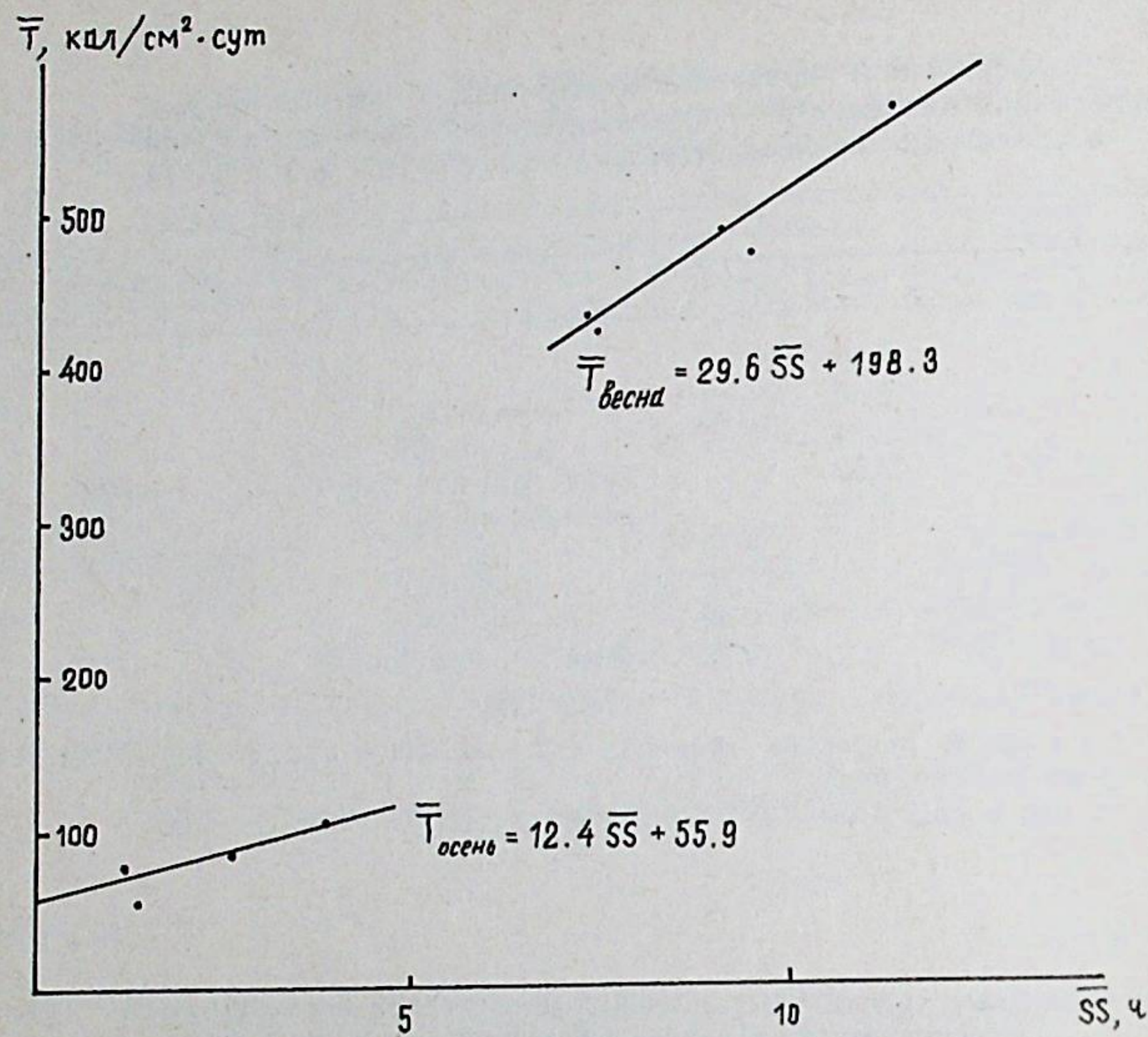


Рис. 3. График линейной регрессии между суммарной радиацией  $\bar{T}$  и среднесуточной продолжительностью солнечного сияния  $\bar{SS}$ .

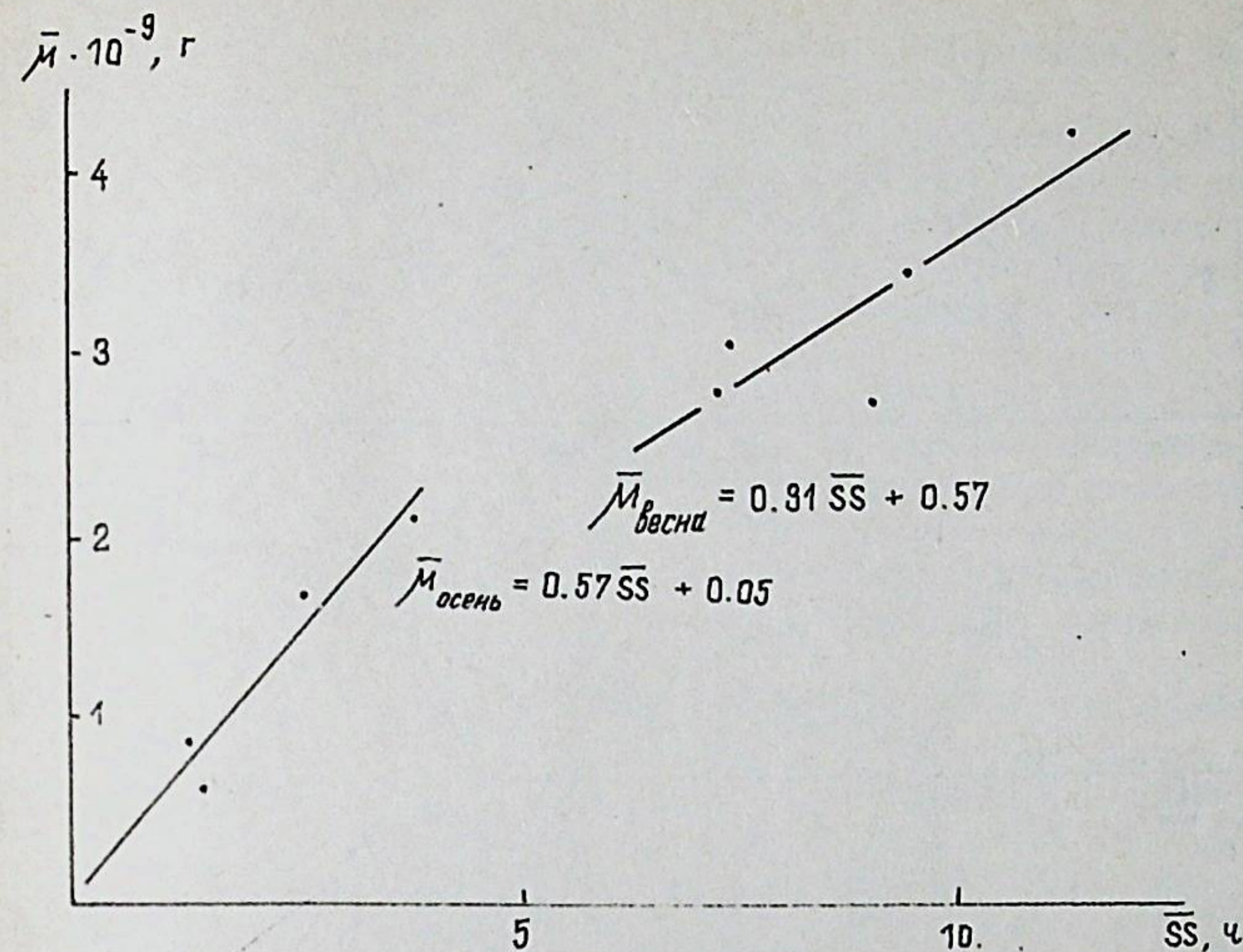


Рис. 5. График линейной регрессии: приведенная биомасса  $\bar{\mu}$  — линейная функция продолжительности солнечного сияния  $\bar{SS}$ .

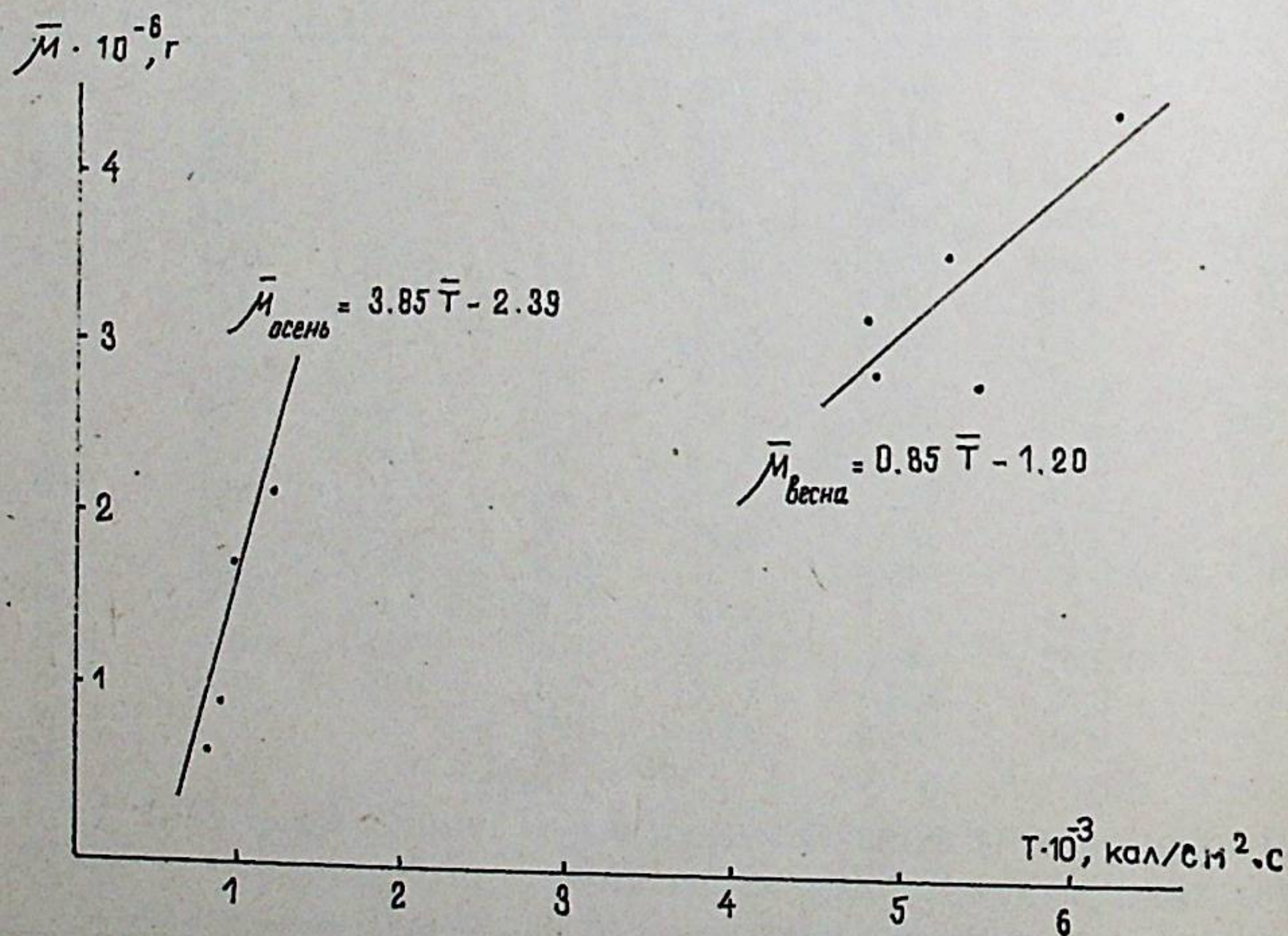


Рис. 4. График линейной регрессии: приведенная биомасса  $\bar{\mu}$  — линейная функция суммарной радиации  $\bar{T}$ .

Расчет  $r$  для объединенных групп (при сведении майских и октябрьских данных в одну выборку) отражает в нулевом приближении общеизвестный момент — неслучайное уменьшение биомассы осенью сравнительно с весной.

Из приведенных материалов следует:

1. Для весеннего и осеннего сезонов доказано, что варьирование среднесезонных значений приведенной биомассы вынуждается варьированием соответствующих по времени показателей солнечной активности.

2. Найденная взаимосвязь между  $\bar{\mu}$  и  $\bar{SS}$  и  $\bar{\mu}$  и  $\bar{T}$  позволяет восстановить ход значений биомассы  $\bar{\mu}$  в прошлом, начиная с момента организации службы солнечной радиации в Воейково. Попытка такого экстраполирования отражена на рис. 6.

3. Сопоставление реально измеренных значений  $\bar{\mu}$  в 1978—1982 гг. с рассчитанными для промежутка 1966—1982 гг. позволяет думать, что приведенная биомасса не обнаруживает пока тенденции к уходу за пределы, задаваемые ей динамикой солнечной активности. Иначе говоря, этот интегральный показатель демонстрирует свою относительную стабильность. В качестве предельных значений  $\bar{\mu}$ , ограничивающих интервал нормального состояния фитопланктона (по биомассе!), назовем для мая 2,30 и 4,20, а для октября — 0,50 и 2,60. Значения  $\bar{\mu}$ , выходящие за эти пределы, можно, по-видимому, рассматривать как аномальные.

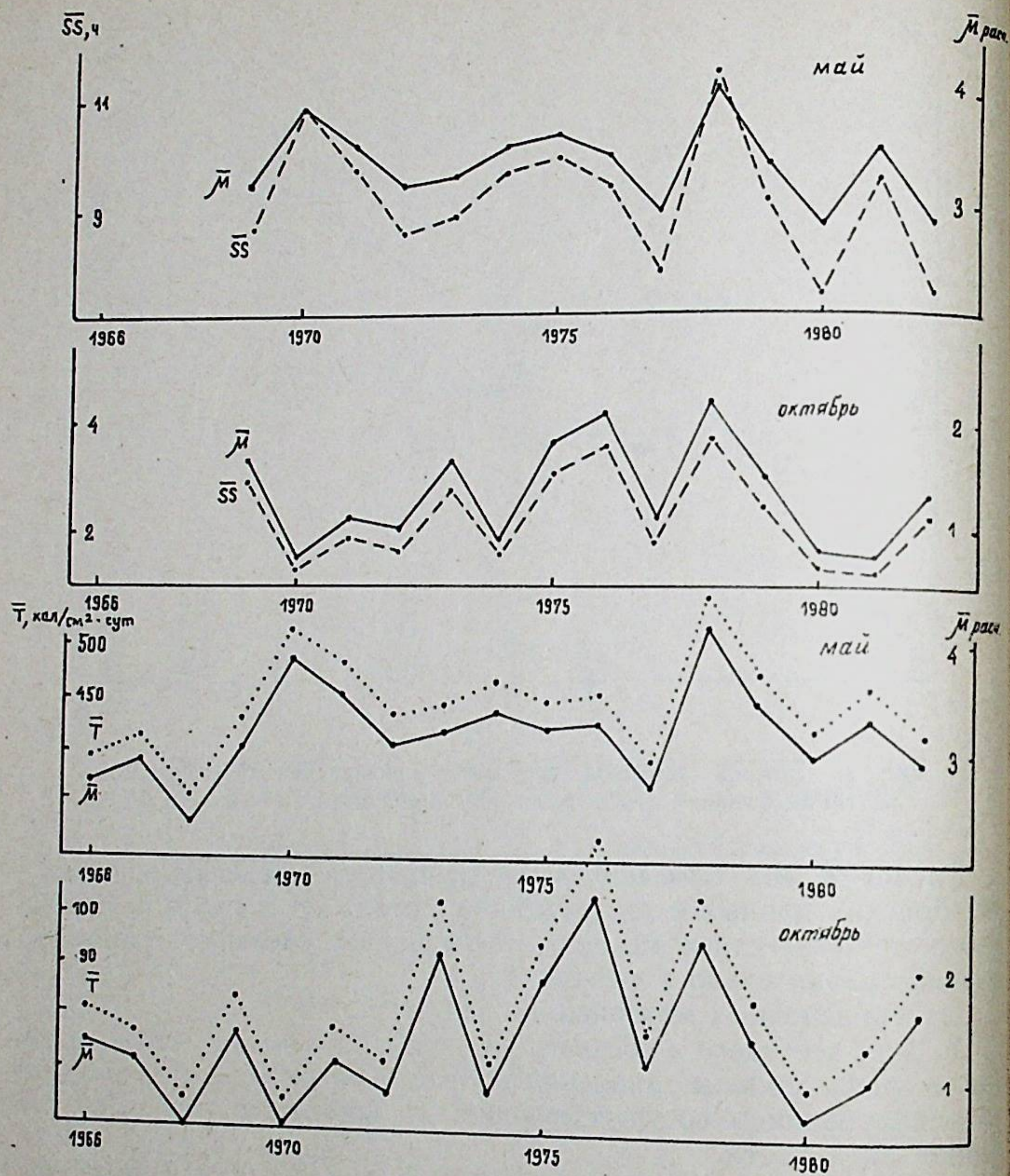


Рис. 6. Изменение значений продолжительности солнечного сияния  $\overline{SS}$ , суммарной радиации  $\overline{T}$  и приведенной биомассы  $\overline{\mu}$ , рассчитанной по уравнениям линейной регрессии (1966—1982 гг.).

4. Осенью коэффициент пропорциональности между  $\overline{SS}$  ( $\overline{T}$ ) и  $\overline{\mu}$  в несколько раз (по  $\overline{SS}$  — в два, а по  $\overline{T}$  — в 4 раза) превосходит соответствующий «весенний» коэффициент. Возможное объяснение этой частной детали анализа дает известное представление, что свет способен оказывать тройное влияние на скорость фотосинтеза (и результирующий прирост биомассы). Сначала с ростом интенсивности света биомасса возрастает. Затем следует насыщение. Дж. Раймонт (1983) называет в качестве насыщающих значений интенсивности 0,066—0,090 кал/см<sup>2</sup>мин для 11 видов морских тропи-

ческих водорослей. Там же упоминается и о более высоком значении насыщающей интенсивности — до 0,18 кал/см<sup>2</sup>мин.

Из Воейковских данных по суммарной радиации получаем для осени  $\overline{T} \approx 85$  кал/см<sup>2</sup>сут и для весны  $\overline{T} \approx 445$  кал/см<sup>2</sup>сут. В переводе на минуты это  $\approx 0,060$  кал/см<sup>2</sup>мин и 0,310 кал/см<sup>2</sup>мин. Учитывая, что ФАР составляет около 45% суммарного потока (Руднев, 1984), приходим к значениям 0,027 кал/см<sup>2</sup>мин для октября и 0,140 кал/см<sup>2</sup>мин для мая.

Сравнение полученных значений с насыщающими (0,07—0,15 кал/см<sup>2</sup>мин) показывает, что осенью интенсивность света заведомо меньше насыщающей, в связи с чем влияние света на скорость фотосинтеза, вероятно, близко к оптимальному. Весной же свет (0,140 кал/см<sup>2</sup>мин) либо близок к насыщающему уровню, либо превосходит его, и дальнейшее увеличение интенсивности не сопровождается ростом биомассы.

5. В летние месяцы уровень радиации в 1,2—1,4 раза превосходит майский уровень, и свет начинает оказывать ингибирующее воздействие на скорость фотосинтеза, что находит отражение как в снижении приведенной биомассы до значений 0,25—0,75 · 10<sup>-9</sup> г, так и в исчезновении сколько-нибудь значимой корреляции между  $\overline{\mu}$  и флуктуациями среднемесячных значений радиации, т. е.  $\overline{\mu}$  начинает вести себя наименее предсказуемым образом. В этой связи представляется спорной сама летняя съемка фитопланктона, так как по летним значениям  $\overline{\mu}$  невозможно судить о том, выходит биомасса за пределы области «нормальных» значений или нет.

6. Связь динамики  $\overline{\mu}$  с интенсивностью падающего света позволяет получить представление о возможных границах варьирования этой величины, но вместе с тем закрывает, по-видимому, перспективы сколько-нибудь надежного прогнозирования конкретных значений  $\overline{\mu}$  внутри области «нормальности». Известно высказывание член-корреспондента АН СССР А. С. Монины о том, что наличие связи между погодой на Земле и флуктуациями солнечной активности «было бы для метеорологии почти трагедией, так как оно с очевидностью означало бы, что прежде чем прогнозировать погоду, необходимо сначала прогнозировать солнечную активность» (Монин, 1969, с. 154).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Басова С. Л. К выбору статистических характеристик при гидробиологическом мониторинге. Деп. в ВИНТИ, № 3184—85 Деп. Киев, 1985, 32 с.
- Верзилин Н. Н., Маслов Ю. И., Михайлов А. А. Итоги и перспективы промышленного культивирования микроводорослей.— В кн.: Биосоляр. М., изд. МГУ, 1984, с. 32—42.
- Винников К. Я., Дворкина М. Д. Некоторые вопросы планирования актинометрической сети.— Метеорология и гидрология, 1970, № 10, с. 90—96.
- Монин А. С. Прогноз погоды как задача физики. М., Наука, 1969, 184 с.
- Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. М., Легкая и пищ. пром., 1983, 568 с.
- Руднев Н. И. Радиационный и тепловой баланс фитоценозов. М., Наука, 1984, 112 с.

Солнечная радиация и радиационный баланс (мировая сеть).— Ежемес. сб. ГГО им. А. И. Воейкова. Л., 1966—1982.  
Цветков А. Н., Епанечников В. А. Прикладные программы для микроЭВМ «Электроника БЗ-34», «Электроника МК-56», «Электроника МК-54». М., Финансы и статистика, 1985, 85 с.

#### SUMMARY

We analysed the dependence of yearly quantitative dynamics of Nevskay Bay phytoplankton from solar radiation intensity variation. As a quantitative measure we used reduced biomass, which is a fresh weight of phytoplankton (mg/l) per number of algae cells in the liter of water. It was proved that in spring and autumn the variations of reduced biomass is governed by solar activity. Discovered dependence fits linear regression equation and permits retrospective analysis of phytoplankton dynamics with detection of the boundaries of its stable state. There is no any significant correlation between reduced biomass and solar activity fluctuations during the summer. Thus, it is sufficiently to calculate the index of reduced biomass for monitoring purposes in spring and autumn probes only.

### О СООТНОШЕНИИ ФАКТОРОВ МЕСТА И ВРЕМЕНИ ПРИ АНАЛИЗЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПРИВЕДЕННОЙ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА

С. Л. Басова

Северо-западное территориальное управление по гидрометеорологии  
и контролю природной среды

S. L. Basova. On correlation of year's and place's factors when analysing the distribution of the reduced biomass of phytoplankton.

Актуальность проведения гидробиологического мониторинга бесспорна. Однако существующие методики контроля стационарности параметров, характеризующие состояние водного объекта, в основном опираются на сапробиологический анализ, разработанный для поверхностных вод умеренной зоны. Контроль солоноватых и морских вод в настоящее время основан на получении многочисленных характеристик, по которым не всегда складывается связная, легко читаемая картина изменчивости параметров вкуче с вызвавшими их влияющими воздействиями. С этой целью в качестве одного из интегральных показателей состояния акватории на основании материалов гидробиологических съемок Невской губы, выполненных в 1978—1983 гг., была введена так называемая приведенная биомасса фитопланктона  $\mu$ , представляющая собой отношение биомассы водорослей к их численности. Было установлено, что эта величина в пределах акватории может рассматриваться как случайная с логарифмически нормальным распределением (Басова, 1985).

Опираясь на этот результат, продолжим вероятностный анализ динамики приведенной биомассы и рассмотрим задачу однофакторного дисперсионного анализа, формулируемую так: что значимее — вариация биомассы от станции к станции в фиксированное время съемки или вариация биомассы в одном и том же пункте для разных лет.

Легко вычлняются два крайне противоположных ответа. В одном случае значения биомассы  $\mu$  будут примерно одинаковыми в разных местах акватории, но существенно разниться от года к году (по средним или по размаху). В другом — на каждой станции в течение ряда лет сохраняется примерно одно и то же значение, резко отличное от значений на всех остальных станциях.

Ясно, что решение поставленной задачи имеет самое прямое отношение к методике и организации мониторинга.

При всей неполноте имеющихся данных все же удалось сформировать минимально достаточный для строгого применения аппарата

Таблица 1

Пункт	1978	1979	1980	1981	1982	1983	$x_a$	$x_a$	$x_a^2$
15	$\frac{0,18}{0,0324}$	$\frac{0,83}{0,6889}$	$\frac{0,33}{0,1089}$	$\frac{0,79}{0,6241}$	$\frac{0,99}{0,9801}$	$\frac{0,86}{0,7396}$	0,663	3,98	15,84
16	$\frac{0,23}{0,0529}$	$\frac{0,20}{0,0400}$	$\frac{0,13}{0,0169}$	$\frac{0,66}{0,4356}$	$\frac{0,29}{0,0841}$	$\frac{1,22}{1,4884}$	0,455	2,73	7,45
1	$\frac{0,14}{0,0196}$	$\frac{0,51}{0,2601}$	$\frac{0,29}{0,0841}$	$\frac{0,40}{0,1600}$	$\frac{0,73}{0,5329}$	$\frac{1,38}{1,9044}$	0,575	3,45	11,90
2	$\frac{0,05}{0,0025}$	$\frac{0,55}{0,3025}$	$\frac{0,21}{0,0441}$	$\frac{0,57}{0,3249}$	$\frac{1,36}{1,8496}$	$\frac{0,81}{0,6561}$	0,592	3,55	12,60
30	$\frac{0,14}{0,0196}$	$\frac{0,25}{0,0625}$	$\frac{0,16}{0,0256}$	$\frac{0,87}{0,7569}$	$\frac{1,00}{1,0000}$	$\frac{1,78}{3,1684}$	0,700	4,20	17,64
							$\Sigma$	17,91	65,43

$$S_a = \sum_{a=1}^{n_a} X_a^2/n_a = 10,905; S_x = X^2/n_A n_a = 10,692; S_{ai} = \sum_{a=1}^{n_A} \sum_{i=1}^{n_a} x_{ai}^2 = 16,4657$$

Примечание. В табл. 1, 2 в числителе — значения  $\mu$  приведенной биомассы ( $10^{-9}$  г), в знаменателе — квадраты значений  $\mu$ .

Результаты счета по таблице 1

Источник дисперсии	Вариации	Число степеней свободы	Дисперсии
Фактор места, $A$	$S_A/S_a - S_x = 0,213$	$f_A = n_A - 1 = 4$	$S_A^2 = S_A/f_A = 0,053$
Фактор года, $Z$	$S_z = S_{ai} - S_a = 5,561$	$f_z = n_A(n_a - 1) = 25$	$S_z^2 = S_z/f_z = 0,223$

дисперсионного анализа набор исходных наблюдений. В табл. 1 сведены значения  $\mu$ , измерявшиеся ежегодно на разных станциях отбора проб в ходе летних съемок Невской губы с 1978 по 1983 гг. Предстоит решить, насколько резко сказывается «фактор года» на средних значениях приведенной биомассы. Частичный ответ имелся уже в предыдущей статье, но безотносительно к «фактору места» (Басова, 1985).

Прежде чем перейти сразу к итогам вычислений, задержимся на изложении основных моментов расчетной процедуры и пояснении их смысла.

Наблюдения в каждом пункте занесены в табл. 1 построчно, повторения наблюдений в последующие годы отвечают столбцы таблицы. Каждый построчный набор значений имеет свое среднее —  $\bar{x}_a$ . Число строк обозначено символом  $n_A$ ; число столбцов —  $n_a$ . Разным строчкам, по-видимому, соответствуют и разные средние  $\bar{x}_a$ . Можно найти и среднее этих средних  $\bar{x}$ , просуммировав все  $\bar{x}_a$  и разделив сумму на число строк. Наконец, легко также оценить

дисперсию этой итоговой средней, воспользовавшись известной формулой:

$$s^2\{\bar{x}_a\} = \sum_{a=1}^{n_A} (\bar{x}_a - \bar{x})^2 / (n_A - 1).$$

Ясно, что чем меньше разнятся между собой все построчные наборы значений, тем меньше и оценка дисперсии  $s^2\{\bar{x}_a\}$ .

Легко предположить, что все построчные выборки могут быть выборками из одной и той же генеральной совокупности, и дисперсия построчных средних будет всего лишь следствием варьирования случайной величины в самой генеральной совокупности, поэтому можно вычислить несколько иначе усредненную оценку дисперсии средних. При этом сначала подсчитывается дисперсия случайной величины внутри каждой строки:

$$s_{x_{ai}}^2 = \sum_{i=1}^{n_a} (x_{ai} - \bar{x}_a)^2 / (n_a - 1).$$

Затем по дисперсии случайного выборочного значения  $x_{ai}$  отыскивают дисперсию среднего по строке. Из элементарной теории вероятностей известно, что она в  $n_a$  раз меньше дисперсии случайного выборочного:

$$s_{\bar{x}_a}^2 = \sum_{i=1}^{n_a} (x_{ai} - \bar{x}_a)^2 / n_a(n_a - 1).$$

В заключение нужно усреднить полученные оценки для всех  $n_A$  строк:

$$\langle s_{\bar{x}}^2 \rangle_{\text{ср.}} = \sum_{a=1}^{n_A} s_{\bar{x}_a}^2 / n_A.$$

Эти расчеты выполняются для того, чтобы сопоставить в итоге две рассчитанные по-разному оценки дисперсии. Известен  $F$ -критерий Фишера, позволяющий по отношению двух дисперсий судить, идентичны ли отвечающие им выборки случайных значений. При фиксированных  $n_A$  и  $n_a$  большие значения этого отношения (наибольшая из сравниваемых оценок всегда записывается в числителе) соответствуют большому различию между выборками. Окончательное суждение о влиянии некоего, разделяющего выборки по какому-то признаку несходства фактора выносят, сравнивая отношение двух дисперсий с неким критическим значением. Последнее считывается из таблицы с двумя входами:  $f_A = n_A - 1$  и  $f_z = n_A(n_a - 1)$  ( $f_A$  и  $f_z$  — степени свободы) для заранее выбранного уровня значимости. Гипотеза о реальном наличии фактора принимается, если  $F = s^2\{\bar{x}_a\} / \langle s_{\bar{x}}^2 \rangle_{\text{ср.}}$  превышает взятое из таблицы критическое значение  $F_\alpha$  (в нашем анализе для пятипроцентного уровня значимости:  $\alpha = 0,05$ ).

Подчеркнем, что  $F$ -критерий предназначается только для выборок величины, распределенной по нормальному закону; логнормальность распределения  $\mu$  доказана ранее (Басова, 1985).

Для удобства читателя, который пожелает проверить схему или применить ее на собственном материале, займем еще несколько строк промежуточными выводами, поясняющими использование процедурной символики. Расположение исходных данных, форма записи промежуточных результатов и вспомогательные выкладки заимствованы из известной монографии В. Ю. Урбаха (1964).

Итак, строки в табл. 1 заполнены значениями  $\mu$  приведенной биомассы фитопланктона, определявшимися в разные годы.

$X_a$  — суммы всех  $x_{ai}$ ;  $X$  — полная сумма всех элементов таблицы:

$$\bar{x}_a = \sum_{i=1}^{n_a} x_{ai} / n_a = X_a / n_a; \quad \bar{x} = \sum_{a=1}^{n_A} \sum_{i=1}^{n_a} x_{ai} / n_A n_a = X / n_A n_a.$$

Для оценок дисперсий с учетом ранее сказанного о них имеем:

$$s^2\{\bar{x}_a\} = \sum_{a=1}^{n_A} (\bar{x}_a - \bar{x})^2 / (n_A - 1) = (\sum_{a=1}^{n_A} \bar{x}_a^2 - n_A \bar{x}^2) / (n_A - 1) =$$

$$= (\sum_{a=1}^{n_A} X_a^2 / n_a^2 - X^2 / n_A n_a) / (n_A - 1) = (\sum_{a=1}^{n_A} X_a^2 / n_a - X^2 / n_A n_a) / n_a (n_A - 1) =$$

$$= (S_a - S_x) / n_a (n_A - 1), \quad \text{где } S_a = \sum_{a=1}^{n_A} X_a^2 / n_a \text{ и } S_x = X^2 / n_A n_a;$$

$$\langle S_x^2 \rangle_{\text{ср.}} = \left[ \sum_{a=1}^{n_A} 1 / n_a (n_a - 1) \sum_{i=1}^{n_a} (x_{ai} - \bar{x}_a)^2 \right] / n_A =$$

(дисперсия среднего по строке)

$$= (\sum_{a=1}^{n_A} \sum_{i=1}^{n_a} x_{ai}^2 - \sum_{a=1}^{n_A} X_a^2 / n_a) / n_A n_a (n_a - 1).$$

Обозначив дополнительно  $\sum_{a=1}^{n_A} \sum_{i=1}^{n_a} x_{ai}^2 = S_{ai}$ , получим:

$$\langle S_x^2 \rangle_{\text{ср.}} = (S_{ai} - S_a) / n_A n_a (n_a - 1).$$

Учитывая, что у  $s^2\{\bar{x}_a\}$  и  $\langle S_x^2 \rangle_{\text{ср.}}$  есть общий множитель в знаменателе —  $n_a$ , в конечном итоге соотносят не сами  $s^2\{\bar{x}_a\}$  и  $\langle S_x^2 \rangle_{\text{ср.}}$ , а  $S_a^2 = n_a s^2\{\bar{x}_a\} = (S_a - S_x) / (n_A - 1)$  и  $S_z^2 = n_a \langle S_x^2 \rangle_{\text{ср.}} = (S_{ai} - S_a) / n_A (n_a - 1)$ . И вычисляют окончательно  $F = S_a^2 / S_z^2$ .

Сказанное поясняет процедуру вычислений, кратко зафиксированную в табл. 1.

Из приведенных данных видно главное: дисперсия построчных средних настолько уступает дисперсии внутривыборочных выборок, что и без  $F$ -критерия видно действие «фактора года». Размах колебаний приведенной биомассы в любой из точек от года к году почти в четыре раза превышает разброс значений от точки к точке («фактор места»).

Для того, чтобы закончить задуманное решение с полной строгостью, т. е. с использованием  $F$ -критерия Фишера, перекомпонуюем

Год	15	16	1	2	30	$\bar{x}_a$	$X_a$	$X_a^2$
1978	0,18 0,0324	0,23 0,0529	0,14 0,0196	0,05 0,0025	0,14 0,0196	0,148	0,74	0,548
1979	0,83 0,6889	0,20 0,0400	0,51 0,2605	0,55 0,3025	0,25 0,0625	0,468	2,34	5,476
1980	0,33 0,1089	0,13 0,0169	0,29 0,0841	0,21 0,4441	0,16 0,0256	0,224	1,12	1,254
1981	0,79 0,6241	0,66 0,4356	0,40 0,1600	0,57 0,3249	0,87 0,7569	0,658	3,29	10,824
1982	1,02 1,0404	0,29 0,0841	0,73 0,5329	1,36 1,8496	0,96 0,9216	0,872	4,36	19,010
1983	0,86 0,7396	1,22 1,4884	1,38 1,9044	0,81 0,6581	1,78 3,1684	1,210	6,05	36,602
						$\Sigma$	17,90	73,714

$$S_a = \sum_{a=1}^{n_A} X_a^2 / n_a = 14,743; \quad S_x = X^2 / n_A n_a = 10,680; \quad S_{ai} = \sum_{a=1}^{n_A} \sum_{i=1}^{n_a} x_{ai}^2 = 16,448.$$

Результаты счета по таблице 2

Источник дисперсии	Вариации	Число степеней свободы	Дисперсии	Отношение дисперсий
				Пороговый уровень $F_{0,005}$
Фактор года, $A$	$S_A = S_a - S_x = 4,0628$	$f_A = n_A - 1 = 5$	$S_A^2 = S_A / f_A = 0,812$	11,437
Фактор места, $Z$	$S_z = S_{ai} - S_a = 1,7052$	$f_z = (n_a - 1) n_A = 24$	$S_z^2 = S_z / f_z = 0,071$	2,62

данные в другую таблицу. Теперь (табл. 2) в строчке — годы, а в столбцах — станции (пункты). Тогда «фактор года» должен сказаться в резком преобладании дисперсии построчных средних над дисперсиями внутривыборочных средних. Укажем, что теперь  $s^2\{\bar{x}_a\}$  — дисперсия, характеризующая разброс средних от года к году, а  $\langle S_x^2 \rangle_{\text{ср.}}$  — разброс для определенного года в разных пунктах. Соответственно будет:  $n_A = 6$  и  $n_a = 5$ . Расчеты и результат — в табл. 2.

При использовании критерия Фишера полагается большую дисперсию делить на меньшую. Их отношение резко превышает пороговое значение для пятипроцентного уровня значимости при наших значениях входов — степеней свободы:  $F_{0,05} = 2,62$ ;  $f_A = 5$ ,  $f_z = 24$ . Этот результат и решает поставленную в начале статьи задачу. Средние значения приведенной биомассы от года к году колеблются с намного большим размахом, чем значения  $\mu$  для разных мест Невской губы, одновременно взятые. Отсюда следует другой, пока лишь предварительный вывод: о недопустимости экстраполяции (прогноза) значений  $\mu$  из предыдущих лет на последующие годы.

Отметим из осторожности, что сделанные выводы мы пока не имеем права распространять на весеннюю и осеннюю динамику биомасс фитопланктона.

#### ЛИТЕРАТУРА

Басова С. Л. К выбору статистических характеристик при гидробиологическом мониторинге. Деп. в ВИНТИ, № 3184—85 Деп. Киев, 1985, 32 с.  
Урбах В. Ю. Биометрические методы. М., Наука, 1964, 416 с.

#### SUMMARY

Statistic processing data results of 1978—1983 of the Nevskay Bay summer phytoplankton are given. Using one-factor dispersion analysis we were able to demonstrate that the year to year variation of reduced biomass of phytoplankton (relation of biomass to the number of algae) is significantly greater than the variation of this parameter between different places of the same time probing.

## ПЕРИОДИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ДИНАМИКЕ ЗООПЛАНКТОНА ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

И. И. Крышев, В. Н. Рябова

Ленинградский государственный университет

*I. I. Kryshchov, V. N. Ryabova.* Periodical processes in the zooplankton dynamics in the eastern part of the Gulf of Finland.

В условиях усиливающейся антропогенной нагрузки на морские экосистемы возникает важная в научном и практическом плане задача исследования закономерностей динамики биологических сообществ при различных уровнях загрязнения морской среды. При этом особое значение приобретает установление количественных критериев для определения фоновых характеристик сообществ, сравнение с которыми позволило бы оценить степень нарушения экологического равновесия в системе. Одним из показателей нарушений стабильности в функционировании экосистемы являются изменения в процессах сезонной смены видов и отдельных таксономических групп, достоверно превышающие уровень естественной изменчивости. Для надежного заключения о характере сезонной сукцессии в сообществе планктона необходим непрерывный ряд наблюдений (не менее 4—5 лет), чтобы учесть межгодовые изменения таксономического состава, которые имеют место даже в относительно стабильных экосистемах самых разных типов водоемов (Николаев, 1981).

Зоопланктон восточной части Финского залива содержит около 30 руководящих форм; анализ проведен для 15 доминирующих видов, являющихся постоянными компонентами прибрежной зоны. В работе использованы гидробиологические (численности видов в экз/м<sup>3</sup>) и гидрологические (температура и соленость) материалы, собранные в течение 1974—1978 гг. на трех стационарных пунктах в условиях малонарушенного естественного режима переходного и солоноватоводного районов прибрежной зоны, где глубины не превышают 20 м. В ходе исследований применялась стандартная методика, использовалась сеть Джели с диаметром устья 20 см, сито № 49. Пробы обработаны тотально, средняя численность (в м<sup>3</sup>, слой 0—15 м) рассчитана по двум горизонтам: 0—10 и 10—15 м. Средняя частота сборов материалов составила 2 раза в месяц. Для получения достоверных результатов на каждой станции пробы отбирались в нескольких повторностях.

Математический анализ производился при помощи метода конечных рядов Фурье, основанного на аппроксимации динамики

ряда наблюдений суммой гармоник с различными периодами колебаний (Бокс, Дженкинс, 1974; Крышев, Горбенко, 1982; Горбенко, Крышев, 1985):

$$x(t) = \bar{x} + \sum_{k=1}^n R_k \cos 2\pi(t - \varphi_k)/T_k + e_t,$$

где  $x(t)$  — значение наблюдаемого параметра в момент времени  $t$ ;  $\bar{x}$  — среднеарифметическая величина параметра;  $R_k$ ,  $\varphi_k$  — амплитуда и фаза гармоники с периодом колебаний  $T_k$ ;  $e_t$  — независимые нормально распределенные случайные величины.

Среднеквадратичное значение ряда наблюдений (дисперсию параметра) можно разложить на составляющие по отдельным гармоникам. Если ряд является случайным, то каждая его компонента будет распределена как случайная переменная независимо от других компонент. Если же ряд содержит регулярную составляющую с периодом  $T_k$ , то для нее будет наблюдаться увеличение амплитуды (интенсивности) колебаний. Сравнивая дисперсии периодической и случайной компонент временного ряда можно установить насколько значимым является их различие. Это дает количественный критерий для выделения периодической компоненты ряда, скрытой шумом. В частности, пороговые значения амплитуды гармоники могут быть определены из сравнения дисперсий регулярной и случайной составляющих по критерию Фишера:

$$R_{кр}^2 > \sigma^2 F_{кр}(\alpha, \nu_1, \nu_2)/\nu_2,$$

где  $\nu_2$  — число степеней свободы, приходящихся на одну гармонику ряда Фурье (заметим, что при  $N=2n$ , т. е. в случае четного числа наблюдений для гармоники с минимальным периодом колебаний  $T_k$  ( $\nu_1=1$ );  $\nu_2=N-1$  — число степеней свободы всего ряда;  $N$  — число наблюдений;  $F_{кр}(\alpha, \nu_1, \nu_2)$  — критические точки распределения Фишера, которые брались нами на уровне значимости  $\alpha=0,01$ .

В табл. 1 приведены результаты анализа Фурье динамики видов зоопланктона, температуры и солености морской воды по многолетним данным. Из доминирующих гармоник указаны те, интенсивность колебаний которых статистически значимо (с 99%-ной достоверностью) превосходят флуктуации, обусловленные шумом. Учитывая большие различия между максимальными и минимальными величинами, достигающими нескольких порядков, вычисления производились для логарифмов численностей видов. Как видно из таблицы элементы изучаемой системы изменяются во времени с периодами от 1 месяца до нескольких лет. Наиболее характерен период в 12 месяцев, с которым колеблются все виды зоопланктона, температура и соленость воды в заливе. Для логарифмов численности ветвистых раков вклад годовой гармоники в дисперсию равен 88%, коловерток и веслоногих раков — около 60%, науплиусов и копеподит — 57—62%, температуры и солености, соответственно, 91 и 58%. Величины вкладов в дисперсию годовой гармоники у различных видов

Таблица 1

Периодические компоненты динамики зоопланктона (восточная часть Финского залива, 1974—1977 гг.)

Параметр системы	Доминирующие гармоники				Среднее значение $\bar{x}$
	период $T$	фаза $\varphi$	амплитуда $R$	вклад в дисперсию	
1. Класс Rotatoria (все виды)	12	6,2	2,06	60	1,77
	6	2,0	0,87	10	
	4	1,5	0,92	12	
	3	0,9	0,47	3	
	2,4	0,6	0,68	6	
2. Род <i>Asplanchna</i> (2 вида)	12	6,8	2,45	64	0,4
	4	1,6	1,10	13	
	2	0,1	0,51	3	
3. <i>Notholca acuminata</i>	48	34	0,28	2	-1,6
	16	12,3	0,28	2	
	12	5,1	1,26	32	
	6	5,3	0,74	11	
	4	1,4	0,71	10	
4. <i>Keratella quadrata</i>	48	26,8	0,40	2	0,68
	12	6,7	2,54	71	
	6	1,3	0,62	4	
	4	1,2	0,75	6	
5. <i>Keratella cochlearis</i>	48	28,1	0,43	2	-0,35
	12	7,7	2,61	76	
	6	1,3	0,64	5	
6. Отряд Cladocera (все виды)	12	6,9	2,77	88	1,03
	6	2,4	0,62	4	
7. <i>Bosmina coregoni maritima</i>	12	6,9	2,73	80	0,54
	6	2,6	0,63	4	
8. <i>Evadne nordmanni</i>	24	8,6	0,40	2	-1,07
	12	6,4	1,99	60	
	6	0,1	0,86	11	
	4	1,5	0,45	3	
9. <i>Podon polyphemoides</i>	12	6,2	1,90	53	-1,23
	6	0,1	1,20	21	
	4	1,9	0,59	5	
10. <i>Podon intermedius</i>	12	8,0	1,35	43	-1,6
	6	2,0	0,98	23	
	4	0,1	0,49	6	
	3	1,5	0,34	3	
11. Род <i>Daphnia</i> (2 вида)	24	19,4	0,72	6	-0,85
	12	8,0	2,34	65	
	6	1,9	1,16	16	
12. Род <i>Ceriodaphnia</i> (2 вида)	12	8,2	1,40	42	-1,62
	6	2,2	1,04	23	
	4	0,2	0,53	6	
	3	1,7	0,43	4	
13. Отряд Copepoda (все виды)	12	7,7	1,22	61	1,98
	6	0,6	0,31	4	
14. <i>Eurytemora affinis</i> (самцы)	12	7,9	1,25	50	1,38
	6	0,9	0,55	10	
	4,6	3,4	0,40	5	
15. <i>Eurytemora affinis</i> (самки)	12	7,9	1,29	54	1,32
	6	0,6	0,41	5	
	4,3	2,5	0,28	3	



Параметр системы	Доминирующие гармоники				Среднее значение $\bar{x}$
	период $T$	фаза $\varphi$	амплитуда $R$	вклад в дисперсию	
16. <i>Acartia bifilosa</i>	16	8,9	0,55	6	0,38
	12	8,4	1,24	33	
	6	1,6	0,45	4	
	4	2,0	0,83	14	
17. <i>Limnocalanus grimaldii</i>	48	45,0	0,93	18	-0,8
	24	11,6	0,70	10	
	12	8,9	0,40	3	
	5,5	0,6	0,63	8	
18. Подотряд Cyclopoida (все виды)	2,0	1,9	0,32	2	0,47
	16	2,1	0,65	6	
	12	8,5	1,81	48	
	6	3,1	0,44	3	
19. Nauplii (varia)	48	40,5	0,33	16	2,71
	16	8,0	0,27	11	
	12	6,4	0,30	15	
	6	1,7	0,42	25	
	2	0,4	0,14	3	
20. Nauplii ( <i>L. grimaldii</i> )	1	0,7	0,14	3	0,26
	12	1,4	1,89	57	
21. Nauplii (o. Cirripectida)	6	3,9	0,82	11	-1,2
	12	7,0	1,96	59	
22. Copepodit I—II	6	1,0	1,08	18	2,03
	48	40	0,46	8	
	24	0,4	0,32	4	
23. Copepodit III—V	12	7,9	1,26	62	2,17
	48	41,7	0,31	4	
	12	8,2	1,27	62	
24. Температура воды	6	0,1	0,52	10	6,8°С
25. Соленость	12	6,9	9,1	91	3,2‰
	12	8,8	1,2	58	
	6	5,6	0,9	31	

Примечание. Величины периода  $T$  и фазы  $\varphi$  колебаний указаны в месяцах. Значение амплитуды колебаний  $R$  и средних значений  $\bar{x}$  даны в  $\lg N$ ,  $N$  — численность вида или группы видов (в экз/м<sup>3</sup>). Значения вкладов в дисперсию доминирующих гармоник представлены в процентах.

зоопланктона варьируют в широких пределах, составляя у босмины 80%, у эвритеморы около 50%, а у лимнокалянуса только 3%. Для большинства видов зоопланктона, науплиусов и копеподитов а также солености имеют место изменения с периодом в 6 месяцев. Амплитуда этих колебаний заметно меньше по сравнению с амплитудой годовой гармоники, и более всего выражена у науплиусов. Период в 4 месяца обнаружен у 8 массовых видов, периоды колебаний в 3 и 2 месяца имеют три компонента зоопланктона. У науплиусов обнаружен также самый короткий цикл колебаний, равный 1 месяцу, что находится в согласии с результатами работ (Битюков и др., 1971), по которой в течение летне-осеннего периода в среднем через 30—40 дней наблюдается массовое появление науплиальных стадий. Для определения более коротких жизненных

циклов необходимо уменьшить дискретность отбора проб зоопланктона, поскольку разрешающая способность метода Фурье зависит от характера исходных данных. Минимальный цикл колебаний, который можно определить при помощи данного метода, равен двум интервалам между наблюдениями. Отсюда следует практический вывод о том, что при изучении сезонной сукцессии видов, обитающих в планктоне короткое время, следует устанавливать также достаточно короткие интервалы между сериями проб. В условиях Финского залива можно придерживаться следующих рекомендаций: для определения сезонной сукцессии массовых видов и основных групп зоопланктона необходим интервал — одна серия в 10—15 суток, для определения сукцессии короткоциклических видов — одна серия в 2—3 суток. Для оценки сезонной динамики зоопланктона в целом, видимо, достаточен интервал — одна серия в месяц.

Для некоторых элементов зоопланктона характерно статистически значимое увеличение амплитуд изменений гармоник с периодами более года. Это периоды в 16 месяцев у акартии (*Acartia bifilosa*), подотряд Cyclopoida, *Notholca acuminata*, науплиусов; 24 месяца — у эвадны (*Evadne nordmanni*) дафнии (род *Daphnia* (2 вида), лимнокалянуса (*Limnocalanus grimaldii*), копеподитов; 48 месяцев — *Notholca acuminata*, *Keratella quadrata*, *Keratella cochlearis*, лимнокалянуса, науплиусов и копеподитов. Наличие таких периодов свидетельствует о существовании межгодовой изменчивости в динамике перечисленных элементов, особенно у дафнии, лимнокалянуса, науплиусов и копеподитов. Для выяснения природы этой изменчивости необходимы более длительные ряды наблюдений. Следует вместе с тем отметить, что для большинства видов вклад межгодовых изменений в дисперсию не превышает 2%. Отсюда можно сделать вывод о стабильности процессов сезонной динамики у массовых видов зоопланктона.

Анализ Фурье позволяет не только выявить скрытые периодичности в динамике временного ряда, но и оценить время наступления максимальных значений параметров, исходя из анализа фазовых соотношений. Особенно просто это удается сделать для параметров с одним периодом колебаний или тогда, когда амплитуда колебания явно превосходит амплитуды других гармоник. В этом случае динамика ряда может быть приближенно описана соотношением:

$$x(t) = \bar{x} + R \cos 2\pi(t - \varphi)/T$$

При  $t = \varphi$  величина параметра  $x(t)$  максимальна. Как видно из таблицы 1, для многих параметров (например, таких как босмина) доминируют колебания с периодом в один год, поэтому для них легко определяются времена наступления максимальных значений. Сложнее обстоит дело, когда доминируют несколько колебательных процессов. В этом случае найти простое выражение для времени

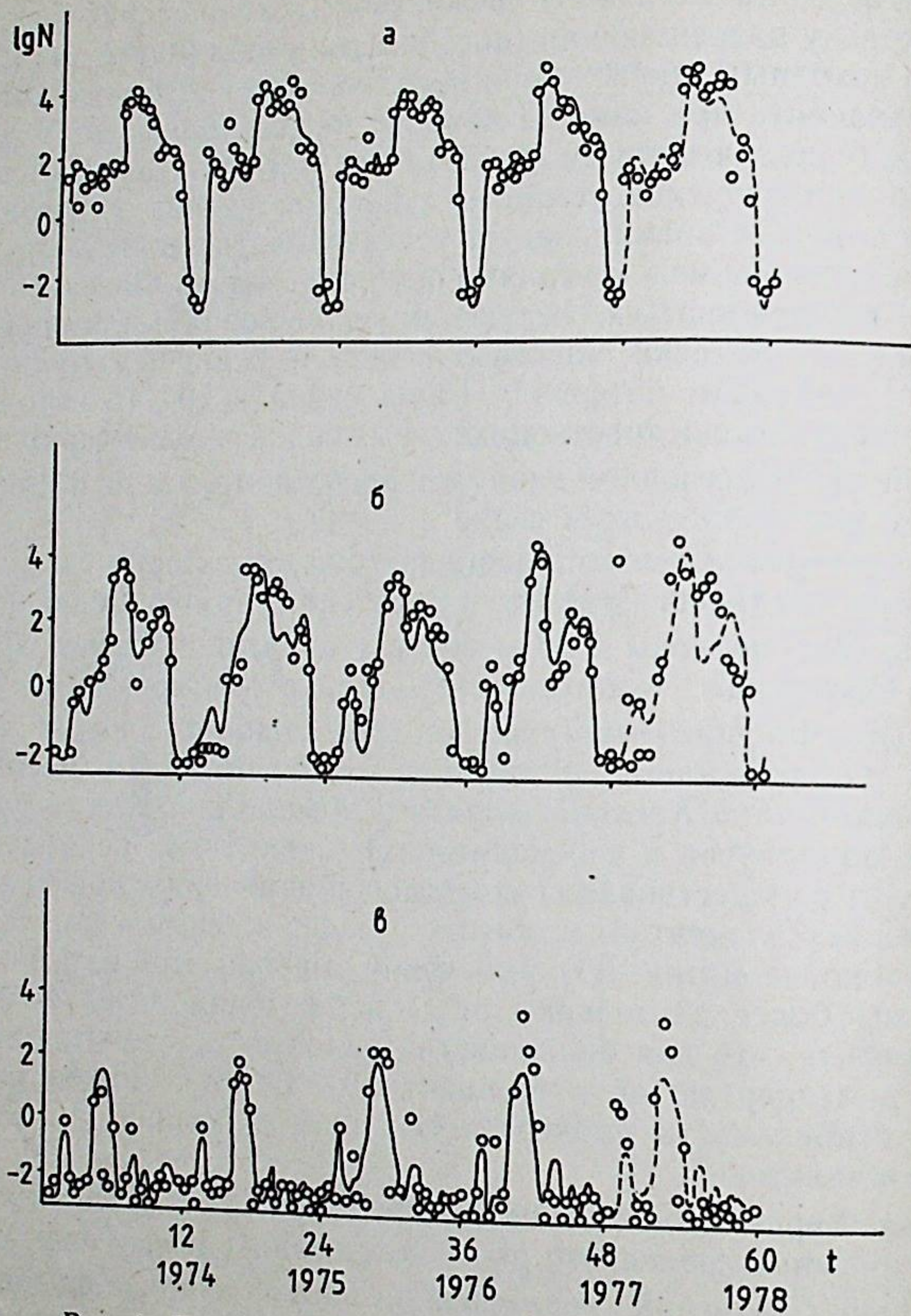


Рис. 1. Динамика численности массовых видов коловраток. Здесь и на рис. 1—6 по оси ординат указаны значения логарифмов численности видов (экз/м<sup>3</sup>), по оси абсцисс — время (месяцы), кружочками отмечены данные наблюдений, сплошная и пунктирная кривая — расчеты по модели Фурье. а — суммарная численность коловраток, б — *Asplanchna* (2 вида), в — *Notholca acuminata*.

наступления пиков численности, как правило, не удается, и приходится производить расчеты по формуле

$$x(t) = \bar{x} + \sum_{k=1}^m R_k \cos 2\pi(t - \varphi_k) / T_k,$$

где  $m$  — число статистически значимых гармоник.

На рис. 1—6 приведены многолетние изменения логарифмов численности видов зоопланктона, рассчитанные по вышеприведен-

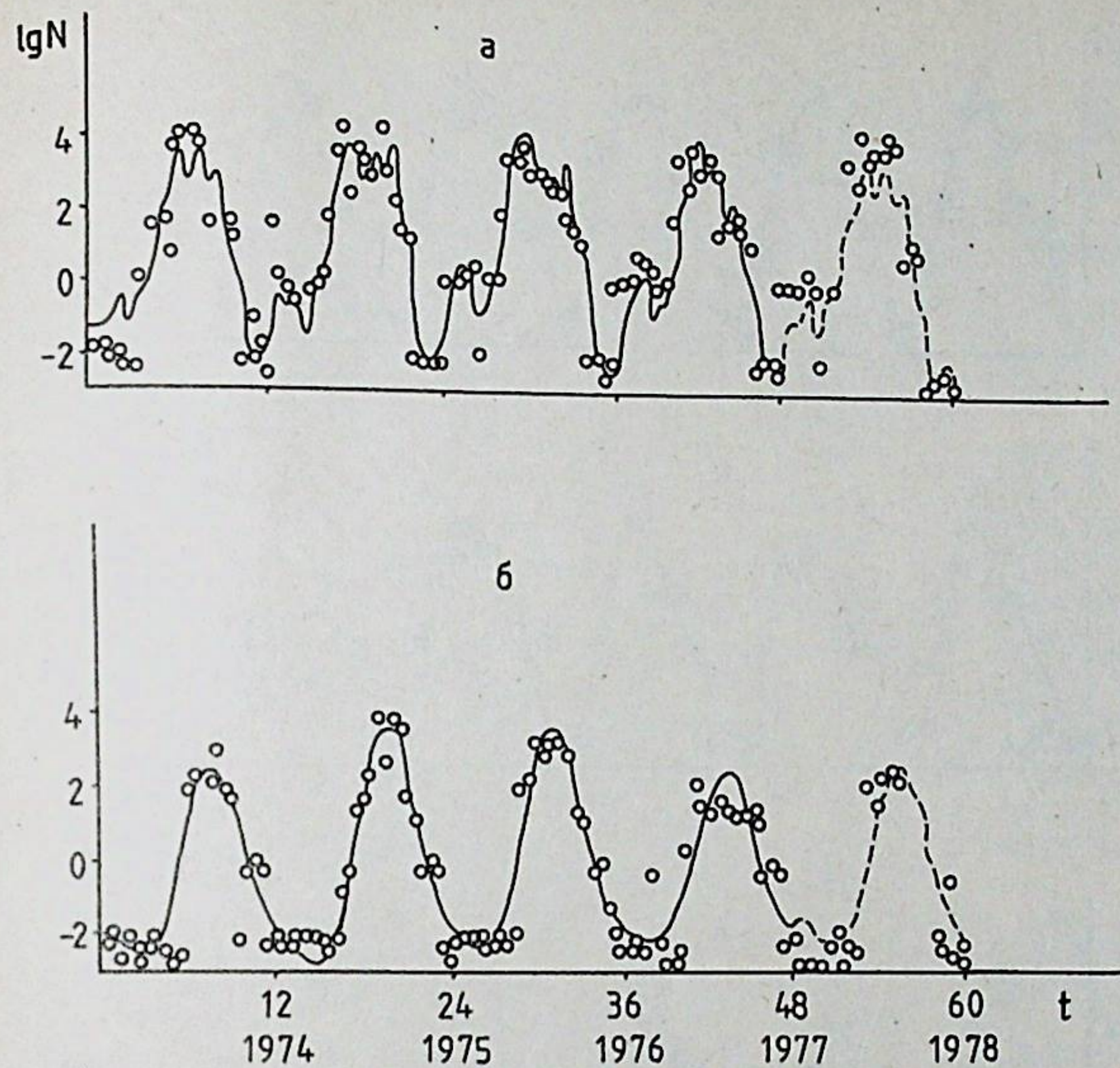


Рис. 2. Динамика численности коловраток: а — *Keratella quadrata*, б — *Keratella cochlearis*

ной формуле на ЭВМ по данным табл. 1. Сравнение с данными наблюдений показывает, что расчетные кривые достаточно хорошо аппроксимируют динамику практически всех массовых видов. Кроме того, исходя из результатов анализа Фурье по данным наблюдений 1974—1977 гг., нами были выполнены прогностические оценки изменений численности в 1978 г., которые также с приемлемой точностью совпали с натурными данными, т. е. модели были проверены на данных, которые не использовались при определении их коэффициентов. Таким образом, модели, рассчитанные по методу Фурье, могут использоваться для описания динамики численности массовых видов зоопланктона восточной части Финского залива. Например, для логарифмов численности босмины имеем

$$x(t) = 0,54 + 2,73 \cos 2\pi(t - 6,9) / 12 + 0,63 \cos 2\pi(t - 2,6) / 6.$$

Аналогично по данным табл. 1 могут быть составлены выражения для изменений логарифмов численности других видов.

Рассмотрим более подробно вопрос о закономерностях сезонной сукцессии зоопланктона, заключающейся в последовательном доминировании видов при чередовании максимумов с периодами падения (депрессий) численности, во время которых происходит смена

Сезонная сукцессия в сообществе зоопланктона  
восточной части Финского залива (по многолетним данным)

Параметр системы	Период сукцессии			
	I	II	III	IV
1. Класс Rotatoria	400/2,5	25000/5,5	12000/8	
2. Род <i>Asplanchna</i> (2 вида)		21000/5,5	1000/7,5	
3. <i>Notholca acuminata</i>		1500/5		
4. <i>Keratella quadrata</i>		7000/6	6000/8	
5. <i>Keratella cochlearis</i>			3000/8	
6. о. Cladocera			40000/7	
7. <i>Bosmina coregoni maritima</i>			30000/7	
8. <i>Evadne nordmanni</i>			800/6,5	
9. <i>Podon polyphemoides</i>			1000/6,5	
10. <i>Podon intermedius</i>			400/7,5	
11. Род <i>Daphnia</i> (2 вида)			5000/7,5	
12. Род <i>Ceriodaphnia</i> (2 вида)			100/8	
13. о. Copepoda			3000/7,5	
14. <i>Eurytemora affinis</i> (самцы)			1500/7	
15. <i>Eurytemora affinis</i> (самки)			1200/7	
16. <i>Acartia bifilosa</i>		200/6		200/9
17. <i>Limnocalanus grimaldii</i>		20/5,5	30/8	
18. Подотряд Cyclopoida			500/8,5	
19. Nauplii (varia)	1500/2		5000/6,5	
20. Nauplii ( <i>L. grimaldii</i> )	100/1,5			10/10
21. Nauplii (о. Cirripedia)			500/7	
22. Copepodit I—II			3000/7	
23. Copepodit III—V			10000/7	

Примечание. В таблице характеристики максимальных величин параметров даны в виде дроби. Слева от черты (в числителе) приведены максимальные значения численностей (в экз/м<sup>3</sup>), справа от черты (в знаменателе) указаны времена наступления максимумов (в месяцах).

Зимой зоопланктон наименее обилен и однороден по составу. В основном он представлен личинками ракообразных, при этом число науплиусов достигает в конце февраля тысяч экземпляров в 1 м<sup>3</sup>.

Весной, в конце мая, происходит массовое размножение коловраток. Внутри группы коловраток обычно наблюдаются следующие процессы (рис. 7а): в начале июня пик численности у *Notholca acuminata*, с середины июня — *Asplanchna* (2 вида), в конце июня — *Keratella quadrata*. Первый летний (июньский) максимум численности коловраток в основном обусловлен двумя, иногда тремя видами. Второй летний пик численности, несколько меньший по величине, наступает в конце августа—начале сентября. При этом сначала происходит вспышка в развитии *Asplanchna* (2 вида) (середина августа), а затем *Keratella quadrata*, *Keratella cochlearis*. Последующее снижение численности происходит очень резко от тысяч экземпляров на 1 м<sup>3</sup> до единичных экземпляров на 1 м<sup>3</sup> в течение 15—20 суток. Отметим наличие слабого тренда в динамике *Notholca acuminata*, связанного с практически монотонным возрастанием

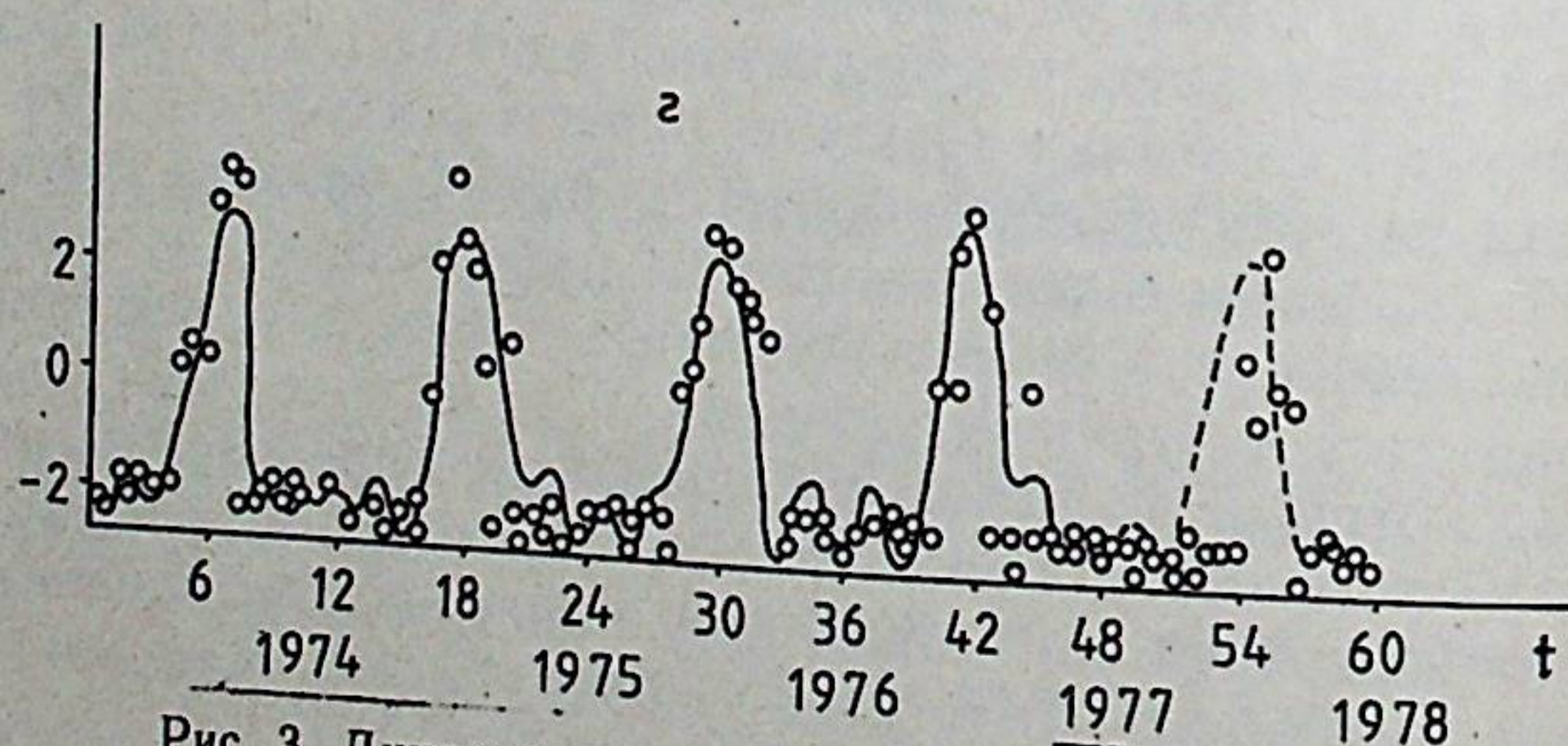
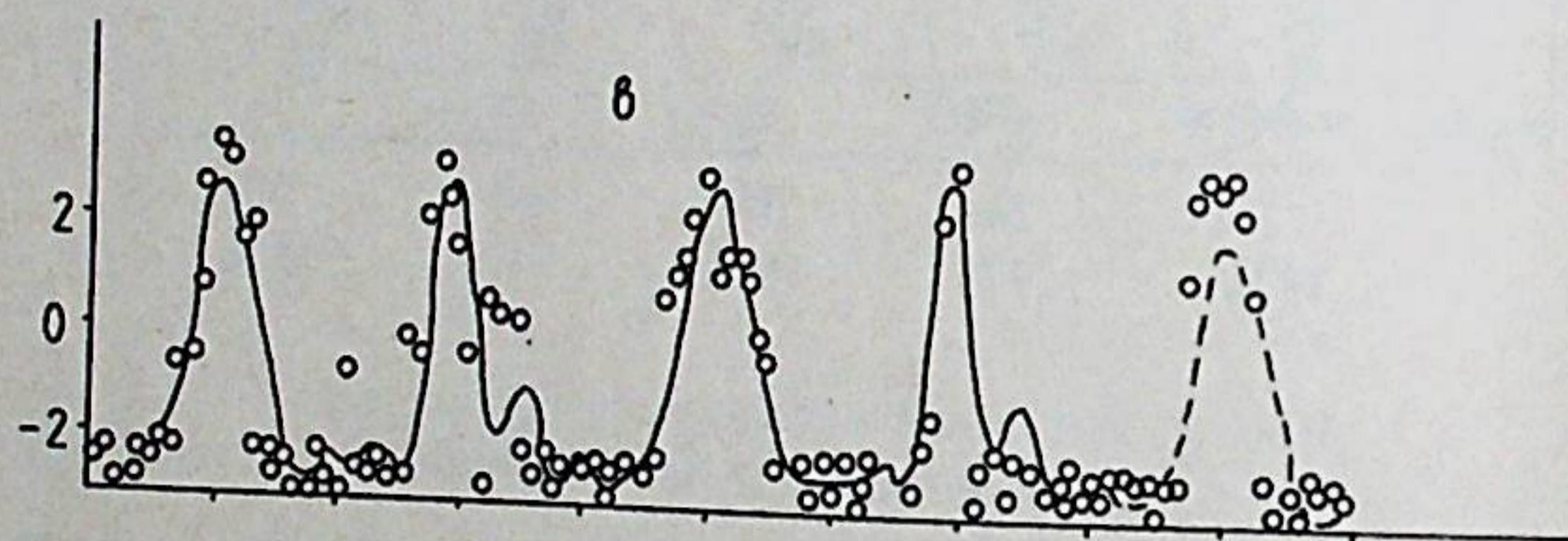
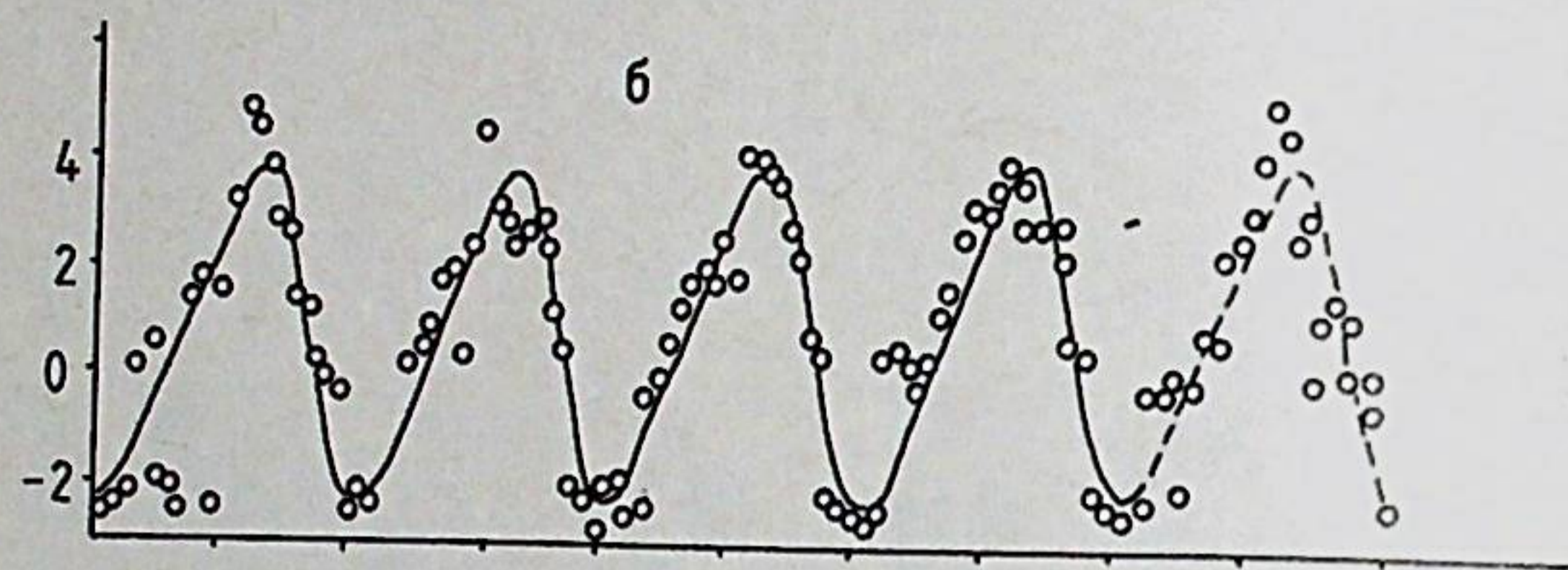
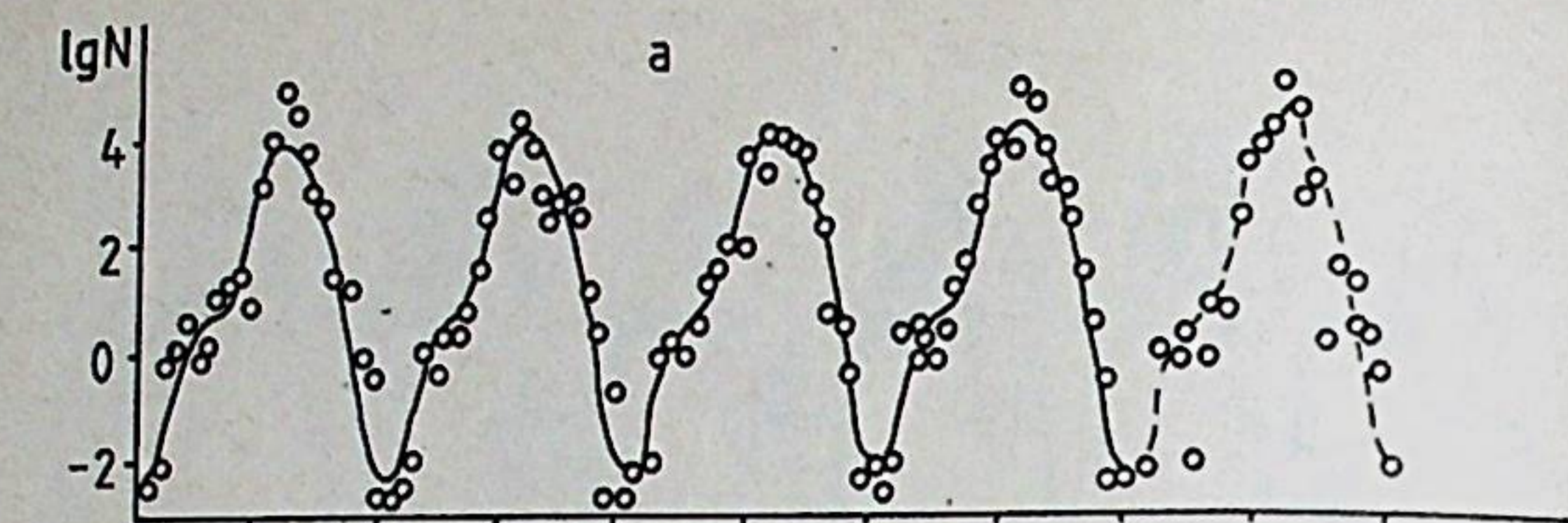


Рис. 3. Динамика численности ветвистоусых раков:  
а — Cladocera, б — *Bosmina coregoni maritima*, в — *Evadne nordmanni*, г — *Podon polyphemoides*.

видового состава. В табл. 2, построенной на основе анализа Фурье, приведены времена наступления максимальных значений параметров в годовой сукцессии сообщества по данным, усредненным за ряд лет наблюдений (1974—1978 гг.). Стабильность циклических изменений численности позволяет (исходя из представлений о некоей усредненной картине — «среднем годе») выделить несколько периодов сукцессии в динамике зоопланктона.

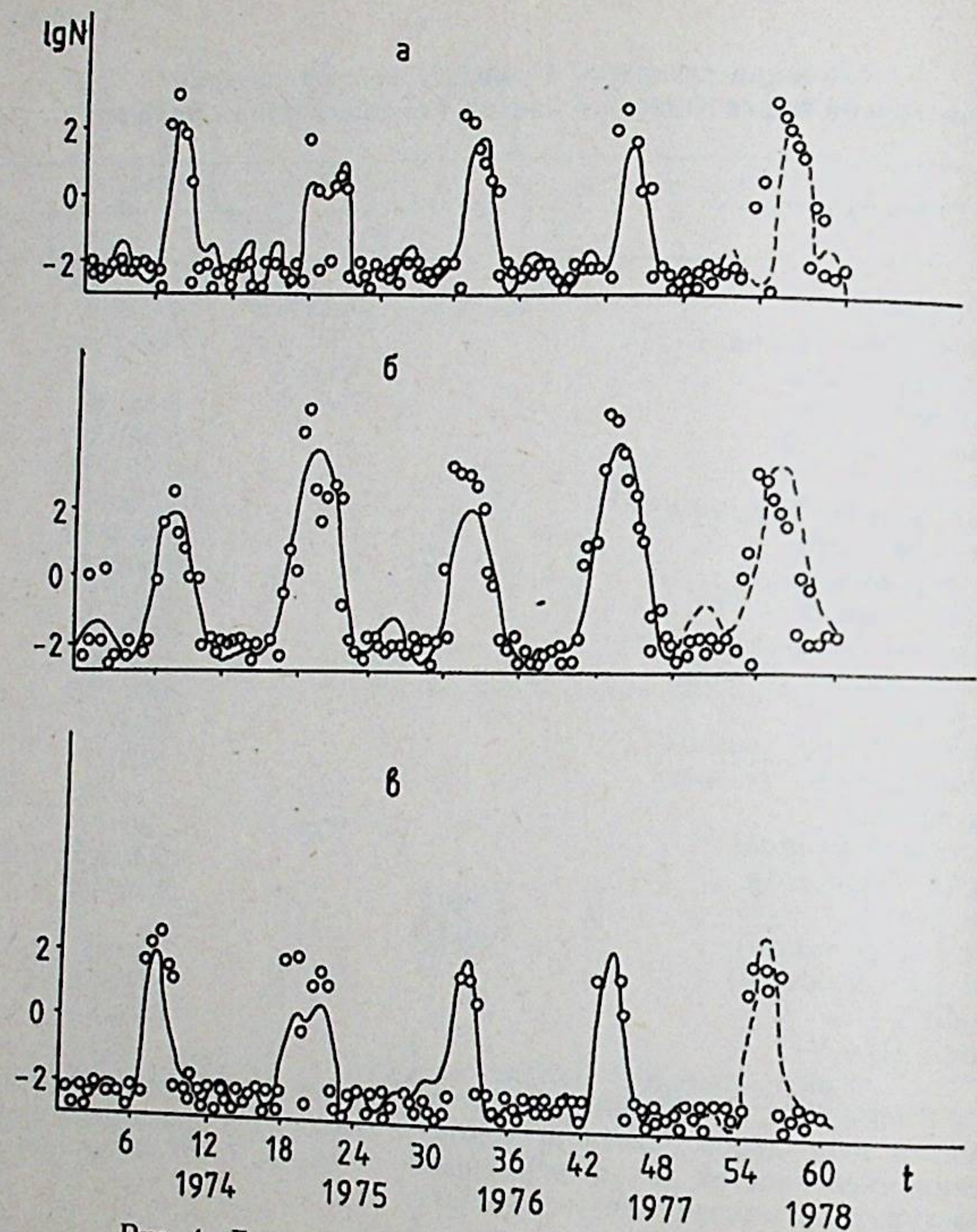


Рис. 4. Динамика численности ветвистоусых раков:  
 а — *Podon intermedius*, б — р. *Daphnia* (2 вида), в — р. *Ceriodaphnia* (2 вида).

величин весенних пиков численности вида в 1974—1978 гг. (рис. 1). Многолетняя изменчивость проявляется также у *Keratella quadrata*, *Keratella cochlearis*, имеющих в 1975 г. максимальные значения численностей по сравнению с другими годами наблюдений.

В конце июня планктонное сообщество вступает в летнюю фазу своего существования, в которой ведущую роль начинают играть ветвистоусые раки. Для них характерна последовательная смена доминант, порядок которой сохраняется в течение многих лет:

- Evadne nordmanni* — середина июля,
- Podon polyphemoides* — середина июля,
- Bosmina coregoni maritima* — конец июля,
- Podon intermedius* — август,
- род *Daphnia* — август,
- род *Ceriodaphnia* — август.

Наибольшее видовое разнообразие группы наблюдается в июле—августе, после чего (в конце сентября—октябре) наступает резкий

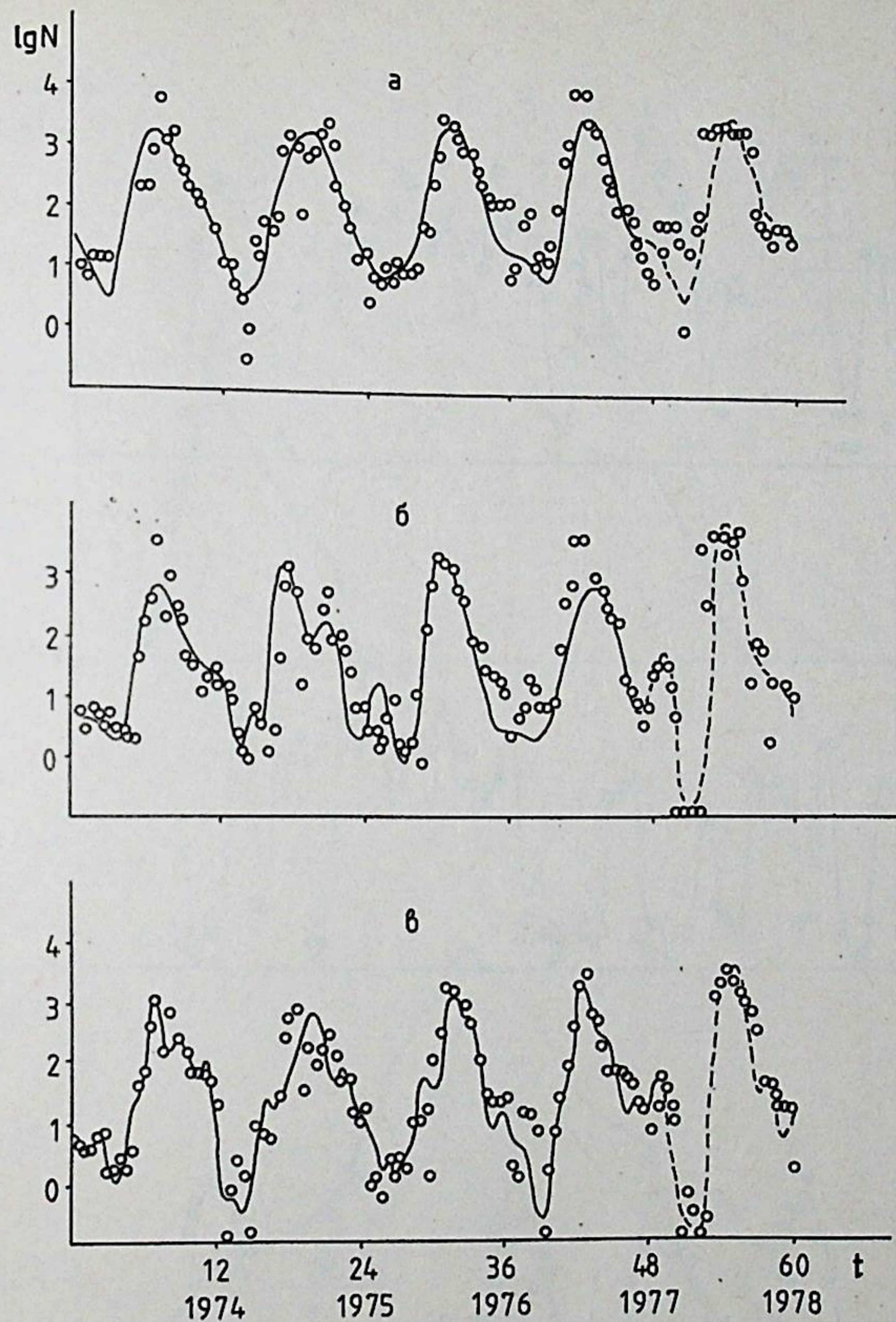


Рис. 5. Динамика численности веслоногих раков:  
 а — Copepoda, б — *Eurytemora affinis* (самцы), в — *Eurytemora affinis* (самки)

спад численности ветвистоусых раков (рис. 7б). В данной группе зимняя диапауза продолжается с ноября по март, но единичные особи босмины присутствуют и в зимних пробах. Межгодовая изменчивость наиболее выражена у рода *Daphnia*, для которых характерны колебания с периодом в 2 года, при этом максимальные величины численности дафний отмечались в 1975 и 1977 гг. (рис. 4).

Максимальные значения численности веслоногих раков наблюдаются в июле—середине августа (рис. 8). Доминирует эвритемора, встречающаяся круглогодично, зимой преимущественно в форме личиночных стадий.

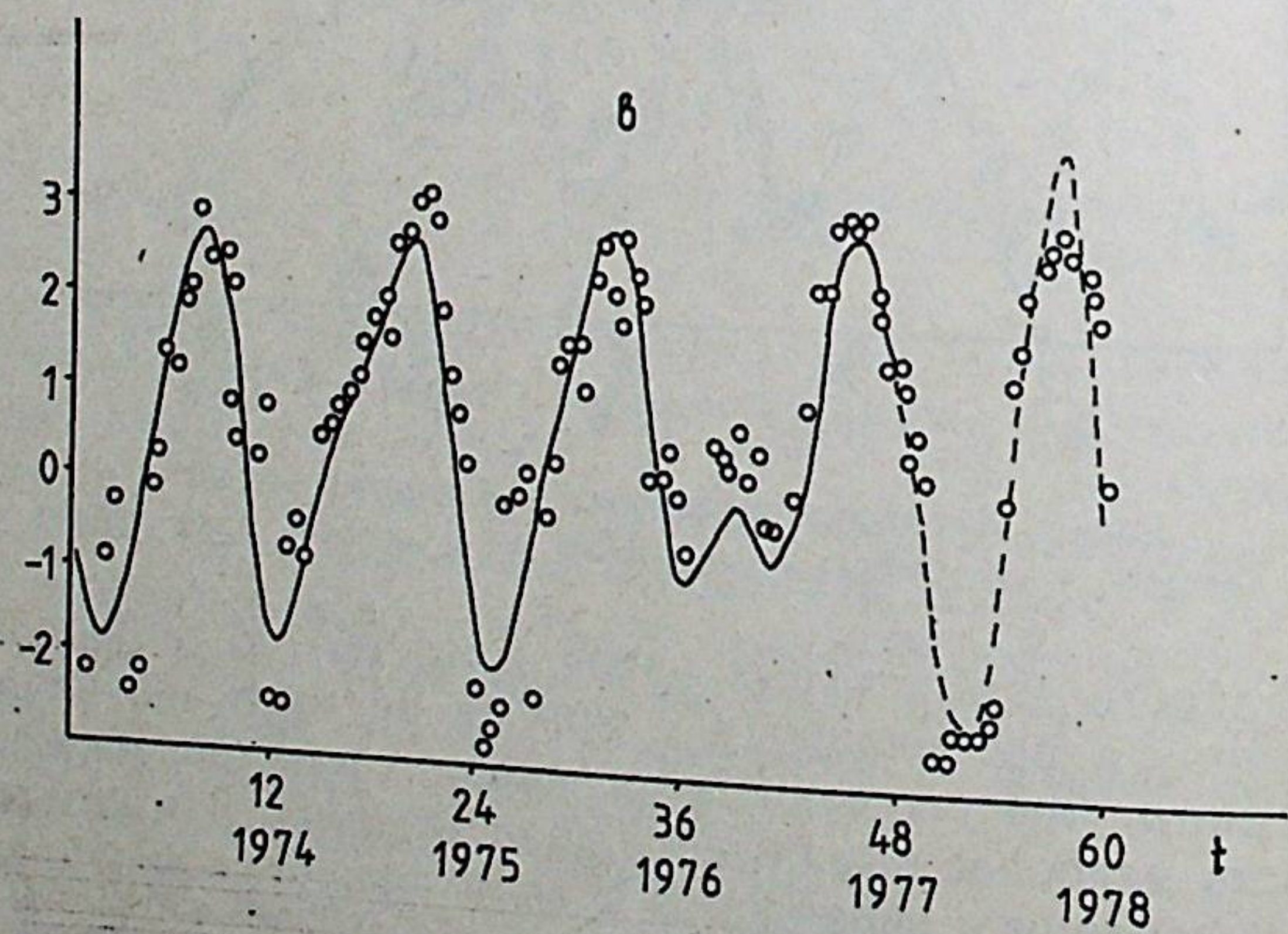
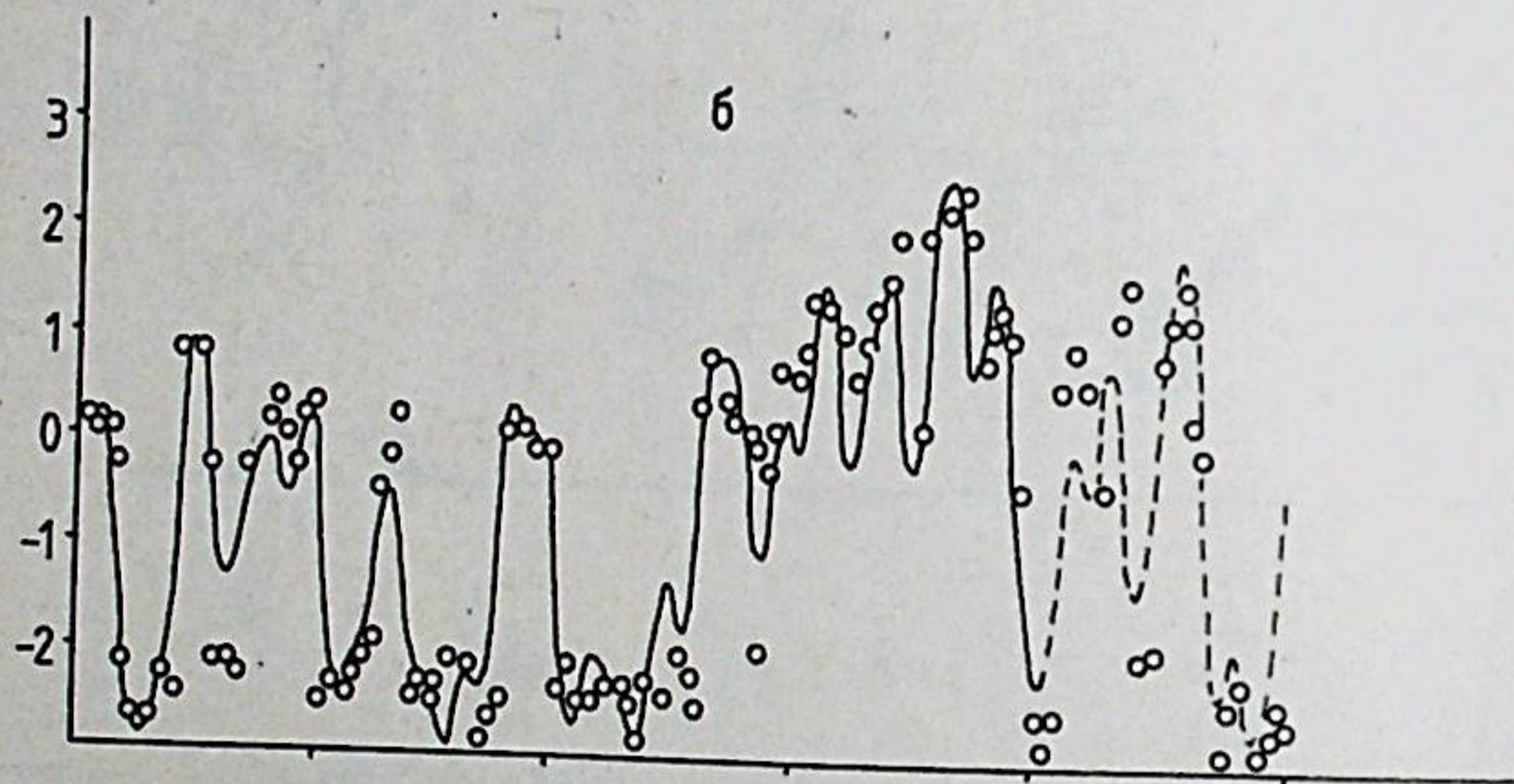
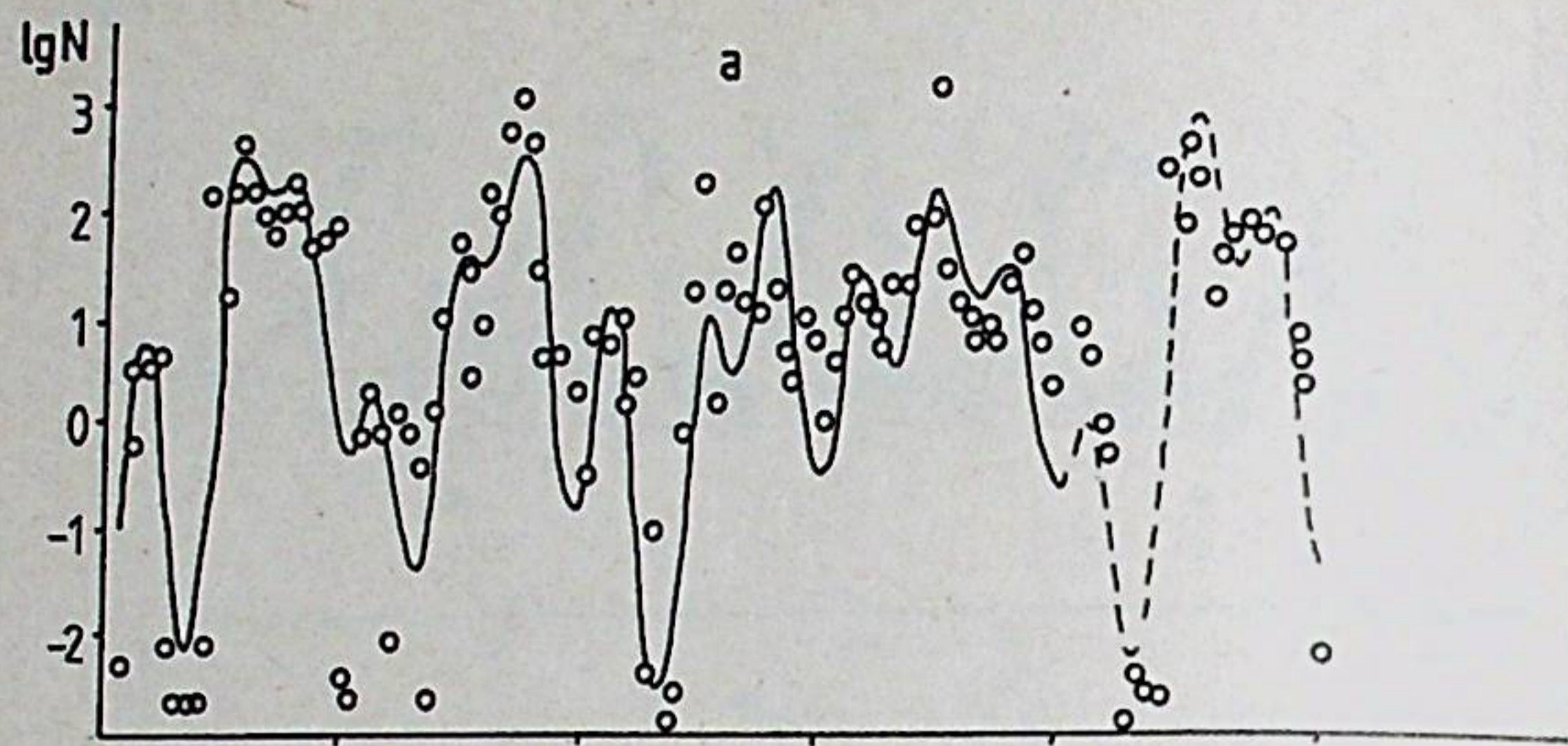


Рис. 6. Динамика численности веслоногих раков:  
 а — *Acartia bifilosa*, б — *Limnocalanus grimaldii*, в — п/о Cyclopoidae

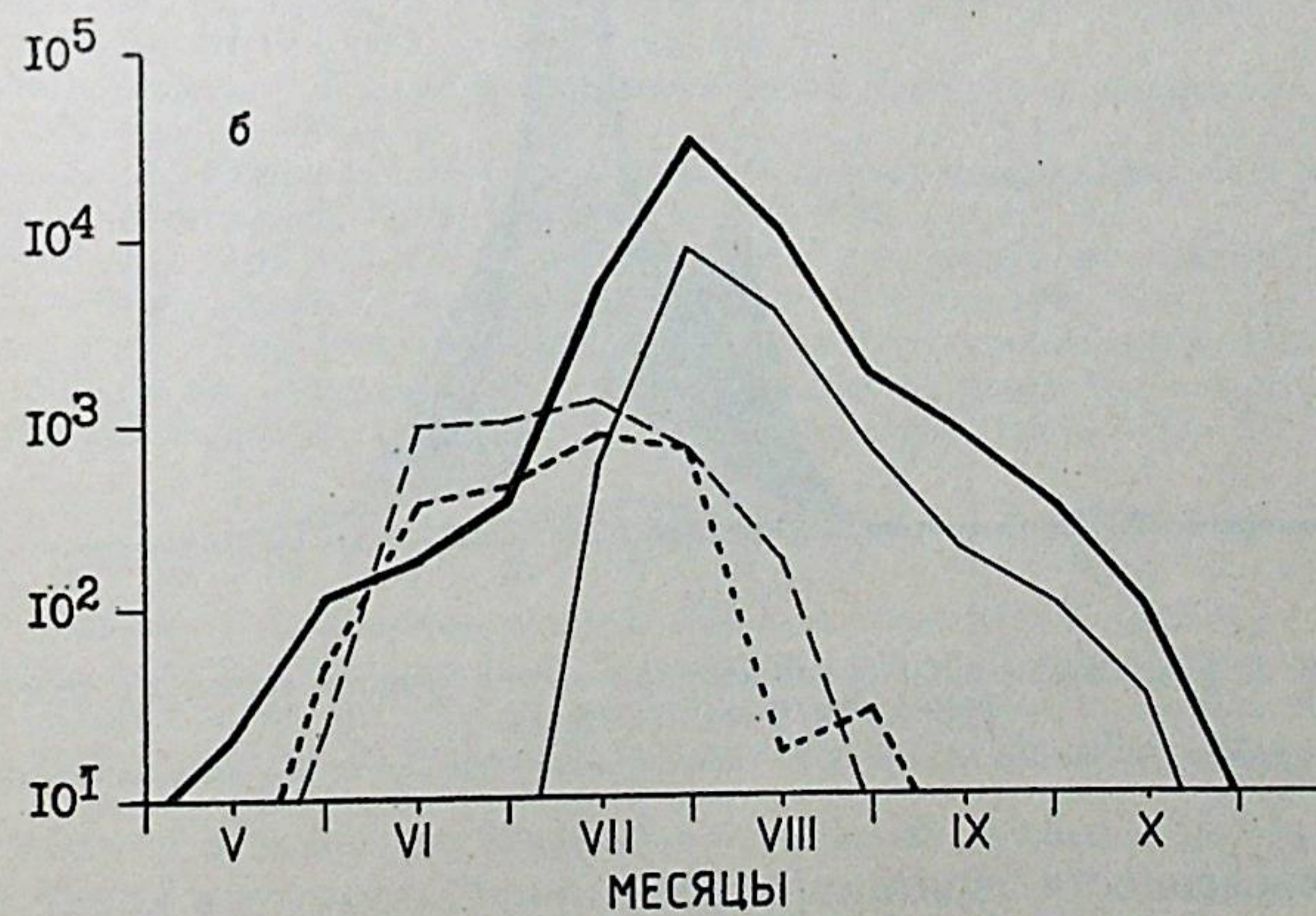
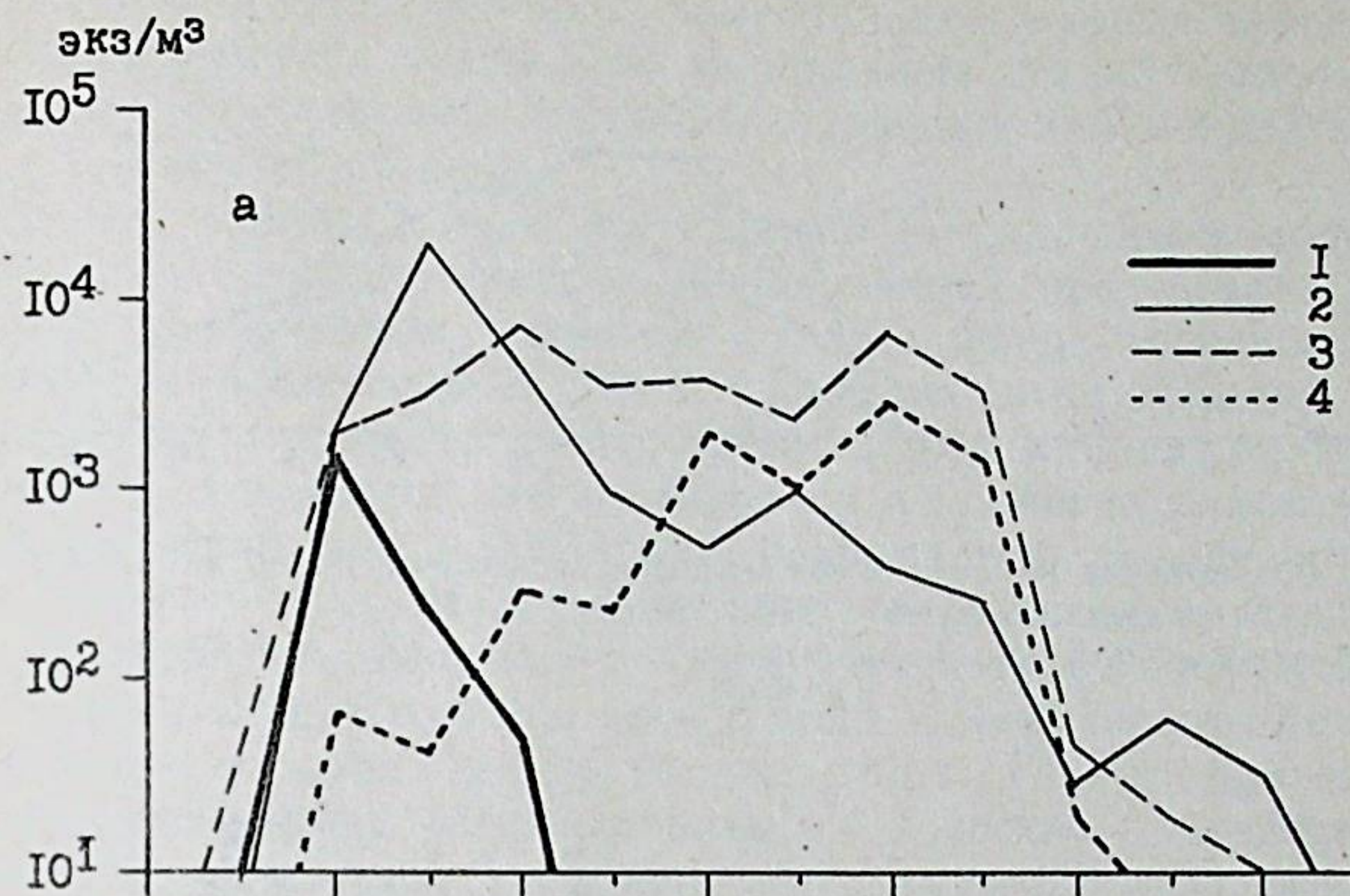


Рис. 7. Сезонные изменения численности коловраток (а) и ветвистоусых раков (б) в течение «среднего года» (1974—1978 гг., 0—15 м):

а: 1 — *Notholca acuminata*, 2 — *Asplanchna* (2 вида), 3 — *Keratella quadrata*, 4 — *Keratella cochlearis*, б: 1 — *Bosmina coregoni maritima*, 2 — сем. Daphniidae, 3 — *Podon polyphemoides*, 4 — *Evadne nordmanni*.

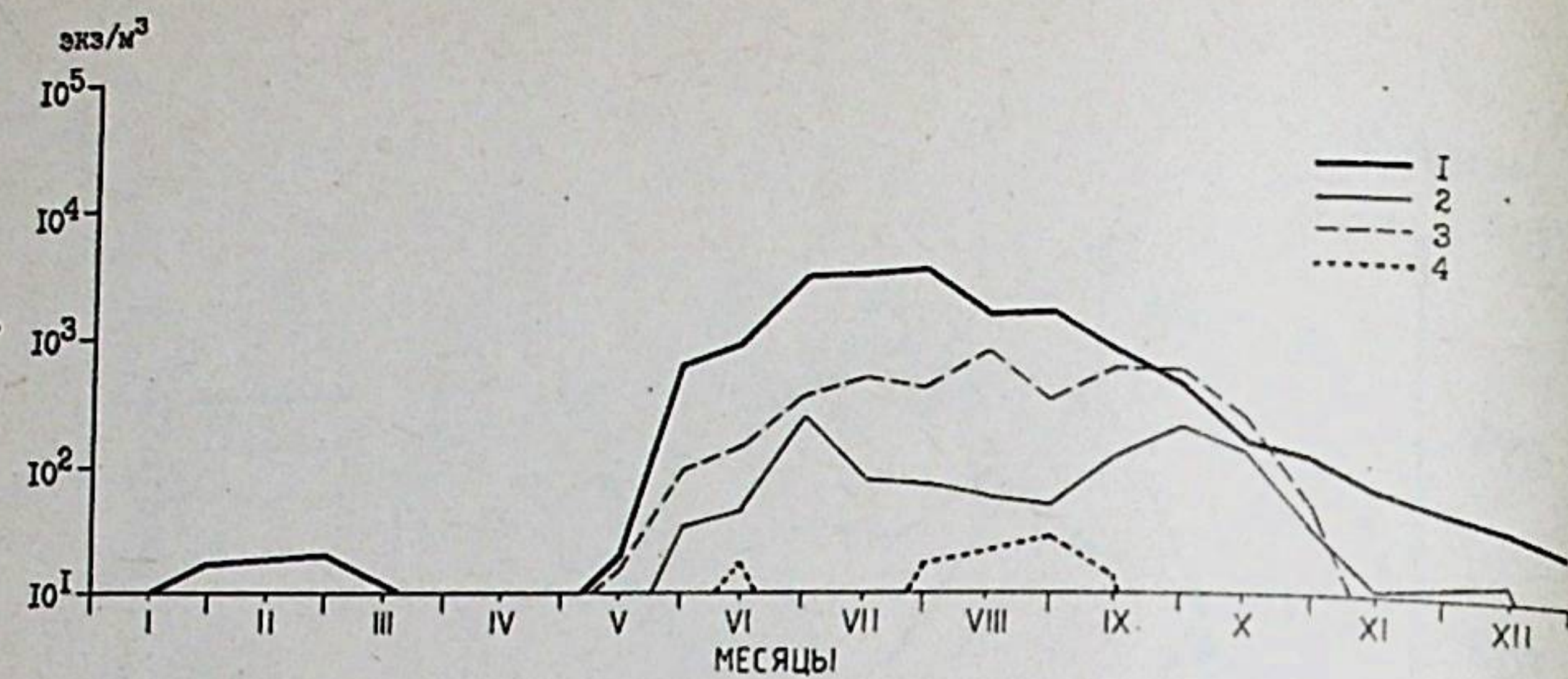


Рис. 8. Сезонные изменения численности веслоногих раков в течение «среднего года» (1974—1978 гг., 0—15 м)  
1 — *Eurytemora affinis*, 2 — *Acartia bifilosa*, 3 — п/о Cyclopoidae, 4 — *Limnocalanus grimaldii*.

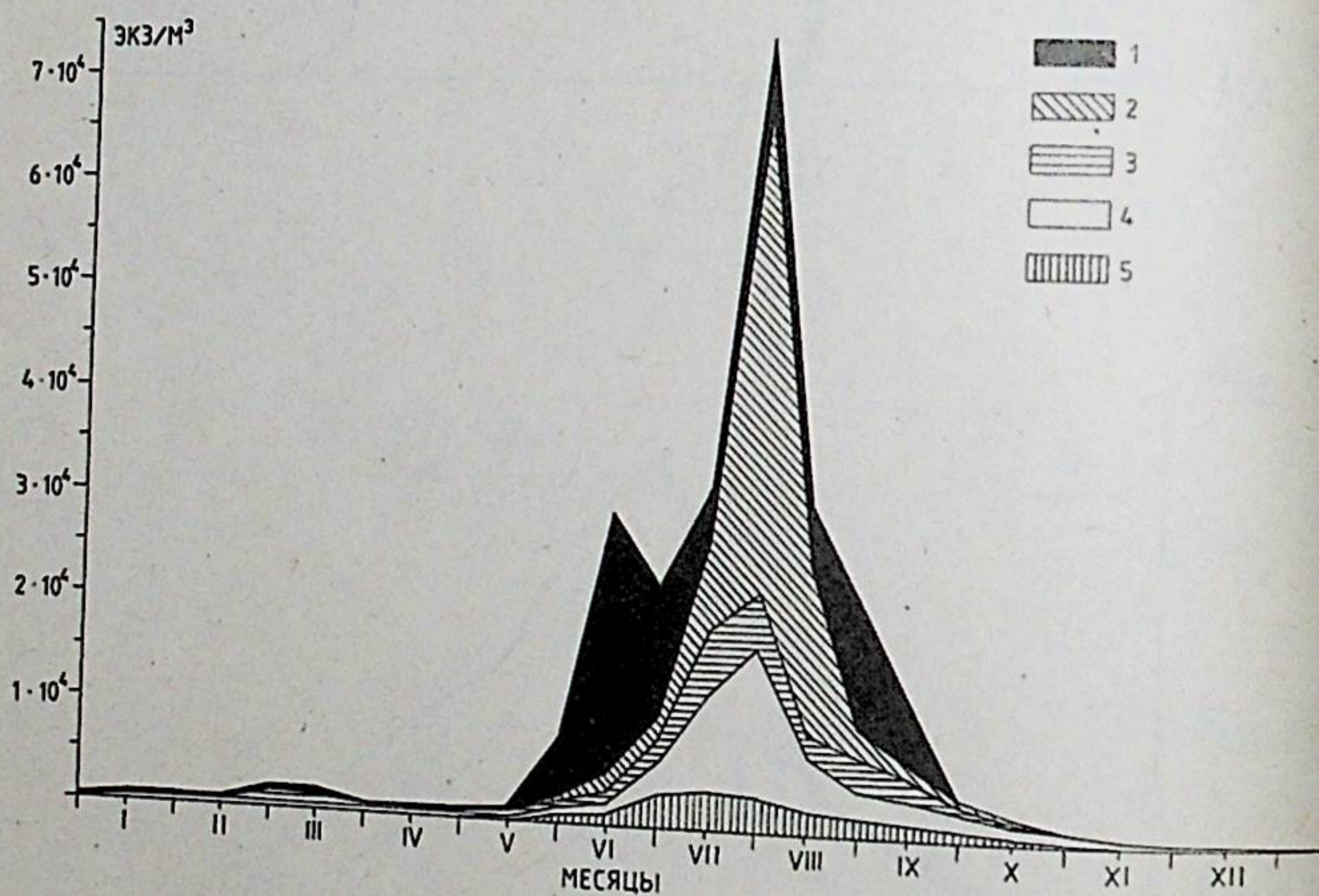


Рис. 9. Динамика основных групп зоопланктона в течении «среднего года» (1974—1978 гг., 0—15 м):  
1 — коловратки, 2 — ветвистоусые раки, 3 — науплиусы, 4 — копеподиты, 5 — веслоногие раки.

Пик численности эвритеморы обычно наблюдается в конце июля. Постоянными компонентами данной группы являются также подотряд Cyclopoida (с пиком численности в середине августа — середине сентября) и акартия (с пиками численности в июне и сентябре). Еще один вид в данной группе — лимнокалянус (*Limnocalanus grimaldii*) — не обладает четко выраженным годовым ходом. Максимальные значения численности по усредненным многолетним данным наблюдаются в середине июня и конце августа, однако эти сроки могут сильно варьировать. В динамике лимнокалянуса

доминируют гармоники, свидетельствующие о сильной межгодовой изменчивости в его поведении. Заметная межгодовая изменчивость характерна также для младших личиночных стадий веслоногих раков. Для более старших стадий межгодовая изменчивость проявляется в меньшей степени.

В целом анализ данных наблюдений за динамикой численности массовых видов зоопланктона, выполненный при помощи метода конечных рядов Фурье, позволяет сделать вывод об относительной стабильности процессов сезонной сукцессии, заключающейся в последовательном доминировании одной из трех главных систематических групп: коловраток, ветвистоусых и веслоногих раков (рис. 9). В течение ряда лет наблюдений сохраняется также устойчивый характер внутрigrupповых сукцессий — смены доминирующих видов в пределах систематической группы. Перечисленные факты свидетельствуют о существовании своего рода динамического равновесия в поведении массовых видов зоопланктона. Таким образом, полученные данные могут рассматриваться в качестве «фоновых показателей» при исследовании влияния антропогенных факторов на экосистемы прибрежной зоны восточной части Финского залива.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Битюков Э. П., Грезе В. Н., Петровская М. В. Зоопланктон Финского залива. — Изв. ГосНИОРХ, 1971, т. 76, с. 46—64.  
Бокс Дж., Дженкинс Г. Анализ временных рядов. Прогноз и управление. М., Мир, 1974, вып. 1, 406 с.  
Горбенко Ю. А., Крышев И. И. Статистический анализ динамики морской экосистемы микроорганизмов. Киев, Наукова думка, 1985, 144 с.  
Крышев И. И., Горбенко Ю. А. Периодические процессы в многолетней динамике элементов морской биосистемы. — Экология моря, 1982, вып. 10, с. 19—26.  
Николаев И. И. Определение качества вод озер по гидробиологическим показателям. — В кн.: Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л., Гидрометеиздат, 1981, с. 43—58.

#### SUMMARY

An analysis of zooplankton seasonal succession has been carried out by terminal Fourier rows method on long term observations material. Approximate correlations for the description of quantity of zooplankton mass species in littoral zone of the eastern part of the Gulf of Finland have been obtained which agree with experimental data.

Stability of seasonal succession of species inside taxonomic groups has been ascertained.

## ФАУНА ПЛАНКТОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ВОДОЕМОВ СЕВЕРНОГО ПРИКАСПИЯ И КАСПИЯ

Ю. С. Чуйков

Астраханский государственный биосферный заповедник

*Yu. S. Chuikov. Invertebrate planktonic fauna of the northern Caspian Sea and the water bodies of the adjacent region*

Северный Прикаспий — одна из наиболее обширных низменностей Евразии, расположенных ниже уровня Мирового океана. Бессточные реки и слепые дельты, многочисленные временные и постоянные водоемы разной степени солености являются характерной чертой данного региона. Здесь же расположены и две реки с постоянным стоком — Урал и Волга, последняя имеет обширную дельту и Волго-Ахтубинскую пойму. Геоморфологические особенности северного Прикаспия и его водоемов подробно описаны А. Г. Доскач (1979). По районированию М. Л. Пидгайко (1984) эта низменность отнесена к Прикаспийскому лимнофаунистическому региону.

Население планктона водоемов северного Прикаспия изучается уже длительное время. Первые гидробиологические работы в дельте Волги относятся к началу нашего века (Zykov, 1905; Скориков 1914; Чугуйнов, 1918 и др.). За ними последовали работы других авторов (Зиновьев, 1947; Косова, 1965 и др.). Имеется ряд работ по бассейну реки Урала (Садуакасова, 1970 и др.), притоку Волги — Еруслану (Бенинг, 1921), водоемам Сарпинской низменности и Камыш-Самарских озер (Вавилов, 1928; Шивицкас, 1961). Количество публикаций по этому региону очень велико, вместе с тем нет сводок, фиксирующих современное состояние изученности фауны планктонных беспозвоночных этого региона. Сводка М. Л. Пидгайко (1984) по зоопланктону Европейской части СССР не отражает современного уровня знаний гидробиологии этого региона, в ней не учтен целый ряд работ первой половины века, так и не использованы многие современные работы.

«Фауна планктона водоемов Прикаспийского региона, — считает М. Л. Пидгайко, — по количеству видов несколько ниже уровня фауны других регионов и количества видов зоопланктона в низовьях других равнинных рек». Этот автор приводит для данного региона 151 вид коловраток, 68 видов кладоцер и 45 видов копепод. В монографии «Кладоцера Казахстана» (Ибрашева, Смирнова, 1983) для Волго-Уральской провинции, включающей значительную часть северного Прикаспия, приводится лишь 55 видов кладоцер.

Анализ значительного количества публикаций и собственные исследования, выполненные в 1972—1984 г., позволяют считать установленным обитание в Прикаспийском лимнофаунистическом регионе 451 вида планктонных беспозвоночных, из которых 266 — коловраток, 110 — кладоцер, 75 — копепод. Несмотря на значительное количество работ, выполненных здесь, данный регион в фаунистическом отношении нельзя считать изученным полностью. Выводы же, сделанные М. Л. Пидгайко о меньшем количестве видов в Прикаспийском регионе, чем в других районах, следует считать неверным. Если данные по числу видов, приведенные этим автором для других регионов, соответствуют действительности, то фауна Прикаспийского региона значительно богаче любого другого региона Европейской части СССР. В данной работе предпринята попытка охарактеризовать фауну планктонных беспозвоночных водоемов северного Прикаспия в целом и наиболее изученных типов водоемов, в особенности.

Общеизвестно, что фауна Прикаспийского региона складывается из зональной фауны собственно северного Прикаспия (бессточные водоемы, как пресные, так и солоноватые и соленые), интразональной фауны Волги и Урала, и фауны Каспийского моря.

Фауна беспозвоночных Волги состоит из трех зоогеографических групп — пресноводной, каспийской и арктической. До 30-х годов нашего века распределение представителей этих групп определялось в основном естественными факторами, роль антропогенных факторов была сравнительно невелика. Со строительством Беломоро-Балтийского и Волго-Донского судоходных каналов и первых волжских водохранилищ значение антропогенных изменений фауны беспозвоночных бассейна Волги значительно возросло. Сооружение каскада волжских водохранилищ, завершившееся в основном в 60-х годах и сопровождавшееся значительным уменьшением скорости течения реки, заилением грунтов и установлением температурной стратификации, привело к значительным изменениям в фауне. Эти изменения сопровождались увеличением числа видов планктонных беспозвоночных за счет распространения лимнофильных видов, смещения на юг северных видов и на север некоторых представителей каспийской фауны (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976).

Изменения уровня Каспийского моря приводят к тому, что одни и те же площади Прикаспийской низменности в одно время представляют собой изолированные континентальные водоемы или входят в системы водоемов речных дельт, в другое — включаются в акваторию моря. В то же время речные воды оказывают значительное влияние на северный Каспий, делая возможным обитание в нем пресноводных видов. Это дает нам основание рассматривать фауну водоемов северного Прикаспия и северного Каспия во взаимосвязи и взаимовлиянии.

В настоящее время в планктоне Прикаспийского лимнофаунистического региона и северного Каспия найден 501 вид беспозвоночных. Из них 274 вида коловраток, 135 видов кладоцер и 92 вида

копепод. Лишь около 50 из обитающих в Каспии и определяющих специфичность его фауны видов не встречены пока в континентальных (пресных, солоноватых и соленых) водоемах.

### Фауна планктонных беспозвоночных северного Каспия

Зоопланктону северного Каспия посвящен ряд широко известных работ (Чугунов, 1921; Бенинг, 1937; Курашова, 1971 др.). В 1968 г. вышел «Атлас беспозвоночных Каспийского моря», в котором приводится 32 вида коловраток, немногим более 20 видов кладоцер, 18 видов копепод. Вместе с тем Л. А. Кутикова (1968) считает, что фауна коловраток Каспия слабо изучена и предположительно составляет 300 видов.

С учетом всех известных нам публикаций в планктоне северного Каспия (включая его опресненные участки, мелководья, водоемы на островах) установлено обитание 156 видов беспозвоночных. Здесь найдено 66 видов коловраток, из которых только в море встречены 8 видов: *Trichocerca caspia*, *T. heterodactyla*, *T. intermedia*, *Synchaeta cecilia*, *S. littoralis*, *S. vorax*, *Hexarthra oxyuris*, *Collotheca ornata*. Остальные виды встречены как в море, так и в водоемах Прикаспийской низменности. Наибольшим числом видов представлен в северном Каспии род *Brachionus* (11 видов), затем *Trichocerca* (7), *Lecane* (6), *Synchaeta* (6).

Кладоцеры представлены в северном Каспии 46 видами, из которых 24 встречены только в море. Это типичные морские формы из семейств Polyphemidae, Podonidae, Cercopagidae.

В северном Каспии и в соленых континентальных водоемах обитает *Moina mongolica* (syn.: *M. microphthalmia*). Из пресноводных видов в опресненных участках моря, прилегающих к дельтам рек Волги, Урала, Терека (см. Чугунов, 1921; Курашова 1967; Чуйков, Денискин, 1985 и др.) встречаются *Diaphanosoma brachyurum*, *Sida crystallina*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Daphnia longispina*, *D. longiremis*, *D. lumholtzi*, *Bosmina coregoni*, *B. longirostris*, *B. longispina* и другие виды.

Копеподы представлены в северном Каспии 44 видами. Из них 17 встречены только в море. Среди последних *Limnocalanus grimaldii* — представитель арктической фауны — распространен по всему морю (Чугунов, 1921; Кун, 1968). Из представителей рода *Eurytemora* по всему Каспию распространен эндемик этого водоема — *E. minor*. В континентальных водоемах северного Прикаспия этот вид не встречен. Второй представитель каспийской фауны из этого рода — *E. grimmi* — также распространен по всему морю. В первой половине нашего века он был найден только в солоноватых водах, а за пределами Каспийского бассейна — в лимане Южного Буга. В последние десятилетия отмечены встречи этого вида и в Нижней Волге (Курашова, 1967), и в ее дельте (Алексеев, 1981). Широко распространены в бассейне Волги *E. velox* и *E. affinis*. Эти виды встречаются в опрес-

ненной части Северного Каспия и на морских островах (о. Жемчужный).

Представители рода *Halicyclops* приурочены в основном к солоноватым водам. Для Каспийского моря указаны *H. sarsi*, *H. robustus*, *H. oblongus*, *H. setifer*, *H. anguipes*, *H. neglectus neglectus*. Без указания вида (*Halicyclops* sp.) представители этого рода приводятся Е. К. Курашовой (1967) для Нижней Волги от Волгограда до дельты. Нами ни в дельте, ни в водоемах Волго-Ахтубинской поймы представители этого рода не найдены.

Отряд Naupacticoida — наименее изученная систематическая группа среди копепод Волго-Каспийского бассейна. Как правило, в поле зрения исследователей попадают лишь те беспозвоночные из этого отряда, которые встречаются в планктонных сборах. Специальные исследования сравнительно редки, однако и по имеющемуся материалу можно проследить ту же тенденцию, что наблюдается в распределении видов из других отрядов копепод: смещение видов северного происхождения к югу и, напротив, продвижение видов каспийского комплекса вверх по течению Волги. Так, эндемик Каспия *Ectinosoma concinnum* найден помимо моря в различных типах водоемов дельты и Волго-Ахтубинской поймы от Волгограда до Астрахани (Чуйков, 1981). Только в море встречены пока *Nitocra divaricata caspia*, *Limnocletodes knipovitschi*, *Schisopera neglecta*, *Sch. akatovae*. Еще один представитель этого рода — *Ech. paradoxa*, известный из соленых водоемов в районе Эльтона и Баскунчака (Бенинг, 1926), найден нами развившемся в массе в аквариуме с водой, привезенной из северного Каспия.

Изменения в фауне северного Каспия происходят и в настоящее время. Здесь в последние годы найдена *Acartia clausi* (Курашова, Абдулаева, 1984), а на мелководьях северо-восточного Каспия нами найден *Apocyclops dengisicus*.

Падение уровня Каспийского моря, начавшееся в 30-е годы, наложило определенный отпечаток на распределение планктонных беспозвоночных в море. Особенно резкие изменения происходили в его северо-восточной части.

В 1934 г. были обследованы заливы Мертвый Култук и Кайдак. Для планктона этих заливов приводятся 6 видов коловраток — *Synchaeta neapolitana*, *S. vorax*, *Brachionus plicatilis* (типичная форма и *B. p. rotundiformis*), *Anuraeopsis fissa*, *Hexarthra oxyuris*. Здесь встречены 4 вида кладоцер — *Diaphanosoma brachyurum*, *Moina micrura*, *Podonevadne camponyx*, *P. trigona* и 5 видов копепод — *Calanipeda aquae-dulcis*, *Eurytemora grimmi*, *Heteroscope caspia*, *Halicyclops neglectus*, *Mesocyclops leuckarti* (Бенинг, 1937). В результате снижения уровня Каспия эти заливы перестали существовать.

С 1978 г. уровень моря начал повышаться, в результате чего на северо-востоке образовались обширные мелководья. В июле 1983 г. нами были обследованы мелководья северного Каспия от Забурунья до устья р. Эмбы.



Мелководья между устьями рек Эмбы и Урала представляют собой обширные водные пространства с глубинами 10—15 см, перемежающиеся с невысокими, местами подтопленными плоскими островами. Растительность островов представлена исключительно солеросом европейским (*Salicornia europaea* L.). Ближе к устью Урала, в связи с некоторым распреснением вод, появляются разреженные заросли низкорослого тростника (*Phragmites australis* Trin. et Steud.). По мере приближения от устья Эмбы к устью Урала рН воды уменьшается от 7,8 до 7,2, жесткость — от 153 до 83 мг-экв/л, содержание анионов хлора — от 12,2 до 3 г/л, общая сумма катионов — от 9,5 до 3,8 г/л, анионов — от 18,6 до 7,8 г/л.

На этих мелководьях сложились специфические сообщества водных беспозвоночных, не имеющие, насколько известно, аналогов в этом регионе в период до последнего повышения уровня моря. Доминирующим видом здесь является новый для фауны Каспия вид — *Aprocyclops dengizicus*.

Этот циклоп был описан В. Д. Лепешкиным в 1900 г. из водоемов Казахстана. По В. М. Рылову (1948) он характерен для солоноватых водоемов зоны пустынь СССР. До настоящего времени в пределах СССР этот вид найден, кроме соленых озер Казахстана, лишь в водоемах низменностей Азербайджана (Ализаде, 1951) и в Крыму (Щеб 1947 — цит. по Монченко, 1974).

В районе устья Эмбы на открытых мелководьях общая численность взрослых особей этого вида (самцов и самок), достигает 143 тыс. экз/м<sup>3</sup>. В небольших лужах на островах (в зарослях солероса европейского) численность их достигает 1512 тыс. экз/м<sup>3</sup>. По мере приближения к устью Урала она снижается до 5—20 тыс. экз/м<sup>3</sup>.

Сообщества этого района бедны видами. Помимо *Aprocyclops dengizicus*, который составляет 40—60% общей численности беспозвоночных, здесь встречаются лишь коловратки — *Lecane grandis* и *Brachionus plicatilis* — и циклоп *Halicyclops oblongus*, который представлен личиночными стадиями и взрослыми самцами и самками. (Самцы этого вида, насколько нам известно, до настоящего времени не были найдены — Кун, 1968).

На мелководьях северного Каспия, между устьями рек Волги и Урала, численность *Aprocyclops dengizicus* была значительно ниже, чем на мелководьях между Эмбой и Уралом. Так, в районе пос. Забурное на открытых мелководьях она составила 200 экз/м<sup>3</sup>. В районе косы Березина, в открытых «двориках» среди зарослей низкого тростника, численность взрослых особей этого вида составила 4 тыс. экз/м<sup>3</sup>. Следует отметить, что как на мелководьях восточнее Урала, так и западнее этой реки почти во всех случаях от 50% и более общей численности взрослых особей этого вида составляли самцы.

Сообщества водных беспозвоночных мелководий между Волгой и Уралом имели более разнообразный видовой состав, чем на мелководьях между Уралом и Эмбой. Здесь встречались коловратки — *Lecane lamellata*, *Brachionus plicatilis plicatilis*, *B. plicatilis rotundiformis*, *B. quadridentatus*, кладоцеры — *Alona rectangula coronata*

копеподы — *Halicyclops oblongus*, *Nitocra typica*, *Cletocamptus confluens*. Численность *Aprocyclops dengizicus* не превышала 6,5% от общей численности беспозвоночных.

### Водоемы на морских островах

В 1976 и 1980 гг. нами были обследованы водоемы на о. Малый Жемчужный в северном Каспии. Остров сложен в основном из ракушечника, в некоторых местах порос тростником, турнефорцией и другой растительностью. На острове расположена большая пресноводная замкнутая лагуна, несколько сообщающихся с морем заливов с солоноватой водой и множество разнообразных мелких водоемов с глубиной от 15 до 50—80 см. На острове находится крупная колония чайковых птиц, в том числе занесенного в «Красную книгу» черноголового хохотуна, вследствие чего остров объявлен государственным памятником природы.

В водоемах острова, включая солоноватые заливы, найдено 19 видов коловраток: *Asplanchna priodonta*, *Brachionus quadridentatus*, *B. plicatilis*, *B. urceus*, *B. sericus*, *B. rubens*, *B. diversicornis*, *Keratella quadrata*, *K. tropica*, *Notholca acuminata*, *Euchlanis dilatata*, *Tripleuchlanis plicata*, *Epiphanes senta*, *Lecane luna*, *L. lamellata*, *Filinia longiseta*, *Polyarthra longiremis*, *Hexarthra fennica*, *Synchaeta* sp. Здесь встречено всего 3 вида кладоцер — *Alona rectangula*, *Bosmina longirostris* и *Podonevadne trigona*, и 7 видов копепод — *Calanipeda aquae-dulcis*, *Eurytemora affinis*, *Halicyclops sarsi*, *Diacyclops bisetosus*, *Acanthocyclops americanus*, *Nitocra lacustris*, *N. hibernica*.

Наибольшее количество видов встречено в пресноводной лагуне. Виды морского происхождения — *Podonevadne trigona* и *Halicyclops sarsi* — обитают в морских заливах. В небольших замкнутых водоемах доминируют брахиониды, и в первую очередь *Brachionus plicatilis*, из кладоцер лишь изредка здесь встречается *Alona rectangula*, довольно многочислен *Diacyclops bisetosus*.

В небольших водоемах, находящихся в непосредственной близости от колониальных поселений птиц, в результате евтрофикации численность зоопланктона очень высока (*Brachionus plicatilis* — до 1 млн. экз/м<sup>3</sup>). Но в некоторых случаях, особенно в очень маленьких водоемах, планктонные беспозвоночные практически отсутствуют, вследствие интенсивного «цветения» фитопланктона и заморных явлений.

### Водотоки дельты Волги и Волго-Ахтубинской поймы

Дельта и пойма Волги характеризуется большим разнообразием естественных водоемов, которые могут быть отнесены к двум основным типам — речным и озерным. Водоемы речного типа (водотоки) имеют ширину от нескольких метров до нескольких десятков и сотен метров, характеризуются различными глубинами и скоростями тече-

ния, составом грунтов и растительности. По направлению от верхней по течению части дельты к морю число водотоков увеличивается. В настоящее время Волга выходит в море более чем 800 устьями (протяженность морского края дельты свыше 200 км). Во время половодья, которое длится в настоящее время обычно с мая по июнь включительно, по берегам водотоков образуются временные водоемы — полои, на которых проходит нерест значительной части видов промысловых рыб.

Изучение планктона различных типов водотоков бассейна Волги привлекло внимание ученых первой половины нашего века в связи с так называемым «вопросом о потамопланктоне» (см. Скориков, 1914 и др.). Предпринимались попытки определить, какие виды могут жить и размножаться при сравнительно высоких скоростях течения в равнинных реках и являются «истинно планктонными», какие являются в планктоне случайными, занесены из зарослей макрофитов, придаточных водоемов или попали в планктон из придонных слоев воды.

Водотоки дельты очень разнообразны по своим морфологическим характеристикам. Здесь есть и крупные реки со значительными глубинами и скоростью течения, есть и очень небольшие водотоки, сильно зарастающие макрофитами, скорость течения в которых в межженный период снижается или проточность прекращается полностью. В связи с этим встречи в планктонных пробах беспозвоночных, так или иначе связанных с субстратом, представляются закономерными. Состав планктонных беспозвоночных того или иного водотока может давать интегральную характеристику условий среды не только в самом водотоке, но и в связанных с ним водоемах других типов. В этом отношении индикационные наблюдения на водотоках представляют особый интерес.

В планктоне водотоков поймы и дельты найдено 265 видов беспозвоночных: 152 — коловраток, 68 — клadoцер, 45 — копепод.

Как и во многих других типах водоемов изучаемого региона, в водотоках большую роль играют коловратки — брахиониды, в первую очередь *Brachionus angularis*, *B. calyciflorus*, *B. bennini*, *B. nilsoni*. Высокой численности достигают представители рода *Keratella* — *K. quadrata*, *K. cochlearis*. В холодное время года встречаются представители рода *Notholca*, в том числе и *N. cinetura*, вид северного происхождения, появившейся в дельте после зарегулирования стока Волги (Косова, 1965).

Из ветвистоусых ракообразных в водотоках часто встречаются и широко распространены *Bosmina longirostris*, *Daphnia longispina*. Найдены здесь *Bosminopsis deitersi*, *Bosmina coregoni*, *B. longispina*, *B. kessleri*, *B. obtusirostris*. Из копепод в крупных водотоках часто встречаются фильтраторы (*Calanipeda aquae-dulcis*) и фильтраторы-хвататели (*Eurytemora velox*, *E. affinis*, *Heterocope caspia*). Из планктонных хищников здесь обычны *Cyclops strenuus*, *C. vicinus*, *Acanthocyclops americanus*. Встречены здесь также *Cyclops abissorum*, *C. furcifer*, *C. lacustris*, *Arctodiaptomus dentifer*.

В планктоне водотоков, имеющих хорошо развитые заросли прибрежной растительности, обычны представители рода *Euchlanis*, (*E. dilatata*, *E. oropha*, *E. piriformis*, *E. triquetra*, *E. incisa*, *E. lyra*, *E. dephlexa* и др.), встречены также *E. alata*, *E. arenosa*, *E. dapidula*, *E. contorta*, *Lecane arcuata*, *Trichocerca iernis*, *T. inermis*.

Из клadoцер в небольших водотоках появляются представители родов *Scapholeberis* (*S. mucronata*, *S. kingi*, *S. aurita*), *Simocephalus* (*S. vetulus*, *S. serrulatus*). Здесь встречены еще несколько видов из рода *Daphnia* (*D. hyalina*, *D. cristata*, *D. longiremis*, *D. pulex*), обычны хидориды. Из редких видов последней группы в водотоках встречены *Alona poppei*, *Dunhevedia crassa*, *Oxyurella singalensis*.

В фауне копепод небольших водотоков появляются ползающе-плавающие формы — *Eucyclops serrulatus*, *Thermocyclops crassus* — многочисленные и широко распространенные по водоемам региона виды. В очень маленьких водотоках, сильно заросших макрофитами, в планктоне встречаются представители родов *Macrocylops*, *Paracyclops*, а также *Harpacticoida*.

В заключительной фазе половодья в водотоки вместе с водой, стекающей из временных водоемов (полоев), попадают массовые виды из этих биотопов.

#### Малые реки Волго-Уральского междуречья

В 1983 г. нами были обследованы некоторые малые реки Волго-Уральского междуречья — Черная, Байчуга, Баксай, Кара-Тюбек, Акбас — бессточные в летний период реки, относящиеся к системе отмирающих водотоков дельты Урала. Собраны планктонные пробы в оросительной системе в районе пос. Забурунье (вода поступает из волжской дельты) и в протоке Канево у с. Ганюшкино (восточная часть волжской дельты).

В отмирающих водотоках дельты Урала встречены следующие виды коловраток: *Brachionus plicatilis*, *Platytias quadricornis*, *P. patulus*, *Keratella quadrata*, *Euchlanis dilatata*, *Tripleuchlanis plicata*, *Lecane luna*, *L. bulla*, *L. unguolata*, *L. quadridentata*, *Trichotria similis*, *T. pocillum*, *Mytilina ventralis*, *Lophocharis naias*, *Testudinella patina*, *Asplanchnopus hyalinus*.

Из клadoцер здесь найдены *Diaphanosoma brachyurum*, *Simocephalus serrulatus*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Ilyocryptus cordidus*, *Macrotrix spinosa*, *Alona rectangula*, *Chydorus sphaericus*, *Ch. hermani*, *Disparalona rostrata*, *Pleuroxus aduncus*, *Leydigia ciliata*; из копепод — *Eucyclops serrulatus*, *Nitocra hibernica*.

В каналах у пос. Забурунье найдены коловратки *Brachionus angularis*, *B. leydigi*, *B. quadridentatus*, *Testudinella patina*, клadoцеры *Diaphanosoma brachyurum*, *Alona rectangula*, *Monospilus dispar*, *Macrotrix spinosa*, копеподы *Thermocyclops oithonoides*, *Onichocamptus mohammed*. Характерной чертой этих водоемов является

массовое развитие *Monospilus dispar*, который обычно в других водоемах изученного региона очень немногочислен.

В протоке Канево найдены коловратки *Brachionus calyciflorus*, *Platylabus patulus*, *P. quadricornis*, *Euchlanis dilatata*, *Lecane bulla*, *L. luna*, *Testudinella patina*, *Lophochoris naias*, *Trichotria similis*, *Eudactylota eudactylota*, кладоцеры *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Alona rectangula*. Копеподы представлены были лишь личиночными стадиями.

### Пресноводные водоемы озерного типа дельты Волги и прилегающих территорий

К водоемам озерного типа в дельте Волги относятся различные ильмени, сюда же можно отнести и водоемы култучного типа. Различают дельтовые ильмени, расположенные на островах собственно дельты, и подстепные ильмени, прилегающие к дельте с запада и востока. В период половодья дельтовые ильмени, как правило, заливаются речными водами, и по их берегам образуются ильменные полои. В меженный период уровень воды в дельтовых ильменах значительно понижается, многие из них высыхают совсем.

Часть подстепных ильменей в период половодья также заливаются речными водами, однако в ильменах, удаленных от Волги, идут процессы осолонения.

Водоемы озерного типа в северном Прикаспии очень разнообразны по происхождению, размерам, гидрохимическому режиму и растительности. Это и определяет состав их фауны. В планктоне этих водоемов найдено 208 видов беспозвоночных: 159 — коловраток, 69 — кладоцер, 40 — копепод.

В наиболее крупных ильменах, имеющих незаросшие макрофитными плесы, в массе развиваются коловратки родов *Brachionus* и *Keratella* (в первую очередь *B. calyciflorus*, *K. quadrata*, *K. tropica*), такие виды ветвистоусых ракообразных, как *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia longispina*, копеподы *Calanipeda aquae-dulcis*, *Eurytemora velox*, *E. affinis*, *Heterocope caspia*. Встречены здесь *Diaphanosoma* cf. *dubia*, *Daphnia middendorffiana*, *D. obtusa*, *Polyphemus pediculus*; *Leptodora kindti*, *Eudiaptomus coeruleus*, *E. graciloides*.

С увеличением площадей, занятых макрофитами, видовое разнообразие заметно возрастает. В планктоне развиваются представители рода *Euchlanis*, встречаются *Dipleuchlanis propatula*, *Trip-leuchlanis plicata*, *Eudactylota eudactylota*, *Lophocharis oxysternon*, *L. salpina*, *L. naias*. Из 30 видов коловраток рода *Lecane*, указанных для данного региона, в ильменах найдено 15. Наиболее массовыми являются *L. bulla* и *L. luna*. Встречены здесь *L. closterocerca*, *L. clara*, *L. decipiens*, *L. hamata*, *L. lamellata*, *L. rehnana*, *L. rugosa*, *L. stenroosi* и другие виды.

Из 25 видов рода *Trichocerca*, указанных для северного Прикаспия, в ильменах встречены 15. Среди них *T. bicristata*, *T. brachyata*,

*T. dixon-nuttalli*, *T. parvula*, *T. similis* и другие. Довольно много видов найдено здесь из рода *Lepadella*.

Среди кладоцер многочисленны представители рода *Ceriodaphnia*. Встречены *Simocephalus elizabethae*, *S. expinosus*, *S. lusaticus*. Особенно многочисленны и разнообразны в ильменах хидориды. Среди них представители родов *Pleuroxus* (*P. aduncus*, *P. laevis*, *P. similis*, *P. striatus*, *P. trigonellus*, *P. truncatus*, *P. uncinatus*), *Leydigia* (*L. leydigi*, *L. acanthocercoides*, *L. ciliata*), *Chydorus* (*Ch. gibbus*, *Ch. herrmani*, *Ch. sphaericus*, *Ch. ventricosus*).

Среди зарослей макрофитов в одном из западных подстепных ильменей найдена коловратка *Macrochaetus sericus*, а в Сазаньем култуке (очевидно, впервые в СССР) кладоцера *Macrothrix bialatus*.

Доминирующими видами копепод в этом типе водоемов являются *Thermocyclops crassus*, *Acanthocyclops americanus*.

Часто встречаются в ильменах (но в планктонных сборах немногочисленны) гарпактициды: *Ectinosoma concinnum*, *E. abrau*, *Nitocra hibernica*, *N. typica*, *N. lacustris*, *Paracamptus schmeili*, *Canthocamptus staphilinus*, *C. lilljeborgi*, *Limnocletodes behningi*, *Onichocamptus mohammed*. Относительно появления в западных подстепных ильменах эндемика Каспия *E. concinnum* и некоторых других видов морского происхождения можно отметить, что данные водоемы по своему происхождению генетически связаны с существовавшими здесь некогда солоноватыми, а позже опреснившимися морскими заливами. Таким образом, мы здесь скорее имеем дело не с продвижением каспийской фауны вверх по течению Волги, а с реликтовыми формами, приспособившимися к обитанию в пресных водоемах, образовавшихся на месте существовавших ранее морских заливов.

### Солоноватые и соленые озера

В связи со слабым обводнением многих подстепных ильменей и особенностями подстилающих их геологических пород некоторые из них имеют воду от слабосоленой до насыщенной растворами солей. Много солоноватых и соленых озер расположено и в других частях северного Прикаспия.

В отличие от пресных водоемов солоноватые и, особенно, соленые озера характеризуются очень небольшим видовым разнообразием. Как правило, с увеличением концентрации солей в воде видовое разнообразие беспозвоночных снижается, однако численность и биомасса возрастают.

В солоноватых и соленых озерах северного Прикаспия найдены 24 вида планктонных беспозвоночных: 10 видов коловраток, 1 — кладоцер, 13 — копепод.

В соленых озерах в большом количестве развиваются *Brachionus plicatilis* (здесь найдены, кроме типичной формы, также *B. p. asplanchnoides*, *B. p. rotundiformis* и другие). В слабо соленых водоемах встречены *B. angularis*, *B. calyciflorus*, *B. diversicornis*, *B. forficula*,

*B. quadridentatus*, *Lecane grandis*, *L. lamellata*, *Asplanchna sieboldi*,  
*F. limnetica*.

В планктоне солоноватых водоемов в районе западных подтековных ильменей обитают следующие виды веслоногих ракообразных: *Calanipeda aquae-dulcis*, *Eurytemora velox*, *E. lacustris*, *Cyclops strenuus*, *Acanthocyclops viridis*, *Diacyclops bisetisus*, *Ectinosomabrau*, *Nitocra hibernica*, *N. lacustris*, *N. typica*. В соленых водоемах в районе оз. Баскунчак найдены *Metadiaptomus asiaticus* и *Schizopera paradoxa*.

В водоемах с высокой соленостью многочисленны *Arctodiaptomus salinus* и *Moina mongolica* (Чуйков, Колесниченко, Меркулов, 1983). В гипергалинных водоемах, таких как оз. Тинаки, где интенсивно идут процессы солеотложения, в толще воды (рапы) в массе развивается лишь *Artemia salina*.

### Временные водоемы

Временные водоемы — полои — в дельте Волги подробно изучались А. А. Косовой (1960), позже В. Р. Алексеевым (1981а). Другие типы временных водоемов в северном Прикаспии изучены мало.

В дельте Волги в годы с естественным ходом половодья полои в начальный период заливаются подпочвенными водами. В этот период из почвы выходят, переходят из покоящихся стадий в активное состояние и развиваются в массе автохтонные виды. Затем вместе с заливающими полои речными водами сюда попадают речные формы. Некоторые из них развиваются в массовых количествах. Таким образом, во временных водоемах полойного типа видовое разнообразие достаточно велико. Всего здесь встречено 164 вида беспозвоночных: 90 видов коловраток, 29 — копепоид, 45 — кладоцер.

В массе здесь развиваются брахиониды. Встречены *Mytilina ventralis*, *M. acanthophora*, *Epiphanes brachionus*, *E. senta*, *Squatina longa spinata*, *S. mutica*, *S. rostrum*, *Filinia longiseta*, *F. major*, *F. terminalis*, *Tetramastix opoliensis*, *Sinantherina semibullata*, *S. socialis*, *Lacinularia flosculosa*.

Из кладоцер встречены *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia laticaudata*, *C. quadrangula*, *C. megalops*, *C. reticulata*, *C. rotunda*, *C. setosa*, *Scapholeberis kingi*, *Daphnia longispina*, *D. middendorffiana*, *D. obtusa*, *D. pulex*; 22 вида хидорид и другие.

Среди копепоид преобладают представители отряда Cyclopoida. В частности, обитающие на субстрате или вблизи него представители родов *Macrocyclops*, *Mesocyclops*, *Thermocyclops*, *Microcyclops*. Массовыми видами здесь являются *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops crassus*, *Microcyclops rubellus*, *Acanthocyclops americanus* и другие.

### Рыбоводные пруды

В последние годы в дельте Волги строится много искусственных водоемов различного назначения. Это оросительные системы, рыболовные пруды, рисовые чеки, очистные пруды и т. д. Большая часть

искусственных водоемов сооружается на месте существовавших здесь ранее ильменей.

Зоопланктон рыбоводных прудов дельты Волги изучался многими специалистами, однако большинство из них интересовали в первую очередь численность и биомасса кормовых беспозвоночных. До вида определялись только массовые беспозвоночные, в первую очередь коловратки и кладоцеры. Наиболее подробные фаунистические списки приведены в работах В. Р. Алексеева (1882б), выполненных на прудах Александровского рыбоводного завода.

В 1982 и 1983 гг. нами была изучена фауна планктонных беспозвоночных двух прудовых хозяйств: Чаганского прудхоза и Зонального рыбпитомника. Наши исследования показали, что фауна рыбоводных прудов имеет сходные черты с фауной ильменей и полоев, но есть и характерные особенности, отличающие ее от фауны других водоемов дельты Волги.

С одной стороны, фауна планктонных беспозвоночных рыбоводных прудов имеет некоторое сходство с фауной ильменей. С другой стороны, небольшие глубины, высокие температуры воды и интенсивное удобрение способствуют развитию видов, основной ареал которых расположен значительно южнее. К таким видам относятся коловратки *Keratella tropica*, *Brachionus forficula*, *B. falcatus*, *B. bidentata*, *Tetramastix opoliensis*, из кладоцер *Ceriodaphnia cornuta*. Из копепоид к этой группе можно отнести *Thermocyclops rylovi*.

В других водоемах дельты эти виды либо не встречены, либо встречаются там в единичных экземплярах, возможно вследствие выноса со стоком воды из рыбоводных прудов. В прудах же они развиваются в значительных количествах.

По материалам, имеющимся в литературе, и нашим данным в рыбоводных прудах встречено 96 видов планктонных беспозвоночных, из них 47 видов коловраток, 24 — кладоцер, 25 — копепоид.

Смену видов в течение рыбоводного сезона можно охарактеризовать так. В мае пруды, зимовавшие без воды, заливаются водой из водотоков. Вместе с ней в пруды попадают и развиваются здесь в значительном количестве речные формы, такие как *Asplanchna brightwelli*, *Asplanchna girodi*, *A. henrietta*, *Synchaeta* sp. sp., кладоцеры *Bosmina longirostris*, копепоиды — *Calanipeda aquae-dulcis*, *Eurytemora velox*, *E. affinis*, *Eudiaptomus coeruleus*, *E. graciloides*, *E. gracilis*. Примерно через 10—15 дней численность этих видов резко снижается, и в планктоне в массе развиваются виды, вышедшие из покоящихся стадий, зимовавших в грунте прудов. В первую очередь, это коловратки рода *Brachionus*, кладоцеры родов *Moina*, *Daphnia* и *Ceriodaphnia*, и копепоидитные стадии различных видов отряда Cyclopoida. Затем вместе с теплолюбивыми формами видов отряда Cyclopoida появляются взрослые особи циклопов. Массовыми видами, как и в ильменях, являются здесь *Acanthocyclops americanus*, *Thermocyclops crassus*, *Mesocyclops leuckarti*.

В. Р. Алексеев в качестве массовых для прудов приводит следующие виды: *Daphnia magna*, *D. pulex*, *Bosmina longirostris*, *Cyclops*

*kolensis*, *C. strenuus divergens*. Этот же автор указывает для рыбных водных прудов и представителя каспийской фауны — *Eurytemora grimmi*.

### Очистные пруды

Фауна очистных прудов Астраханской области изучена мало. Под очистные пруды для бытовых стоков часто используются обвалованные пересохшие ильмени, или в их ложе сооружаются искусственные небольшие пруды. По имеющимся у нас данным (Чуйков, 1979) в планктоне всех типов очистных прудов встречено 11 видов планктонных беспозвоночных: 6 — коловраток, 3 — кладоцер, 2 — копепоид. В пресноводных прудах доминируют коловратки — *Brachionus calyciflorus* и *B. urceus*. В некоторых случаях к ним присоединяются *B. plicatilis*. В прудах, расположенных на засоленных почвах, последний вид занимает ведущее положение. В больших очистных прудах и на последних стадиях очистки в маленьких искусственных прудах встречаются науплиальные и копепоидные стадии Cyclopoida и Calanoida.

Кроме перечисленных видов, в очистных прудах встречены следующие виды беспозвоночных: *Epiphanes macrurus*, *E. senta*, *Sinantharina spinosa*, *Moina macrocopa*, *Bosmina longirostris*, *Alona rectangulara*, *Cyclops strenuus*, *Acanthocyclops vernalis*.

### Водоемы, находящиеся под влиянием колониальных поселений птиц

Специфические условия, создавшиеся в водоемах, находящихся под влиянием колониальных поселений птиц, вызвали необходимость специального изучения этих водоемов. Поступление от птиц большого количества минеральных и органических веществ с экскрементами приводят к снижению в этих водоемах концентраций растворенного кислорода почти до нуля и повышению содержания биогенных элементов (концентрация фосфора, например, достигает 380 мкг/л), что наблюдается обычно при сильной евтрофикации и загрязнении водоемов. Вместе с тем, в этих условиях в массе развиваются планктонные беспозвоночные. Биологические процессы, протекающие в водоемах, представляют интерес с точки зрения изучения процессов самоочищения. Результаты исследований изложены в ряде публикаций (Чуйков, Кривоносов, Головкин, 1977; Чуйков, Головкин, 1979; Чуйков, 1984 и др.).

В этих водоемах, которые по морфологическому типу относятся к водотокам, встречено 112 видов планктонных беспозвоночных (52 — коловраток, 36 — кладоцер, 24 — копепоид).

Наибольшим числом видов в водоемах, находящимся под влиянием птиц, представлены коловратки родов *Brachionus* (8 видов), *Euchlanis* (8 видов), *Lecane* (6 видов); кладоцеры — род *Ceriodaphnia* (4 вида); хидориды — 28 видов; копепоиды — род *Cyclops* (3 вида), род *Macrocyclops* (3 вида), *Eurytemora* (3 вида). На-

большей частотой встречаемости характеризуются коловратки: *Euchlanis dilatata* (71%), *Brachionus calyciflorus* (63%); *Keratella quadrata* (62%), кладоцеры *Chydorus sphaericus* (69%), *Bosmina longirostris* (60%), *Alona rectangulara* (49%). Наибольшей численности достигают *Keratella quadrata* (до 51,5 тыс. экз/м<sup>3</sup>); *Bosmina longirostris* (до 112,5 тыс. экз/м<sup>3</sup>); *Brachionus calyciflorus* (до 75 тыс. экз/м<sup>3</sup>). Все представители отряда Calanoida (*Eurytemora velox*, *E. affinis*, *E. lacustris*, *Heteroscope caspia*) встречены в наименее загрязненных участках водоема и, как правило, в половодье. В наиболее загрязненных частях водоема в массе развиваются виды, способные добывать пищу как в толще воды, так и на поверхности субстрата, что связано, очевидно, с большим количеством детрита в воде этих водоемов. Массовыми видами копепоид здесь являются *Eucyclops serrulatus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops crassus*. В зарослях макрофитов встречаются *Ectinosoma concinnum*, *Niticra hibernica*, *Elaphoidella bidens*.

### Авандельта

В связи с понижением уровня Каспийского моря между устьями водотоков и морем образовалась мелководная зона с пресной водой — авандельта. Мелководья авандельты и осушенные острова в последние десятилетия интенсивно зарастают макрофитами. Большое влияние на геоморфологические, гидрологические и биологические процессы, протекающие здесь, оказывает хозяйственная деятельность человека. В первую очередь, это рыбохозяйственная мелиорация, сооружение каналов-рыбоходов. Мелководья авандельты оказались разделенными искусственными каналами и приканальными островками на отдельные участки, что привело к перераспределению течений и взвешенных наносов (Русakov, 1983). В связи с этими изменениями пространства, ограниченные искусственными каналами и мелководьями, прилежащими к свалу глубин, постепенно превращаются в замкнутые водоемы с характерной растительностью и фауной водных беспозвоночных (Кудрявцев и др., 1984). Изменения, происходящие в авандельте в связи с современным подъемом уровня моря, еще мало изучены.

Зоопланктону авандельты посвящены работы А. А. Косовой (1965 и др.). В общих чертах планктон этих водоемов описан в работе Косовой и др. (1984). Здесь встречено 203 вида планктонных беспозвоночных (123 — коловраток, 49 — кладоцер, 31 — копепоид).

Фауна беспозвоночных водоемов этого района характеризуется присутствием большого количества форм, связанных с обитанием на субстрате — это фитофильные и придонные виды среди которых беспанцирные коловратки (представители родов *Rotaria* и *Philodina*). Многочисленны и разнообразны коловратки родов *Brachionus*, *Euchlanis*, *Lecane*, *Colurella* и других. Для водоемов авандельты указан *Cupelopagis vorax* (Косова и др., 1984). Из кладоцер большим количеством видов представлены хидориды, часто встречаются представители родов *Scapholeberis* и *Simocephalus*.

Водоёмы авандельты и их фауна претерпевают в настоящее время наибольшие изменения, чем другие типы водоёмов. Смена открытых мелководий зарослями погруженной растительности, а затем и зарослями рогоза, куртинами тростника, последующие смены куртинно-кулисных зарослей тростника сплошными тростниковыми массивами вызывают значительные изменения в составе фауны водных беспозвоночных.

В связи с этим авандельта превратилась в своеобразную буферную зону между дельтой и северным Каспием и оказывает заметное влияние на взаимодействие речной и каспийской фауны.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Водоёмы северного Прикаспия и северного Каспия характеризуются большим разнообразием природных условий, в связи с этим фауна планктонных беспозвоночных этого обширного региона очень разнообразна. Количество видов, обитание которых уже установлено для этих водоёмов к настоящему времени (266 видов коловраток, 110 — кладоцер, 75 — копепоид), несомненно будет дополняться последующими исследованиями. К тому же состав фауны претерпевает здесь постоянные изменения, вызванные изменением уровня моря, зарегулированием стока реки, антропогенными преобразованиями ландшафтов северного Прикаспия.

Наиболее полно (но не исчерпывающе) изучена фауна открытой части северного Каспия, дельты Волги (в особенности, ее низовьев). Систематический контроль за изменением природной среды и населения водоёмов ведется в Астраханском государственном биосферном заповеднике.

Однако многие водоёмы этого региона изучены слабо. Это относится в первую очередь к мелководьям северного Каспия, недоступным для обследования с морских судов, многим бессточным и временным водоёмам Волго-Уральского междуречья, а также к искусственным водоёмам — оросительным системам, рисовым чекам, водоёмам санитарно-технического назначения.

Вместе с тем хозяйственное освоение территорий этого региона расширяется, и параллельно возрастает роль водоёмов, ранее не освоенных, как источников водоснабжения, рыбоводных и санитарно-технических объектов. Во многих водоёмах региона идут интенсивно процессы засоления, приводящие как к изменению состава фауны, так и к трансформации их продуктивности и возможностей хозяйственного использования. Все это требует детального изучения фауны водоёмов северного Прикаспия и Каспия, процессов биологического продуцирования и самоочищения в них.

### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. Р. Рост, развитие и продукция массовых видов циклопов полойной системы дельты Волги. — Автореф. канд. дисс., Л., 1981а, 23 с.  
Алексеев В. Р. Видовой состав и продукция зоопланктона осетровых прудов при выращивании в них молоди белорыбицы. — В кн.: Состояние кормовой базы

и питание рыб во внутренних водоёмах. Сб. научн. тр. ГосНИОРХ, вып. 173. Л., 1981б, с. 26—35.

- Ализаде А. Н. Отряд веслоногие — Copepoda — В кн.: Животный мир Азербайджана. Баку, изд. АН Азерб.ССР, 1951, с. 442—446.  
Беннинг А. Л. Материалы по гидрофауне придаточных систем реки Волги. III. Материалы по гидрофауне реки Еруслана. — Работы Волжской биол. станции, Саратов, 1921, т. 5, № 4—5, с. 257—331.  
Беннинг А. Л. О микрофауне некоторых водоёмов окрестностей Эльтона и Баскунчака. — Русск. гидробиол. журн., 1926, т. 5, № 3—4, с. 45—48.  
Беннинг А. Л. О планктоне заливов Мертвый Култук и Кайдак. — Тр. комиссии по комплекс. изучен. Касп. моря, М.—Л., 1937, вып. 1, ч. 1, с. 125—154.  
Вавилов И. Ф. Фауна коловраток Камыш-Самаских озёр. — Работы Волжск. биол. станции, 1928, т. 10, № 2, с. 69—96.  
Доскач А. Г. Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М., Наука, 1979, 141 с.  
Зиновьев А. С. Планктон полей и ильменей дельты реки Волги и его кормовое значение для молоди промысловых рыб. — Тр. Волго-Касп. научн. рыбохоз. станции ВНИРО, Астрахань, 1947, т. 9, вып. 1, с. 138—161.  
Ибрашева С. И., Смирнова В. А. Кладоцера Казахстана. Алма-Ата, Наука, 1983, 136 с.  
Косова А. А. Сезонные изменения планктона и бентоса на полях нижней зоны дельты Волги. — Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1960, вып. 10, с. 102—135.  
Косова А. А. Зоопланктон западной части низовьев дельты Волги в период регулирования стока. — В кн.: Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М., Наука, 1965, с. 98—137.  
Косова А. А., Горбунов К. В., Горбунов А. К., Тавониус А. В. Планктон основных типов водно-болотных угодий низовьев дельты Волги. — В кн.: Природные экосистемы дельты Волги. Л., Геогр. о-во, 1984, с. 49—61.  
Кудрявцев В. И., Емелина С. В., Чуйков Ю. С., Пирогов В. В. Донная и зарослевая фауна как компонент экосистем низовьев дельты Волги. — В кн.: Природные экосистемы дельты Волги. Л., Геогр. о-во, 1984, с. 62—73.  
Курашова Е. К. Состав и сезонные изменения зоопланктона нижней Волги. — Тр. Касп. НИИ рыбного хоз-ва, 1967, т. 23, с. 59—79.  
Курашова Е. К. Состояние зоопланктона Северного Каспия за период с 1962 по 1967 г. — Тр. Касп. НИИ рыбного хоз-ва, 1971, т. 26, с. 83—98.  
Курашова Е. К., Абдулаева Н. М. *Acartia clausi* (Calanoida, Acartidae) в Каспийском море. — Зоол. журн., 1984, т. 63, вып. 6, 931—933.  
Кутикова Л. А. Класс Коловратки, Rotatoria. — В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., Пищевая промышленность, 1968, с. 70—95.  
Кун М. С. Отряд веслоногие — Copepoda. — В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., Пищ. пром., 1968, с. 160—183.  
Монченко В. І. Шелепнороти циклоподібні, циклопи. — В кн.: Фауна України, Київ, Наукова думка, 1974, т. 27, вып. 3, 452 с.  
Мордухай-Болтовской Ф. Д., Дюбан Н. А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий. — В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., Наука, 1976, с. 67—82.  
Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоёмов Европейской части СССР. М., Наука, 1984, 207 с.  
Русаков Г. В. Унаследованность динамики рельефа низовьев Волжской дельты и ее авандельты. — В кн.: Палеогеография Каспийского и Аральского морей в кайнозое, ч. 1, М., Наука, 1983, с. 120—125.  
Рылов В. М. Суслороіа пресных вод. — В кн.: Фауна СССР. Ракообразные. т. III, вып. 3. М.—Л., 1948, 318 с.  
Садуакасова Р. Е. К количественной характеристике зоопланктона низовьев реки Урал. — В кн.: Рыбные ресурсы водоёмов Казахстана и их использование. Алма-Ата, 1970, вып. 6, с. 3—10.  
Скориков А. С. К планктону нижнего течения р. Волги в связи с вопросом о «потамопланктоне». — Тр. Ихтиол. лаборатории Управления Каспийско-Волжских рыбных и тюленных промыслов. Астрахань, 1914, т. III, вып. 5, с. 3—32.  
Чугунов Н. Л. Изучение питания молоди рыб в Каспийско-Волжском районе. — Тр. Астраханской ихтиол. лаборатории. Астрахань, 1918, т. III, вып. 6, 111 с.

- Чугунов Н. Л. К изучению планктона северной части Каспийского моря.— Работы Волжской биол. станции, 1921, т. 6, № 3, с. 109—162.
- Чуйков Ю. С. Зоопланктон очистных прудов Астраханской области.— Гидробиол. журн. 1979, т. 15, вып. 9, с. 57—60.
- Чуйков Ю. С. Зоопланктон Нижней Волги и ее дельты.— Гидробиол. журн., 1981, т. 17, вып. 3, с. 122—123.
- Чуйков Ю. С. Характерные черты структуры сообществ зоопланктона в эвтрофированных водоемах дельты Волги.— В кн.: Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., Наука, 1984, с. 185—186.
- Чуйков Ю. С., Головкин А. Н. Влияние колониальных поселений больших бакланов на гидрохимический режим и зоопланктон дельты Волги.— В кн.: Природная среда и птицы побережья Каспийского моря и прилежащих низменностей. Баку, Азерб. гос изд-во, 1979, с. 220—231.
- Чуйков Ю. С., Кривоносов Г. А., Головкин А. Н. Роль рыбоядных птиц в биогеохимической системе култушной зоны дельты Волги.— VII Всесоюзн. орнитол. конф., ч. I, Киев, 1977, с. 338—339.
- Чуйков Ю. С., Колесниченко Ю. А., Меркулов А. Г. Некоторые данные по зоопланктону западных подстепных ильменей.— В кн.: Комплексное использование биологических ресурсов Каспийского и Азовского морей. М., ВНИРО, 1983, с. 95—96.
- Чуйков Ю. С., Денискин П. Г. О зоопланктоне дельты Терека.— Гидробиол. журн., 1985, т. 21, вып. 2, с. 98—99.
- Шивицкас П. К. Перечень видов планктона рек, озер и лиманов Нижнего Поволжья и Прикаспийской низменности.— Тр. Лаборатории озёроведения АН СССР, 1961, т. 14, с. 218—227.
- Zykoff W. Bemerkung über das Plankton des Wolgadeltas.— Zool. Anz., 1905, Bd. 29, N 9, s. 375—400.

#### SUMMARY

On the basis of literature work and investigations of the author during year 1972—1984 in the northern Caspian Sea and of the water bodies adjacent to the northern Caspian Sea including the delta region of Volga and Ural river system it has been registered 451 species of planktonic invertebrates, Of which 266 species are rotifers, 110 species — cladocera and 75 species — copepoda.

In the work has been given the characteristics of the planktons of the northern Caspian Sea and of the continental waters bodies — such as river and streams, fresh water lakes, saline water lakes, temporary water bodies, fish culture ponds, sewage water ponds and other.

## ОСОБЕННОСТИ ОСМОРЕГУЛЯЦИИ ГЕМОЛИМФЫ РАКУШКОВЫХ И ЖАБРОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ ИЗ МОРСКИХ И КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ СОЛОНОВАТЫХ ВОД

Н. В. Аладин

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

*N. V. Aladin. Hemolymph osmoregulation peculiarities in Ostracoda and Branchiopoda from thalassic and athalassic brackish waters*

Ракушковые и жаброногие ракообразные — древнейшие классы членистоногих. Достоверные остатки Ostracoda известны с раннего кембрия (Mc Kenzie et al., 1983), а Branchiopoda — с раннего девона (Tasch, 1969). За долгое время своего существования ракушковые и жаброногие ракообразные завоевали все типы морских и континентальных вод. Некоторые из них даже проникли во влажные наземные биотопы. Столь обширная адаптивная радиация, по-видимому, обеспечивается сложным комплексом морфо-физиологических адаптаций. Среди этих адаптаций важное место, очевидно, занимают соленостные адаптации, так как даже у Ostracoda и Branchiopoda из наземных биотопов тело всегда покрыто тонкой пленкой воды.

Сведения о соленостных толерантных диапазонах ракушковых и жаброногих ракообразных и данные о характере осмотических отношений их гемолимфы с окружающей водой (табл. 1, рис. 1) позволяют представить адаптивные изменения осморегуляторных способностей в пределах классов Ostracoda и Branchiopoda. Многообразие типов осмотических отношений гемолимфы с окружающей водой хорошо согласуется с обилием экологических форм ракушковых и жаброногих ракообразных. Однако обращает на себя внимание сравнительное однообразие типов осмотических отношений гемолимфы с окружающей водой у Ostracoda и Branchiopoda из типичных морских и пресных вод и разнообразие типов осмотических отношений у ракушковых и жаброногих из солоноватых вод. В связи с этим в настоящей работе предпринята попытка с эколого-физиологических и эволюционных позиций проанализировать особенности осморегуляции гемолимфы Ostracoda и Branchiopoda из морских и континентальных вод.

В типичных морских водах массовыми формами являются стеногалинные морские (рис. 1, 1\*), и типичные морские ракушковые ракообразные (2), а также вторичноморские Ostracoda и Branchio-

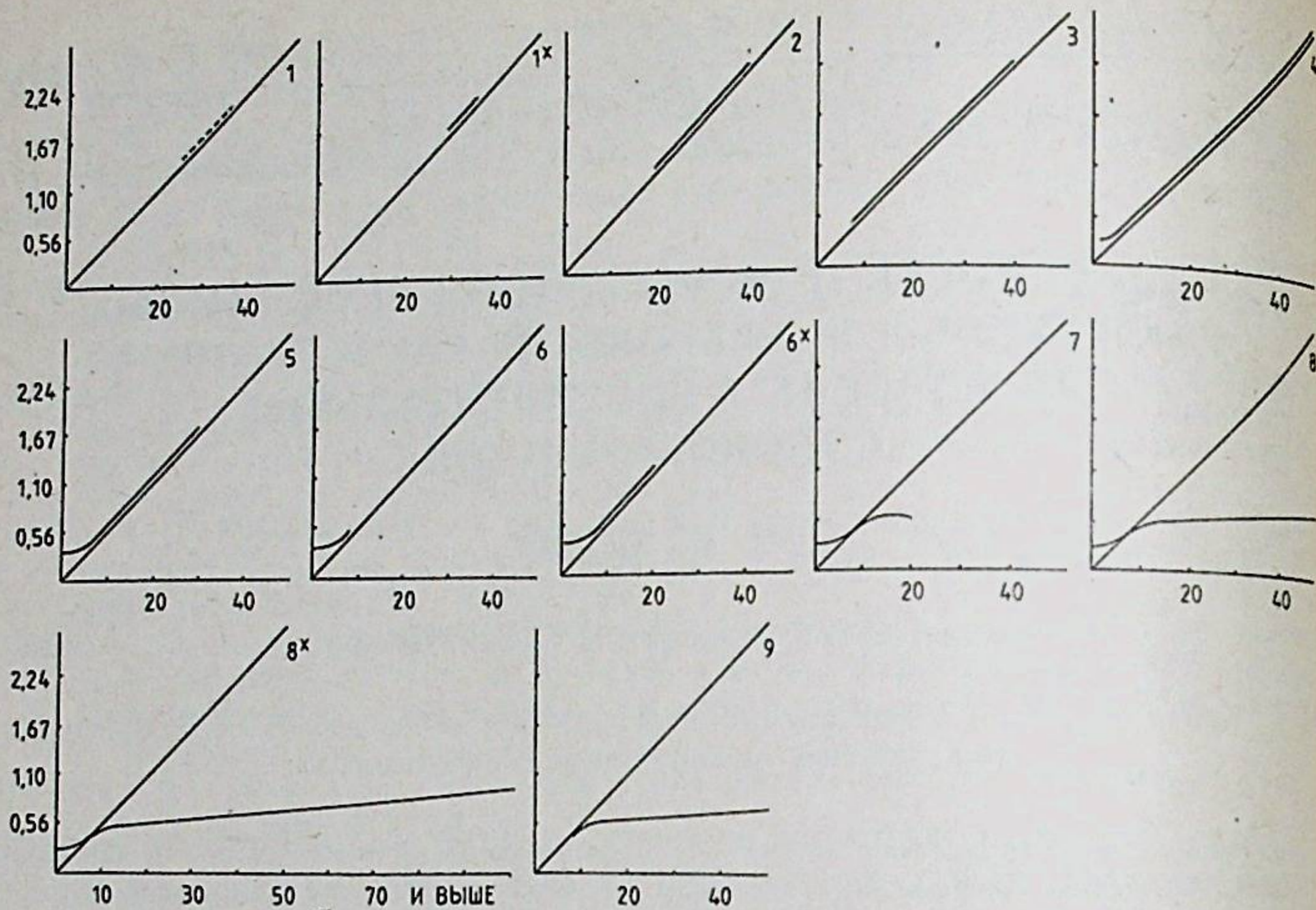


Рис. 1. Различные типы осмотических отношений гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных с окружающей водой.

По осям абсцисс — соленость, ‰; по осям ординат — депрессия гемолимфы, °С; наклонная линия — линия изоосмотичности.

1 — гипотетический осмоконформный предок, 1\* — стеногалинные морские формы, 2 — типичные морские формы, 3 — эвригалинные морские формы, 4 — широко эвригалинные морские формы, 5 — солоноватоводные формы морского происхождения, 6 — типичные пресноводные формы, 6\* — солоноватоводные формы пресноводного происхождения, группа I; 7 — солоноватоводные формы пресноводного происхождения, группа II; 8 — эвригалинные формы пресноводного происхождения, 8\* — широко эвригалинные формы пресноводного происхождения, 9 — вторичноморские формы пресноводного происхождения.

рода пресноводного происхождения (9). У первичноморских обитателей типичных морских вод способностей к осморегуляции гемолимфы нет, и их всех следует отнести к осмоконформерам, а у вторичноморских они есть и осуществляются по гипоосмотическому типу. В морских солоноватых водах массовыми формами становятся эвригалинные морские (3), широко эвригалинные морские (4) и солоноватоводные морского происхождения ракушковые ракообразные (5), сохраняют свое господство вторичноморские Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения (9). Первичноморских обитателей морских солоноватых вод можно разделить на две группы. Первая — осмоконформеры (3), вторая — примитивные осморегуляторы, сочетающие гиперосмотическую регуляцию гемолимфы при низких соленостях (менее 8‰) с состоянием изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой при высоких соленостях (4, 5). В морских гипергалинных водах обитают широко эвригалинные морские ракушковые ракообразные (4) и вторичноморские Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения (9). У первичноморских обитателей морских гипергалинных вод в области высоких соленостей отсутствует осморегуляция гемолимфы и наблю-

дается состояние изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (4). Первый этап заболевания морских солоноватых вод был, по-видимому, связан с повышением клеточной устойчивости к повреждающему воздействию опреснения (от 2 к 3). Учитывая критический характер биологического действия солёности внутренней среды около 5—8‰, при переходе через который меняется ряд существенных биологических свойств на разных уровнях биологической интеграции (Хлебович, 1962, 1974, Khlebovich, 1969), становится понятным переход от осмоконформности к осморегуляции. Вторым этапом завоевания морских солоноватых вод мог быть осуществлен только благодаря возникновению способности к гиперосмотической регуляции (4) и ее дальнейшему совершенствованию (5). Завоевание морских гипергалинных вод связано с повышением клеточной устойчивости к повреждающему воздействию переосолонения (4). Однако у первичноморских обитателей морских гипергалинных вод в области высоких солёностей не произошло перехода от осмоконформности к осморегуляции. Таким образом, очевидно, только в морских солоноватых водах впервые могла возникнуть способность к осморегуляции гемолимфы. В типичных морских и морских гипергалинных водах осуществлялось лишь совершенствование осмоконформности, т. е. повышение клеточной устойчивости к фактору меняющейся солёности. В связи с этим можно попытаться определить особенности осморегуляции гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных из морских солоноватых вод.

Во-первых, в этих водах у первичноморских Ostracoda в случае осмоконформности максимально выражена клеточная устойчивость к опреснению, а в случае примитивной осморегуляции наблюдается сочетание гиперосмотической регуляции гемолимфы при низких солёностях (менее 8‰) с состоянием изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой при высоких солёностях. Во-вторых, в морских солоноватых водах у вторичноморских ракушковых и жаброногих ракообразных осуществляется гипоосмотическая регуляция гемолимфы, и только при низких солёностях (около 8‰) достигается состояние изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой. В-третьих, в морских водах, как солоноватых, так типичных и гипергалинных, первичноморских Branchiopoda нет.

В пресных водах массовыми формами являются типичные пресноводные Ostracoda и Branchiopoda (рис. 1, 6). У обитателей пресных вод хорошо выражена способность к гиперосмотической регуляции гемолимфы. В континентальных солоноватых водах массовыми формами становятся солоноватоводные (6\*, 7) и эвригалинные (8) ракушковые и жаброногие ракообразные пресноводного происхождения. Солоноватоводных Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения можно разделить на две группы. Первая — гиперосмотики, способные при высоких солёностях (более 8‰) переходить к состоянию изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (6\*), вторая — амфиосмотики, способные к гиперосмотической регуляции гемолимфы при низких солёностях (менее



8‰) и гипоосмотической при высоких соленостях (7). Эвригалинные ракушковые и жаброногие ракообразные пресноводного происхождения также являются амфиосмотиками, однако у них способность к гипоосмотической регуляции выражена более ярко (8), чем у солоноватых форм (7). В континентальных гипергалинных водах обитают только широко эвригалинные Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения (8\*). У этих амфиосмотиков способность к гипоосмотической регуляции выражена максимально. Завоевание континентальных пресных вод было, очевидно, связано с развитием способностей к гиперосмотической регуляции гемолимфы. Как было отмечено выше, способность при опреснении поддерживать общую осмотическую концентрацию гемолимфы на более высоком уровне, чем у окружающей воды, впервые возникла у морских форм, обитающих в прибрежных мелководных участках моря, эстуариях, лагунах, литоральных и супралиторальных ваннах и испытывающих постоянное опреснение из-за речного и грунтового стока или длительных атмосферных осадков. Формирование специфической прибрежной, эстуарной, лагунной фауны древних ракушковых и жаброногих ракообразных было, вероятно, важнейшим промежуточным этапом перед колонизацией континентальных пресных вод. В пресноводных и олигогалинных условиях способность к гиперосмотической регуляции получила дальнейшее развитие (6). Проникновение в континентальные солоноватые воды, очевидно, осуществлялось двумя путями. Первый — это попытка вернуться к способу осморегуляции солоноватоводных форм морского происхождения (6\*). Однако она, по-видимому, не увенчалась успехом, так как пресноводные предки в условиях обеспеченной гиперосмотической регуляцией относительной осмотической стабильности внутренней среды, вероятно, утратили клеточную устойчивость к повреждающему воздействию высоких концентраций солей. Второй путь — это выработка способности не допускать значительного повышения концентрации гемолимфы, т. е. переход при высоких соленостях (более 8‰) от гиперосмотической регуляции к гипоосмотической (7). Этот путь проникновения в континентальные солоноватые воды оказался перспективным. Совершенствование способности к гипоосмотической регуляции позволило не только завоевать все типы континентальных солоноватых вод (8), но и проникнуть в гипергалинные континентальные воды (8\*) и морские воды (9), при этом у вторичноморских Ostracoda и Branchiopoda произошла утрата способности к гиперосмотической регуляции гемолимфы и сохранилась исключительно способность к гипоосмотической регуляции (9). Таким образом, очевидно, именно в континентальных солоноватых водах впервые возникла способность к гипоосмотической регуляции гемолимфы. В континентальных пресных и гипергалинных водах осуществлялось лишь совершенствование гиперосмотической и гипоосмотической регуляции. В связи с этим можно попытаться определить особенности осморегуляции гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных из континентальных солоноватых вод.

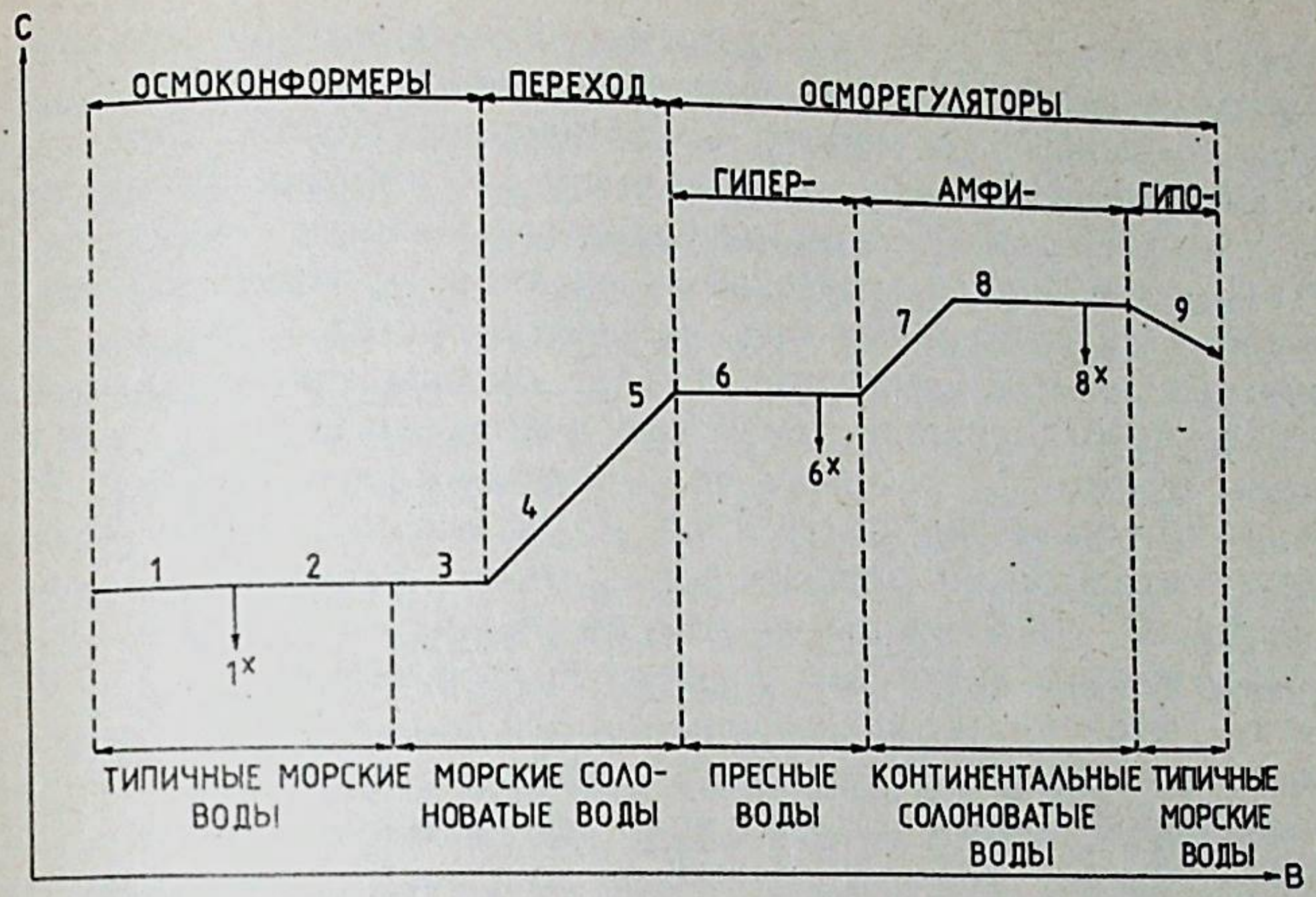


Рис. 2. Совершенствование осморегуляторных способностей ракушковых и жаброногих ракообразных в ходе эволюционного процесса. По оси абсцисс — геологическое время; по оси ординат — степень совершенства осморегуляции гемолимфы. Обозначения 1—9 как на рис. 1.

Во-первых, в этих водах у одной группы солоноватоводных Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения наблюдается попытка вернуться к способу осморегуляции солоноватоводных форм морского происхождения, т. е. при высоких соленостях (более 8‰) осуществляется переход от гиперосмотической регуляции гемолимфы к состоянию изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой. Во-вторых, в континентальных солоноватых водах, у другой группы солоноватоводных ракушковых и жаброногих ракообразных пресноводного происхождения осуществляется сочетание гиперосмотической регуляции гемолимфы при низких соленостях (менее 8‰), с гипоосмотической при высоких соленостях. В-третьих, в континентальных солоноватых и гипергалинных водах, у эвригалинных и широко эвригалинных Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения, также наблюдается способность к амфиосмотической регуляции гемолимфы, однако гипоосмотическая регуляция выражена в большей степени.

На рис. 2 показан предполагаемый путь совершенствования осморегуляции гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных в ходе эволюционного процесса. На нем можно проследить преобразования как идиоадаптивного характера, так и арогенного образования. В типичных морских и пресных водах, в морских и континентальных гипергалинных водах, по-видимому, не возникало перспективных адаптивных преобразований осморегуляторных способностей, в то время как в морских и континентальных солоноватых водах они, очевидно, имели место. Еще раз отметим, что именно в

морских солоноватых водах, вероятно, впервые вообще возникла способность к осморегуляции (гиперосмотической) гемолимфы, а в континентальных солоноватых водах впервые возникла способность к гипоосмотической регуляции гемолимфы. Формирование способности к гиперосмотической регуляции позволило завоевать пресные воды, а к гипоосмотической — все типы континентальных солоноватых и гипергалинных вод, а также морские воды. Сложилась парадоксальная ситуация: выходцы из пресных вод оказались приспособленными к типичным морским и морским солоноватым водам не хуже, а возможно и лучше, чем первичноморские формы. Это позволило Поттсу (Potts, Parry, 1964; Potts, Durning, 1980) выдвинуть гипотезу, что вторичноморские формы теснят в Мировом океане первичноморские и возможно уже доминируют или будут доминировать по числу видов в некоторых классах гидробионтов. Следует также отметить, что возникновение способности к гиперосмотической регуляции гемолимфы, по-видимому, позволило некоторым Ostracoda и Branchiopoda проникнуть во влажные наземные биотопы тропических лесов, а к гипоосмотической — во влажные наземные биотопы морских побережий.

Уникальная палеонтологическая летопись ракушковых (Moore, 1961; Maddocks, 1982) и жаброногих ракообразных (Tasch, 1969; Schram, 1982), а также некоторые палеоэкологические и морфологические исследования (Rosenfeld, Vesper, 1977; Peyroquet, 1977, 1980; Carbonel, 1977, 1982, Carbonel, 1983 и др.), очевидно, позволяют в ближайшем будущем выполнить оценку темпов эволюции осморегуляторных способностей в пределах классов Ostracoda и Branchiopoda. Это даст возможность отложить на оси абсцисс (рис. 2) более или менее точную датировку геологического времени. Использование обширных палеонтологических и палеоэкологических данных, вероятно, позволит также уточнить начальные моменты эволюции осморегуляторных способностей ракушковых и жаброногих ракообразных.

В первой половине XX века некоторые гидробиологи, изучая эстуарии, лагуны и солевые марши различных морей, обратили внимание на тот факт, что узкий солевой диапазон (от 5‰ до 8‰) является зоной стыка пресноводной и эвригалинной морской фауны. Позднее, в 60-х годах, опираясь на новые литературные данные, а также на результаты собственных экспериментальных и полевых исследований, В. В. Хлебович опубликовал цикл статей, в которых впервые было показано, что соленость внешней или внутренней среды порядка 5—8‰ является универсальным барьером, при переходе через который меняется ряд существенных биологических свойств на разных уровнях биологической интеграции. Итогом этих работ была разработка Хлебовичем концепции критической солености (Хлебович, 1974).

Анализ графиков, приведенных на рис. 1, убедительно свидетельствует о справедливости концепции критической солености 5—8‰ в приложении к ракушковым и жаброногим ракообразным. У эвригалинных морских Ostracoda нижняя граница соленостных толе-

рантных диапазонов близка к критической (рис. 1, 3). У типичных пресноводных Ostracoda и Branchiopoda верхняя граница соленостных толерантных диапазонов близка к критической солености (6). У вторичноморских ракушковых и жаброногих ракообразных нижняя граница соленостных толерантных диапазонов также близка к критической (9). Переход от состояния изоосмотичности гемолимфы и окружающей воды к гиперосмотической регуляции гемолимфы у широко эвригалинных морских (4), солоноватоводных Ostracoda морского происхождения (5) и солоноватоводных Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения, группа I (6\*), происходит в зоне критической солености. У солоноватоводных, группа II (7), эвригалинных (8) и широко эвригалинных ракушковых и жаброногих ракообразных пресноводного происхождения (8\*) смена гиперосмотической регуляции гемолимфы на гипоосмотическую осуществляется также в зоне критической.

Однако, как следует из 1\* и 2, у стеногалинных морских и типичных морских Ostracoda гибель при понижении солености наступает до критической солености 5—8‰. Для подавляющего большинства стеногалинных морских ракушковых ракообразных неприемлемо опреснение ниже 26—30‰, а типичных морских — ниже 16—20‰ (Benson, 1961; Neale, 1964; Wagner, 1964; Kilenyi, 1969; Keyser, 1977; и др.). О справедливости этого положения свидетельствует сравнительный анализ фаун Ostracoda Баренцева и Белого морей, Средиземного и Черного морей (Яшнов, 1948; Акатова, 1957; Рудяков, 1962; Шорников, 1969; Neale, Howe, 1975; и др.). Поэтому, по-видимому, справедливо будет выделить в дополнение к зоне критической солености 5—8‰ — барьерные зоны: 16—20‰ и 26—30‰. Очевидно, также необходимо обозначить барьерные зоны и в области высоких соленостей, т. е. при концентрациях, превышающих концентрацию нормальной морской воды. Такими барьерными зонами для стеногалинных, типичных морских, эвригалинных морских ракушковых ракообразных будут солености 36—40‰, а для широко эвригалинных морских Ostracoda и для вторичноморских Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения — солености 50—55‰.

На рис. 3, где изображены соленостные толерантные диапазоны ракушковых и жаброногих ракообразных, пунктирными линиями отмечены пять зон барьерных соленостей, которые, как нам представляется, следует различать в морских водах. Рассмотрим последовательно, хотя бы кратко, каждую из них.

Первая, собственно критическая соленость морских вод 5—8‰ является непреодолимым барьером для эвригалинных морских ракушковых ракообразных и для вторичноморских ракушковых и жаброногих ракообразных пресноводного происхождения. Ее преодолевают только широко эвригалинные морские и солоноватоводные Ostracoda морского происхождения благодаря способности переходить при опреснении от состояния изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой к гиперосмотической регуляции гемолимфы.

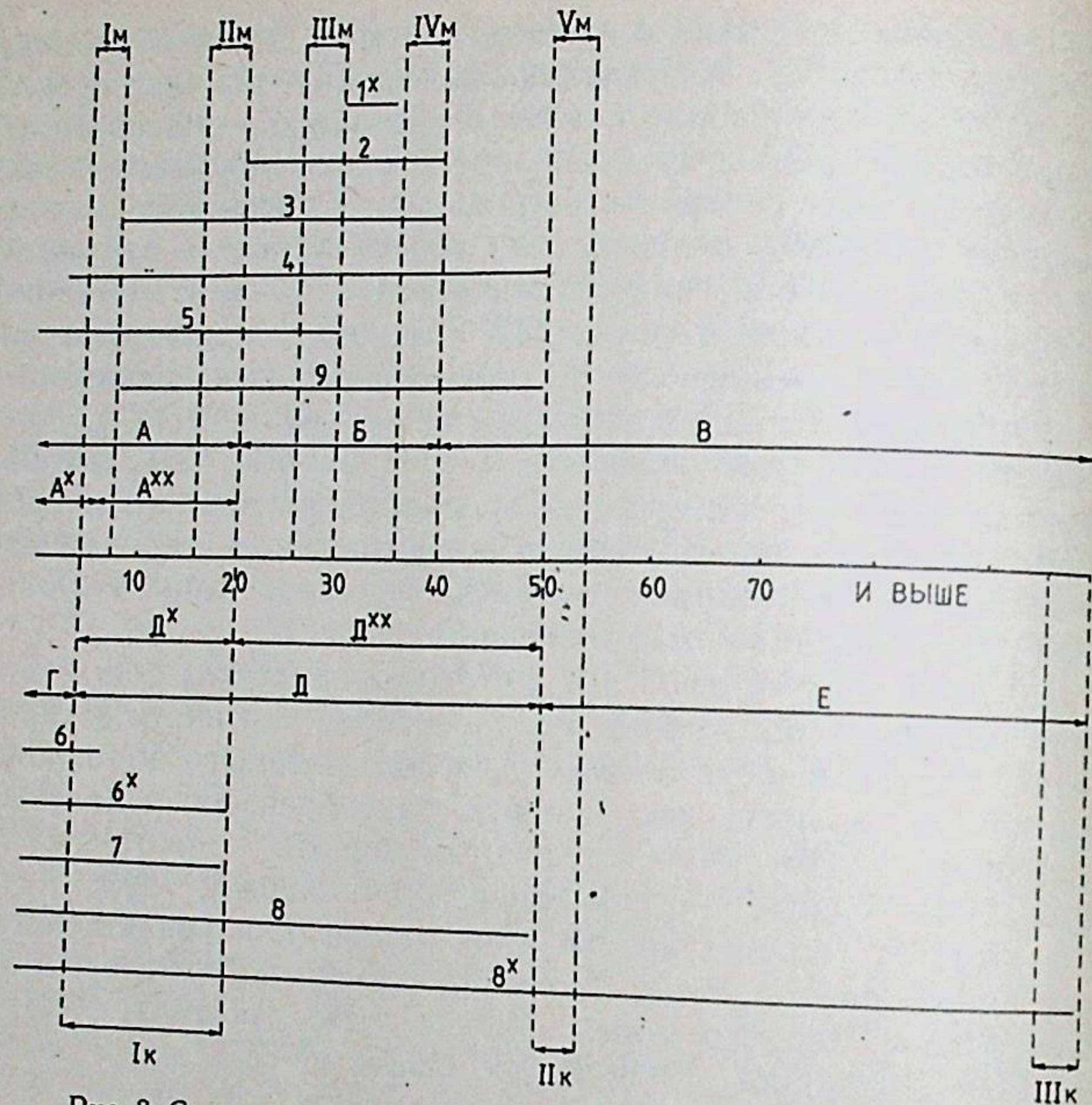


Рис. 3. Соленостные толерантные диапазоны ракушковых и жаброногих ракообразных из морских и континентальных вод.

Осевая линия — соленость, ‰; выше осевой линии — соленостные толерантные диапазоны обитателей морских вод; ниже осевой линии — континентальных вод.  
 А — морские солоноватые воды; А\* — морские солоноватые воды до критической солености 5—8‰; А\*\* — морские солоноватые воды после критической солености 5—8‰; Б — типичные морские виды; В — морские гипергалинные воды; Г — пресные воды; Д — континентальные солоноватые воды; Д\* — континентальные солоноватые воды в зоне критической солености 5—20‰; Д\*\* — континентальные солоноватые воды после критической солености 5—20‰; Е — континентальные гипергалинные воды; Iм — первая барьерная соленость морских вод 5—8‰; IIм — вторая барьерная соленость морских вод 16—20‰; IIIм — третья барьерная соленость морских вод 26—30‰; IVм — четвертая барьерная соленость морских вод 36—40‰; Vм — пятая барьерная соленость морских вод 50—55‰; Iк — первая барьерная соленость континентальных вод (около 100, 200 и 300‰); IIк — вторая барьерная соленость континентальных вод (около 100, 200 и 300‰); IIIк — третья барьерная соленость континентальных вод (около 100, 200 и 300‰).  
 Обозначения 1—9 как на рис. 1.

Стеногалинные и типичные морские ракушковые ракообразные не достигают первой барьерной солености морских вод, так как у этих осмоконформеров клетки, вероятно, менее устойчивы к повреждающему воздействию опреснения, чем у эвригалинных морских Ostracoda, которые также являются осмоконформерами (рис. 1, 3). В связи с этим, следует отметить максимальную выраженность клеточной устойчивости к повреждающему воздействию опреснения у эвригалинных морских ракушковых ракообразных. Вторично-морские Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения не могут преодолеть первую барьерную соленость морских вод, так как, по-видимому, в новых морских условиях утратили способ-

ность к гиперосмотической регуляции гемолимфы в области низких (менее 8‰) соленостей, которая имелась у их предков (8).

Вторая барьерная соленость морских вод 16—20‰ является непреодолимой зоной для типичных морских ракушковых ракообразных. Ее с легкостью преодолевают эвригалинные морские, широко эвригалинные морские и солоноватоводные Ostracoda морского происхождения, а также вторичноморские ракушковые и жаброногие ракообразные пресноводного происхождения. Только стеногалинные морские Ostracoda не достигают второй барьерной солености морских вод, так как у них, очевидно, самая низкая клеточная устойчивость к повреждающему воздействию опреснения.

Третья барьерная соленость морских вод 26—30‰ — непреодолимая зона только для стеногалинных морских ракушковых ракообразных. Остальные обитатели морских вод с легкостью преодолевают ее. Следует отметить, что эта барьерная соленость, вероятно является верхней соленостной границей распространения солоноватоводных Ostracoda морского происхождения. В зоне третьей барьерной солености морских вод, ближе к 30‰, по-видимому, можно обнаружить всех обитателей морских вод как первичноморских и родственных им (1\*—5) так и вторичноморских пресноводного происхождения (9).

Четвертая барьерная соленость морских вод 36—40‰ является верхней соленостной границей распространения стеногалинных, типичных морских, эвригалинных морских ракушковых ракообразных. Ее преодолевают только широко эвригалинные морские Ostracoda и вторичноморские Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения. Первые — очевидно, за счет максимальной выработанной клеточной устойчивости к повреждающему воздействию переосолонения, так как при этих соленостях они являются осмоконформерами (4), а вторые — за счет способности к гипоосмотической регуляции гемолимфы (9), которая позволяет им поддерживать общую осмотическую концентрацию гемолимфы на более низком уровне, чем у окружающей морской гипергалинной воды.

Пятая барьерная соленость морских вод 50—55‰ — верхняя соленостная граница распространения широко эвригалинных морских ракушковых ракообразных и вторичноморских ракушковых и жаброногих ракообразных пресноводного происхождения. Выше этой барьерной солености морских вод как первичноморские Ostracoda, так и вторичноморские Ostracoda и Branchiopoda не встречаются. В морских водах с соленостью выше 55‰ (гипергалинные лагуны, супралиторальные ванны и солевые марши) могут быть обнаружены как результат случайных заносов только широко эвригалинные ракушковые и жаброногие ракообразные пресноводного происхождения (8\*), которые являются массовыми формами континентальных гипергалинных вод. Невозможность проникновения широко эвригалинных морских Ostracoda в морские воды с соленостью более 55‰, по-видимому, связана с достижением предела совершенствования клеточной устойчивости к повреждающему воздействию пере-

Взаимосвязь соленостных толерантных диапазонов  
и типов осмотических отношений гемолимфы с окружающей водой  
у ракушковых и жаброногих ракообразных

Виды	Соленостный толерантный диапазон, ‰	Тип осмотических отношений
Класс Ostracoda		
Отряд Myodocopida		
Подотряд Myodocopa		
Семейство Cypridinidae		
<i>Vargula norvegica</i>	33—35 (Neale, 1964)	1*
<i>Philomedes brenda</i>	26,6—35 (Акатова, 1957)	2
<i>Euphilomedes nipponica</i>	стеногалинный морской вид (Аладин, Шоников, 1986)	1*
Подотряд Halocypriformes		
Семейство Halocyprididae		
<i>Discoconchoecia elegans</i>	20—35 (Neale, 1964)	2
<i>Boroecia borealis</i>	стеногалинный морской вид (Чавтур, 1978)	1*
Отряд Podocopida		
Подотряд Podocopa		
Надсемейство Cytheracea		
Семейство Cytheridae		
<i>Cythere lutea</i>	10—35 (Neale, 1964)	3
<i>Microcytherura nigrescens</i>	11—35 (Шорников, 1969)	3
<i>Cytheromorpha fuscata</i>	1—18 (29?) (De Deckker, 1981)	7
<i>C. japonica</i>	19,9—35 (Аладин, Шорников, 1986)	2
Семейство Leptocytheridae		
<i>Leptocythere pellucida</i>	3—35 (Neale, 1964)	4
<i>L. lacertosa</i>	6,1—26 (Рудяков, 1962; Яр- векюльг, 1968)	4
<i>L. jabaeformis</i>	18—35 (Шорников, 1969)	2
<i>L. histriana</i>	17—59,26 (Шорников, 1969)	4
<i>L. bacuana</i>	пресная — 12,7 (Шорников, 1969; Аладин, 1983)	7
<i>Amnicythere cymbula</i>	пресная — 18,3 (Шорников, 1969; 1974; Аладин, 1983)	7
<i>Tanella supralittoralis</i>	2—44 (Аладин, Шорников, 1986)	4
<i>T. sp.</i>	пресная — 28 (Аладин, Шор- ников, 1986)	5
Семейство Limnocytheridae		
<i>Limnocythere inopinata</i>	пресная — 14,7 (Шорников, 1969; De Deckker, 1981; Ала- дин, 1983)	6*
<i>L. stationis</i>	пресная — 10,3 (Аладин, Шор- ников, 1986)	6*
<i>Galolimnocythere aralensis</i>	слабосоленоватая — 18,1 (Шоников, 1974; Аладин, 1983)	7
Семейство Cytheromatidae		
<i>Cytheroma karadaginis</i>	18—35 (Шорников, 1969)	2
Семейство Cytherideidae		
<i>Cytheridea papillosa</i>	10—35 (Neale, 1964)	3
<i>Cyprideis torosa</i>	пресная — 96 (Шорников, 1974)	8*
Семейство Cushmanideidae		
<i>Pontocythere bacescoi</i>	11—35? (Шорников, 1969)	3

осолонения у осмоконформных ракушковых ракообразных. Что же касается вторичноморских Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения, то они, очевидно, могли бы, благодаря способности к гипоосмотической регуляции гемолимфы, преодолеть пятую критическую соленость морских вод. Однако имеющиеся на сегодняшний день данные (см. таблицу, 9), не позволяют указать для них как верхний соленостный предел обитания концентрации морской воды, превышающие 50—55‰.

В континентальных водах на примере ракушковых и жаброногих ракообразных можно, вероятно, выделить три зоны барьерных соленостей (рис. 3).

Первая барьерная соленость континентальных вод 5—20‰ является непреодолимой зоной для типичных пресноводных Ostracoda и Branchiopoda. Ее преодолевают эвригалинные и широко эвригалинные ракушковые и жаброногие ракообразные пресноводного происхождения благодаря способности к гипоосмотической регуляции гемолимфы при высоких соленостях. Солонатоводные Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения выдерживают осолонения, но лишь в пределах зоны первой барьерной солености. Это им, по-видимому, удается для первой группы (6\*) в силу ограниченной способности клеток противостоять повреждающему воздействию повышенных концентраций солей, а для второй группы (7) — в силу становления способности к гипоосмотической регуляции гемолимфы. Первая барьерная соленость континентальных вод есть не что иное как продолжение в континентальных водах первой собственно критической солености морских вод 5—8‰ несмотря на то, что ее границы от 5‰ до 20‰. Расширение зоны критической солености в континентальных водах по сравнению с морскими водами, очевидно, происходит из-за различия этих вод по химическому составу. Недавно на примере ракушковых и жаброногих ракообразных удалось экспериментально показать смещение и расширение барьера критической солености 5—8‰ в Каспийском и Аральском морях (Аладин, 1983б). Эти огромные континентальные водоемы в прошедшие геологические эпохи утратили связь с водами Мирового океана. В результате этого их воды, и в особенности воды Аральского моря, сильно метаморфизировались и приобрели как бы промежуточный тип между гидрокарбонатно-кальциевыми водами суши и хлоридно-натриевыми водами морей. В Каспийском море зона критической солености охватывает диапазон от приблизительно 7‰ до 11‰, а в Аральском от 8‰ до 13‰. В связи с этим, вероятно, допустимо будет предположить, что в типичных гидрокарбонатно-кальциевых континентальных водах размах первой собственно критической солености может быть от 5‰ до 20‰. О справедливости этого предположения свидетельствуют данные приведенные в таблице, а также многочисленные полевые наблюдения зоологов и гидробиологов, работающих на континентальных солончатых водоемах (Löffler, 1961; Мануйлова, 1964; Remane, Schlieper, 1971; De Deckker, 1981, 1983; и др.).

Виды	Соленостный толерантный диапазон, ‰	Тип осмотических отношений
Семейство Trachyleberididae		
<i>Carinocythereis rubra</i>	11—35 (Шорников, 1969)	3
<i>Bicornocythere bisanensis</i>	14,9—39,4 (Аладин, Шорников, 1986)	3
Семейство Hemicytheridae		
<i>Hemicythere villosa</i>	8,2—35 (Neale, 1964; Аладин, 1985)	3
<i>H. emarginata</i>	20—35 (Neale, 1964)	2
<i>Urocythereis margaritifera</i>	18—35 (Шорников, 1969)	2
<i>Tyrrhenocythere amnicola do- netziensis</i>	пресная — 18,3 (Шорников, 1974; Аладин, 1983)	7
<i>Spinileberis quadriaculeata</i>	22,4—36,1 (Аладин, Шорников, 1986)	2
<i>Robustaurilla assimilus</i>	19,9—35 (Аладин, Шорников, 1986)	2
Семейство Loxoconchidae		
<i>Hirschmannia viridis</i>	2—35 (Neale, 1964)	4
<i>H. sp.</i>	стеногалинный морской вид (Аладин, Шорников, 1986)	1*
<i>Loxoconcha impressa</i>	4,1—35 (Neale, 1964; Аладин, 1985)	4
<i>L. fragilis</i>	10—35 (Neale, 1964)	3
<i>L. pontica</i>	11—35 (Шорников, 1969)	3
<i>L. aestuarii</i>	1,8—45 (Шорников, 1969)	4
<i>L. bulgarica</i>	11—35? (Шорников, 1969)	3
<i>L. elliptica</i>	1,53—58,1 (Шорников, 1969)	4
<i>L. lepida</i>	пресная — 18,3 (Шорников, 1969; Аладин, 1983)	7
<i>L. uranouchensis</i>	20,3—35 (Аладин, Шорников, 1986)	2
<i>L. sp.</i>	стеногалинный морской вид (Аладин, Шорников, 1986)	1*
Семейство Paracytherideidae		
<i>Paracytheridea paulii</i>	стеногалинный черноморский вид (Шорников, 1969)	1*
Семейство Cytheruridae		
<i>Cytherura similis</i>	12,6—35 (Рудяков, 1962; Аладин, 1985)	3
<i>Semicytherura nigrescens</i>	3—35 (Рудяков, 1962; Neale, 1964)	4
<i>S. undata</i>	10—35 (Neale, 1964)	3
<i>S. sp. A</i>	стеногалинный морской вид (Аладин, Шорников, 1986)	1*
<i>S. sp. B</i>	стеногалинный морской вид (Аладин, Шорников, 1986)	1*
<i>Hemicytherura bulgarica</i>	11—22,6 (Шорников, 1969; Аладин, 1984)	3
<i>Howeina camptocytheroidea</i>	19,9—36,1 (Аладин, Шорников, 1986)	2
Семейство Xestoleberididae		
<i>Xestoleberis depressa</i>	10—35 (Neale, 1964)	3
<i>X. decipiens</i>	11—35 (Шорников, 1969)	3
<i>X. aurantia</i>	2—51,17 (Шорников, 1969)	4
<i>X. hanai</i>	20,3—35 (Аладин, Шорников, 1986)	2
Семейство Bythocytheridae		
<i>Jonesia simplex</i>	10—35 (Neale, 1964)	3

Виды	Соленостный толерантный диапазон, ‰	Тип осмотических отношений
Семейство Paradoxostomatidae		
<i>Acetabulastoma hyperboreum</i>	морской эктопаразитический вид (Шорников, 1970)	3
<i>hyperboreum</i>	11—35 (Шорников, 1969)	3
<i>Paradoxostoma intermedium</i>	стеногалинный морской вид (Аладин, Шорников, 1986)	1*
<i>P. ussuricum</i>	стеногалинный морской вид (Аладин, Шорников, 1986)	1*
<i>P. brunneum</i>	стеногалинный морской вид (Аладин, Шорников, 1986)	1*
<i>P. sp.</i>	стеногалинный морской вид (Аладин, Шорников, 1986)	1*
<i>Cytherois cera</i>	1,7—59,26 (Шорников, 1969)	4
<i>C. sp.</i>	стеногалинный морской вид (Аладин, Шорников, 1986)	1*
<i>Sclerochilus (Praesclerochilus) verecundus</i>	21,2—35 (Аладин, Шорников, 1986)	2
Семейство неизвестно		
<i>Aspidoconcha sp.</i>	18—42 (Аладин, Шорников, 1986)	2
Надсемейство Terrestricytheracea		
Семейство Terrestricytheridae		
<i>Terrestricythere ivanovae</i>	пресная — 42 (Аладин, Шорников, 1986)	8
<i>T. pratensis</i>	пресная — 36 (Аладин, Шорников, 1986)	8
Надсемейство Cypridacea		
Семейство Pontocyprididae		
<i>Propontocypris maculata</i>	21,7—35 (Аладин, Шорников, 1986)	9
Семейство Candonidae		
<i>Aglaiocypris complanata</i>	13,6—35 (Шорников, 1969; Аладин, 1984)	9
<i>Candona schweyeri</i>	пресная — 8,1 (Шорников, 1969; Аладин, 1983)	6
<i>C. marchica</i>	0,2—7,3 (Neale, 1964; Аладин, 1983)	6
<i>Cyclocypris laevis</i>	пресная — 9 (Neale, 1964; Аладин, 1983)	6*
<i>C. ovum</i>	пресная — 8 (Бронштейн, 1947; Аладин, 1984a)	6
Семейство Cyprididae		
<i>Cyprinotus salina</i>	0,4—14 (Neale, 1964)	6*
<i>Heterocypris incongruens</i>	пресная — 20 (Бронштейн, 1947; De Deckker, 1981)	6*
<i>Eucypris inflata</i>	1,56—110 (Шорников, 1969; De Deckker, 1981)	8*
<i>Dolerocypris fasciata</i>	пресная — 7,7 (Аладин, Шорников, 1986)	6
Семейство Cypridopsidae		
<i>Cypridopsis aculeata</i>	0,4—14 (Neale, 1964)	6*
<i>C. vidua</i>	пресная — 10,3 (Аладин, Шорников, 1986)	6*
<i>Potamocypris steuerei</i>	0,079—25,84 (Шорников, 1969)	8
<i>Plesiocypridopsis newtoni</i>	0,3—15,7 (De Deckker, 1981)	6*
Надсемейство Darwinulacea		

Виды	Соленостный толерантный диапазон, ‰	Тип осмотических отношений
Семейство Darwinulidae <i>Darwinula stevensoni</i>	пресная — 15 (Бронштейн, 1947; De Deckker, 1981)	6*
Класс Branchiopoda Отряд Anostraca Семейство Branchiopoda <i>Branchinecta paludosa</i>	пресная — 8 (Смирнов, 1936)	6 (Беляев 1950)
<i>B. gaini</i>	пресноводный вид (Ralph, 1967)	6 (Ralph, 1967)
<i>B. campestris</i>	пресная? — 23,5 (Broch, 1968)	6*
<i>Branchinella australensis</i>	пресная — 3,9 (Geddes, 1973)	6 (Broch, 1968)
<i>B. compacta</i>	пресная — 11,5 (Geddes, 1973)	6* (Geddes, 1973)
Семейство Artemiidae <i>Artemia salina</i>	пресная — 350 (Croghan, 1958)	8* (Медведева, 1927; Куенен, 1939; Беляев, 1950; Croghan, 1958)
<i>Parartemia zietziana</i>	пресная — 179—301 (Geddes, 1973, 1983)	8* (Geddes, 1973, 1983)
Семейство Polyartemiidae <i>Polyartemia forcipata</i>	пресная — 6,5 (Беляев, 1950)	6 (Беляев, 1950)
Семейство Chirocephalidae <i>Chirocephalus diaphanus</i>	пресноводный вид (Pappikar, 1941)	6 (Pappikar, 1941)
<i>Pristicephalus josephinae</i>	пресная — 9 (Беляев, 1950)	6* (Беляев, 1950)
Семейство Streptocephalidae <i>Streptocephalus torvicornis</i>	пресная — 11 (Аладин, 1983а)	6*
Отряд Notostraca Семейство Triopsidae <i>Triops cancriformis</i>	пресная — 10 (Аладин, 1983а)	6*
<i>T. longicaudatus</i>	пресноводный вид (Ногне, 1966)	6
<i>Lepidurus productus</i>	пресная — 5,6 (Беляев, 1950)	6 (Ногне, 1966) (Беляев, 1950)
Отряд Conchostraca Подотряд Spinicaudata Семейство Cyzicidae <i>Cyzicus tetracerus</i>	пресная — 14 (Аладин, 1983а)	6*
Подотряд Laevicaudata Семейство Lynceidae <i>Lynceus brachyurus</i>	пресноводный вид (Смирнов, 1940)	6 (Беляев, 1950)
Отряд Cladocera Надсемейство Sidoidea Семейство Sididae <i>Sida crystallina</i>	пресная — 12 (Аладин, 1983а)	6*
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	пресная — 5 (Remane, Schlieper, 1971)	6

Виды	Соленостный толерантный диапазон, ‰	Тип осмотических отношений
<i>Penilia avirostris</i>	10—49 (Leder, 1915; Gurney, 1927)	9
Надсемейство Chydoroidea Семейство Daphniidae <i>Daphnia magna</i>	пресная — 10 (Аладин, 1983а)	6* (Fritsche, 1917, Аладин, 19826)
<i>D. pulex</i>	пресная — 13 (Аладин, 1983а)	6* (Fritsche, 1917; Беляев, 1950; Аладин, 19826)
<i>D. longispina</i>	пресная — 11,9 (Зиновьев, 1931)	6*
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	пресная — 16 (Аладин, 1983а)	6*
<i>Simocephalus vetulus</i>	пресная — 15 (Аладин, 1983а)	6*
Семейство Bosminidae <i>Bosmina longirostris</i>	пресная — 10 (Аладин, 19826)	6*
Семейство Macrothricidae <i>Macrothrix hirsuticornis</i>	пресная — 30 (Löffler, 1961) до 10 (Аладин, 19826)	6*
Семейство Chydoridae <i>Chydorus sphaericus</i>	пресная — 12 (Аладин, 1983а)	6*
<i>Eurycercus glacialis</i>	пресноводный вид (Мануйлова, 1964)	6 (Беляев, 1950)
Семейство Moinidae <i>Moina mongolica</i>	пресная — 97,14 (Суханова, 1971)	8*
<i>M. brachiata</i>	пресная — 36,4 (Löffler, 1961) до 14,5 (Аладин, 19826)	6* (Potts, Durning, 1980; Аладин, 19826)
<i>M. macroscopa</i>	пресная — 22,2 (Löffler, 1961) до 15 (Аладин, 1983а)	6*
<i>M. hutchinsoni</i>	пресная — 39 (Löffler, 1961)	8 (Potts, Durning, 1980)
Надсемейство Polyphemoidea Семейство Polyphemidae <i>Polyphemus pediculus</i>	пресная — 8 (Аладин, 19826)	6 (Potts, Durning, 1980; Аладин, 19826)
<i>P. exiguus</i>	пресная — 14 (Аладин, 1982)	6*
Семейство Podonidae <i>Pleopsis schmackeri</i>	морской вид (Мордухай-Болтовской, 1978)	9
<i>P. polyphemoides</i>	1—35 (Remane, Schlieper, 1971) в пресной (Lilljeborg, 1901)	8 и 9
<i>Pseudevadne tergestina</i>	16,28—36 (Rammner, 1933; Долгопольская, 1958)	9
<i>Podon leuckarti</i>	6,1—35 (Remane, Schlieper, 1971)	9 (Хлебович, Аладин, 1976; Аладин, 1978а, 1982)

Виды	Соленостный толерантный диапазон, ‰	Тип осмотических отношений
<i>Evadne nordmanni</i>	1,3—35,4 (Jorgensen, 1933; Re- mane, Schlieper, 1971)	9 (Хлебович, Ала- дин, 1976; Ала- дин, 1978а, 1982; Potts, Durning, 1980)
<i>E. anonyx</i>	8—18,7 (Аладин, 1982а)	7
<i>Podonevadne trigona</i>	пресная — 22 (Аладин, 1982а)	8
<i>P. camplonyx</i>	4—28 (Аладин, 1982а)	8
<i>P. angusta</i>	10—17,9 (Мордухай-Болтов- ской, 1974; Аладин, 1982а)	7
<i>Cornigerius maesticus hircus</i> Семейство Cercopagidae	6—12,5 (Аладин, 1982а)	7
<i>Cercopadis pengoi pengoi</i>	пресная — 13 (Цееб, 1962; Мордухай-Болтовской, 1965, 1968)	6*
<i>C. p. aralensis</i>	солонатоводный подвид (Мордухай-Болтовской, 1974)	6*
<i>Apagis cylindrata</i>	солонатоводный вид (Мор- духай-Болтовской, 1968)	6*
<i>Bythotrephes longimanus arctica</i>	пресная — 6 (Беляев, 1950)	6 (Беляев, 1950)

Примечание. Когда тип осмотических отношений не сопровождается ссылкой, то данные взяты из следующих статей: для Ostracoda — Аладин, 1983, 1983б, 1984, 1984а, 1985; Аладин, Шорников, 1986; для Branchiopoda — Аладин, 1978, 1978а, 1979, 1982, 1982а, 1982б, 1983а, 1983б, 1984а.

Вторая барьерная соленость континентальных вод 50—55‰ — верхняя соленостная граница распространения эвригалинных Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения. Ее преодолевают только широко эвригалинные ракушковые и жаброногие ракообразные пресноводного происхождения, у которых максимально выражена способность к гипоосмотической регуляции гемолимфы.

Третья барьерная соленость континентальных вод не имеет четких границ (около 100, 200, 300‰). Она является соленостным пределом распространения широко эвригалинных Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения. Выше соленостей третьей барьерной зоны представители этих двух классов ракообразных не живут.

Большее число зон барьерных соленостей в морских водах по сравнению с континентальными, по-видимому, можно объяснить следующим образом. В море обитают как примитивные (рис. 1, 1\*, 2), так и совершенные осмоконформеры (3), примитивные (4, 5) и совершенные осморегуляторы (9). В континентальных же водах встречаются исключительно осморегуляторы (6—8\*), если не считать неудачную попытку некоторых солонатоводных ракушковых и жаброногих ракообразных пресноводного происхождения вернуться к осмотическому осмоконформности при высоких соленостях (более 8‰) с гиперосмотической регуляцией гемолимфы при низких соленостях

(6\*). Многообразие в морских водах уровней совершенствований соленостных адаптаций как среди осмоконформеров, так и среди осморегуляторов, очевидно, приводит к обилию зон барьерных соленостей в этих водах. В свою очередь, относительное однообразие в континентальных водах уровней совершенствования соленостных адаптаций, причем только среди осморегуляторов, приводит к наличию всего лишь трех зон барьерных соленостей. Следует еще раз подчеркнуть, что в морских водах из-за постоянства их химического состава границы зон барьерных соленостей, вероятно, имеют более четкую очерченность, чем в континентальных водах. Справедливо предположить, что в континентальных водах по степени смещения и расширения зоны первой собственно критической солености можно, по-видимому, судить о величине метаморфизации континентальных солонатоводных вод.

Зона критической солености 5—8‰ в морских водах (Хлебович, 1962; 1974; Khlebovich, 1969) и ее продолжение 5—20‰ в континентальных водах (Аладин, 1983б) — главная для всей гидросферы нашей планеты. Именно 5—8‰ являются центром, ядром морских солонатоводных вод (Хлебович, наст. сб.), а 5—20‰ — нижней границей континентальных солонатоводных вод (рис. 3). Первая барьерная соленость морских вод отражает максимальный уровень совершенствования осмоконформности и становление способности к гиперосмотической регуляции гемолимфы, а первая барьерная соленость континентальных вод — становление способности к гипоосмотической регуляции гемолимфы и неудачную попытку возвращения к вторичной осмоконформности.

Следующими по значимости идут в морских водах — пятая, а в континентальных — третья зона барьерных соленостей, так как они знаменуют собой самые верхние соленостные пределы распространения. Пятая — отражает максимальный уровень совершенствования осмоконформности и предел способности к гипоосмотической регуляции гемолимфы у вторичноморских форм, а третья — максимальный уровень способности к гипоосмотической регуляции у широко эвригалинных форм пресноводного происхождения.

Зоны II, III, IV морских вод и II континентальных вод носят как бы второстепенный характер. Первые три отражают уровни совершенствования осмоконформности, а вторая — уровень совершенствования гипоосмотической регуляции гемолимфы.

Рассмотренные зоны барьерных соленостей морских вод в какой-то мере совпадают с границами вод в Венецианской системе классификации вод по солености, принятой в 1958 г. Так например, гипергалинная зона (выше 40‰) соответствует соленостям после IV, эвгалинная (от 40‰ до 30‰) — соленостям в промежутке между III и IV, миксогалинная (ниже 30‰) — соленостям до III, полигалинная (от 30‰ до 18‰) — соленостям в промежутке между II и III, миксомезогалинная (от 18‰ до 5‰) — соленостям в промежутке между I и II, миксоолигогалинная (ниже 5‰) — соленостям до I.

Для рассмотренных зон барьерных соленостей континентальных вод совпадения с границами вод в Венецианской системе практически нет. Это и не удивительно, ведь в основу этой системы была положена классификация вод по солености Редেকে—Великангаса (Välikangas, 1926, 1933; Redeke, 1933), которая в основном опиралась на данные, полученные при изучении фаун эстуариев, заливов и проливов Балтийского моря. Привлечение же немногочисленных сведений о распространении гидробионтов в изолированных прибрежных водоемах Нидерландов существенно не повлияло на разработку системы, так как по величине метаморфизации вода в них, по-видимому, очень близка к морской.

Учитывая критические замечания в адрес Венецианской системы классификации вод по солености, прозвучавшие еще в 1963 г. в Неаполе на международном симпозиуме, посвященном рассмотрению Ostracoda в качестве экологических и палеоэкологических индикаторов (Neale, 1964; Wagner, 1964), а также принимая во внимание изложенные в настоящей работе данные, необходимо, очевидно, отметить следующее. Во-первых, Венецианская система неудачна, так как не разделяет морские хлоридно-натриевые воды и континентальные гидрокарбонатно-кальциевые воды, т. е. не учитывает величину метаморфизации вод. Во-вторых, в ней предпринята попытка классифицировать воды без учета специфики осморегуляции различных классов гидробионтов. Создание естественных классификаций вод и фаун неотделимо от верного определения в морских и континентальных водах количества и размаха зон барьерных соленостей, для каждого класса гидробионтов, а это предполагает более или менее точное представление степени совершенствования как осмоконформности, так и осморегуляции в пределах класса.

Попытки создать универсальные классификации одновременно для морских и континентальных вод и охватывающие все классы гидробионтов без учета эволюционной продвинутости их осморегуляторных способностей, вероятно, не увенчаются успехом. На современном этапе, по-видимому, необходимо для каждого класса гидробионтов создать свою классификацию с учетом разделения морских и континентальных вод и степени совершенства осморегуляции, как это в первом приближении сделано на рис. 3 для ракушковых и жаброногих ракообразных. Когда же это будет выполнено для большинства основных классов гидробионтов, тогда можно осуществить синтез этих классификаций и создать несколько более общих систем родственных по эволюционной продвинутости осморегуляторных способностей. Большинство из этих систем будет подразделяться на две части: морскую и континентальную, некоторые же из них только на морскую, или только континентальную часть. Дальнейшего объединения систем, очевидно, проводить не будут, так как это приведет к вторичному созданию искусственной системы подобной Венецианской.

Многие положения, высказанные в данной работе опираются на идеи ряда исследователей как отечественных: Г. М. Беляев (1950;

1952; 1957), А. Г. Гинецинский (1963), В. В. Хлебович (1974), так и зарубежных (Krogh, 1939; Remane, 1940, 1958; Potts, Parry, 1964; Remane, Schlieper, 1971; Croghan, 1958, 1983), которые закладывали фундамент строящейся в настоящее время общей теории осморегуляции гидробионтов. Именно они впервые попытались, опираясь на разрозненные и неполные сведения об экологии и физиологии осморегулирующих гидробионтов, представить общую картину распространения водных животных в зависимости от фактора солености, с эволюционных позиций оценить процесс совершенствования осмоконформности и осморегуляции, а также создать естественную классификацию вод и фаун. В связи с этим принципиально новым в настоящей работе является лишь рассмотрение и проверка этих воззрений на примере представителей классов Ostracoda и Branchiopoda и переоценка с современных позиций особенностей осморегуляции гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных из морских и континентальных солоноватых вод, так как в морских солоноватых водах, вероятно, впервые произошел переход от осмоконформности к осморегуляции (гиперосмотической), а в континентальных солоноватых водах, по-видимому, впервые возникла способность к гипоосмотической регуляции гемолимфы.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Акатова Н. А. Остракоды Онежского залива Белого моря.— В кн.: Материалы по комплексному изучению Белого моря. М.—Л., изд-во АН СССР, 1957, с. 428—433.
- Аладин Н. В. Гипоосмотическая регуляция у морского ветвистоусого рачка *Penilia avirostris*.— Журн. эвол. биохим. и физиол., 1978, т. 14, № 6, с. 599—601.
- Аладин Н. В. Осморегуляторные способности морских Cladocera.— В кн.: Морфология, систематика и эволюция животных. Л., изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1978а, с. 42—43.
- Аладин Н. В. Морфофизиологические адаптации морских ветвистоусых ракообразных. Автореф. канд. дис., Л., 1979, 23 с.
- Аладин Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 1. Формы из открытых морей и океанов.— Зоол. журн., 1982, т. 61, вып. 3, с. 341—351.
- Аладин Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 2. Формы из Каспийского и Аральского морей.— Зоол. журн., 1982а, т. 61, вып. 4, с. 507—514.
- Аладин Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 3. Формы из солоноватых и пресных вод.— Зоол. журн., 1982б, т. 61, вып. 6, с. 851—860.
- Аладин Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых ракообразных Ostracoda из Каспийского и Аральского морей.— Зоол. журн., 1983, т. 62, вып. 1, с. 51—57.
- Аладин Н. В. Амфиосмотическая регуляция у эвригалинного ветвистоусого ракообразного *Moina mongolica* Daday.— Гидробиол. журн., 1983а, т. 19, вып. 1, с. 76—81.
- Аладин Н. В. О смещении барьера критической солености в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных.— Зоол. журн., 1983б, т. 62, вып. 5, с. 689—694.
- Аладин Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых ракообразных из Черного и Азовского морей.— Зоол. журн., 1984, т. 63, вып. 2, с. 185—190.



- Аладин Н. В. Влияние температуры на осморегуляторные способности жаброногих и ракушковых ракообразных.— Зоол. журн., 1984а, т. 63, вып. 8, с. 1158—1163.
- Аладин Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых ракообразных из Баренцева и Белого морей. Эволюция функции осморегуляции в пределах подкласса Ostracoda.— Зоол. журн., 1985, т. 64, вып. 3, с. 368—376.
- Аладин Н. В., Шорников Е. И. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых ракообразных из Японского моря.— Зоол. журн., 1986, т. 65, вып. 6, с. 829—836.
- Беляев Г. М. Осморегуляторные способности низших ракообразных материковых вод.— Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1950, т. 2, с. 194—213.
- Беляев Г. М. Осмотическое давление полостной жидкости водных беспозвоночных в водоемах различной солености.— Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1951, т. 3, с. 92—139.
- Беляев Г. М. Физиологические способности представителей одних и тех же видов в водоемах различной солености.— Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1957, т. 8, с. 321—353.
- Бронштейн З. С. Ostracoda пресных вод.— В кн.: Фауна СССР. Ракообразные. Нов. сер., т. 31, вып. 2, 1, М.—Л., изд-во АН СССР, 1947, 339 с.
- Гинецинский А. Г. Физиологические механизмы водносолевого равновесия. М.—Л., Наука, 1963, 427 с.
- Долгопольская М. А. Cladocera Черного моря.— Тр. Севастопольск. биол. ст. АН СССР, 1958, т. 10, с. 27—75.
- Зиновьев А. Н. Соленые и солоноватые водоемы Троицкого района Уральской области.— Изв. Пермск. биол. научно-исслед. ин-та, 1934, т. 9, вып. 6—8, с. 271—295.
- Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР.— В кн.: Определители по фауне СССР, т. 88, М.—Л., Наука, 1964, 327 с.
- Мордухай-Болговской Ф. Д. Каспийские полифемиды в водохранилищах Дона и Днепра.— Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1965, вып. 8(11), с. 37—43.
- Мордухай-Болговской Ф. Д. Отряд ветвистоусые Cladocera.— В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., Пищевая пром., 1968, с. 120—160.
- Мордухай-Болговской Ф. Д. Подкласс Листоногие, Branchiopoda.— В кн.: Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., Пищевая пром., 1974, с. 112—134.
- Мордухай-Болговской Ф. Д. К систематике морских Podonidae (Cladocera)— Зоол. журн. 1978, т. 57, вып. 4, с. 523—529.
- Рудяков Ю. А. Ostracoda мелководий Кандалакшского залива Белого моря.— В кн.: Биология Белого моря. (Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ). М., изд-во МГУ, 1962, с. 130—142.
- Смирнов С. С. Phyllozoa Арктики.— Тр. Арктич. ин-та, 1936, т. 51, 100 с.
- Смирнов С. С. Листоногие раки.— В кн.: Жизнь пресных вод СССР. М.—Л., изд-во АН СССР, 1940, т. 1, с. 313—330.
- Суханова Е. Р. *Moina microphthalmia* (Cladocera, Daphniidae) в ультрагалинных условиях на Северном Кавказе.— Зоол. журн. 1971, т. 50, вып. 2, с. 285—287.
- Хлебович В. В. Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды.— Журн. общ. биол. 1962, т. 23, вып. 2, с. 90—97.
- Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., Наука, 1974, 236 с.
- Хлебович В. В., Аладин Н. В. Гипотоническая регуляция у морских ветвистоусых ракообразных *Evadne nordmanni* и *Podon leuckarti*.— Журн. эвол. биохим. и физиол., 1976, т. 12, № 6, с. 591—592.
- Цеб Я. Я. О некоторых общих закономерностях формирования гидробиологического режима Каховского водохранилища.— Тр. зональн. совещ. по типол. и биол. обоснов. пользов. внутр. (пресн.) водоем. юж. зоны СССР, Кишинев, 1962, с. 204—210.
- Чавтур В. Г. Видовой состав и особенности распределения планктонных остракод (Ostracoda, Myodocora) в центральной части Арктического бассейна.— Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 12, с. 1790—1798.
- Шорников Е. И. Подкласс остракода, или ракушковые раки.— В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев, Наукова думка, 1969, с. 163—260.
- Шорников Е. И. *Acetabulastoma* — новый род остракод, эктопаразитов Amphipoda.— Зоол. журн. 1970, т. 49, вып. 8, с. 1132—1143.

- Шорников Е. И. Подкласс Ракушковые, Ostracoda — В кн.: Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., Пищевая пром., 1974, с. 180—199.
- Ярвекюльг А. А. Донная фауна Матсалуского залива и района его устья.— Тр. гос. заповедников ЭстССР, 1968, вып. 1, с. 63—84.
- Яшнов В. А. Отряд Ostracoda — Ракушковые раки.— В кн.: Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М., Советская наука, 1948, с. 176—183.
- Benson R. H. Ecology of Ostracode Assemblages.— In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q, Arthropoda 3. Crustacea Ostracoda.— Geol. Soc. Am. and Univ. of Kansas Press, 1961, p. 56—63.
- Broch E. S. The osmotic adaptation of the fairy shrimp *Branchinecta campestris* Lynch to saline waters.— Limnol. Oceanog. 1968, vol. 14, p. 485—492.
- Carbonel P. La conquête des milieux de Plateforme Continentale par l'ensemble *Carinocythereis antiquata* (carinata depuis le Miocène Moyen).— In: Aspects of Ecology and Zoogeography of Recent and Fossil Ostracoda. The Hague, Dr. W. Junk b. v. Publishers, 1977, p. 407—416.
- Carbonel P. Les Ostracodes, traceurs des variations hydrologiques dans des systemes de transition eaux douces-eaux salées.— Mém. Soc. géol. Fr., N. S., 1982, N 144, p. 117—128.
- Carbonnei G. Morphométrie et hypersalinité chez *Cyprideis torosa* (Jones) (Ostracoda, actuel) dans les salines de Santa-Pola (Alicante, Espagne).— Sci. géol. Bull., 1983, vol. 36, N 4, p. 211—219.
- Croghan P. C. The osmotic and ionic regulation of the *Artemia salina* (L).— J. exp. Biol., 1958, vol. 35, p. 219—233.
- Croghan P. C. Osmotic regulation and the evolution of brackish- and fresh-water faunas.— J. geol. Soc. London, 1983, vol. 140, p. 39—46.
- De Deckker P. Ostracoda of athalassic saline lakes.— Hydrobiologia, 1981, vol. 81/82, p. 131—144.
- De Deckker P. Notes on the ecology and distribution of nonmarine ostracods in Australia.— Hydrobiologia, 1983, vol. 106, p. 223—234.
- Fritsche H. Studien über die Schwankungen des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeiten bei *Daphnia magna*.— Int. Revue ges. Hydrobiol., 1917, Bd. 8, S. 22—80, 124—203.
- Geddes M. C. Salinity tolerance and osmotic and ionic regulation in *Branchinella australiensis* and *B. compacta* (Crustacea: Anostraca).— Comp. Biochem. Physiol., 1973, vol. 45A, p. 559—569.
- Geddes M. C. The brine shrimps *Artemia* and *Parartemia*. Comparative physiology and distribution in Australia.— Hydrobiologia, 1981 vol. 81, p. 169—179.
- Gurney R. Report on the Copepoda and Cladocera of the plankton of the Cambridge expedition to the Suez Canal, 1924.— Trans. Zool. Soc. London, 1927, vol. 22, N 2—5, p. 139—172.
- Horne F. R. Some aspects of ionic regulation in the tadpole shrimp *Triops longicaudatus*.— Comp. Biochem. Physiol., 1966, vol. 19, p. 313—316.
- Jorgensen O. M. On the Marine Cladocera from the Northumbrian plankton.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1933, vol. 19, p. 177—226.
- Keyser D. Ecology and zoogeography of recent brackish-water Ostracod (Crustacea) from South-West Florida.— Aspects of Ecology and Zoogeography of Recent and Fossil Ostracoda. The Hague, Dr. W. Junk b. v. Publishers, 1977, p. 207—222.
- Khlebovich V. V. Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal state.— Marine Biol., 1969, vol. 2, N 4, p. 338—345.
- Kilenyi T. I. The problems of ostracod ecology in the Thames estuary.— In: The taxonomy, morphology and ecology of recent Ostracoda. Edinburgh, Oliver and Boyd, 1969, p. 251—267.
- Krogh A. Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge, Univ. Press, 1939, 242 pp.
- Kuenen D. J. Systematic and physiological notes on the brine shrimp, *Artemia*.— Arch. Neerland Zool., 1939, vol. 3, p. 14—36.
- Leder H. Über *Penilia schmackeri* Richard in der Adria.— Zool. Anz., 1915, Bd. 45, N 8, S. 350—360.
- Lillyeborg W. Cladocera Sueciae.— Nova acta regiae societatis scientiarum upsaliensis, 1901, ser. 3, vol. 13, 701 pp.

- Löffler H. Beiträge zur Kenntnis der Iranischen Binnengewässer, II.— Int. Revue ges. Hydrobiol., 1961, vol. 46, N 3, p. 309—406.
- Maddocks R. F. Evolution within the Crustacea. p. 4. Ostracoda.— In: The Biology of Crustacea. Systematics, the fossil record, and biogeography. New York—London, Academic Press, 1982, vol. 1, p. 221—239.
- Mc Kenzie K. G., Müller K. J., Gramm M. N. Phylogeny of Ostracoda.— In Crustacean phylogeny — Crustacean. Rotterdam, A. A. Balkema Publishers, 1983, T. 1, p. 29—46.
- Medwedewa N. B. Über den osmotischen Druck der Hämolymphe von *Artemia solina*.— Zeitschr. vergl. Physiol., 1927, Bd. 5, H. 3, S. 105—109.
- Moore R. C. Summary of classification and stratigraphic distribution.— In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q, Arthropoda 3. Crustacea Ostracoda. Geol. Soc. Am. and Univ. of Kansas Press, 1961, p. 92—99.
- Neale J. Some factors influencing the distribution of recent British ostracoda.— Pubbl. staz. zool. Napoli, 1964, vol. 33 suppl., p. 247—307.
- Neale J. W., Howe H. V. The marine Ostracoda of Russian Harbour, Novaya Zemlya and other high latitude faunas.— Bull. of Am. Paleont., 1975, vol. 65, N 282, p. 381—417.
- Panikkar N. K. Osmotic behaviour of the fairy shrimp, *Chirocephalus diaphanus* Prévost.— Journ. exp. Biol., 1941, vol. 18, N 2, p. 110—114.
- Peypouquet J. P. Les Ostracodes, indicateurs paléoclimatiques et paléogéographiques du Quaternaire terminal (Holocène) sur le plateau continental Sénégalais.— Aspects of Ecology and Zoogeography of Recent and Fossil Ostracoda. The Hague, Dr. W. Junk b. v. Publishers, 1977, p. 369—394.
- Peypouquet J. P. Les relations ostracodes — profondeur. Principes applicables pendant le Cénozoïque.— Bull. Inst. Geol. Bassin d'Aquitaine, Bordeaux, 1980, N 28, p. 13—28.
- Potts W. T. W., Durning C. T. Physiological evolution in the branchiopods.— Comp. Biochem. Physiol., 1980, vol. 67B, p. 475—484.
- Potts W. T. W., Parry G. Osmotic and ionic regulation in animals. Oxford—London, Pergamon Press, 1964, 423 pp.
- Ralph R. The osmotic and ionic regulation of *Branchinecta gaini* Daday.— Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B., 1967, vol. 252, p. 339—341.
- Rammner W. Die Cladoceren der „Meteor“ Expedition.— Wiss. Ergebn. Deutsch. atlant. „Meteor“ Exped. 1925—1927, 1933, 12, H. 2, S. 111—121.
- Redeke H. C. Über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna der Brackwassers.— Verh. int. Ver. Limnol. 1933, Bd. 6, S. 46—61.
- Remane A. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee.— Tierwelt der Nord- und Ostsee, 1940, Bd. 34, Teil 1a, 238 SS.
- Remane A. Ökologie des Brackwassers.— Die Binnengewässer, 1958, Bd. 22, 216 SS.
- Remane A., Schlieper C. Biology of brackish water.— Die Binnengewässer, 1971, Bd. 25, 372 SS.
- Rosenfeld A., Vesper B. The variability of the sieve pores in recent and fossil species of *Cyprideis torosa* (Jones 1850) as an indicator for salinity and paleosalinity.— In: Aspects of Ecology and Zoogeography of Recent and Fossil Ostracoda. The Hague, Dr. W. Junk b. v. Publishers, 1977, p. 55—67.
- Schram F. R. The fossil record and evolution of Crustacea.— In: The biology of Crustacea, Systematics, the fossil record, and biogeography. New York—London, Academic Press, 1982, vol. 1, p. 94—148.
- Tasch P. Branchiopoda.— In: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4, Lawrence Geol. Soc. Am., Boulder, Colorado, and the Univ. of Kansas Press, 1969, vol. 1, p. 128—191.
- Valikangas I. Planktologische Untersuchungen im Habengebiet von Helsingfors.— Acta Zool. Fennica, 1926, vol. 1, 298 pp.
- Valikangas I. Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet.— Verh. Internat. Ver. Limnol., 1933, Bd. 6, S. 62—112.
- Wagner C. W. Ostracods as environmental indicators in recent and subrecent estuarine deposits of the Netherlands.— Pubbl. staz. zool. Napoli, 1964, vol. 33, suppl., p. 480—495.

The osmoregulation abilities of the Ostracoda and Branchiopoda from thalassic and athalassic brackish waters were discussed. It was shown that salinity tolerance ranges depended on types of the hemolymph osmoregulation. An approximate description of the evolution of osmoregulation function in the class Ostracoda and the class Branchiopoda were put forward. It is suggested that ability for the osmoregulation (hyperosmotic) originated for first time in organisms from thalassic brackish waters, and ability for hypoosmotic regulation — in organisms from athalassic brackish waters. The conception of relativity and plurality of barrier salinity zones was put forward on the example of Ostracoda and Branchiopoda.

**ПРОГНОЗИРОВАНИЕ КАЧЕСТВЕННОГО  
И КОЛИЧЕСТВЕННОГО СОСТАВА  
ФАУНЫ РАКУШКОВЫХ И ЖАБРОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ  
В МОРСКИХ И КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДАХ  
С МЕНЯЮЩЕЙСЯ СОЛЕННОСТЬЮ**

Н. В. Аладин

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

*N. V. Aladin. Qualitative and quantitative prognostication of Ostracoda and Branchiopoda faunas composition in thalassic and athalassic waters of fluctuate salinity*

Советский Союз владеет богатейшими водными ресурсами. Одной из характернейших их черт является обилие солоноватых вод как среди морских, так и среди континентальных водных масс. Практически все моря СССР в той или иной мере испытывают значительное опреснение из-за речного и грунтового стока или длительных атмосферных осадков. Периодичность опреснения морских вод носит ярко выраженный сезонный характер, и масштабы солоноватоводной акватории морей могут существенно меняться в течение года. Зарегулирование стока рек для нужд гидроэнергетики, изъятие речных вод на орошение сельскохозяйственных угодий, осушение земель и вырубка лесов в верховьях и поймах рек также накладывают свой отпечаток на размеры зон смешения речных и морских вод. Континентальные водоемы СССР, особенно расположенные в южных районах нашей страны, испытывают преимущественно осолонение из-за испарения и сокращения притока речных вод, которое, с одной стороны, связано с многолетними климатическими циклами, а с другой стороны — с хозяйственной деятельностью человека. Нестабильность соленостного режима и особенно его резкие антропогенные изменения отражаются на облике фауны и флоры морских и континентальных вод. В связи с этим возникает необходимость создания научно обоснованных прогнозов изменения качественного и количественного состава биоценозов в морских и континентальных водах с меняющейся соленостью. Важность проблемы заключается еще в том, что именно морские и континентальные солоноватые воды СССР являются местом обитания ценных пород рыб и беспозвоночных. Эти предпосылки и определили цель настоящей работы: разработать в первом приближении научно обоснованный прогноз изменения качественного и количественного состава фауны Ostracoda и Branchiopoda в морских и континентальных водах с меняющейся

соленостью и на примере этих двух классов гидробионтов обсудить теоретические основы подобного рода прогнозов.

К настоящему времени у нескольких десятков видов из 23 семейств ракушковых и 17 семейств жаброногих ракообразных с помощью микрокриоскопического метода исследованы типы осмотических отношений гемолимфы с окружающей водой (Аладин, наст. сб.). Эти исследования, результаты которых в систематическом порядке по семействам приведены в табл. 1, являются научной основой для разработки прогнозов изменения качественного и количественного состава фауны Ostracoda и Branchiopoda в морских и континентальных водах с меняющейся соленостью. Результаты микрокриоскопии гемолимфы, дополненные сведениями о соленостных толерантных диапазонах ракушковых и жаброногих ракообразных, позволяют в общих чертах судить о том, какое осолонение могут выдерживать пресноводные формы и какое опреснение могут выдерживать морские формы. Однако весьма маловероятно, что когда-нибудь удастся подвергнуть микрокриоскопическим исследованиям всех Ostracoda и Branchiopoda и экспериментально выяснить соленостный диапазон каждого вида. На сегодняшний день зоологам известно более 5600 видов ракушковых и более 820 видов жаброногих ракообразных (Bowman, Abele, 1982), но множество видов, особенно в пределах класса Ostracoda, еще не описано. В связи с этим настоятельно необходимо разрабатывать теоретические основы прогнозирования, а также широко привлекать имеющиеся в научной литературе сведения о соленостных границах распространения в природе ракушковых и жаброногих ракообразных. Именно от экологических данных можно в первую очередь оттолкнуться и построить ожидаемую таблицу предполагаемых типов осмотических отношений гемолимфы с окружающей водой.

Такой эколого-теоретический подход был использован при построении табл. 2. В этой таблице для семейств, ранее исследованных с помощью микрокриоскопического метода, указаны все предполагаемые типы осмотических отношений гемолимфы с окружающей водой, которые можно ожидать, зная соленостные границы распространения в природе представителей этих семейств ракушковых и жаброногих ракообразных. Фактически при построении табл. 2 было осуществлено заполнение пространства логических возможностей. При этом, с одной стороны, опирались на основные положения общей теории осморегуляции гидробионтов (Krogh, 1939; Remane, 1940, 1958; Беляев, 1950, 1952, 1957; Croghan, 1958, 1983; Potts, Parry, 1964; Remane, Schlieper, 1971; Хлебович, 1974), а с другой стороны — на экологические данные (Benson, 1961; Löffler, 1961; Мануйлова, 1964; Neale, 1964; Wagner, 1964; Theisen, 1966; Мордухай-Болтонской, 1968, 1969, 1974; Kilenyi, 1969; Шорников, 1969, 1974; Remane, Schlieper, 1971; Ganning, 1971; Смирнов, 1971, 1976; Geddes, 1971; Keyser, 1977; De Deckker, 1981, 1983 и др.).

Анализ табл. 2 с привлечением основных положений концепции относительности и множественности зон барьерных соленостей

Таблица 1

Типы осмотических отношений гемолимфы с окружающей водой у ракушковых и жаброногих ракообразных по данным микрокриоскопических исследований

Класс	1*	2	3	4	5	6	6*	7	8	8*	9
Ostracoda	1*	2									
Отряд	1*	2									
Myodocopida	1*	2									
Cypridinidae	1*	2									
Halocyprididae	1*	2									
Отряд	1*	2	3	4	5	6	6*	7	8	8*	9
Podocopida	1*	2	3	4	5		6*	7		8*	
Надсемейство	1	2	3	4	5		6*	7		8*	
Cytheracea		2	3					7			
Cytheridae		2	3	4	5			7			
Leptocytheridae		2					6*	7			
Limnocytheridae		2									
Cytheromatidae		2								8*	
Cytherideidae			3								
Cushmanideidae			3								
Trachyleberididae			3								
Hemicytheridae		2	3					7			
Loxococonchidae	1*	2	3	4				7			
Paracytherideidae	1*	2	3	4							
Cytheruridae	1*	2	3	4							
Xestoleberididae		2	3	4							
Bythocytheridae			3								
Paradoxostomatidae	1*	2	3	4							
Род		2									
Aspidoconcha		2									
Надсемейство									8		
Terrestrialcytheracea									8		
Terrestrialcytheridae									8		
Надсемейство							6	6*	8	8*	9
Cypridacea							6	6*	8	8*	9
Pontocyprididae							6	6*			9
Candonidae							6	6*		8*	
Cyprididae							6	6*		8*	
Cypridopsidae							6	6*		8*	
Надсемейство								6*			
Darwinulacea								6*			
Darwinulidae								6*			
Класс											
Branchiopoda						6	6*	7	8	8*	9
Отряд											
Apostraca						6	6*			8*	
Branchinectidae						6	6*				
Artemiidae											8*
Polyartemiidae						6					
Chirocephalidae						6	6*				
Streptocephalidae							6*				
Отряд											
Notostraca						6	6*				
Triopsidae						6	6*				
Отряд											
Conchostraca						6	6*				
Cyzicidae							6*				
Lynceidae							6*				
Отряд						6					
Cladocera						6	6*	7	8	8*	9

Продолжение табл. 1

Надсемейство											
Sidoidea	6	6*									9
Sididae	6	6*									9
Надсемейство											
Chydoroidea	6	6*						8	8*		
Daphniidae		6*									
Bosminidae		6*									
Macrothricidae		6*									
Chydoridae	6	6*									
Moinidae		6*						8	8*		
Надсемейство											
Polyphemoidea	6	6*	7	8							9
Polyphemidae	6	6*									9
Podonidae			7	8							
Cercopagidae	6	6*									

Обозначения 1\*—9:

1\* — стеногалинные морские формы, состояние изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (от 30‰ до 36‰); 2 — типичные морские формы, состояние изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (от 20‰ до 40‰); 3 — эвригалинные морские формы, состояние изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (от 8‰ до 40‰); 4 — широко эвригалинные морские формы, сочетание гиперосмотической регуляции гемолимфы с состоянием изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (от 2‰ до 8‰, от 8‰ до 50‰); 5 — солоноватоводные формы морского происхождения, сочетание гиперосмотической регуляции гемолимфы с состоянием изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (от пресной до 8‰); 6\* — типичные пресноводные формы, гиперосмотическая регуляция гемолимфы (от пресной до 8‰); 6 — солоноватоводные формы пресноводного происхождения. Группа I, сочетание гиперосмотической регуляции гемолимфы с состоянием изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (от пресной до 8‰, от 8‰ до 20‰); 7 — солоноватоводные формы пресноводного происхождения. Группа II, амфиосмотическая регуляция гемолимфы со слабо выраженной способностью к гипоосмотической регуляции (от пресной до 8‰, от 8‰ до 20‰); 8 — эвригалинные формы пресноводного происхождения, амфиосмотическая регуляция гемолимфы с максимальной способностью к гипоосмотической регуляции (от пресной до 8‰, от 8‰ до 50‰); 8\* — широко эвригалинные формы пресноводного происхождения, амфиосмотическая регуляция гемолимфы с максимальной способностью к гипоосмотической регуляции (от пресной до 8‰, от 8‰ до 100, 200 и 300‰); 9 — вторичноморские формы пресноводного происхождения, гипоосмотическая регуляция гемолимфы (от 8‰ до 50‰).

Таблица 2

Предполагаемые типы осмотических отношений гемолимфы с окружающей водой у ракушковых и жаброногих ракообразных по экологическим данным (обозначения 1\*—9, как в табл. 1)

Класс	1*	2	3	4	5	6	6*	7	8	8*	9
Ostracoda	1*	2									
Отряд	1*	2									
Myodocopida	1*	2									
Cypridinidae	1*	2									
Halocyprididae	1*	2									
Отряд	1*	2	3	4	5	6	6*	7	8	8*	9
Podocopida	1*	2	3	4	5	6	6*	7	8	8*	
Надсемейство	1*	2	3	4	5	6	6*	7	8	8*	
Cytheracea	1*	2	3	4	5			7			
Cytheridae	1*	2	3	4	5			7			
Leptocytheridae	1*	2	3	4	5	6	6*	7			
Limnocytheridae											
Cytheromatidae	1*	2	3						8	8*	
Cytherideidae	1*	2	3								
Cushmanideidae	1*	2	3								
Trachyleberididae	1*	2	3						7		
Hemicytheridae	1*	2	3	4							
Loxococonchidae	1*	2	3	4							

Paracytherideidae	1*	2,	3						
Cytheruridae	1*	2,	3,	4					
Xestoleberididae	1*	2,	3,	4					
Bythocytheridae	1*	2,	3						
Paradoxostomatidae	1*	2,	3,	4					
Род	1*	2,	3						
Aspidosconcha									
Надсемейство							8		
Terrestricytheracea							8		
Terrestricytheridae									
Надсемейство	(1*	2,	3)?		6,	6*	7,	8,	8*, 9
Cypridacea	(1*	2,	3)?						9
Pontocyprididae	(1*	2,	3)?		6,	6*	7,	8,	9
Candonidae					6,	6*	7,	8,	8*
Cyprididae					6,	6*	7,	8,	8*
Cypridopsidae									
Надсемейство					6,	6*			
Darwinulacea					6,	6*			
Darwinulidae									
Класс					6,	6*	7,	8,	8*, 9
Branchiopoda									
Отряд					6,	6*			8*
Apostraca					6,	6*			
Branchinectidae									8*
Artemiidae					6,	6*			
Polyartemiidae					6,	6*			
Chirocephalidae					6,	6*			
Streptocephalidae					6,	6*			
Отряд									
Notostraca					6,	6*			
Triopsidae					6,	6*			
Отряд									
Conchostraca					6,	6*			
Cyzicidae					6,	6*			
Lynceidae					6,	6*			
Отряд									
Cladocera					6,	6*	7,	8,	8*, 9
Надсемейство									
Sidoidea					6,	6*			9
Sididae					6,	6*			9
Надсемейство									
Chydoroidea					6,	6*	7,	8,	8*
Daphniidae					6,	6*	7,	8	
Bosminidae					6,	6*			
Macrothricidae					6,	6*			
Chydoridae					6,	6*	7		
Moinidae					6,	6*	7,	8,	8*
Надсемейство									
Polyphemioidea					6,	6*	7,	8,	9
Polyphemidae					6,	6*			
Podonidae							7,	8,	9
Cercopagidae					6,	6*			

морских и континентальных водах (Аладин, наст. сб.) позволяет разработать в первом приближении прогноз изменения состава фауны Ostracoda и Branchiopoda в водоемах с меняющейся соленостью. Выполним такой прогноз сначала для морских вод.

Осмоконформеры (1\*—3), т. е. организмы, не способные к осморегуляции гемолимфы, выдерживают опреснение морской воды в зависимости от степени совершенства клеточной устойчивости к повреждающему воздействию низких концентраций солей в окружающей воде. Стеногалинные морские формы (1\*) погибают при соленостях ниже 30‰, типичные морские формы (2) — ниже 20‰, эвригалинные морские формы (3) — ниже 8‰. Организмы, способные при сильном опреснении морской воды (менее 8‰) переходить от состояния изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой к гиперосмотической регуляции гемолимфы, могут выдерживать опреснение до 2‰ — это широко эвригалинные морские формы (4), или даже до практически пресной воды — солоноватоводные формы морского происхождения (5). Вторичноморские формы пресноводного происхождения (9), способные исключительно к гипоосмотической регуляции гемолимфы, погибают при соленостях ниже 8‰. Типичные пресноводные формы (6), способные исключительно к гиперосмотической регуляции гемолимфы, попадая в морские воды, погибают при соленостях выше 8‰.

Выполнить прогноз изменения фауны ракушковых и жаброногих ракообразных в континентальных водоемах с меняющейся соленостью значительно труднее, так как в них в отличие от морских водоемов нет постоянства химического состава воды и необходимо учитывать величину метаморфизации. В Каспийском море гиперосмотики (6), т. е. типичные пресноводные формы, способны выдерживать осолонение до 11‰, а в Аральском — до 13‰ (Аладин, 1983). Можно предположить, что в типичных гидрокарбонатно-кальциевых континентальных солоноватых водах организмы, способные исключительно к гиперосмотической регуляции, погибают при соленостях выше 15—20‰ (6\*). Амфиосмотики (7—8\*), т. е. организмы, способные при осолонении (более 8‰) переходить от гиперосмотической регуляции гемолимфы к гипоосмотической, выдерживают осолонение воды в зависимости от степени совершенства гипоосмотической регуляции. Солоноватоводные формы пресноводного происхождения (группа II, 7) погибают при соленостях выше 20‰, эвригалинные формы пресноводного происхождения (8) — выше 50‰, широко эвригалинные (8\*) — выше 100, 200, 300‰.

Приведенный прогноз изменения состава фауны Ostracoda и Branchiopoda в морских и континентальных водах с меняющейся соленостью имеет много недостатков. Этот прогноз всего лишь попытка в первом приближении разобраться в основных процессах, составляющих ядро проблемы стено- и эвригалинности. Он не учитывает ряд важных моментов, без рассмотрения которых нельзя говорить о точном прогнозировании.

Так, например, необходимо принимать во внимание особенности репродуктивных соленостных адаптаций. В ходе онтогенеза устойчивость к повреждающему воздействию как опреснения, так и осолонения у эмбрионов, личинок и новорожденных ракушковых и жаброногих ракообразных может существенно изменяться. Среди широко эвригалинных морских *Ostracoda* (4) и солоноватоводных ракушковых ракообразных морского происхождения (5) должно быть много физиологически пресноводных форм (Хлебович, Комендантов, 1985). Во взрослом состоянии эти формы могут нормально развиваться в олигогалинных и даже полностью пресноводных условиях. Однако их эмбрионы и личинки более чувствительны к повреждающему воздействию низких концентраций солей в окружающей воде, поэтому физиологически пресноводные животные в олигогалинных и пресных водах могут образовывать лишь псевдопопуляции, так как для воспроизводства им обычно нужна соленость не ниже 5—8‰. Этот факт обязательно надо учитывать при составлении прогнозов изменения состава фауны *Ostracoda* в морских водах с меняющейся соленостью. У типично пресноводных и пресноводного происхождения ракушковых и жаброногих ракообразных (6—9) развивающиеся яйца и эмбрионы, по-видимому, защищены от повреждающего воздействия как высоких, так и низких концентраций солей в окружающей воде. Это достигается, во всяком случае у *Branchiopoda*, либо за счет формирования плотных защитных оболочек яиц (Przylecki, 1921, 1921a), либо за счет вынашивания эмбрионов в специальных выводковых сумках изолированных от внешней среды (Хлебович, Аладин, 1976; Аладин, 1978, 1978a, 1982, 1982a, 1982b). Следует также отметить, что к моменту сбрасывания яйцевых оболочек или к моменту выхода из замкнутых выводковых сумок, эмбрионы или новорожденные жаброногие ракообразные уже имеют собственные осморегуляторные структуры (Croghan, 1958; Conte et al. 1972; Hootman, Conte, 1975; Хлебович, Аладин, 1976; Аладин, 1978, 1978a, 1982, 1982a, 1982b; Potts, Durning, 1980; Halcrow, 1982; Meurice, Goffinet, 1983; Аладин, Вальдивия Виллар, 1986). Таким образом, у типично пресноводных и пресноводного происхождения *Ostracoda* и *Branchiopoda* (6—9) в ходе эмбриогенеза и онтогенеза устойчивость к повреждающему воздействию как опреснения, так и осолонения, очевидно, существенно не изменяется.

Рассмотренный выше прогноз не учитывает влияния температуры на осморегуляторные способности ракушковых и жаброногих ракообразных. В научной литературе существует много работ (Kinpe, 1956, 1963, 1964; Alderdice, 1972; Spaargaren, 1972; Dorgelo, 1976, 1981; Geddes, 1981; Аладин, 1984), показывающих зависимость осморегуляторных процессов как на уровне осмоконформности, так и на уровне осморегуляции от этого важного абиотического фактора внешней среды. При низких и при высоких температурах, выходящих за пределы температурных толерантных диапазонов, осморегуляторные способности угнетаются. Только в узком интервале оптимальных температур у *Ostracoda* и *Branchiopoda* с повышением температуры

происходит расширение границ соленостных толерантных диапазонов и стимулируются осморегуляторные процессы (Gapping, 1971; Geddes, 1981; Аладин, 1984). Таким образом, при составлении прогнозов изменения состава фауны ракушковых и жаброногих ракообразных в водоемах с меняющейся соленостью необходимо в каждом конкретном случае учитывать сезонные колебания температуры воды, а оценку осморегуляторных способностей выполнять по нижним границам температурных толерантных диапазонов.

При создании подобного рода прогнозов необходимо также принимать во внимание возможные изменения степени эвригалинности *Ostracoda* и *Branchiopoda* под действием естественного отбора как на фенотипическом, так и генотипическом уровнях. Анализ внутривидовой изменчивости ракушковых и жаброногих ракообразных (Беляев, 1957; Remane, Schlieper, 1971; De Deckker, 1981, 1983) позволяет обнаружить различие между популяциями одного вида по способности выдерживать осолонение и опреснение. Некоторые типичные морские виды (2) в пределах внутривидового полиморфизма имеют популяции, характеризующиеся повышенной устойчивостью к опреснению, а некоторые типичные пресноводные виды (6) имеют популяции, характеризующиеся повышенной устойчивостью к осолонению. Эти виды в отличающихся по величине солености биотопах, вероятно, могут образовывать популяции с различными типами осмотических отношений гемолимфы с окружающей водой, так например, с типами 2 и 3 или 6 и 6\*. По-видимому, в данном случае речь идет преимущественно об изменениях на фенотипическом уровне. У первой пары (2 и 3) эти изменения происходят в пределах осмоконформности, а у второй пары (6 и 6\*) — в пределах гиперосмотической регуляции гемолимфы. Очевидно, что у ракушковых и жаброногих ракообразных с широкой внутривидовой изменчивостью по признаку устойчивости к опреснению и осолонению происходит становление физиологических рас, и этот процесс нельзя не учитывать при разработке прогнозов изменения состава фауны этих ракообразных в водоемах с меняющейся соленостью. В новых соленостных условиях под действием естественного отбора за относительно короткие сроки может завершиться становление физиологических рас с должным закреплением на генотипическом уровне изменений степени эвригалинности. Не вызывает сомнения, что в ряде случаев микроэволюционные процессы могут пойти дальше и тогда произойдет формирование новых подвидов и видов *Ostracoda* и *Branchiopoda*. Поэтому, составляя прогнозы, и особенно долговременные, надо принимать во внимание, с одной стороны, различную эволюционную пластичность осморегуляторных процессов как на уровне осмоконформности, так и осморегуляции, а с другой стороны — скорость изменения солености в водоеме, для которого делается прогноз. Действительно, если увеличение или падение солености будет происходить катастрофически быстро, то нет основания ожидать каких-либо адаптивных перестроек ни на уровне фенотипа, ни на уровне генотипа. Что же касается оценки степени эволюционной

пластичности осморегуляторных процессов, то современное состояние изученности этой проблемы позволяет в общих чертах отметить лишь основные тенденции данного явления. С повышением степени совершенства осморегуляторных способностей, по-видимому, происходит увеличение темпов эволюции и эволюционной пластичности осморегуляторных процессов. В связи с этим вероятность и время перехода от одного типа осмотических отношений гемолимфы с окружающей водой к другому типу, очевидно, должны быть различными.

Следует также отметить кажущуюся обратимость эволюции на высших уровнях эволюции функции осморегуляции. Эту «обратимость» можно объяснить, опираясь на концепцию реактивации «спящих» генов (Цукеркандль, Полинг, 1964; Лабас, Хлебович, 1976). Речь идет об относительно быстром восстановлении способности к амфиосмотической регуляции гемолимфы (8) у вторичноморских Ostracoda и Branchiopoda пресноводного происхождения, которые в водах Мирового океана, открытых морей и экспериментальных условиях демонстрируют исключительно способность к гипоосмотической регуляции (9) (Хлебович, Аладин, 1976; Аладин, 1978, 1978а, 1979, 1982, 1982а; Potts, Durning, 1980). В начале 60-х годов сразу после постройки Волго-Донского канала из Азово-Черноморского бассейна в Каспийское море проник *Pleopis polyphemoides* (Мордухай-Болтовской, 1962). В новых соленостных условиях Каспия у представителей этого вида произошло возвращение к амфиосмотической регуляции гемолимфы, которая была свойственна его предкам — эвригаллиным ветвистоусым ракообразным пресноводного происхождения (Аладин, 1978а, 1979, 1982а). За 20 лет в Каспийском море возникла самостоятельная физиологическая раса, а может быть и подвид *Pleopis polyphemoides*. Столь быстрые темпы микроэволюции можно объяснить «включением» естественным отбором «спящей» программы гиперосмотической регуляции гемолимфы. Возвращение к предковому типу осморегуляции у вторичноморских ракушковых и жаброногих ракообразных пресноводного происхождения, вероятно, происходит не только в пределах Каспийского бассейна, но и в водах с соленостью ниже 5—8‰ Балтийского и Маракайбского бассейнов. Возможность относительно быстрого «превращения» вторичноморских форм пресноводного происхождения (9) в эвригаллинные формы пресноводного происхождения (8) надо обязательно учитывать при разработке долгосрочных прогнозов изменения состава фауны Ostracoda и Branchiopoda в морских водах, испытывающих плавное опреснение.

Заканчивая критику выдвинутого прогноза изменения качественного и количественного состава фауны ракушковых и жаброногих ракообразных в водоемах с меняющейся соленостью, хотелось бы отметить различные уровни встречаемости этих ракообразных и при этом особо подчеркнуть значение перекрестных заносов из моря в континентальные воды и наоборот, так как предложенный прогноз, к сожалению, практически не принимает во внимание этого. В табл. 3

Таблица 3  
Различные уровни встречаемости ракушковых и жаброногих ракообразных в морских и континентальных водах (обозначения 1\*—9, как в табл. 1)

Уровни встречаемости	Морские воды			Континентальные воды		
	типичные морские воды	солончатые воды	гипергаллинные воды	пресные воды	солончатые воды	гипергаллинные воды
Массовые	1*, 2, 9	3, 4, 5, 9	4, 9	6	6*, 7, 8	8*
Редкие	3, 4, 5	—	—	6*, 7, 8, 8*	8*	—
Заносы	8, 8*	6, 6*, 7, 8, 8*	8, 8*	4, 5	3, 4, 5, 9	—

на основании анализа многих работ, рассматривающих распространение и частоту встречаемости Ostracoda и Branchiopoda в зависимости от фактора солености (Kornicker, Wise, 1960; Benson, 1961; Löffler, 1961; Мордухай-Болтовской, 1962, 1968, 1969, 1974; Мануйлова, 1964; Neale, 1964; Wagner, 1964; Найдина, 1968; Шорников, 1969, 1974; Kilenyi, 1969; Смирнов, 1971, 1975, 1976; Geddes, 1973, 1981; Keyser, 1977; De Deckker, 1981, 1983 и др.), а также учитывая собственные полевые наблюдения, указаны массовые, редкие и встречающиеся в результате перекрестных заносов формы ракушковых и жаброногих ракообразных в морских и континентальных водах. Проникновение пресноводной фауны из континентальных вод в морские может осуществляться многими естественными путями: через сток больших и малых рек и ручьев, через ветровые выносы, а на полежащих стадиях и через водоплавающих или связанных с водой птиц. Проникновение же морской фауны из морских вод в континентальные связано с большими трудностями. Естественным путем это может происходить за счет тектонических и геоморфологических процессов (Groghan, 1983), а антропогенным — за счет судоходства и акклиматизационных мероприятий.

Учитывая прозвучавшую критику предложенного выше прогноза, попытаемся, принимая во внимание все замечания, выдвинуть новый прогноз изменения качественного и количественного состава фауны Ostracoda и Branchiopoda в морских и континентальных водах с меняющейся соленостью.

Стеногаллинные морские формы, у которых наблюдается состояние изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (1\*), могут выдерживать опреснение до 30‰. Быстрое возникновение физиологических рас и подвидов, способных переносить большее снижение концентрации морской воды, маловероятно.

Типичные морские формы, у которых наблюдается состояние изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (2), могут выдерживать опреснение до 20‰ и реже 16‰. У видов с широкой внутривидовой изменчивостью по признаку устойчивости к опреснению возможно возникновение физиологических рас и подвидов, способных переносить большее снижение концентрации морской воды.

Эвригалинные морские формы, у которых наблюдается состояние изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (3), могут выдерживать опреснение до 8‰, реже 5‰. Быстрое возникновение физиологических рас и подвидов, способных переносить большее снижение концентрации морской воды, маловероятно. Если же это все-таки произойдет, то только в исключительном случае у очень небольшого числа видов, благодаря явлению морфофизиологической преадаптации к гиперосмотической регуляции гемолимфы (расширение функции—смена функции). Эти подвиды быстро должны стать самостоятельными видами. Эвригалинные морские формы могут быть занесены в континентальные солоноватые воды близкие по химическому составу к океаническим (Каспий, Арал).

Широко эвригалинные морские формы, у которых наблюдается сочетание гиперосмотической регуляции гемолимфы с состоянием изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (4) могут выдерживать опреснение до 2‰. Физиологически пресноводные виды среди этих форм переносят меньшее снижение концентрации морской воды до 8‰, реже 5‰. Быстрое возникновение физиологических рас и подвидов, способных переносить большее опреснение возможно только в случае репродуктивной преадаптации (яйцеживорождение, живорождение и т. п.). Эти подвиды быстро должны стать самостоятельными видами. Широко эвригалинные морские формы могут быть занесены в континентальные солоноватые воды и даже, возможно, в пресные.

Солоноватоводные формы морского происхождения, у которых наблюдается сочетание гиперосмотической регуляции гемолимфы с состоянием изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (5), могут выдерживать очень сильное опреснение практически до пресной воды. Физиологически пресноводные виды среди этих форм переносят меньшее снижение концентрации морской воды до 8‰, реже 5‰. Быстрое возникновение среди физиологически пресноводных видов физиологических рас и подвидов, способных переносить полное опреснение, возможно только в случае репродуктивной преадаптации (яйцеживорождение, живорождение и т. п.). Эти подвиды быстро должны стать самостоятельными видами. Солоноватоводные формы морского происхождения могут быть занесены в континентальные солоноватые и пресные воды.

Типичные пресноводные формы, у которых наблюдается способность к гиперосмотической регуляции гемолимфы (6), могут выдерживать осолонение: в океанических водах до 5‰, реже 8‰, в воде с каспийским составом солей — до 7‰, реже 11‰, с аральским — до 8‰, реже 13‰, в типичных гидрокарбонатно-кальциевых континентальных солоноватых водах — до 15‰, реже 20‰. У видов с широкой внутривидовой изменчивостью по признаку устойчивости к осолонению возможно возникновение физиологических рас и подвидов, способных переносить большее повышение концентрации солей в воде. Также в исключительных случаях благодаря явлению морфофизиологической преадаптации к гипоосмотической регуляции ге-

молимфы (расширение функции—смена функции) возможно возникновение новых видов, способных переносить еще большее осолонение. Типичные пресноводные формы могут быть занесены в морские солоноватые воды.

Солоноватоводные формы пресноводного происхождения (группа I), у которых наблюдается сочетание гиперосмотической регуляции гемолимфы с состоянием изоосмотичности гемолимфы с окружающей водой (6\*), могут выдерживать осолонение несколько выше, чем типичные пресноводные формы: в океанических водах — до 8—10‰, с каспийским составом солей — до 11—12‰, с аральским — до 13—14‰, в типичных гидрокарбонатно-кальциевых континентальных солоноватых водах — до 20—22‰ и выше. Быстрое возникновение физиологических рас и подвидов, способных переносить большее повышение концентрации солей в воде, маловероятно. Солоноватоводные формы пресноводного происхождения (группа I) могут быть занесены в морские солоноватые воды.

Солоноватоводные формы пресноводного происхождения (группа II, у которых наблюдается способность к амфиосмотической регуляции гемолимфы со слабо выраженной гипоосмотической регуляцией (7), могут выдерживать осолонение до 20‰ как в океанических водах, так и в типичных гидрокарбонатно-кальциевых континентальных солоноватых водах. У видов с широкой внутривидовой изменчивостью по признаку устойчивости к осолонению возможно возникновение физиологических рас и подвидов, способных переносить большее повышение концентрации солей в воде. Солоноватоводные формы пресноводного происхождения (группа II) могут быть занесены в морские солоноватые воды.

Эвригалинные формы пресноводного происхождения, у которых наблюдается способность к амфиосмотической регуляции гемолимфы (8), могут выдерживать осолонение до 50‰ как в океанических водах, так и в типичных гидрокарбонатно-кальциевых континентальных солоноватых водах. У видов с широкой внутривидовой изменчивостью по признаку устойчивости к осолонению возможно возникновение физиологических рас и подвидов, способных переносить большее повышение концентрации солей в воде. Также в исключительных случаях, благодаря «выключению» естественным отбором программы гиперосмотической регуляции гемолимфы, возможно возникновение новых видов, утративших способность переносить опреснение ниже 5—8‰. Эвригалинные формы пресноводного происхождения могут быть занесены в любые морские воды по величине солености: солоноватые, типичные, гипергалинные.

Широко эвригалинные формы пресноводного происхождения, у которых наблюдается способность к амфиосмотической регуляции гемолимфы с максимально выраженной гипоосмотической регуляцией (8\*), могут выдерживать осолонение: в океанических водах до 60, 80, 100‰ и выше, в типичных гидрокарбонатно-кальциевых континентальных водах до 100, 200, 300‰ и выше. Возникновение физиологических рас и подвидов, способных переносить большее повышение концентрации солей, по-видимому, невозможно, так как



указанные солености являются предельными для высокоорганизованных гидробионтов. Широко эвригалинные формы пресноводного происхождения могут быть занесены в любые морские воды по величине солености: солоноватые, типичные, гипергалинные.

Вторичноморские формы пресноводного происхождения, у которых наблюдается способность к гипоосмотической регуляции гемолимфы (9), могут выдерживать опреснение до 8‰, реже 5‰. Благодаря «включению» естественным отбором «спящей» программы гиперосмотической регуляции гемолимфы возможно быстрое возникновение новых подвидов и видов, способных переносить большее снижение концентрации морской воды. Вторичноморские формы пресноводного происхождения могут быть занесены в континентальные солоноватые воды.

Новый выдвинутый прогноз изменения качественного и количественного состава фауны ракушковых и жаброногих ракообразных в морских и континентальных водах с меняющейся соленостью, как и предыдущий имеет некоторые серьезные недостатки. Во-первых, он учитывает влияние фактора меняющейся солености только на осморегуляторную функцию и не учитывает его влияния на другие важные физиологические функции, например, дыхание или питание. Во-вторых, новый прогноз совсем не принимает во внимание сложных биотических отношений между гидробионтами. Безусловно, осморегуляторные способности в первую очередь должны учитываться при составлении прогнозов подобного рода, однако при этом обязательно надо знать, как новые соленостные условия повлияют на способность к дыханию и условия дыхания, на способность к питанию и условия питания, на соотношения хищник — жертва, паразит — хозяин. Для процветания в том или ином водоеме с меняющейся соленостью водным организмам недостаточно иметь только соответствующий характер осморегуляторных способностей: им надо еще быть приспособленными по всему комплексу абиотических и биотических факторов. Ярким этому примером может служить *Artemia salina* или другие широко эвригалинные формы пресноводного происхождения (8\*), у которых степень совершенства осморегуляторных способностей достигает максимума. За пределами континентальных гипергалинных вод данные гидробионты, как правило, уязвимы для хищников, а их яйца поражаются паразитическими организмами. Только в самых примитивных по биотическим отношениям водоемах они могут реализовывать свои воистину замечательные осморегуляторные способности.

Предложить в настоящей работе третий прогноз изменения качественного и количественного состава фауны Ostracoda и Branchiopoda в водоемах с меняющейся соленостью, который учитывал бы только что прозвучавшие замечания, очевидно, невозможно. Имеющиеся сведения о влиянии фактора меняющейся солености на другие важные физиологические функции ракушковых и жаброногих ракообразных, к сожалению, недостаточно. Что же касается принятия во внимание сложных биотических отношений между гидро-

бионтами, то, вероятно, их вообще не следует включать в обобщенный прогноз, а надо учитывать лишь при составлении конкретных, отталкиваясь при этом от исходных биотических отношений в водоеме.

В заключение следует отметить, что принципы, положенные в основу разработки прогноза изменения качественного и количественного состава фауны Ostracoda и Branchiopoda в морских и континентальных водах с меняющейся соленостью, по-видимому, применимы и при разработке аналогичных прогнозов для других классов гидробионтов. Хотелось бы также особо подчеркнуть, что для успешной работы в этом направлении надо всемерно развивать, с одной стороны, экспериментальные эколого-физиологические исследования водных организмов, а с другой — гидробиологические исследования на морских и континентальных солоноватых водах.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аладин Н. В. Гипоосмотическая регуляция у морского ветвистоусого рачка *Penilia avirostris*. — Журн. эвол. биохим. и физиол., 1978, т. 14, № 6, с. 599—601.
- Аладин Н. В. Осморегуляторные способности морских Cladocera. — В кн.: Морфология, систематика и эволюция животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1978а, с. 42—43.
- Аладин Н. В. Морфофизиологические адаптации морских ветвистоусых ракообразных. Автореф. канд. дис., Л., 1979, 23 с.
- Аладин Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 1. Формы из открытых морей и океанов. — Зоол. журн., 1982, т. 61, вып. 3, с. 341—351.
- Аладин Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 2. Формы из Каспийского и Аральского морей. — Зоол. журн., 1982а, т. 61, вып. 4, с. 507—514.
- Аладин Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 3. Формы из солоноватых и пресных вод. — Зоол. журн., 1982б, т. 61, вып. 6, с. 851—860.
- Аладин Н. В. О смещении барьера критической солености в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных. — Зоол. журн., 1983, т. 62, вып. 5, с. 689—694.
- Аладин Н. В. Влияние температуры на осморегуляторные способности жаброногих и ракушковых ракообразных. — Зоол. журн., 1984, т. 63, вып. 8, с. 1158—1163.
- Аладин Н. В., Вальдивия Виллар Р. С. Микрокриоскопическое исследование жидкости из яиц и эмбрионов ветвистоусых ракообразных. — Гидробиол. журн., 1986, т. 22, вып. 4, с. 62—65.
- Беляев Г. М. Осморегуляторные способности низших ракообразных материковых вод. — Тр. Всес. гидробиол. о-ва, 1950, т. 2, с. 194—213.
- Беляев Г. М. Осмотическое давление полостной жидкости водных беспозвоночных в водоемах различной солености. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1951, т. 3, с. 92—139.
- Беляев Г. М. Физиологические особенности представителей одних и тех же видов в водоемах различной солености. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1957, т. 8, с. 321—353.
- Лабас Ю. А., Хлебович В. В. «Фенотипическое окно» генома и прогрессивная эволюция. — В кн.: Соленостные адаптации водных организмов, Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1976, с. 4—25.
- Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. — В кн.: Определители по фауне СССР, т. 88, М.—Л., Наука, 1964, 327 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Появление в Каспийском море представителя средиземноморских полифемид. — Зоол. журн., 1962, т. 41, вып. 2, с. 289—290.

- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Отряд ветвистоусые Cladocera.— В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., Пищевая пром., 1968, с. 120—160.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Отряд ветвистоусые Cladocera.— В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев, Наукова думка, 1969, с. 12—31.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Подкласс Листоногие, Branchiopoda.— В кн.: Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., Пищевая пром., 1974, с. 112—134.
- Найдина Н. Н. Отряд Ракушковые Ostracoda.— В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., Пищевая пром., 1968, с. 187—213.
- Смирнов Н. Н. Chydorida фауны мира.— В кн.: Фауна СССР. Ракообразные. Новая серия 101, т. 1, вып. 2. Л., Наука, 1971, 529 с.
- Смирнов Н. Н. Биология ветвистоусых ракообразных.— В кн.: Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных, т. 3, М., изд. Всес. ин-та научн. и техн. информ., 1975, 116 с.
- Смирнов Н. Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира.— В кн.: Фауна СССР. Ракообразные Нов. сер., 112, т. 1, вып. 3, Л. Наука, 1976, 237 с.
- Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., Наука, 1974, 236 с.
- Хлебович В. В., Аладин Н. В. Гипотоническая регуляция у морских ветвистоусых ракообразных *Evadne nordmanni* и *Podon leuckarti*.— Журн. эвол. биохим. и физиол., 1976, т. 12, № 6, с. 591—592.
- Цукеркандль Э., Полин Л. Молекулярные болезни, эволюция и генная разнообразность.— В кн.: Горизонты биохимии. М., Мир 1964, с. 148—173.
- Шорников Е. И. Подкласс остракода или ракушковые рачки.— В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев, Наукова думка, 1969, с. 163—260.
- Шорников Е. И. Подкласс Ракушковые, Ostracoda.— В кн.: Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., Пищевая пром., 1974, с. 180—199.
- Alderdice D. F. Factor combinations. Responses of marine poikilotherms to environmental factors acting in concert.— In: Marine Ecology. London. Wiley-Interscience, 1972, vol. 1, N 3, p. 1671—1683.
- Benson R. H. Ecology of Ostracode Assemblages.— In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q, Arthropoda 3. Crustacea Ostracoda. Geol. Soc. Am. and Univ. of Kansas Press, 1961, p. 56—63.
- Bowman T. E., Abele L. G. Classification of the recent Crustacea.— In: The biology of Crustacea. Systematics, the fossil record, and biogeography. New York—London, Academic Press, 1982, vol. 1, p. 1—27.
- Conte F. P., Hootman S. R., Harris P. J. Neck organ of *Artemia salina* nauplii. A larval salt gland.— J. Comp. Physiol., 1972, vol. 80, p. 239—246.
- Croghan P. C. The osmotic and ionic regulation of *Artemia salina* (L).— J. exp. Biol., 1958, vol. 35, p. 219—233.
- Croghan P. C. Osmotic regulation and the evolution of brackish- and fresh-water faunas.— J. geol. Soc. London, 1983, vol. 140, p. 39—46.
- De Deckker P. Ostracoda of Athalassic saline lakes.— Hydrobiologia, 1981, vol. 81/82, p. 131—144.
- De Deckker P. Notes on the ecology and distribution of nonmarine ostracods in Australia.— Hydrobiologia, 1983, vol. 106, p. 223—234.
- Dorgelo J. Salt tolerance in Crustacea and the influence of temperature upon it.— Biol. Rev., 1976, vol. 51, p. 255—290.
- Dorgelo J. Blood osmoregulation and temperature in crustaceans.— Hydrobiologia, 1981, 81/82, p. 113—130.
- Ganning B. On the ecology of *Heterocypris salinus*, *H. incongruens* and *Cypridopsis aculeata* (Crustacea: Ostracoda) from Baltic brackishwater rockpools.— Marine Biol., 1971, vol. 8, N 4, p. 271—279.
- Geddes M. C. Salinity tolerance and osmotic and ionic regulation in *Branchinella australiensis* and *B. compacta* (Crustacea: Anostraca).— Comp. Biochem. Physiol., 1973, vol. 45A, p. 559—569.
- Geddes M. C. The brine shrimps *Artemia* and *Parartemia*. Comparative physiology and distribution in Australia.— Hydrobiologia, 1981, vol. 81, p. 169—179.
- Halcrow K. Some ultrastructural features of the nuchal organ of *Daphnia magna* Straus (Crustacea: Branchiopoda).— Can. J. Zool., 1982, vol. 60, N 6, p. 1257—1264.

- Hootman S. R., Conte F. P. Functional morphology of the neck organ in *Artemia salina* nauplii.— J. Morphol., 1975, vol. 145, N 3, p. 371—385.
- Keyser D. Ecology and zoogeography of recent brackish-water ostracod (Crustacea) from South-West Florida.— Aspects of Ecology and Zoogeography of Recent and Fossil Ostracoda. The Hague, Dr. W. Junk b. v. Publishers, 1977, p. 207—222.
- Kilényi T. I. The problems of ostracod ecology in the Thames estuary.— In: The taxonomy, morphology and ecology of recent Ostracoda. Edinburgh, Oliver and Boyd, 1969, p. 251—267.
- Kinne O. Über temperatur und Salzgehalt und ihre physiologisch-biologische Bedeutung.— Biol. Zbl., 1956, Bd. 75, S. 314—327.
- Kinne O. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. 1. Temperature.— Oceanogr. Marine Biol. Ann. Rev., 1963, vol. 1, p. 301—340.
- Kinne O. Effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. 2. Salinity and temperature salinity combinations.— Oceanogr. Marine Biol. Ann. Rev., 1964, vol. 2, p. 281—339.
- Kornicker L. S., Wise C. D. Some environmental boundaries of a marine ostracod.— Micropaleontol., 1960, vol. 6, p. 393—398.
- Krogh A. Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge, Univ., Press, 1939, 242 pp.
- Löffler H. Beiträge sur Kenntnis der Iranischen Binnengewässer II.— Int. Revue ges. Hydrobiol., 1961, vol. 46, N 3, p. 309—406.
- Meurice J. Cl., Goffinet G. Ultrastructural evidence of the ion-transporting role of the adult and larval neck organ of the marine gymnomeran Cladocera (Crustacea, Branchiopoda).— Cell Tissue Res., 1983, vol. 234, p. 351—363.
- Neale J. Some factors influencing the distribution of recent british Ostracoda.— Pubbl. staz. zool. Napoli, 1964, vol. 33 suppl., p. 247—307.
- Potts W. T. W., Durning C. T. Physiological evolution in the branchiopods.— Comp. Biochem. Physiol., 1980, vol. 67B, p. 475—484.
- Potts W. T. W., Parry G. Osmotic and ionic regulation in animals. Oxford—London, Pergamon Press, 1964, 423 pp.
- Przylecki S. Recherches sur la pression osmotique ches les embryons de Cladocères, provenants des oeufs partenogénétiques.— Trav. Inst. Nencki, 1921, t. 1, N 4, p. 1—31.
- Przylecki S. Recherches sur la pression osmotique chez les embryons des Cladocères, provenants des oeufs fécondés — Trav. Inst. Nencki, 1921, t. 1, N 13, p. 1—16.
- Remane A. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee.— Tierwelt der Nord- und Ostsee, 1940, Bd. 34, Teil 1a, 238 SS.
- Remane A. Ökologie des Brackwassers.— Die Binnengewässer, 1958, Bd. 22, 216 SS.
- Remane A., Schlieper C. Biology of brackish water.— Die Binnengewässer, 1971, Bd. 25, 372 SS.
- Spaargaren D. H. Osmoregulation in the prawns *Palaemon serratus* and *Lysmata seticaudata* from the Bay of Naples.— Neth. J. Sea Res., 1972, vol. 5, p. 416—436.
- Theisen S. F. The life history of seven species of ostracods from a Danish brackish-water locality.— Meddr Danm. Fisk.— og. Havunders. (N. S.), 1966, N 4, p. 215—270.
- Wagner C. W. Ostracods as environmental indicators in recent and subrecent estuarine deposits of the Netherlands.— Pubbl. staz. zool. Napoli, 1964, vol. 33, suppl., p. 480—495.

## SUMMARY

The analysis of salinity adaptations and osmoregulation abilities of Ostracoda and Branchiopoda permits to put forward the prognosis of qualitative and quantitative changes of its faunas composition in thalassic and athalassic waters with fluctuate salinity. It is possible to make a table of supposed types of hemolymph osmotic interrelation with surrounding water on the base of experimental and ecological data. It is underlined that reproductive salinity adaptations, temperature, variability, biotic relations and some other factors influence on osmoregulation abilities of Ostracoda and Branchiopoda. It is suggested that conception of relativity and plurality of barrier salinity zones is the theoretical fundamentals of prognostication of different hydrobionts classes in thalassic and athalassic waters with fluctuate salinity.

## МАКРОЗООБЕНТОС ЭСТУАРИЯ РЕКИ ГЛАДКОЙ (ЗАЛИВ ПОСЬЕТА ЯПОНСКОГО МОРЯ)

А. Ю. Комендантов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

*A. Ju. Komendantov. Macrozoobenthos of Gladkaya estuary (the Possjet Bay of the Sea of Japan)*

Солоноватые лагуны и эстуарии Дальнего Востока в отношении их фауны и экологии изучены еще явно недостаточно. К перечню из восьми работ, приводимому Г. Н. Воловой (1972), можно добавить лишь еще три ее собственные (Волова, 1971; 1972; 1974). При этом не во всех работах анализируются закономерности распределения видов и биоценозов в специфических условиях эстуариев.

Особенностью условий обитания в эстуариях следует считать значительные колебания солености и температуры, высокую концентрацию растворенных и взвешенных органических веществ. Принимая во внимание тот факт, что для гидробионтов соленость зачастую является ведущим абиотическим фактором среды, целью настоящей работы было изучение распределения видов и биоценозов в одном из типичных эстуариев Южного Приморья — устье р. Гладкой. Кроме того, нами исследовались физиологические и экологические адаптации ряда эстуарных форм, которые обеспечивают им обитание в этих условиях и отличают их от морских и пресноводных. Наибольшее внимание было уделено выделению характерных биоценозов, выявлению наиболее массовых эстуарных форм, их соленостных толерантных диапазонов и выяснению закономерностей их распределения в эстуарии.

Нами исследовалась фауна эстуария р. Гладкой, впадающей в залив Посьета Японского моря, от зоны пресной воды, подверженной относительно редким сгонно-нагонным колебаниям солености, до зоны с соленостью 15-20‰, редко, но регулярно распресняющейся практически полностью.

Вслед за Притчардом (Pritchard, 1967) мы считаем эстуарием устьевую часть реки, где происходит смешение морской воды с пресной. Одним из основных свойств эстуария принимается наличие колебаний солености вокруг критической (Хлебович, 1969; 1974; Kippe, 1971).

Приморье — это регион, расположенный между Тихим океаном и обширными пространствами Восточной Сибири и Монголии, что приводит к формированию специфического климата, объединяющего в себе как признаки типично муссонного климата умеренных

и субтропических широт, так и четко выраженные черты континентальности.

Одной из важнейших особенностей климатического режима является значительная норма осадков, в отдельных районах до 930 мм. По данным метеостанции порта Посьет («Метеорологический ежегодник» 1969—1982 гг.) годовая сумма осадков колеблется от 460 мм (1973 г.) до 1006 (1971 г.), за последние 14 лет норма осадков в этом районе 591 мм.

Взаимодействие приэкваториальных воздушных масс с северными приводит к формированию в субтропической зоне частых циклонов. Циклоны, формирующиеся над континентами, имеют высокую повторяемость — 55, морские случаются реже — 26—30 раз в год (Леонов, 1961; Тарасова, 1971). Морские циклоны отличаются меньшим диаметром и большей силой ветра, превышающей часто 32 м/с, в этом случае они называются «тайфунами». Тайфуны приносят воздушные массы, насыщенные парами воды, которые конденсируются на склонах прибрежных сопок. Перемещение тайфуна сопровождается выпадением дождя над Южным Приморьем даже в том случае, если морской циклон появляется над южными Японскими островами. С выходом тайфуна на Японское море и Приморский край обычно связано усиление ветра до штормового и выпадение огромного количества осадков, достигающих в отдельных случаях 300 мм/сут (Барабашкина, Лескова, 1958). Метеостанцией порт Посьет зарегистрировано в сентябре 1971 г. выпадение 195 мм в сутки и 358 мм в месяц (тайфун «Бесс»), что составляет половину годовой нормы и приближается к годовой сумме осадков в редкие годы без тайфунов.

По данным М. С. Мамедова и Н. И. Павлова (1974), в многолетнем ходе тайфунов можно проследить цикличность с периодом 3÷5 лет, а число тайфунов изменяется в широких пределах от 1 (1926 г.) до 39 (1964 г.) (Тарасова, 1971).

На Советское Приморье смещается около 26% всех зарождающихся тайфунов и в разные годы над югом Приморского края и Японским морем проходит 2—4 тайфуна. В отдельные редкие годы их не наблюдается ни одного (Барабашкина, Лескова, 1958; Мамедов, Павлов, 1974).

Таким образом, в районе исследований выпадает в июле—сентябре значительное количество осадков, которое в годы приход сильных тайфунов становится катастрофическим.

Естественно, что обильные осадки вызывают формирование дождевых паводков, которые могут накладываться друг на друга вследствие выпадения дождей над разными участками обширных водосборов. Почти ежегодно на каждой приморской реке, а в отдельные годы одновременно на большей части рек территории наблюдаются значительные наводнения, достигающие подчас катастрофических размеров и носящие характер стихийных бедствий. Так, прохождение в августе 1965 г. тайфуна «Джин» и сопровождающие его обильные осадки вызвали подъем воды в реках до 6 м (р. Уссури у Уссурийска)

(Тарасова, 1971). Так как сильные паводки вызываются часто просто обширными дождями (Бефани и др., 1963), то естественно, что тайфун, даже прошедший стороной, вызывает резкое и значительное усиление речного стока, что не может не сказаться на соленостном режиме устьевом районе. Нашими наблюдениями в эстуарии р. Гладкой, где до того наблюдался вертикальный и горизонтальный градиент солености от 15—20‰ до 0, неоднократно отмечался сплошной поток пресной от дна до поверхности воды в течение 5—8, а в 1983 г. — более 10 дней.

Так как скорость распространения волны сравнима со скоростью ветра, ее порождающего, а скорость перемещения тайфуна значительно ниже, мертвая зыбь опережает тайфуны и вызывает повышение уровня воды в закрытых бухтах за много часов до подхода циклона (Леонов, 1960). Таким образом, за много часов до увеличения пресного стока имеет место эффект «подпираания реки» и вторжение «языка» соленой воды довольно высоко вверх по течению. В результате суммирования действия приливов и нагонов может происходить заметное повышение уровня морской воды, а значит, и солености в эстуарии.

Максимальные значения солености отмечались в конце сентября—октябре, в период смены летнего муссона на зимний, резкого уменьшения количества осадков, частых смен направлений ветров.

Таким образом, эстуариям Южного Приморья свойственна непериодическая и значительная смена соленостного режима в осенне-летний период.

Сбор материала по бентосу осуществлялся легководолазным методом (Скарлато и др., 1964). Количественным сборам, проведенным в июле 1983 г. и августе 1984 г., предшествовало оконтуривание биоценозов и качественные сборы в июле—сентябре 1981—1983 гг. когда здесь брали материал для эколого-физиологических исследований.

При выделении биоценозов принималось во внимание количественное преобладание того или иного организма над остальными. Вид, преобладавший по биомассе, считался руководящим и биоценоз назывался его именем (Воробьев, 1947).

В каждом биоценозе намечалось не менее трех станций, сборы орудиями количественного учета дублировали на каждой станции. Всего было взято 34 пробы в 1983 г. и 39 проб в 1984 г. Небольшие, малоподвижные и часто встречающиеся формы собирали зубчатым водолазным дночерпателем с площадью захвата 1/20 м<sup>2</sup>. Для приблизительной оценки количества подвижных форм проводился сбор по мерному фалу с помощью скребка оригинальной конструкции с прямоугольным отверстием 40×10 см и облов сачком (диаметр 45 см) зарослей подводной растительности. Для обнаружения глубоководных зарывающихся форм рыли шурфы глубиной до 1 м с промыванием грунта через сито. На каждой станции проводили определения температуры и солености. На отдельных станциях в сентябре 1981 г. изучился ход температуры и солености в течение 12 дней.

Собранные с мерных площадей организмы разбирали на берегу или в полевой лаборатории по видам и взвешивали с точностью до 1 г (крупные формы) или до 10 мг (мелкие). Математическая обработка материала сводилась к вычислению *средней биомассы* — количеству живого вещества, выраженному в граммах на 1 м<sup>2</sup> поверхности дна; *средней плотности* — среднего количества особей определенного вида, приходящихся на 1 м<sup>2</sup> дна; и *частоты встречаемости* — процента проб, в которых встречался данный вид.

Незначительное разнообразие грунтов и малые глубины позволили изучить все основные группировки бентоса устьевом участке р. Гладкой.

Материал определялся специалистами Зоологического института АН СССР: Nemertini — В. С. Короткевич, Polychaeta — В. В. Хлебников, Gastropoda — А. Н. Голиковым, Bivalvia — Я. И. Старобогатовым, Mysidacea и Decapoda В. М. Петряшевым. Pisces — В. В. Федоровым. Личинки Chironomidae и других насекомых не определялись. Не удалось определить и поврежденных при сборах Isopoda, Talitridae и Gammaridae.

#### Список видов фауны устья реки Гладкой

##### Nemertini

1. *Lineus bilineatus* Renier
2. *Tubulanus ezoensis* Yamaoka

##### Polychaeta

1. *Nereis japonica* Izuka
2. *Tylorrhynchus heterochaetus* Quatrefages

##### Gastropoda

1. *Fluviacingula nipponica* Kuroda et Habe
2. *Assimenea lutea* A. Ad.

##### Bivalvia

1. *Corbicula japonica* Prime
2. *Corbicula finitima* Lindholm
3. *Macoma balthica takahokoensis* Yamamoto et Habe
4. *Laternula limicola* Reeve

##### Crustacea

1. *Neomysis awatschensis* (Brandt)
2. *Crangon septemspinosa* Say
3. *Palaemon macrodactylus* Rathbum

##### Pisces

1. *Pungitius pungitius sinensis* Guichenot
2. *Rhodeus sericeus* Pallas
3. *Cobitis taenia* Linnaeus
4. *Chaenogobius castaneus* O'Shaughnessy

Из перечисленных форм большинство видов встречалось редко и единичными экземплярами. Встречающимися сравнительно часто и играющими существенную роль в создании донного поселения были следующие виды: *C. japonica*, *M. b. takahokoensis*, *N. japonica*, *T. heterochaetus*, *F. nipponica*, *A. lutea*. Фауна эстуария р. Гладкой состоит из двух комплексов животных: солоноватоводных и эвригаллиных морских.

## ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЦЕНОЗОВ

### 1. Биоценоз *Zostera paapa* + *Laternula limicola*

Расположен в нижней осолоняемой части эстуария и занимает зону со сравнительно плотными грунтами, представленными заиленным песком со значительной примесью ракуши. Соленость придонной воды при тихой погоде колебалась около 15—20‰, но после осадков опускалась до нуля на короткое время (3—5—8 дней).

В данном биоценозе, занимающем относительно небольшую площадь в 1981 и 1982 гг. собирали *L. limicola* для физиологических исследований. Ориентировочную оценку плотности и биомассы этого моллюска проводили с помощью пневматического дночерпателя ДЧТ 6/26. Средняя биомасса моллюска составляла 100 г/м<sup>2</sup>, а плотность около 45 экз/м<sup>2</sup>. В 1983 г. в данном биоценозе были взяты три дночерпательные пробы по два зубчатых дночерпателя в каждой. Средняя биомасса оказалась низкой — около 48 г/м<sup>2</sup>, причем, 96% биомассы представлено *Z. paapa* (46,1 г/м<sup>2</sup>). Зообентос в этом биоценозе беден. В сборах были обнаружены *A. lutea* (3 экз., 0,16 г), *N. japonica* (2 экз., 0,18 г), *L. limicola* (1 экз., 0,14 г), Amphipoda (2 экз., 0,028 г). При качественном облове и сборе материала для физиологических исследований были обнаружены мелкие (менее 0,1 г), вероятно, недавно осевшие *L. limicola*, а также разлагающиеся, недавно погибшие моллюски и парные створки в грунте. Кроме того, многочисленные раковины находились в зоне заплеска. Так как створки раковины у этого моллюска весьма тонкие и хрупкие, можно предположить, что моллюски погибли незадолго до сбора материала и практически единовременно.

В 1984 г. в этом биоценозе было взято 15 проб по 2 зубчатых дночерпателя в каждой. Биомасса *Z. paapa* увеличилась (631 г/м<sup>2</sup>), растение обнаружено во всех пробах. Масса макрозообентоса составляла менее 1% общей биомассы. Так, плотность *N. japonica* составила 2 экз/м<sup>2</sup> при биомассе 0,18 г/м<sup>2</sup> (встречаемость 20%), *A. lutea* 16,6 экз/м<sup>2</sup> при биомассе 0,473 г/м<sup>2</sup>, *L. limicola* ни при качественных, ни при количественных сборах обнаружена не была. Кажется вероятным, что физиологические реакции *L. limicola*, рассматриваемые ниже, направлены на переживание относительно кратковременных распреснений, обычных для данного участка, а длительное полное распреснение может привести к гибели популяции.

## 2. Биоценоз *Tylogrhynechus heterochaetus*

Весьма эврибионтная (Хлебович и др., 1982) nereида *T. heterochaetus* селится во всех изученных зонах эстуария, предпочитая участки с илистыми грунтами или заросли *Phragmites*, которые тянутся по правому берегу основной протоки от самого устья на несколько километров вверх по течению. Так как эти полихеты обитают в норках глубиной более 1 м, имеющих к тому же многочисленные ответвления, а сами животные имеют длинное, тонкое тело с легко автотомирующейся задней частью, данный биоценоз может быть охарактеризован лишь качественно. Точно так же не удалось добыть достаточного для точной оценки плотности и биомассы количества немертин, также имеющих длинное, тонкое, очень нежное тело. Плотности основных форм могут быть охарактеризованы следующим образом: *T. heterochaetus* — 5 экз/м<sup>2</sup>; Nemertini — 5 экз/м<sup>2</sup>; *A. lutea* — 10 экз/м<sup>2</sup>; *N. japonica* — 10 экз/м<sup>2</sup>; Chironomidae juv. — 10 экз/м<sup>2</sup>.

### 3. Биоценоз *Corbicula*

Занимает все зоны эстуария с плотными грунтами и заметным течением. Широкой полосой он тянется вдоль всего исследованного участка основного русла и вторгается в малопроточный залив, не заходя однако в зоны с гниющими остатками водной растительности, сильным заилением или глубинами менее 1 м.

Данный биоценоз занимает обширную зону эстуария, поэтому соленостные условия в данном биотопе непостоянны. В нижней части эстуария над биоценозом как обычное явление наблюдается «язык» морской воды соленостью до 17‰, в верхней же части нами отмечалась лишь пресная вода, хотя по сообщениям местных жителей морская вода вместе с плавающей зостерой периодически поднимается сюда осенью. В 1983 г. в данном биоценозе было намечено 6 станций, на каждой из которых брали по 2—3 пробы, в 1984 г. пробы брали лишь на 2 станциях: в основном русле и у разветвления основного русла. Результаты их обработки представлены в табл. 1.

По мнению Я. И. Старобогатова, в эстуарии р. Гладкой сосуществуют две корбикулы: *C. japonica* (более крупная, массивная, с относительно более плоскими створками) и *C. finitima* — более выпуклыми створками. *C. finitima* составляет по численности и

Таблица 1

Состав биоценоза *Corbicula* эстуария реки Гладкой

Вид	Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup>	Процент от общей биомассы	Средняя плотность, экз/м <sup>2</sup>	Частота встречаемости, %
<i>Corbicula japonica</i>	5,250	99,97	890	100
<i>Corbicula finitima</i>			10	60
<i>Nereis japonica</i>	1,152	0,029	8	40
<i>Assimeneea lutea</i>	0,270	0,0001		

биомассе относительно небольшую долю от общих для корбикул значений.

Биоценоз *Corbicula* характеризуется весьма высокими показателями средней биомассы и плотности, составляемыми, однако, практически только *C. japonica*. Моллюски с толстой, твердой и тяжелой раковиной, очевидно, не имеют естественных врагов и, являясь фильтраторами, находят здесь благоприятные для себя условия. В местах с наиболее сильным течением (например, у разветвления основного русла) они образуют пятна-скопления с очень большими плотностями, достигающими 2630 экз/м<sup>2</sup> и биомассой до 13 кг/м<sup>2</sup>. При этом моллюски могут лежать на грунте в несколько слоев, и лишь самые крупные зарываются в грунт на глубину нескольких сантиметров. Этим, видимо, объясняется малая плотность сопутствующих видов. Повторные сборы 1984 г. показали, что у разветвления основного русла плотность моллюсков осталась на столь же высоком уровне: 1900 экз/м<sup>2</sup> при биомассе 12236,4 г/м<sup>2</sup>. В нижней части биоценоза данные оказались также сходными: плотность 760 экз/м<sup>2</sup>, биомасса 4900 г/м<sup>2</sup>.

#### 4. Биоценоз *Zostera nana* + *Macoma balthica takahokoensis*

Приурочен к левому берегу малопроточного залива с илистыми грунтами и глубинами 0,5—1,5 м. В средней части с более интенсивным течением и глубинами около 1,5—2,0 м он граничит с биоценозом *Corbicula*. В кутовой же части сменяется биоценозом *Z. nana* + *A. lutea*. В данном биотопе на протяжении недель нами наблюдались колебания солености около 3—5‰, неоднократно отмечалось вторжение придонного «языка» морской воды соленостью 15—17‰, как правило, более теплой. После дождей наблюдалось длительное полное распреснение водной толщи. В 1983 г. в этом биоценозе было взято 11 проб на 4 станциях. Результаты их обработки представлены в табл. 2. Состав эпифауны данного биоценоза отражен в табл. 3.

Таблица 2

Состав биоценоза *Zostera nana* + *Macoma balthica takahokoensis* эстуария реки Гладкой

Вид	Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup>	Процент от общей биомассы	Средняя плотность, экз/м <sup>2</sup>	Частота встречаемости, %
<i>Zostera nana</i>	289,790	85,10	—	100
<i>Macoma balthica takahokoensis</i>	41,030	12,05	59,1	72
<i>Assimenea lutea</i>	5,204	1,53	78	100
<i>Nereis japonica</i>	1,575	0,46	20	64
<i>Palaemon macrodactylus</i>	1,200	0,35	0,91	1
Chironomidae juv.	0,104	0,03	21,87	36
<i>Crangon septemspinosa</i>	0,590	0,17	2,73	27
<i>Fluviacingula nipponica</i>	0,580	0,17	20	36
Gammaridae	0,024	0,008	0,91	1
Talitridae	0,013	0,004	0,91	1

Таблица 3  
Состав эпифауны биоценоза *Zostera nana* + *M. b. takahokoensis* устья реки Гладкой (облов сачком диаметром 45 см зарослей подводной растительности по мерному фалу 10 м)

Вид	Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup>	Количество экземпляров
<i>Palaemon macrodactylus</i>	19,35	17
<i>Neomysis awatschensis</i>	10,00	1872
<i>Crangon septemspinosa</i>	2,39	10
<i>Assimenea lutea</i>	0,20	3
<i>Nereis japonica</i>	0,10	1
<i>Chaenogobius castaneus</i>	—	6

В 1984 г. в данном биоценозе пробы брались только на одной станции. Биомасса *Z. nana* осталась на прежнем уровне (352,5 г/м<sup>2</sup>). То же самое отмечено для *A. lutea* (50 экз/м<sup>2</sup>, 37 г/м<sup>2</sup>) и *F. nipponica* (20 экз/м<sup>2</sup>, 0,5 г/м<sup>2</sup>). Плотность и биомасса *M. b. takahokoensis* сократились соответственно в 2 (20 экз/м<sup>2</sup>) и в 30 (20,4 г/м<sup>2</sup>) раза. Примечательно, что ни в 1983, ни в 1984 гг. не была обнаружена молодь. Более чем сотня пойманных для физиологических исследований моллюсков уложились по массе тела в интервал 830—1500 мг, причем подавляющее большинство животных весили более 1 г. Судя по скульптуре раковины, пойманные животные были в возрасте 3—5 лет. В грунте обнаруживались одиночные и парные створки, разлагающиеся моллюски. Очевидно, в 1983—1984 годах *M. balthica* в этом эстуарии не имели успешного размножения. В 1985 г. в данном биоценозе не было обнаружено ни одного живого экземпляра. Предположительные причины изменений, произошедших в биоценозах 1 и 4 обсуждаются ниже.

#### 5. Биоценоз *Zostera nana* + *Assimenea lutea* + *Fluviacingula nipponica*

Приурочен к непроточным участкам мелководного залива эстуария с илистыми грунтами, часто сероводородными, с толстым слоем разлагающейся водной растительности на дне. Максимального развития данный биоценоз достигает в кутовой части, куда впадает небольшой ручей (около 3 м ширины при глубине 0,7—1,5 м). Большая же часть залива занята аналогичным биоценозом с биомассой, на порядок более низкой (табл. 4 и 5).

Из таблиц следует, что основная биомасса биоценоза составлена высшей водной растительностью. Это объясняется, очевидно, неблагоприятными условиями обитания в грунте и придонном слое воды. В пользу этого говорит также обилие *Neomysis awatschensis*, *Crangon septemspinosa*, *Palaemon macrodactylus*, *Pungitius pungitius sinensis*, обнаруженных при облове подводной растительности сачком. Значительно большая биомасса в устье ручья обусловлена, вероятно, более благоприятными гидрологическими условиями. Оче-

Таблица 4

Состав биоценоза *Zostera nana* + *Assimeneea lutea* + *Fluviacingula nipponica*  
из устья ручья, впадающего в малопроточный залив

Вид	Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup>	Средняя плотность, экз/м <sup>2</sup>	Частота встречаемости, %
<i>Zostera nana</i>	4550	—	100
<i>Fluviacingula nipponica</i>	15,00	625	100
<i>Assimeneea lutea</i>	14,90	255	100
Amphipoda	0,009	—	1
Chironomidae juv.	0,0025	—	1

Таблица 5

Состав биоценоза *Zostera nana* + *Assimeneea lutea* + *Fluviacingula nipponica*  
малопроточного залива

Вид	Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup>	Процент от общей биомассы	Средняя плотность, экз/м <sup>2</sup>	Частота встречаемости, %
<i>Zostera nana</i>	322,71	97	—	100
<i>Assimeneea lutea</i>	4,21	1,27	85,71	85
<i>Macoma balthica takahokoensis</i>	1,50	0,45	—	1 экз.
<i>Nereis japonica</i>	0,79	0,24	4,29	28,57
Chironomidae juv.	0,53	0,16	105,71	71,43
<i>Fluviacingula nipponica</i>	0,16	0,05	7,14	28,57
Insecta juv.	0,013	0,01	—	*

\* Личинки насекомых обнаружены в одной пробе с плотностью 40 экз/м<sup>2</sup>.

видно, сероводород угнетает жизнедеятельность как водной растительности, так и моллюсков, а поток богатой кислородом воды, приносимой ручьем, благоприятствует их развитию.

Анализ приведенных материалов показывает, что распределение организмов и биоценозов в эстуарии р. Гладкой зависит в первую очередь от колебаний солености. Так, *L. limicola*, являющаяся важным компонентом биоценоза, обитает в самой осолоняемой части эстуария, которая подвергается полному распреснению лишь после обильных осадков и на относительно короткое время. Данные, полученные при изучении толерантных диапазонов этого моллюска (Комендантов и др., 1985), говорят о том, что *L. limicola* выдерживают кратковременные распреснения ниже 3‰ и лишь при 6‰ способны устойчиво поддерживать осмотическое равновесие среды внутренней со средой внешней. Полевые наблюдения показывают, что эти моллюски способны зарываться в грунт сравнительно глубоко, до 10 см, где соленостные условия более стабильны.

В связи с этим становятся понятными причины массовой гибели моллюсков в 1981 и 1983 гг. Полное распреснение прилегающего к эстуарии участка морского залива, вызванное обильными осадками, продолжалось около двух недель. Пресный сток был столь силен,

что поверхностные слои воды были практически пресными на многие километры от устья, а до глубины 3 м располагался слой сильно распресненной морской воды (в бухте Тихой у пос. Посыета 13 июня 1983 г была зарегистрирована соленость 14‰), что, вероятно, послужило причиной массовой гибели стеногалинных иглокожих и моллюсков литорали и сублиторали. Кажется вероятным, что физиологические и поведенческие реакции *L. limicola* направлены на переживание относительно кратковременных распреснений, обычных для данного района, а длительное полное распреснение может привести к гибели популяции. Подобная картина, вероятно, и наблюдалась нами в 1983 г.: *L. limicola* была тогда обнаружена лишь в виде свежесевшей молодежи с длиной раковины менее 10 мм, а крупные живые моллюски с раковинной 50 мм были обнаружены крайне редкими единичными экземплярами.

В литературе имеются указания (Boesch et al, 1976; Smith, 1953) на явления, подобные описанным выше. После тайфуна «Агнесс» (1972 г.) в Чезапикском заливе, эстуариях рек Джеймс и Йорк некоторые обычные там ранее виды исчезли полностью или сохранились единичными экземплярами. Отмечавшиеся в этих местах до тайфуна комплексы животных не восстановились за 2,5 года наблюдений. Смит (Smith, 1953) наблюдал полную гибель отдельных популяций *Nereis lighti* (*N. limnicola*) после ливней 1952 г. в эстуарии р. Салинос. Особенно сильное влияние интенсивные осадки оказывают на эстуарии некрупных рек, впадающих в небольшие заливы и мелководные бухты, так как в этом случае последние тоже сильно распресняются и нормальный соленостный режим потом долго не восстанавливается. Стоун и Рейш (Stone, Reish, 1965) сообщали о гибели бентосных беспозвоночных в мелких эстуариях Калифорнии. Массовая гибель *Macoma balthica*, *Tellina agilis*, *Yoldia limatula* и *Gammarus americanus* отмечена (Thomas, White, 1969) после паводка в эстуариях рек о. Принца Эдуарда (Канада).

Аналогичный описанному выше биоценоз *L. limicola* был обнаружен нами и в наиболее осолоняемой части р. Карасик (зал. Посыета). В 1984 г. в этом биоценозе были взяты 2 пробы по два зубчатых дночерпателя и 1 проба из 5. Результаты их обработки представлены в табл. 6.

Эстуарий р. Карасик расположен на выходе из бухты Тихой и подвержен распреснению в наименьшей степени. Вероятно, этим можно объяснить более интенсивное развитие морских элементов данного биоценоза и включение новых, таких, как *Baillaria cumingii* и *Potamocorbula amurensis*, а также то, что данный биоценоз заметно не пострадал от катастрофического паводка 1983 г. Это, видимо, можно объяснить значительно более высокой соленостью воды в прилегающей части бухты и, следовательно, более быстрым возвращением системы к нормальному соленостному режиму.

*Macoma balthica takahokoensis* обитает в зоне колебаний солености воды вокруг 3‰. Ее соленостный толерантный диапазон оказался значительно более широким. Так, при +2° и +10° мол-

Состав биоценоза *Laternula limicola* + *Zostera napa* устья реки Карасик

Вид	Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup>	Средняя плотность, экз/м <sup>2</sup>	Процент об общей биомассы	Частота встречаемости, %
<i>Zostera napa</i>	5574	—	97,00	100
<i>Laternula limicola</i>	162,8	80,7	2,8	100
<i>Batillaria cumiugii</i>	6,26	18,7	0,1	66,7
<i>Potamocorbula amurensis</i>	2,83	*	0,001	*
Isopoda	—	340	—	100
<i>Macoma balthica takahokoensis</i>	0,88	*	0,02	*
<i>Nereis japonica</i>	0,13	0,01	2,7	**
Amphipoda	0,01	0,01	4	**

Примечание. \* — организм обнаружен в 1 экз.; \*\* — вид обнаружен в 1 пробе.

люски более чем 15 дней жили в средах с соленостью от 0,92 до 34,4‰, при 25° С от 2,2 до 30,62‰ (Комендантов и др., 1985). После прекращения опыта моллюски более полугода жили в воде Куршского залива (37,8 мОсМ, соленость немногим более 1‰) и воде Балтийского моря (около 7‰), поэтому в эстуарии р. Гладкой *M. b. takahokoensis* ограничена в распространении малопроточным солоноватоводным заливом. В главном русле минерализация воды выходит за пределы толерантного диапазона моллюска, а распространению в более соленые открытые участки, очевидно, препятствует пресс хищников и конкурентов.

*Corbicula japonica* оказалась самым эвригаллиным из исследованных нами моллюсков. Представители этого вида выживают в соленостях от пресной воды до 30‰ и, очевидно, ограничены в своем распространении зонами с плотными грунтами и течением, с одной стороны, и морскими нагонами с соленостью воды выше критической, предположительно необходимой им для размножения, с другой.

*Fluviacingula nipponica* и *Assimenea lutea* обладают очень ярко выраженными этологическими реакциями на неблагоприятную соленость. При сильном распреснении или осолонении среды моллюски либо покидают ее, выползая на сушу или выступающие из воды части растений, либо плотно замыкают устье раковины крышечкой. *A. lutea*, обнаруженная во всех исследованных биоценозах, весьма эврибионтна, в то время как *F. nipponica*, встреченная лишь в малопроточном заливе, подверженном колебаниям солености в наименьшей степени, относительно стенобионтна.

Полихеты, обнаруженные в эстуарии р. Гладкой, являются, по нашему определению (Хлебович и др., 1983; Хлебович, Комендантов, 1984), физиологически пресноводными видами. Они практически одинаково хорошо живут и растут в ряду соленостей от 30‰ до практически пресной воды и, очевидно, нуждаются в солености выше критической лишь в короткие периоды размножения, поэтому *N. japonica* была обнаружена во всех зонах эстуария, а *T. hetero-*

*chaetus* ограничен участками с подходящими илистыми и глинистыми грунтами с зарослями тростника, который, вероятно, служит им пищей.

В заключение следует обратить особое внимание на развитие в условиях эстуариев Приморских рек биоценоза *Corbicula*. Высокие плотности, биомассы (до 13 кг/м<sup>2</sup>) и большие площади, занятые этим моллюском, являющимся промысловым в ряде стран, позволяют поставить вопрос о промысле и культивировании его в нашей стране.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бэфани А. Н., Урываев П. А., Бэфани Н. Ф. Экспериментальные исследования дождевого стока в Приморье (1963 г.). — Тр. Дальневост. научно-исслед. гидромет. ин-та, Владивосток, 1967, № 24, с. 23—55.
- Волова Г. Н. Основные биоценозы континентальных водоемов Южного Приморья. — Учен. зап. Дальневост. гос. ун-та, 1971, т. 15, вып. 3, с. 85—97.
- Волова Г. Н. Классификация водоемов морского побережья Южного Приморья по составу фауны. — Учен. зап. Дальневост. гос. ун-та, 1972, т. 60, с. 117—133.
- Волова Г. Н. Макрозообентос солоноватых водоемов Южного Приморья (Японское море). — Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 6, с. 32—37.
- Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. — Докл. Всесоюз. научно-исслед. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии, 1947, № 6, с. 1—7.
- Барабашкина А. П., Лескова Е. А. Исследование тайфунов, выходящих на Японское море и Приморский край. — Тр. Дальневост. научно-исслед. гидромет. ин-та, Владивосток, 1958, вып. 3, с. 3—33.
- Комендантов А. Ю. Осморегуляторные способности *Corbicula japonica* (Bivalvia, Corbiculidae), в воде различной солености. — Зоол. журн., 1984, т. 63, вып. 5, с. 769—771.
- Комендантов А. Ю., Хлебович В. В., Аладин Н. В. Особенности осмотической и ионной регуляции двустворчатых моллюсков в зависимости от факторов среды. — Экология, 1985, № 5, с. 39—46.
- Леонов А. К. Региональная океанография. Ч. I. Л., Гидрометеиздат, 1960, с. 298—328.
- Мамедов Э. С., Павлов Н. И. Тайфуны Л., Гидрометеиздат, 1974, 139 с.
- Метеорологический ежемесячник. Приморское управление ГМС. 1969—1982 гг.
- Скарлато О. А., Голиков А. Н., Грузов Е. Н. Водолазный метод гидробиологических исследований. — Океанология, 1964, вып. 4, с. 709—719.
- Степанов В. Н. Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М., изд-во АН СССР, 1961, 260 с.
- (Хлебович В. В.) V. V. Khlebovich. Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal state. — Marine Biol., 1969, vol. 2, N 4, p. 338—345.
- Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., Наука, 1974, 235 с.
- Хлебович В. В., Комендантов А. Ю. О физиологически пресноводных морских беспозвоночных. — Журн. общ. биол., 1985, т. 46, № 3, с. 331—335.
- Boesch D. F., Diaz R. J., Virnstein R. W. Effects of tropical storm Agness on soft-bottom macrobenthic communities of the James and York estuaries and the lower Chesapeake Bay. — Chesapeake Sci., 1976, vol. 17, N 4, p. 246—259.
- Kinne O. Salinity — Invertebrates. — In: Marine Ecology (Ed. by O. Kinne). L.—N. Y.—Sydney—Toronto. Wiley — Interscience, 1971, vol. 21, pt. 2, p. 821—995.
- Pritchard D. W. What is an estuary: physical viewpoint. — In: Estuaries. Washington: Amer. Ass. Adv. Sci. Publ., 1967, N 83, p. 3—5.
- Smith R. I. The distribution of the polychaete *Neanthes lighti* in the Salinas River estuary, California, in relation to salinity, 1948—1952. — The biological bulletin, 1953, vol. 105, N 2, p. 335—347.



Stone A. N., Reish D. J. The effect of freshwater runoff on a population of estuarine polychaetous annelids.— Bull. So. Calif. Acad. Sci., 1965, N 64, p. 111—119.  
Thomas M. L., White G. N. Mass mortality of estuarine fauna at Bidefiord, P. E. J., associated with abnormally low salinities.— J. Fish. Res. Bd. Canada, 1969, vol. 26, p. 701—704.

### SUMMARY

The typical estuary of Far Eastern river from zone of monsoon climate was studied. The main climatic feature is the high rainfall norm, that unequal divides between hot and cold seasons of the year. As a result of this sharp and unperiodical changes of salinity regime in estuary takes place. The fauna of estuary and near — by part of sea bay was studied by the traditional hydrobiological methods. Five biocenosis were describe, for each biocenosis the values of mean density and biomass of main species were given. The reasons of its spreading were analysed. On the base of salinity tolerant ranges comparison and salinity dispersion in estuary it was shown that salinity mostly influence on organisms and biocenosis spreading in estuary.

## КРИОСКОПИЧЕСКИЙ МЕТОД В ГИДРОБИОЛОГИИ

Н. В. Аладин, В. В. Хлебович, А. Ю. Комендантов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

*N. V. Aladin, V. V. Khlebovich, A. J. Komendantov. Cryoscopical method in hydrobiology*

Криоскопический метод стал использоваться в биологии на рубеже XIX и XX веков для измерения общей осмотической концентрации внутренней среды живых организмов и, в первую очередь, гидробионтов. Физическая сущность этого метода заключается в том, что температура замерзания раствора всегда ниже температуры замерзания чистого растворителя. Согласно законам Благдена и Рауля понижение точки замерзания раствора пропорционально его концентрации не зависит от природы растворенного вещества и определяется количеством частиц этого вещества. Зная температуру замерзания внутренней среды гидробионтов и окружающей водной среды, можно судить о характере осмотических отношений между этими двумя средами, а также рассчитать их различные осмотические параметры. Именно это и привлекло внимание зоологов и гидробиологов к криоскопическому методу. Были созданы первые криоскопы, среди которых особенно удачным оказался криоскоп Бэкмана. В начале XX века он получил широкое распространение и много раз усовершенствовался как у нас в стране, так и за рубежом. В данной работе не приводится полного исторического обзора конкретных моделей криоскопов, а лишь анализируются основные направления развития криоскопического метода. Кроме того, дается подробное описание модифицированного криоскопа Виноградова и Бобовича (Виноградов, Бобович, 1970) и предпринята попытка оценить значение криоскопического метода для гидробиологических исследований.

Любую модель криоскопа, как устаревшую, так и современную, можно разделить на несколько блоков. Первый блок — криогенный, второй — содержащий пробу, третий — терморегистрирующий. Каждый из этих блоков с развитием техники и в зависимости от задач, которые ставили перед собой исследователи, подвергался модификации. В первых моделях криоскопа пробу замораживали при помощи эвтектической смеси (обычно 3 части толченого льда и 1 часть поваренной соли) или испаряющегося эфира (Drusker, Schreiner, 1913; Веселов, 1936, 1959, 1962; Блинов, 1948; Беляев, 1951; Карандеева, 1961; Гинецинский и др., 1962; Привольнев, 1962; и др.), потом стали использовать твердую углекислоту («сухой

лед») или сжиженные газы (Ramsay, Brown, 1955; и др.); далее применили полупроводниковые замораживающие установки, работающие на «эффекте Пельтье» (Соколова, 1967; Виноградов, Бобович, 1970; Хлебович и др., 1970; Аладин, 1979). Совершенствование криоскопов осуществлялось и по пути уменьшения объема пробы, необходимой для исследования, т. е. изменялся блок, содержащий пробу. Вслед за макрокриоскопами, в которых проба объемом с каплю помещалась в пробирке (Веселов, 1936, 1959, 1962; Карандеева, 1961; Гинецинский и др., 1962; Привольнев, 1962; Соколова, 1967), появились микрокриоскопы. В них анализируемая проба заключалась в тонкие капилляры (Блинов, 1948; Беляев, 1951; Ramsay, Brown, 1955; Веселов, 1962; Бобович, 1968; Виноградов, Бобович, 1970; и др.). Модификации криоскопов затрагивали и терморегистрирующий блок. В первых моделях криоскопа температуру пробы измеряли при помощи точного ртутного термометра (Dgusker, Schgeiner, 1913; Веселов, 1936, 1959, 1962; Блинов, 1948; Беляев, 1951), потом применили термоэлектрический датчик (Веселов, 1959, 1962), далее стали использовать термосопротивление (Карандеева, 1961; Гинецинский и др., 1962, Привольнев, 1962; Соколова, 1967; Виноградов, Бобович, 1970; и др.).

Следует отметить некоторые существенные различия между макро- и микрокриоскопами. Во-первых, в макрокриоскопах шарик ртутного термометра, термоэлектрический датчик или термосопротивление (т. е. чувствительная часть терморегистрирующего блока) полностью погружены в пробу. В микрокриоскопах измерить непосредственно температуру анализируемой пробы, заключенной в тонкий капилляр, не представляется возможным, поэтому запечатанный капилляр с пробой помещают в антифриз, который активно перемешивается для создания равномерного теплового поля, и измеряют температуру антифриза, считая ее равной температуре пробы в капилляре. Во-вторых, в микрокриоскопах появляется четвертый блок — оптический, так как в отличие от макрокриоскопов в микрокриоскопах нельзя невооруженным глазом зарегистрировать момент фазового перехода. В-третьих, в макрокриоскопах криоскопические точки определяют по замерзанию пробы, в момент выделения скрытой теплоты плавления, а в микрокриоскопах — по оттаиванию пробы в момент исчезновения последнего кристаллика льда.

Общим для всех моделей криоскопов является и процесс их подготовки к работе. Независимо от устройства терморегистрирующего блока, эти приборы перед началом работы нуждаются в проверке нулевых отсчетов или, что лучше, в калибровке. Для этого анализируют пробы, криоскопическая точка которых точно известна. Таковыми пробами могут быть растворенные в дистиллированной воде в мерных колбах аналитические навески хлористого натрия, сахаразы или аналитические разведения нормальной морской воды, специально выпускаемой в запаенных ампулах для гидрохимических целей.

Среди описанных в научной литературе криоскопов, наиболее удачным считается микрокриоскоп Виноградова и Бобовича (Виноградов, Бобович, 1970). Он удобен в обращении и позволяет измерять общую осмотическую концентрацию жидкостей в объемах порядка  $1-2 \times 10^{-3}$  мм<sup>3</sup>. На одно измерение требуется 3—4 мин. то есть меньше, чем в других моделях криоскопов. Точность измерения до  $0,009^\circ$  С. Для того, чтобы произвести измерение точки оттаивания исследуемой жидкости на этом приборе, проба засасывается в тонкий стеклянный капилляр диаметром 100—120 мкм. Этот капилляр запечатывается пластилином и вставляется в протектор. Протектор — это стеклянная трубочка несколько большего диаметра, чем сам капилляр, и напоминающая пипетку. Капилляр в протекторе опускается в сосуд с сильно охлажденным спиртом (до  $-30^\circ$  С), где исследуемая проба жидкости в течение 20—40 сек замерзает. После этого запечатанный капилляр с замерзшей пробой быстро переносят вместе с протектором в другой сосуд с менее охлажденным спиртом (до  $-5^\circ$ ). Так как между капилляром и стенками протектора сохраняется сильно охлажденный спирт, то проба при переносе не оттаивает. Температуру антифриза во втором сосуде постепенно повышают. В микрокриоскопе Виноградова и Бобовича в качестве источников холода используются полупроводниковые замораживающие столки ТЭС-II, подключенные к селеновым выпрямителям ВСП-33. Это позволяет при помощи автотрансформатора добиться очень плавного регулирования температуры, а электромоторчик, вращающий мешалку, препятствует возникновению градиента температур. За процессом оттаивания пробы в капилляре наблюдают через микроскоп, объектив которого опущен в жидкость, а температуру антифриза измеряют с помощью термосопротивления, включенного в одно из плеч моста постоянного тока. В диагональ моста включен гальванометр М-95.

Микрокриоскоп Виноградова и Бобовича модифицировался авторами настоящей статьи дважды, в начале 70-х и 80-х годов. Первый раз это было связано с попыткой измерить общую осмотическую концентрацию гемолимфы микроскопических морских ветвистоусых ракообразных, а второй — с желанием использовать в криоскопе современные достижения техники.

Объем гемолимфы у морских Cladocera был недостаточен для заполнения капилляров диаметром 100—120 мкм, обычно используемых на микрокриоскопе Виноградова и Бобовича, поэтому были применены более тонкие капилляры диаметром 20—35 мкм, изготовленные на специальном станке. Такие капилляры широко используются в цитофизиологических исследованиях. Применение более тонких капилляров заставило вести наблюдения за процессом оттаивания пробы при более сильном увеличении микроскопа, а это, в свою очередь, потребовало улучшить систему освещения капилляра. Для этого верхние стенки сосуда, в который помещался капилляр для оттаивания, были сделаны из прозрачного органического стекла, что значительно улучшило условия освещения. Электрический микро-

моторчик, вращающий мешалку в сосуде для оттаивания, включался в сеть через универсальное питающее устройство, что позволяло подбирать такую скорость вращения мешалки, при которой на поверхности жидкости отсутствовали бы блики света и достигалось наилучшее перемешивание антифриза. Вместо полупроводниковых замораживающих столиков ТОС-II, обычно используемых на микрокриоскопе Виноградова и Бобовича, были применены более мощные полупроводниковые микрохолодильники ТЛМ. Таким образом, только терморегистрирующий блок микрокриоскопа Виноградова и Бобовича остался без изменения, а криогенный, содержащий пробу и оптический блоки были модифицированы (Аладин, 1979).

Вторая попытка улучшить микрокриоскоп Виноградова и Бобовича привела к значительно более существенным изменениям в его конструкции. Фактически, благодаря использованию современных достижений техники, появился криоскоп, который можно с уверенностью отнести к новому поколению приборов этого типа. Во-первых, было решено сочетать в одной установке макро- и микрокриоскоп, т. е. разработать сменные блоки, содержащие пробу. Во-вторых, следовало коренным образом пересмотреть существующие терморегистрирующие и оптические блоки.

В макрокриоскопической насадке пробирка была заменена на стеклянный капилляр равномерного сечения 1,5—2 мм и длиной 15—20 мм. В этот капилляр засасывали столбик анализируемой жидкости, а затем капилляр вставляли в эластичную муфту, окружающую точечное термосопротивление, таким образом, что чувствительный датчик оказывался в пробе. После этого на состыкованные капилляр и термосопротивление надевали защитную стеклянную пробирку (рис. 1) и весь этот комплекс опускали в сосуд полупроводникового микрохолодильника с сильно охлажденным спиртом (до  $-30^{\circ}\text{C}$ ) для заморзания пробы. О криоскопической точке исследуемой пробы жидкости сначала судили по обратному скачку температур в момент выделения скрытой теплоты плавления при заморзании пробы, а затем по температурному плато при оттаивании, когда комплекс (капилляр, термосопротивление, пробирка) вынимали из сосуда с сильно охлажденным спиртом. При желании получить очень точные отсчеты температур, пробу можно оттаивать не на воздухе, а в другом сосуде с менее охлажденным спиртом (до  $-5^{\circ}$ ), понижая при помощи автотрансформатора напряжение, подаваемое на селеновый выпрямитель, питающий полупроводниковый микрохолодильник, как это делают на микрокриоскопах. Следует отметить, что конструкция этой макрокриоскопической насадки позволяет без каких-либо затруднений перейти к традиционному способу измерения температуры заморзания пробы в макрокриоскопах, т. е. в пробирке.

В микрокриоскопической насадке была полностью заменена конструкция сосуда для оттаивания. Вместо того, чтобы опускать объектив микроскопа в антифриз, одну из вертикальных стенок сосуда сделали прозрачной и стали вести наблюдение за оттаиванием

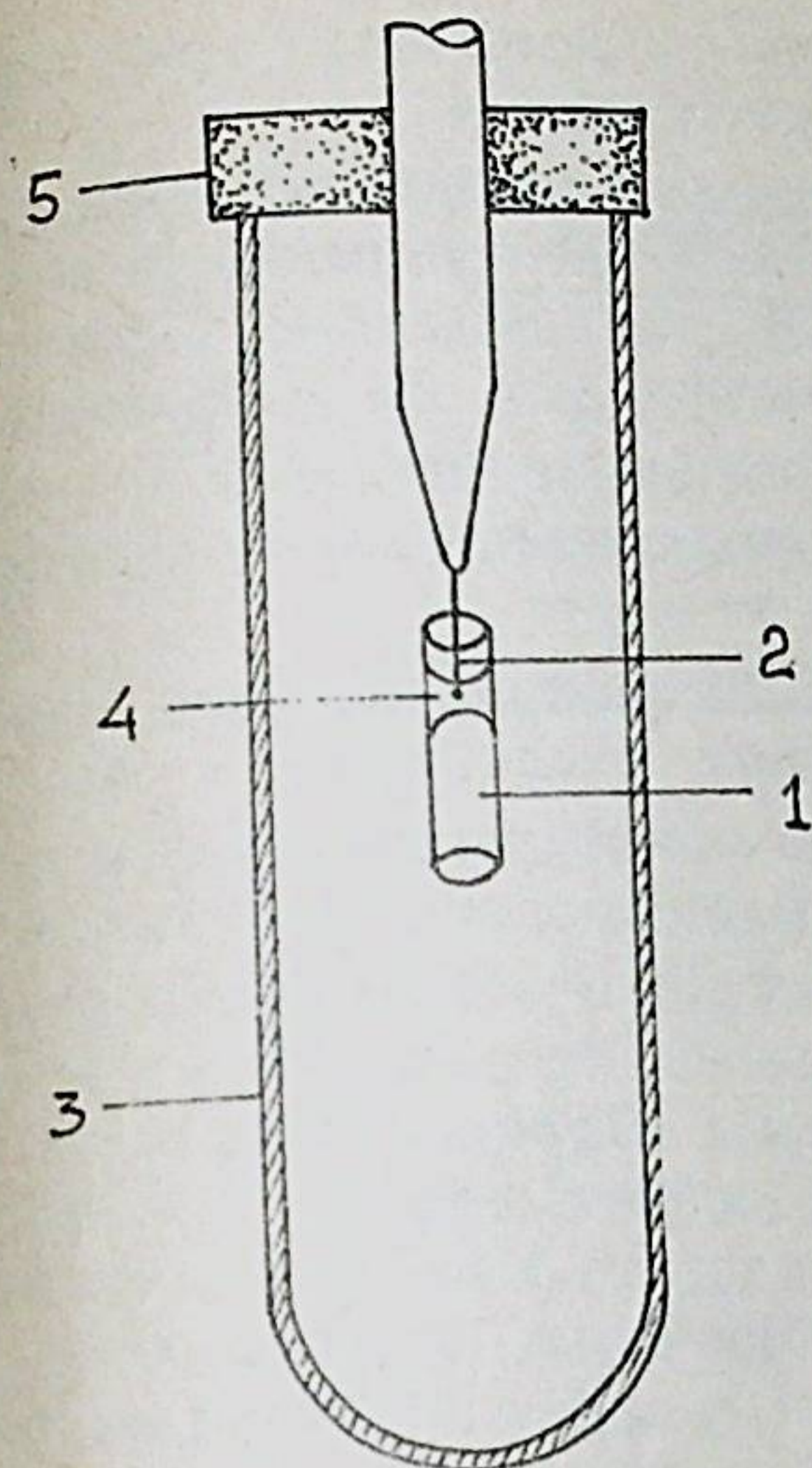


Рис. 1. Макрокриоскопическая насадка. Комплекс: капилляр, термосопротивление, пробирка.  
1 — капилляр, 2 — термосопротивление (чувствительная часть), 3 — пробирка, 4 — столбик анализируемой жидкости, 5 — эластичная муфта

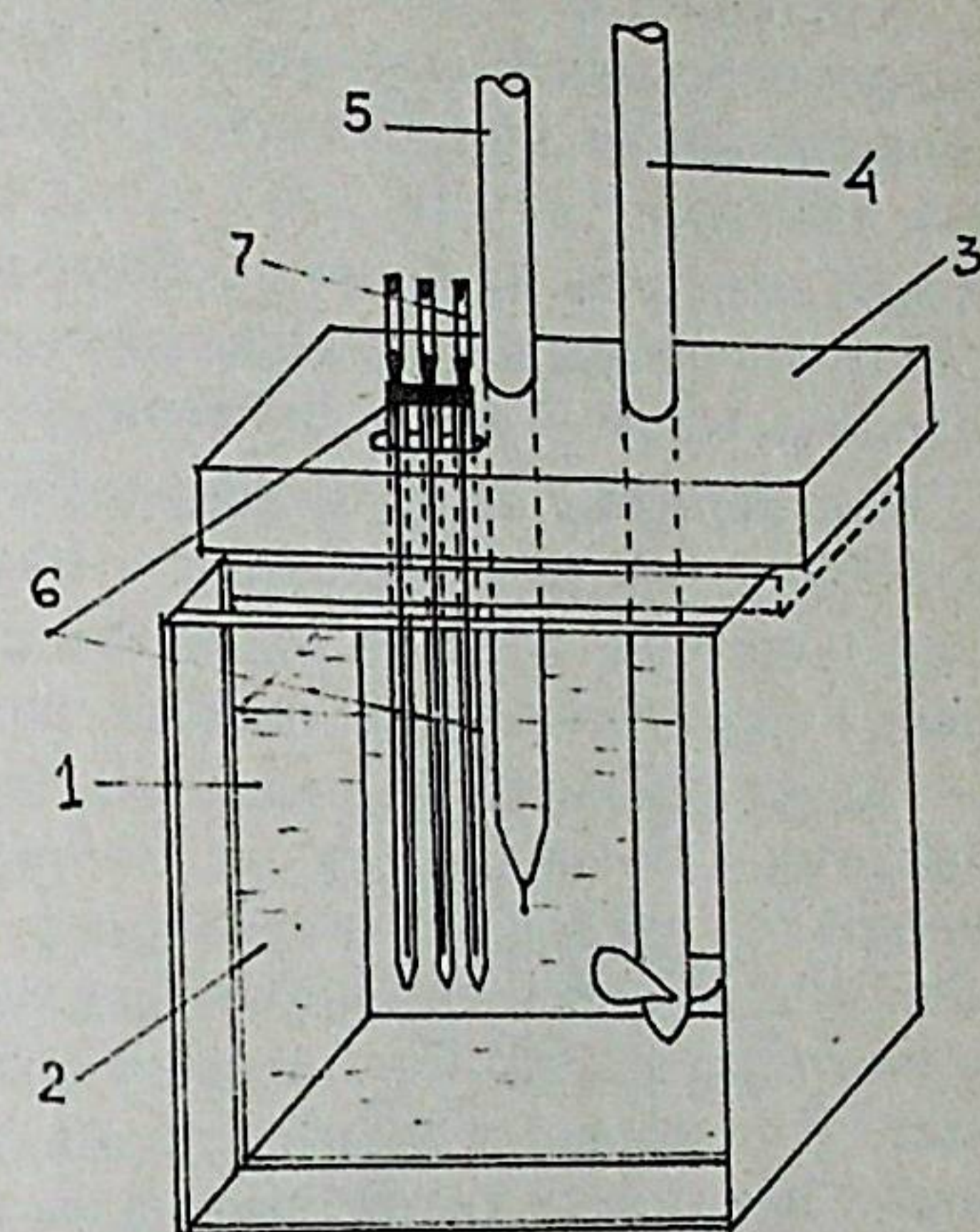


Рис. 2. Микрокриоскопическая насадка и сосуд для оттаивания.  
1 — прозрачная двойная, вертикальная стенка, 2 — вазелиновое масло, 3 — прозрачная крышка, 4 — вал мешалки, 5 — корпус термосопротивления, 6 — обойма протекторов, 7 — капилляры.

через эту стенку при помощи стереомикроскопа. Для предотвращения запотевания ее выполнили двойной, а пространство между пластинами органического стекла заполнили вазелиновым маслом (рис. 2). Сделали также прозрачную крышку с тремя отверстиями для вала мешалки, корпуса термосопротивления и обоймы протекторов. Использование обоймы позволило замораживать, а затем вести наблюдение за оттаиванием сразу трех капилляров, что резко повысило скорость измерений на приборе. В оптическом блоке, кроме замены микроскопа, заменили систему освещения, использовав осветитель с гибким световодом.

В терморегистрирующем блоке был применен пятиразрядный автоматический цифровой омметр Р 380 с погрешностью измерения  $\pm 0,05\%$  от измеряемого сопротивления и скоростью одного измерения не более 1 с. При работе с макрокриоскопической насадкой подключался цифropечатающее устройство, а регулятор частоты измерений ставился на максимум. На распечатке был четко виден обратный скачок показаний в момент выделения скрытой теплоты плавления при заморзании пробы, а затем — плато показаний при оттаивании. Когда же работали с микрокриоскопической насадкой, пользовались кнопкой разового (ручного) запуска. Ее нажатие

в момент таяния последнего кристаллика в капилляре приводило к высвечиванию на табло величины сопротивления.

Криогенный блок остался таким же, как и в первой модификации микроскопа Виноградова и Бобовича, т. е. использовали полупроводниковые микрохолодильники ТЛМ, подключенные к селеновым выпрямителям ВСП-33. Следует отметить, что эти выпрямители можно заменить на более удобные в работе управляемые тиристоры, а проточное водяное охлаждение полупроводниковых пластин микрохолодильников — на радиаторное.

Как первая, так и вторая модификация микроскопа Виноградова и Бобовича оказались надежными и удобными в работе. С их помощью удалось измерить общую осмотическую концентрацию: 1 — гемолимфы у многих видов Branchiopoda и Ostracoda, 2 — марсупиальной жидкости у некоторых видов ветвистоусых ракообразных, 3 — жидкости из ампуловидного мешочка и извитого выводного протока максиллярной железы *Daphnia magna*, 4 — жидкости из яиц и эмбрионов некоторых видов Cladocera, 5 — мочи у одного вида жаб, 6 — целомической жидкости у многих видов полихет, 7 — крови у многих видов двустворчатых моллюсков, 8 — крови у некоторых видов проходных рыб, 9 — среды обитания многих видов гидробионтов.

Следует отметить, что описанные две модификации микроскопа Виноградова и Бобовича совсем не исчерпывают возможностей совершенствования этих приборов. Можно продолжать уменьшать диаметр капилляров, что позволит еще больше сократить объем анализируемой пробы. При этом ограничением миниатюризации, скорее всего, станет разрешающая способность оптического блока, а не техническая сложность создания станка для изготовления ультратонких капилляров. Надо также продумать, как запечатывать эти капилляры. Вероятно, для этого подойдут синтетические клеи. Безусловно, можно повысить точность регистрации температуры, нужно только модифицировать блоки: содержащий пробу и терморегистрирующий. Сосуд для оттаивания пробы должен иметь больший объем, лучшую термоизоляцию и более совершенную систему перемешивания антифриза, т. е. большую тепловую инерционность, меньший теплообмен со средой и более равномерное тепловое поле. Совершенствование терморегистрирующего блока, очевидно, сведется к повышению его чувствительности и разрешающей способности. Возможен также возврат от термосопротивлений к термоэлектрическим датчикам с соответствующей заменой регистрирующей техники. Не исключена возможность создания термоизмерительного устройства на основе современных балометров. В ближайшее время, вероятно, коренным образом будет модернизирован криогенный блок микроскопа, так как за последние годы криогенная техника далеко шагнула вперед. Наряду с модификацией традиционных диффузионно-абсорбционных, компрессорных и полупроводниковых холодильных установок, созданы принципиально новые охлаждающие устройства.

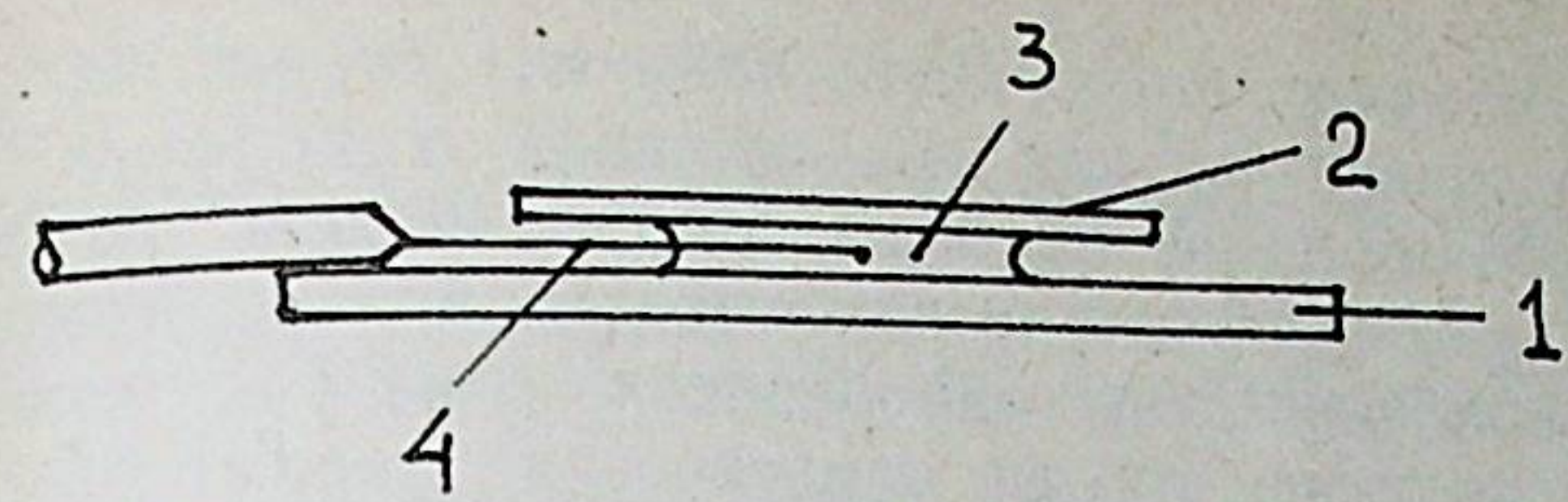


Рис. 3. Блок, содержащий пробу бескамерного или плоскостного микроскопа.

1 — охлаждаемая, основная пластина, 2 — прозрачная, покрывная пластина, 3 — анализируемая жидкость, 4 — термосопротивление (чувствительная часть)

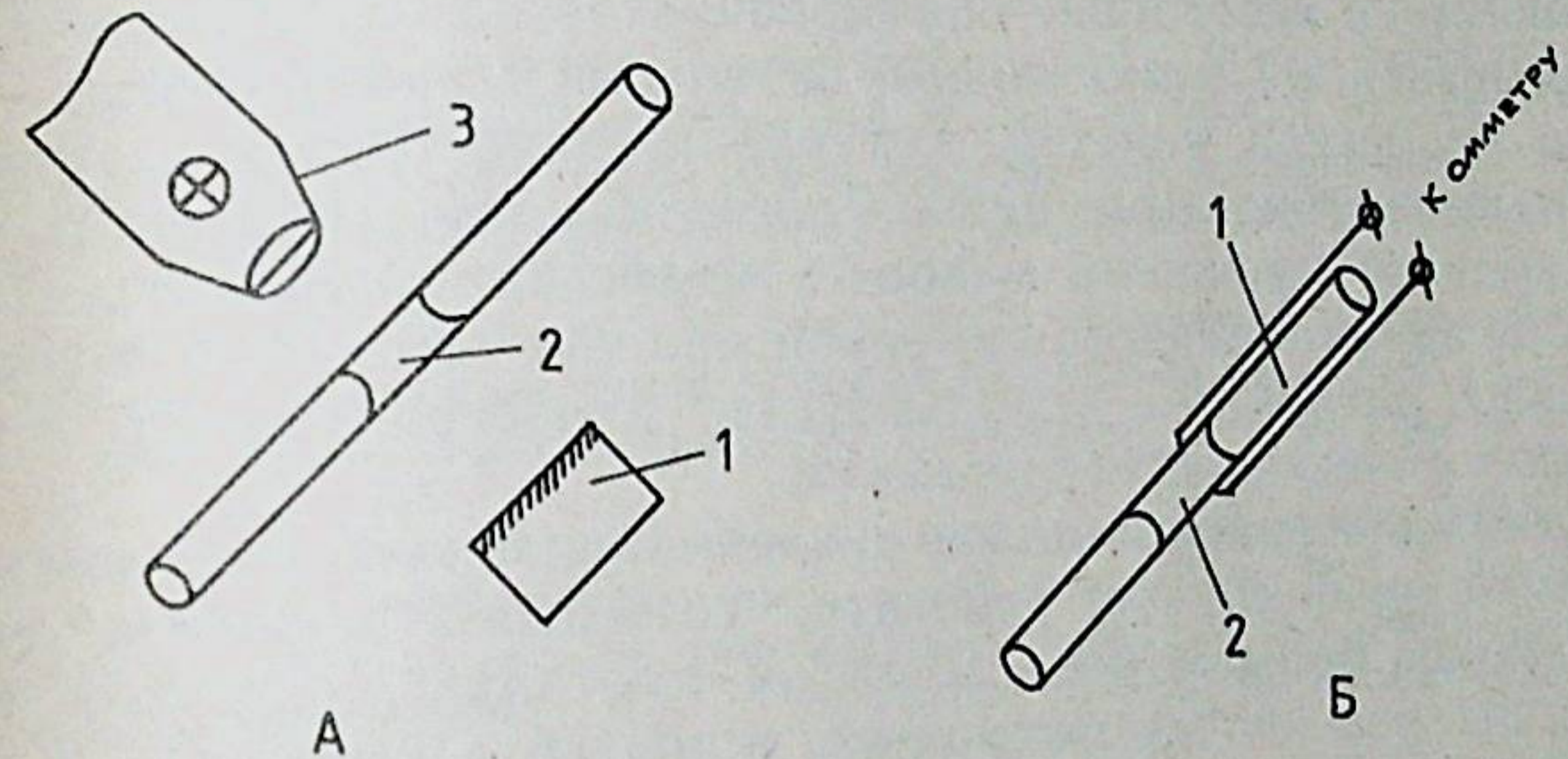


Рис. 4. Возможные способы автоматизации регистрации процесса оттаивания пробы в микроскопе.  
А — с помощью фотоэлемента; 1 — фотоэлемент, 2 — столбик анализируемой жидкости, 3 — источник света;  
Б — с помощью электродов: 1 — капилляр с впаянными электродами, 2 — столбик анализируемой жидкости.

Большое будущее, в случае грамотного технического решения, может быть у бескамерных или плоскостных микроскопов. В этом приборе анализируемая проба размещается между двумя пластинами: охлаждаемой основной и прозрачной покрывной, через которую наблюдают за процессом замерзания (рис. 3). Создавая такой криоскоп, важно в первую очередь хорошо продумать способ изоляции исследуемой жидкости от водяных паров окружающего воздуха.

Важной задачей является автоматизация криоскопа, т. е. устранение оператора с его субъективной оценкой процесса замерзания. Использование простейшего, соответствующим образом запрограммированного микропроцессора позволяет уже сегодня автоматизировать макроскоп, в терморегистрирующем блоке которого имеется цифропечатающее устройство. Возможно также автоматизировать микроскоп. В данном случае, по-видимому, следует использовать либо датчик с фотоэлементом, который будет регистрировать изменение прозрачности пробы при оттаивании (рис. 4а), либо снабдить капилляр двумя электродами и по изменению электропроводности судить о моменте перехода из твердого состояния в жидкое (рис. 4б).

Необходимо также подчеркнуть важность скорейшего создания современного криоскопа для исследований в полевых условиях. Все рассмотренные выше приборы, созданные или которые будут создаваться, могут работать исключительно в лабораторных условиях. На сегодняшний день гидробиологи не могут прямо на месте исследования получить точные осмотические параметры интересующих их жидкостей и вынуждены транспортировать пробы в ампулах или капиллярах. Срок такой транспортировки должен быть кратким, не более 2—3 дней, так как длительное время пробы можно хранить только в охлажденном состоянии. Естественно, что такие жесткие условия затрудняют или вообще делают невозможным криоскопические исследования гидробионтов из отдаленных водоемов. Перевозить же самих водных животных в лабораторные аквариальные не всегда удается, так как переносят транспортировку лишь самые эврибионтные виды. Таким образом, создание полевого криоскопа со сменными макро- и микро-насадками, способного работать от автомобильного аккумулятора или генератора, позволит существенно расширить использование криоскопического метода в гидробиологических исследованиях.

Прежде чем перейти к оценке значения криоскопического метода для гидробиологии следует отметить, что первоначально этот метод нашел широкое применение в зоологии и ботанике, несколько позднее им заинтересовались физиологи, и только в середине XX века к нему обратились гидробиологи. В чем же причина этого? Дело, по-видимому, в том, что гидробиология является экологической наукой, и ее в первую очередь интересуют массовые, стандартно полученные данные. Для этого нужны простые, легко доступные приборы и оборудование. Криоскоп же долгое время оставался «сложным и экзотическим» инструментом. Однако с развитием техники и с накоплением зоологами, ботаниками и физиологами интересных криоскопических данных им стали пользоваться и гидробиологи. С этих пор криоскопический метод прочно утвердился в гидробиологии. С его помощью исследователи водных экосистем смогли точно регистрировать различные осмотические параметры внутренней среды гидробионтов на всех этапах онтогенеза, от оплодотворенного яйца до взрослого организма, и внешней среды из всех типов водоемов, включая микроводоемы и интерстицию. Микрокриоскопия может использоваться не только для определения внутренней среды гидробионтов, но также и для характеристики их среды внешней. Она окажется незаменимой для определения осмотического давления и через него по имеющимся номограммам или таблицам солености в тех случаях, когда объем пробы минимален. Очевидно, что соленостные условия обитания организмов мезобентоса литорали, например, можно оценить лишь с помощью микрокриоскопии. Количественный способ выражения криоскопических данных позволяет формализовать построенные обобщения, а это, в свою очередь, облегчает их проверку, сопоставление и осмысление.

- Аладин Н. В. Морфофизиологические адаптации морских ветвистоусых ракообразных. Автореф. канд. дис., Л., 1979, 23 с.
- Беляев Г. М. Осмотическое давление полостной жидкости водных беспозвоночных в водоемах различной солености.— Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1951, т. 3, с. 92—139.
- Блинов Л. К. Изменение содержания хлор-иона в крови *Nereis succinea*.— Тр. ГОИН, 1948, вып. 4 (16), с. 130—161.
- Бобович М. А. Некоторые приспособления, обеспечивающие эвригалинность ракообразного *Saduria entomon*.— Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1968, № 3, с. 18—29.
- Веселов Е. А. Осмотическое давление крови пресноводных рыб и методы его определения.— Тр. Бородинс. биол. ст., 1936, т. 9, вып. 1, с. 43—60.
- Веселов Е. А. Методы изучения осморегуляции у рыб и водных беспозвоночных.— В кн.: Жизнь пресных вод. М.— Л., изд-во АН СССР, 1959, т. 4, ч. 2, с. 125—176.
- Веселов Е. А. Методы изучения осморегуляции у рыб.— В кн.: Руководство по методике исследований физиологии рыб. М., изд-во АН СССР, 1962, с. 178—203.
- Виноградов Г. А., Бобович М. А. Новая модификация микрокриоскопа и опыт ее применения для изучения осмотической регуляции беспозвоночных.— Гидробиол. журн., 1970, т. 6, № 4, с. 136—141.
- Гинецинский А. Г., Васильева В. Ф., Закс М. Г., Наточин Ю. В., Соколова М. М. Методы исследования осморегулирующей способности у рыб.— В кн.: Руководство по методике исследований физиологии рыб. М., изд-во АН СССР, 1962, с. 204—215.
- Карандеева О. Г. Электрокриоскопия при помощи полупроводникового термочувствительного микросопротивления.— Лаб. дело, 1961, № 8, с. 52—54.
- Привольнев Т. И. Определение температуры замедления сыворотки крови микроротермометром.— В кн.: Руководство по методике исследований физиологии рыб. М., изд-во АН СССР, 1962, с. 216—221.
- Соколова М. М. Определение концентрации осмотически активных веществ в биологических жидкостях.— Лаб. дело, 1967, № 10, с. 589—591.
- Хлебович В. В., Богданов В. Е., Кузьмина В. И. Эвригалинность и осморегуляция беломорских мизид.— Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 7, с. 1085—1088.
- Drucker C., Schreiner E. Mikrokryoscopische Versuche.— Biol. Zentralblatt, 1913, Bd. 33, N 1, s. 36—48.
- Ramsay J. A., Brown R. H. J. Simplified apparatus and procedure for freezing-point determination upon small volumes of fluid.— J. Scient. Instr. 1955, vol. 32, N 10, p. 372—375.

## SUMMARY

The main directions of cryoscope modification were briefly analysed. Only modifications of Vinogradov's and Bobovich's microcryoscope were given in detail. The possible future improvement of cryoscope was discussed. It was shown that cryoscopy method takes the important place in hydrobiology.

## РЕФЕРАТЫ

УДК 551.313:591.524.1

**К биологической типологии эстуариев Советского Союза.** Хлебович В. В. — В кн.: Гидробиологические исследования эстуариев. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 5—16 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 141).

По мере разбавления пресных вод морскими многие физико-химические свойства среды и биологические особенности организмов меняются в зависимости от солености нелинейно. Центром эстуарных процессов признается «зона критической солености», где переходные процессы сильнее всего выражены. В основе адаптаций организмов к приливо-отливной ритмике лежит адаптивное поведение, в основе сезонных адаптаций — акклимационные процессы, поэтому эстуарии целесообразно разделять на приливные и бесприливные. В ряду типичных талассогенных эстуарии — Каспийское море — Аральское море зона критической солености сдвигается в сторону более высоких значений и заметно расширяется, соответствуя хлорности 2.8—4.4‰ (Карпевич, 1958; Аладин, 1983). Крайними в этом ряду будут типичные лимногенные солоноватые воды аридных зон. Эстуарии Советского Союза относятся к трем солоноватоводным зоогеографическим областям: Понтокаспийской, Голарктической и Сино-Индийской. *Библ. 48.*

УДК 577.472

**Математическая модель динамики фитопланктона морской прибрежной экосистемы.** Крышев И. И., Михайлов В. Н., Сазыкина Т. Г. — В кн.: Гидробиологические исследования эстуариев. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 17—24 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 141).

Построена модель динамики планктона мелководной прибрежной экосистемы. Для фитопланктона выделены 2 экологические группы видов с разными температурными оптимумами, динамика зоопланктона описывалась суммарной биомассой. В качестве важнейших внешних факторов среды выбраны температура воды, содержание фосфатов, условия освещения. Температурные зависимости роста планктона описаны с учетом всей области термотолерантности для каждой группы видов. Коэффициенты модели определены по данным за один год, ретроспективные расчеты за два предыдущих года дали хорошее совпадение с результатами наблюдений. Выполнены численные эксперименты по прогнозу развития фитопланктона при повышении среднегодовых температур воды. *Ил. 2, табл. 1, библ. 12.*

УДК 581.526.325 + 539.16.04

**Реакция фитопланктона на изменение уровня падающей радиации.** Басова С. Л. — В кн.: Гидробиологические исследования эстуариев. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 25—36 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 141).

Рассмотрена зависимость годовой количественной динамики фитопланктона Невской губы от изменчивости уровня падающей радиации. В качестве количественной меры использована приведенная биомасса фитопланктона, представляющая собой отношение сырого веса планктона (мг/л) к количеству счетных единиц водорослей в литре воды. Доказано, что весной и осенью варьирование значений приведенной биомассы определяется солнечной активностью. Найденная зависимость описывается уравнениями линейной регрессии и позволяет проводить ретроспективный анализ динамики фитопланктона с выявлением границ стабильного его состояния. Летом не обнаруживается сколько-нибудь значимой корреляции между приведенной биомассой фитопланктона и флуктуациями солнечной активности. В этой связи предлагаемый для задач мониторинга индекс приведенной биомассы достаточно определять только по весенним и осенним пробам фитопланктона. *Ил. 6, табл. 4, библ. 9.*

УДК 581.526.325 + 519.2

**О соотношении факторов места и времени при анализе распределения приведенной биомассы фитопланктона.** Басова С. Л. — В кн.: Гидробиологические исследования эстуариев. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 37—42 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 141).

Приведены результаты статистической обработки данных по исследованию летнего фитопланктона Невской губы за 1978—1983 гг. С помощью аппарата однофакторного дисперсионного анализа сделан вывод о статистической равнозначности всех пунктов отбора проб по приведенной биомассе водорослей, представляющей собой величину отношения сырой биомассы фитопланктона к его численности. Доказано, что год съемки представляет собой более существенный фактор, влияющий на приведенную биомассу, чем станция на акватории. *Табл. 2, библ. 2.*

УДК 591.524.12:577.472

**Периодические процессы в динамике зоопланктона восточной части Финского залива.** Крышев И. И., Рябова В. Н. — В кн.: Гидробиологические исследования эстуариев. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 43—57 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 141).

Выполнен анализ сезонной сукцессии зоопланктона методом конечных рядов Фурье по материалам многолетних наблюдений. Получены приближенные соотношения для описания численности массовых видов зоопланктона прибрежной зоны восточной части Финского залива, согласующиеся с экспериментальными данными. Установлена стабильность процессов сезонной сукцессии видов внутри таксономических групп. *Ил. 9, табл. 2, библ. 4.*

УДК 574.5

**Фауна планктонных беспозвоночных водоемов северного Прикаспия и Каспия.** Чуйков Ю. С. — В кн.: Гидробиологические исследования эстуариев. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 58—74 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 141).

На основании анализа литературных данных и наблюдений автора, выполненных с 1972 по 1984 гг., для планктона водоемов северного Прикаспия, включая низовья рек Волги и Урала, установлено обитание 451 вида беспозвоночных. Из них — 266 видов коловраток, 110 — клadoцер, 75 — копепод. Охарактеризована фауна планктонных беспозвоночных северного Каспия и некоторых типов континентальных водоемов: водотоков, пресных водоемов озерного типа, солоноватых и соленых озер, временных водоемов, рыбоводных и очистных прудов и некоторых других водоемов. *Библ. 37 назв.*

УДК 595.32/33:591.044

**Особенности осморегуляции гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных из морских и континентальных солоноватых вод.** Аладин Н. В. — В кн.: Гидробиологические исследования эстуариев. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 75—97 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 141).

Обсуждаются осморегуляторные способности ракушковых и жаброногих ракообразных из морских и континентальных солоноватых вод. Показано, что соленостные толерантные диапазоны зависят от типа осморегулирующей гемолимфы. Обсуждается эволюция функции осморегуляции в пределах класса Ostracoda и класса Branchiopoda. Высказывается предположение, что способность к осморегуляции (гиперосмотической) впервые возникла у организмов из морских солоноватых вод, а способность к гипоосмотической регуляции — у организмов из континентальных солоноватых вод. На примере ракушковых и жаброногих ракообразных выдвигается концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей. *Ил. 3, библ. 86.*

Прогнозирование качественного и количественного состава фауны ракушковых и жаброногих ракообразных в морских и континентальных водах с меняющейся соленостью. Аладин Н. В. — В кн.: Гидробиологические исследования эстуариев. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 98—113 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 141).

Анализ соленостных адаптаций и осморегуляторных способностей ракушковых и жаброногих ракообразных позволяет выдвигать прогнозы качественного и количественного изменения их фауны в морских и континентальных водах с меняющейся соленостью. Можно построить ожидаемую таблицу предполагаемых типов осмотических отношений гемолимфы с окружающей водой, опираясь на экспериментальные и экологические данные. Подчеркивается, что репродуктивные соленостные адаптации, температура, изменчивость, биотические отношения и некоторые другие факторы влияют на осморегуляторные способности ракушковых и жаброногих ракообразных. Высказывается предположение, что концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей составляет теоретический фундамент прогнозирования фаун разных классов гидробионтов в морских и континентальных водах с меняющейся соленостью. Библ. 63.

УДК 591.524.11(289):(265.54:571.6)

Макрозообентос эстуария реки Гладкой (залив Посьета Японского моря). Комендантов А. Ю. — В кн.: Гидробиологические исследования эстуариев. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 114—126 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 141).

Исследовался типичный эстуарий приморской реки, расположенный в зоне муссонного климата. Одной из важнейших климатических особенностей района является значительная норма осадков, неравномерно распределяющихся между теплым и холодным сезонами года. Следствием этого является резкая и непериодическая смена соленостного режима в эстуарии. Традиционными гидробиологическими методами изучалась фауна эстуария и прилегающего к нему участка морского залива. Описано 5 биоценозов, приведены значения средней плотности и биомассы ведущих видов для каждого биоценоза. Анализируются закономерности их распределения. На базе сравнения соленостных толерантных диапазонов и распределения солености в эстуарии делается вывод о ведущей роли солености в распределении организмов и биоценозов в эстуарии. Библ. 21.

УДК 591.111.05.088.6:574.

Криоскопический метод в гидробиологии. Аладин Н. В., Хлебович В. В., Комендантов А. Ю. — В кн.: Гидробиологические исследования эстуариев. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 127—135 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 141).

Кратко анализируются основные направления модификаций криоскопов. В деталях рассматриваются только модификации микрокриоскопа Виноградова и Бобовича. Обсуждаются возможные будущие усовершенствования криоскопа. Показано, что криоскопический метод занимает важное место в гидробиологии. Ил. 4, библ. 15.

## СОДЕРЖАНИЕ

Хлебович В. В. К биологической типологии эстуариев Советского Союза	5
Крышев И. И., Михайлов В. Н., Сазыкина Т. Г. Математическая модель динамики зоопланктона морской прибрежной экосистемы	17
Басова С. Л. Реакция фитопланктона на изменение уровня падающей радиации	25
Басова С. Л. О соотношении факторов места и времени при анализе распределения приведенной биомассы фитопланктона	37
Крышев И. И., Рябова В. Н. Периодические процессы в динамике зоопланктона восточной части Финского залива	43
Чуйков Ю. С. Фауна планктонных беспозвоночных водоемов северного Прикаспия и Каспия	58
Аладин Н. В. Особенности осморегуляции гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных из морских и континентальных вод	75
Аладин Н. В. Прогнозирование качественного и количественного состава фауны ракушковых и жаброногих ракообразных в морских и континентальных водах с меняющейся соленостью	98
Комендантов А. Ю. Макрозообентос эстуария реки Гладкой (залив Посьета Японского моря)	114
Аладин Н. В., Хлебович В. В., Комендантов А. Ю. Криоскопический метод в гидробиологии	127
Рефераты	136

## CONTENTS

Khlebovich V. V. On biological typology of estuaries of the USSR	5
Kryshch I. I., Mikhailov V. N., Sazykina T. G. The mathematical model of phytoplankton dynamics in a coastal ecosystem	17
Basova S. L. Phytoplankton's reaction on the change of the level of incident solar radiation	25
Basova S. L. On correlation of year's and place's factors when analysing the distribution of the reduced biomass of phytoplankton	37
Kryshch I. I., Ryabova V. N. Periodical processes in the zooplankton dynamics in eastern part of the Gulf of Finland	43
Chuikov Yu. S. Invertebrate planktonic fauna of the northern Caspian Sea and the water bodies of the adjacent region	58
Aladin N. V. Hemolymph osmoregulation peculiarities in Ostracoda and Branchiopoda from thalassic and athalassic brackish waters	75
Aladin N. V. Qualitative and quantitative prognostication of Ostracoda and Branchiopoda faunas composition in thalassic and athalassic waters with fluctuate salinity	98
Komendantov A. J. Macrozoobenthos of Gladkaya estuary (the Possjet Bay of the Sea of Japon)	114
Aladin N. V., Khlebovich V. V., Komendantov A. J. Cryoscopical method in hydrobiology	127
Abstracts	136

**ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭСТУАРИЕВ**

**Труды Зоологического института АН СССР**

**Том 141**

Утверждено к печати  
редакционно-издательским советом  
Зоологического института АН СССР  
План 1986 г.

Редактор *Т. А. Асанович*  
Художник *С. Е. Станкевич*

---

Подписано к печати 14.03.86. М-18607. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Печать офсетная. Гарнитура литературная. Бумага типографская. Объем 9,81 усл.-печ. л., 10 уч.-изд. л., 9 печ. л. Тираж 600 экз. Заказ № 659. Цена 1 р. 50 к.

---

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1

Типография № 2 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55.