

С. А. ЗЕРНОВ

РЗМ

ОБЩАЯ
ГИДРОБИОЛОГИЯ



БИОМЕДГИЗ
1934

Баронскому
Р. К. Минскому
на память
автор

15-XII

1925.

С. А. СЕРНОВ
Зоологический Институт
Академии Наук СССР,
Венгрия, 164.

С. А. ЗЕРНОВ

действительный член Академии наук СССР
дир. Зоологического института АН

ОБЩАЯ ГИДРОБИОЛОГИЯ

215 рисунков, диаграмм и карт
и 1 цветная таблица

16-я типография треста «Полиграфкнига».

Москва, Трехпрудный, 9.

Проверщица № 20



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
МОСКВА — 1934 — ЛЕНИНГРАД

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

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



ПРЕДИСЛОВИЕ

Книга «Общая гидробиология» представляет собой часть того курса гидробиологии, который я вел в Московской высшей рыбохозяйственной школе в период 1914—1930 гг. и в Московском университете в период 1924—1930 гг. до своего перехода на работу в Зоологический институт Академии наук СССР в Ленинграде.

Эта часть курса в виде нескольких копий моей рукописи была предоставлена мной в 1930 г. в распоряжение профессоров, занявших после меня вышеозначенные кафедры, и студентов обоих вузов. Все они настаивали на ее опубликовании в том виде, как она была написана. Я лично желал бы переработать в ней очень многое, однако едва ли у меня хватило на это сил и особенно времени. Я начал читать курс в 1914 г., когда не было никаких учебников и почти никаких сводок. Закончил в 1930 г. при наличии богатейшей гидробиологической литературы и ряда учебников. Курс сложился своеобразно, не по наличным образцам, на его создание было затрачено в свое время много работы в вузах со студентами и над литературой. Считая поэтому, что он может принести определенную пользу делу преподавания гидробиологии и ее широкой популяризации, я просил Государственное издательство биологической и медицинской литературы об его напечатании.

Перед самой сдачей в печать курс был просмотрен профессорами кафедры гидробиологии Московского университета С. Н. Скадовским и Л. А. Зенкевичем, действительным членом ВНИРО В. А. Яшновым и С. Л. Соболев. За эту работу и ряд ценных указаний и поправок я им глубоко признателен.

В период составления курса и работы по обеим кафедрам мне помогали очень многие лица, которых всех я искренне благодарю и из которых я особенно вспоминаю акад. А. Д. Архангельского, проф. Н. С. Гаевскую, зоолога Е. Ф. Гурьянову, проф. Б. А. Исаченко, зоолога В. М. Рылова, проф. Е. Н. Павловского и др.

Рисунки в основной массе исполнены В. И. Зацепиным и В. С. Рождественской.

Работа эта посвящается В. П. Зерновой, без содействия и помощи которой она конечно не была бы выполнена.

С. З е р н о в

Ленинград. Май 1934 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
-----------------------	---

Глава первая

Возникновение, задачи и работа гидробиологии

I. Определение и содержание гидробиологии	9
II. Развитие гидробиологии и ее прикладное значение	11
1. Интересы рыболовства и количественное определение производительности морских и пресных вод	12
2. Развитие гидробиологических (биологических) станций	15
3. Биологический анализ питьевых и сточных вод	17
4. Размах практических интересов, связанных с гидробиологией	19
III. Методика гидробиологии	26
1. Методика и длительность опытов	—
2. Наличие рас	28
3. Действие факторов. Закон минимума Либиха и закон совокупного действия факторов Митчерлиха	—
4. Гетерогенность организмов и скрытые потенции	31
5. Периоды устойчивости и неустойчивости организмов и явления индукции.	32
IV. Преподавание гидробиологии	33
V. Гидробиологические учреждения	34

Глава вторая

Основные черты распределения водных организмов и их взаимоотношения с окружающей средой

I. Пригодность воды для жизни	36
II. Среда внешняя, внутренняя и промежуточная.	40
III. Терминология взаимоотношений между водной средой и гидробионтами.	41
1. Отношения организмов к водной среде как таковой; первично- и вторично-водные, амфибийные и полуводные организмы.	—
2. Отношения к биотопу, солености, свету и прочим факторам.	45
IV. Общее понятие об основах распределения гидробионтов	47
1. Биотоп, жизненная форма и зона.	—
2. Биоценоз и танатоценоз	52
V. Схема ряда круговых зависимостей между водными организмами и окружающей их средой.	56

Глава третья

Количество воды в окружающей среде и в организмах

I. Количество воды в водных организмах.	58
II. Количество воды в среде, окружающей гидробионтов.	59
1. Размеры бассейнов	—
2. Объем бассейна и величина организмов	63
3. Временные бассейны и высыхание водных организмов.	64
4. Влажный воздух	69
5. Псаммон	71
III. Физиологическая сухость.	73

Глава четвертая

Вода и дно бассейна как опора водных организмов, плавающих и донных

I. Земное притяжение	75
1. Положение водных организмов в пространстве	—
2. Геотропизм и статические органы.	76
II. Давление воды и его значение для водных организмов.	81

III. Толща воды и организмы, плавающие пассивно и активно	84
1. Удельный вес плазмы, планктические и нектические организмы; формулы пловучести; сопротивление воды движению тел различной формы	—
2. Пассивная плавучесть; пути приспособления	86
Обилие воды	—
Уменьшение количества тяжелых веществ	87
Газовые и жировые включения	—
Слизистые и студенистые образования	91
Размеры планктеров, нанопланктические организмы; удельная поверхность	—
Конвергентные формы планктических организмов	94
3. Активное плавание	99
Жгутики и ресницы; методы и скорость плавания с их помощью	—
Мышечное плавание	100
Торпедная форма тела	—
Плавание путем змеевидных изгибов тела и изгибания хвоста	101
Плавание с помощью рычагов	110
Принцип реактивного движения	112
Стабилизаторы и рули	—
IV. Поверхностная пленка воды	115
V. Дно бассейна и связанные с ним организмы	119
1. Прикрепленные формы (сидячие, sessильные)	120
Влияние сидячего образа жизни на организацию водных животных	—
Термины перифитон, оброст и нарост	121
Колониальные организмы и геологическое прошлое коралловых рифов	—
Принцип подъема прикрепленных форм вверх и конвергентные формы; подвижное и неподвижное прикрепление	122
2. Сверлящие формы	127
3. Закапывающиеся формы	128
4. Формы, свободно лежащие на дне бассейна; принцип уплощения тела и конвергентные формы	133
5. Формы, свободно двигающиеся по дну бассейна	135
6. Стереотропизм	137
7. Закономерные связи между весом и количеством бентических организмов, с одной стороны, и качеством грунта—с другой	—
VI. Движение воды и его значение в жизни водных организмов	138
1. Реки, течения, сгоны и нагоны воды, прибой, прилив и отлив и пр. Диапазон скорости движения	—
2. Роль движения воды в распространении водных организмов	140
3. Роль движения воды в распределении пищевых веществ	145
4. Реотропизм; органы боковой линии рыб и амфибий	147
5. Приспособление подвижных и неподвижных животных и растений к движению воды	148

Глава пятая

Взаимоотношения водных организмов и растворенных в воде солей и органических веществ

I. Распределение и система водных бассейнов и их населения в связи с соленостью	155
1. Бассейны без солевых растворов (агалинные) и почти несоленые	—
2. Бассейны с солевыми растворами и их население	156
Обозначение солености	156
Диапазон и распределение общей солености по типам бассейнов	157
Морские (полигалинные) бассейны	—
Пресноводные (олигогалинные) бассейны	158
Общий очерк состава населения пресноводных и морских бассейнов	159
Соленоватоводные (мезогалинные) бассейны, связанные с морем	161
Пересолоненные (ультрагалинные) бассейны морского происхождения	163
Континентальные соленые озера	164
Бассейны двойственной солености	167
Сводка терминологии бассейнов в зависимости от солености и соответствующего им населения	168
Терминология отношений организмов к солености бассейнов	—
II. Непостоянство солености водных бассейнов	171
1. Изменение солености пресноводных и морских бассейнов	—
2. Реликты адаптивные и консервативные и происхождение пресноводных организмов	175
Реликты	—
Происхождение пресноводной фауны	180

III. Влияние на организмы процессов опреснения и осолодения	182
1. Наблюдения в природе	—
2. Данные опытов	185
3. Солевой анабиоз	187
IV. Двусторонний процесс зависимости организмов от солевого состава бассейна и солевого состава от организмов	—
1. Солевой состав морских и пресных вод	—
2. Бассейны особого химического состава	190
3. Соли и организмы	192
Извлечение солей организмами	—
Отложения в морских и пресноводных бассейнах, основные типы озер и озерных отложений. Историческое прошлое озерных отложений. Прикладное значение сапропеля.	194
Осмотическая связь с наружной средой морских, пресноводных и солоноозерных организмов.	211
Роль отдельных элементов солености. Защитное действие ионов.	216
Удобрение рыбных прудов	234
V. Органическое вещество	242
1. Количество органического вещества в морских и пресноводных бассейнах.	—
2. Загрязнение вод и показательные организмы	244
Самоочищение рек и деление организмов по сапробности: поли- мезо- олиго-сапробы	—
Биологическая очистка сточных вод	247
Загрязнение морских вод	249

Глава шестая

Взаимоотношения водных организмов и растворенных в воде газов

I. Количество и пропорции растворенных в воде газов	251
II. Взаимодействие организмов и растворенных в воде газов	253
1. Газы и организм	—
Производство и потребление O_2 в водоемах.	—
Морские бассейны. Сероводородное брожение в Черном море	254
Пресноводные бассейны. Стоячие воды; типы озер и количество кислорода	257
Реки и ключи	260
Замор в ряде водоемов и на реке Оби	261
2. Процессы дыхания у гидробионтов; ассимиляция CO_2	263
Сравнение процессов дыхания в воде, в атмосфере и в разных условиях солености	—
Отношение газов, потребляемых и выделяемых водными животными. Анаэробизм. Роль газов в распределении водных животных.	265
Отношение газов, потребляемых и выделяемых водорослями.	271
Терминология отношений гидробионтов к кислороду окружающей среды	272
3. Общий очерк органов дыхания у гидробионтов	—
Приспособления животных к дыханию кислородом, растворенным в воде	—
Симбиоз водорослей и животных	277
Приспособления водных животных к дыханию атмосферным кислородом.	—
Использование животными подводных и подледных скоплений воздуха.	281
Приспособления к газообмену у высших водных растений	283

Глава седьмая

Взаимоотношения водных организмов и активной реакции (рН) воды

I. Общее понятие об активной реакции (рН).	285
1. Активная реакция, титриметрическая кислотность и щелочность, или щелочной резерв	—
2. Диссоциация воды и способы обозначения активной реакции.	286
3. Буферные растворы	287
4. Начальные сведения в методах определения рН	288
5. Физико-химическое равновесие системы $CO_2 \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons HRCO_3 \rightleftharpoons R_2CO_3$	289
II. Диапазон и распределение рН в природных водных бассейнах	296
III. Зависимость рН среды от организмов и зависимость организмов от рН среды.	291
1. Влияние организмов на рН среды	—
2. Влияние рН среды на организмы	293
Прямое и косвенное действие рН	—
Распределение организмов по водоемам с различными рН и терминология отношений организмов к рН.	—

Другие области воздействия рН на организмы	295
Распределение организмов в пределах одного бассейна	—
Гидроионотаксис	297
Влияние рН на процессы размножения, дыхания, питания и пр.	—
3. Сравнение рН внутренней среды организмов с рН внешней среды	299

Глава восьмая

Взаимоотношения между водными организмами и температурой бассейна

I. Распределение организмов по бассейнам в связи с температурой	300
1. Общий диапазон температуры в водных бассейнах	—
2. Морские воды	301
Температурный диапазон морских вод	—
Главнейшие области мирового океана, определяемые температурой верхних слоев	303
Тропические воды и основные черты их населения. Коралловые рифы и их геологическое прошлое	306
Воды умеренных и полярных областей и основные черты их населения. Биополярные организмы	309
Область абиссали (глубин) мирового океана	312
3. Пресные воды	313
Температурный диапазон пресных вод и основное деление озер на типы по температуре	—
Тропические пресные озера	—
Полярные пресные воды и высокогорные озера	314
Пресные воды умеренной области	315
Горячие бассейны и источники (термы)	317
Восприятие температуры и термотропизм	318
III. Терминология отношений гидробионтов к температуре	—
1. Эвритермные (широкотепловые) и стенотермные (узкотепловые) организмы. Деление стенотермных на криофильных, иначе термофобных (холодолобивых) и термофильных (теплолюбивых)	—
2. Деление организмов по областям: арктические организмы, субарктические, бореальные, субтропические и тропические	320
3. Деление организмов по температуре их тела: организмы с постоянной температурой, гомойотермные, и организмы с переменной температурой тела, пойкилотермные	—
IV. Роль температуры в строении и жизни гидробионтов	—
1. Сезонные явления	—
Сезонные явления в жизни водоемов, связанные с температурой	—
Времена года в воде	—
Годовая смена планктона	321
Годовая смена бентоса	323
Сезонные явления в жизни гидробионтов, связанные с температурой	—
Периоды размножения гидробионтов, цветение воды	—
Цикломорфоз	324
Цикличность и ограничение партеногенеза на севере	328
2. Морфологические и другие особенности гидробионтов, обусловленные температурой	329
Морфологические особенности	—
Величина холодноводных и тепловодных организмов	—
Увеличение количества позвонков у северных рыб	330
Большие подкожные скопления жира	—
Годовые кольца у рыб и моллюсков	331
Отложения Са	—
Особенности размножения	—
Стойкие стадии гидробионтов	—
Сокращение времени развития на севере	334
Живорождение и уход за потомством у северных форм	—
Образ жизни и особенности распределения	—
Изменение образа жизни более северных форм на юге	—
Отсутствие биоценозов и литорали на крайнем севере	33 5
Температура тела гидробионтов и тепловой анабиоз	—
Пагон и криопланктон	336
3. Гидробионты и температурный коэффициент Вант-Гоффа ($Q_{10} = 2$)	338
4. Температура и другие факторы	342
Температура и плавучесть организмов	—
Отношение организмов к S^0_{∞} при разных температурах	343
Вертикальное распределение T^0 , O_2 , CO_2 и S^0_{∞}	344

Температура и гелиотропизм.	344
Температура и пища	345

Глава десятая

Взаимоотношения между водными организмами и светом

I. Световой диапазон и распределение света в воде.	346
II. Распределение вертикальных районов моря и пресных вод в зависимости от света, и основные черты их населения.	352
III. Фототропизм, или гелиотропизм.	354
1. Описание и вероятное объяснение фототропизма.	—
2. Влияние на фототропизм других факторов.	356
3. Фототропизм и геотропизм.	357
4. Фототропизм при двух источниках света	—
IV. Свет и движение	358
V. Распределение и суточная миграция планктона.	359
VI. Органы восприятия света и окраски	361
VII. Глубинные организмы и население подземных вод; органы зрения пещерных и глубинных животных, телескопические глаза.	367
VIII. Терминология отношений гидробионтов к свету	370
IX. Окраска воды и гидробионтов.	371
1. Окраска водных животных.	—
Общий обзор окраски гидробионтов и окраска ими водоемов	—
Зрение и окраска водных животных	373
Восприятие цвета водными животными	377.
2. Распределение и окраска водорослей в морских и пресноводных бассейнах	—
X. Свечение моря и гидробионтов.	379

Глава десятая

Пищевые взаимоотношения водных организмов между собой и средой. Учение о пище (трофология)

I. Первопища, производители, потребители и восстановители (продуценты, консументы и редуценты).	384
II. Явления, осложняющие изучение пищи гидробионтов.	388
III. Особенности питания водных организмов.	389
1. Теория Пютгера о питании водных организмов растворенными органическими веществами.	—
2. Питание с помощью симбионтов. Внутриклеточный симбиоз.	395
3. Частичное переваривание пищи вне организма	396
IV. Пища водных животных и насекомоядных растений.	397
V. Способы лова пищи и номенклатура водных организмов по способу лова и по составу пищи.	413
VI. Химический состав пищевых организмов.	424
VII. Пищевые ряды и их экономическое значение.	426
VIII. Морфологические и другие особенности водных животных, связанные с пищей.	430
1. Пища и цикломорфоз	—
2. Годовые кольца у рыб и моллюсков	431

Глава одиннадцатая

Общее учение о производительности водоемов

I. Повторный обзор основных исторических, физических, химических и биологических факторов, влияющих на количество населения в водоемах.	433
II. Необходимость изучения биоценозов для определения производительности водоемов.	440
III. Биомасса и продукция.	442
1. Терминология	—
2. Сравнение биомассы и продукции ряда пресноводных и морских бассейнов.	443
Планктон	—
Бентос.	449
IV. Количественные отношения между растительностью, беспозвоночными животными и рыбой (первичная, промежуточная и конечная продукции). Коэффициенты F/B и P/B	459
Указатель литературы	462
Указатель предметов и имен	486

ГЛАВА ПЕРВАЯ

ВОЗНИКНОВЕНИЕ, ЗАДАЧИ И РАБОТА ГИДРОБИОЛОГИИ

1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ И СОДЕРЖАНИЕ ГИДРОБИОЛОГИИ

Гидробиология (от греческих слов *hydro*—вода, *bios*—жизнь, *logos*—слово) в настоящий момент ее развития может быть определена как наука, изучающая причинную связь и взаимоотношения между водными организмами и окружающей их средой, как живой, так и мертвой¹.

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

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

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

И водный организм и сообщество водных организмов гидробиология трактует с точки зрения их взаимоотношений с водной средой; о взаимоотношениях говорится потому, что не только организм и биоценоз зависят от водной среды, но и водная среда от них. Так например основная масса морских организмов может жить только в воде с соленостью около 35‰, причем состав солей строго определен и постоянен; однако

¹ С. Н. Скадовский определяет гидробиологию следующим образом: гидробиология изучает закономерности биологических процессов, происходящих в водоемах, исследуя связи и взаимоотношения между водными организмами и окружающей их средой, как живой, так и мертвой.

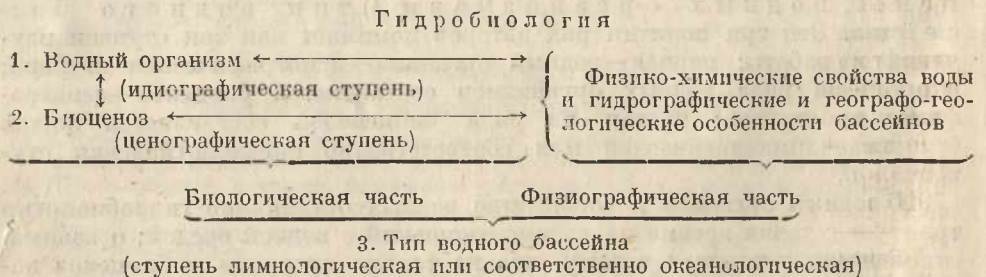
сама эта соленость в самой основе своей зависит от населяющих море организмов. Многие организмы извлекают из моря для построения своих скелетов Ca, Si и ряд других элементов. После смерти этих организмов скелеты их частью растворяются в воде, но в основной своей массе они откладываются на дне морей. Соли, из которых построены скелеты, оказываются извлеченными из морской воды, и понятно поэтому, что без организмов соленость моря была бы выше и иной по процентному составу своих солей.

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

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

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

Схематически основы всего вышесказанного можно изобразить следующим образом:



В соответствии с тем определенным гидробиологии, которое было дано выше, исследовательская работа в области гидробиологии разветвляется прежде всего по двум основным направлениям—хорологическому и экологическому. В применении к гидробиологии задачи х о р о л о г и и—изучение распределения в пространстве водных организмов, сообществ водных организмов и типов водных бассейнов; задача же э к о

логи и—изучение приспособления водных организмов к окружающей среде¹.

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

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

II. РАЗВИТИЕ ГИДРОБИОЛОГИИ И ЕЕ ПРИКЛАДНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

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

Если считать моментом обособления науки появление специальных журналов, то такой датой для гидробиологии являются годы 1906 и 1908; в 1906 г. начал выходить «Archiv für Hydrobiologie» («Архив гидробио-

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

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

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

логии») под редакцией сначала Цахариаса, а затем Тинеманна, а в 1908 г. — «Internationale Revue der gesammten Hydrobiologie und Hydrologie» («Международное обозрение общей гидробиологии и гидрологии») под редакцией Вольтерека. «Русский гидробиологический журнал» стал выходить с 1921 г. под редакцией А. Л. Бенningа.

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

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

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

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

И в дальнейшем развитии истории человеческой культуры различные социально-экономические формации всегда были тесно связаны с более или менее обширными водными бассейнами. Египетская культура развивалась вдоль по Нилу; ассиро-вавилонская или халдейская—по Тигру и Евфрату, китайская—по Хуан-Хе; финикийская и эллинистическая культуры расцвели по внутренним морям—Средиземному и Черному. С развитием эпохи торгового капитализма связан тот, уже далекий период 1492—1522 гг., когда генуэзец Колумб пересек Атлантический океан и открыл Америку, португалец Васко де Гама обогнул с запада Южную Африку и впервые прошел Индийским океаном в Калькутту, а судно соотечественника Васко де Гамы Магеллана совершило первое кругосветное плавание. Таким образом вода бесконечно долгое время оставалась в центре внимания человечества, и можно было бы думать, что гидробиология как наука о жизни в воде должна быть одной из древнейших наук. Этого однако не случилось, потому что сравнительно очень долго не замечалось (по крайней мере в Европе), чтобы количество рыбы и других продуктов, даваемых морем и пресными водами, уменьшилось настолько значительно, чтобы явилась необходимость бороться с этим уменьшением. Даже еще в 1899 г. серьезные ученые, как Мак Интош, утверждали, что запасы моря «неистощимы».

В определенных местах и в определенное время даже и теперь количество вылавливаемой рыбы является колоссальным. По кавказскому

побережью Каспийского моря обычного типа большой невод за одну тонну дает до 200—250 т сельди. Современный рыболовный пароход, траулер, у нас в Баренцовом море, на Канинских банках, в среднем за несколько часов работы берет до 15 ц рыбы, а отдельные подъемы доходят до 60 ц.

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

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

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

Первые ответы на эти вопросы дал профессор физиологии Кильского университета Виктор Гензен, основатель и главный работник комиссии по научному исследованию германских морей, начавшей свою деятельность с 1870 г. В 1877 г. с помощью специальной конусной сетки для вертикального лова плавающих в море яиц камбал и трески он установил, что за период икрометания в Экернфердской бухте Кильского залива таких яиц под 1 м² поверхности моря имеется в среднем около 370 штук. Выловленная в той же бухте рыба, если бы она не была поймана, а могла бы размножиться, дала бы еще около 110 яиц под той же единицей поверхности моря. Сопоставляя 110 яиц неотложенных с 370 яйцами отложенными, можно сказать, что человек вылавливает ежегодно в этой бухте около одной четверти и быть может до половины всей половозрелой камбалы и трески.

Таким образом в п е р в ы е в отношении количества рыбных запасов моря вместо голословных заявлений о его неисчерпаемых богатствах, с одной стороны, и жалоб на гибель рыболовства вследствие перелова—с другой, Гензеном были даны цифры, основанные на ф а к т и ч е с к и х н а б л ю д е н и я х.

Определение количества плавающих в море рыбных яиц побудило Гензена пойти дальше и обратить внимание на пищу и первоисточники

пищи для выходящих из яиц личинок рыб. Вертикальные ловы с помощью специальной конусной сетки из частого шелкового сита с входным отверстием определенного размера дали впервые возможность количественного определения планктона, каковым термином Гензен обозначил уже прежде известное, в основе микроскопически мелкое население открытых вод, состоящее из водорослей, ракообразных и других организмов, не связанных с дном бассейна.

Вышедшая в том же 1887 г. работа Гензена «Об определении планктона, или носимого морем материала из животных и растений» явилась началом новой эпохи в исследовании как моря, так и пресных вод. В этой работе Гензен обращает внимание на то, что первоисточником органической пищи в морях и пресных водах являются водные растения, особенно водоросли; они при содействии солнечной энергии образуют органическое вещество из солей и газов, растворенных в воде. Водорослями питаются ракообразные, служащие основной пищей многих плавающих рыбных мальков и части взрослых рыб, как сельди, макрель и др. Планктический лов получается в виде осадка, объем которого можно измерить, взвесить и анализировать, и, зная столб воды, прошедшей через вертикально идущую сетку, можно определить количество планктона под 1 м² поверхности моря. Этими работами Гензена было положено начало количественного определения производительности моря; впервые было сделано нечто совершенно подобное тому, что уже давно применялось для обозначения и сравнения урожайности почвы агрономами, которые говорят об объеме или весовом количестве урожая на единицу (гектар или десятину) засеянной площади.

В 1896 г. Апштейн издал работу «Пресноводный планктон», в которой он применил идеи Гензена к изучению пресных вод. Результаты исследований планктона показали очень скоро, что состав и количество планктона не одинаковы в различных частях моря, а в одной и той же части меняются в течение года. Причиной этого явления по работам Брандта оказались местная разница и годовые изменения в физико-химических условиях воды, и таким образом была установлена безусловная необходимость вести биологические исследования водных бассейнов в тесной связи с физико-химическими. Работы Гензена, Апштейна, Брандта и их сотрудников с первых же шагов нашли целый ряд последователей и подняли интерес к исследованию вод во всех государствах Европы; интересы рыболовства и надежда получить большие практические выводы привели к организации в 1902 г. Международной комиссии по исследованию морей, в которой приняли участие 10 государств Европы и которая кроме чисто ихтиологических ведет и большие гидробиологические исследования, особенно в области изучения планктона.

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

Методика Гензена и Петерсена и ее улучшенные видоизменения дают теперь в руки исследователей водных бассейнов возможность учета всего

населения воды—не только пассивно передвигающегося планктона, но и организмов, связанных с дном и активно плавающих. Понятно конечно, насколько такой учет важен для ведения водного хозяйства.

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

Гидробиология необходима и для работ по культурному рыбному хозяйству. В настоящее время выдвинулся вопрос об органическом и неорганическом удобрении воды и прудов. Удобрение может вдвое и втрое повысить количество получаемой рыбы; здесь работа гидробиолога становится совершенно аналогичной работе ботаника-агронома по изучению роли удобрения полей. По всем этим вопросам гидробиологам, особенно в СССР, предстоит еще огромная работа; у нас плохо изучены например дальневосточные моря и почти нет материалов по так называемой региональной лимнологии, т. е. по вопросу о географическом распределении и количестве типов пресноводных водоемов.

2. Развитие гидробиологических (биологических) станций

Под влиянием работы Дарвина «О происхождении видов», вышедшей в 1859 г., зоологи стали усиленно заниматься анатомо-эмбриологическими исследованиями, надеясь здесь найти решение вопросов, вы-



Рис. 1. Зоологическая станция в Неаполе.

двинутых эволюционным учением. Море по богатству и разнообразию населяющих его типов представляет для таких работ сравнительно с сушей гораздо больше материала, но сборание последнего бывает часто весьма затруднительным. Это обстоятельство вызвало организацию морских, а затем и пресноводных зоологических и биологических станций.

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

По своей установке гидробиологические станции бывают весьма разного характера; одни из них работают в основе почти только над вопросами анатомии, гистологии, эмбриологии и физиологии водных организмов, как Неаполитанская; другие имеют ту же основную установку, но



Рис. 2. Океанографический институт в Монако.

ведут и гидробиологические работы более специфического характера, нередко преследуя и педагогические цели, иногда являясь как бы отделениями университетских лабораторий. Наши станции тоже обычно имеют рабочие столы и лаборатории не только для специалистов, но и для студентов. Таковы наши станции Мурманская, Севастопольская,

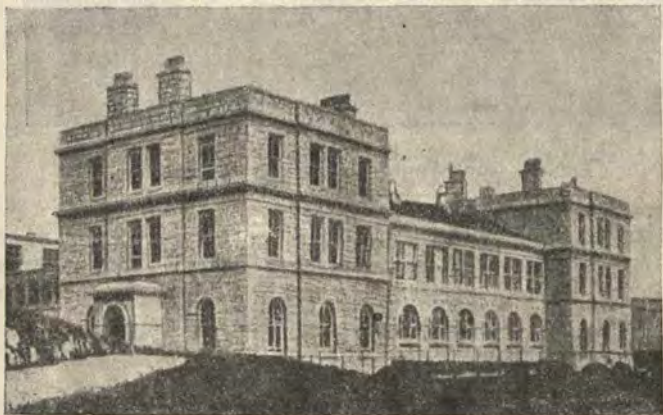


Рис. 3. Лаборатория Морского биологического общества в Плимуте (Англия).

Горьковский гидрологический институт (бывш. Окская станция), Звенигородская станция, работающая с физиологическим уклоном, и др. Третьего типа станции являются в основе прикладными, созданными преимущественно в интересах рыбного хозяйства, как например играющая большую роль в развитии американского рыбного хозяйства находя-

иная в ведении рыбного бюро (Bureau of Fisheries) станция в Вудс Голе (Woods Hole, Mass.) в США или Астраханская ихтиологическая лаборатория управления рыболовством и рыбоводством Наркомзема (с 1930 г. Союзрыбы).

Лица, занимающиеся на станциях, конечно не могли не обратить внимания на связь водных организмов с окружающей средой; даже простое собиране водных животных и растений для анатомо-эмбриологических работ постоянно показывало, что определенных животных можно найти только в определенном месте и на определенном грунте, что половые продукты развиваются у них только в определенное время года и т. д.; одним словом, что вся жизнь гидробионтов проходит строго за-



Рис. 4. Морская биологическая лаборатория в Вудс Голе (США), налево — рыбная лаборатория.

кономерно в связи с окружающей средой. Поэтому понятно, что именно биологические станции можно и следует считать одним из русел, именно в т о р ы м, приведшим к созданию гидробиологии.

Устройство морских станций определенно приурочивается к началу семидесятых годов, к эпохе, когда начала работать Комиссия по научному исследованию германских морей. В 1872 г. была основана Дорном зоологическая станция в Неаполе, работающая и в настоящее время, одна из наиболее организованных и наилучше приспособленных из всех существующих в Европе. Первая русская биологическая станция была основана вторым съездом русских естествоиспытателей и врачей в 1871 г. в Севастополе. Первая морская американская станция была организована А. Агэссицом в Ньюпорте (штат Род Айленд, США) в 1876 г.

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

3. Биологический анализ питьевых и сточных вод

Развитие промышленности и городской жизни привело к загрязнению рек и пресноводных бассейнов. Необходимость устранить и предотвратить те бедствия, к которым приводит это загрязнение, вызвала к жизни работы по биологическому анализу питьевых и сточных вод, которые и составили третий путь, приведший к созданию гидробиологии.

До середины XIX столетия господствовал тот взгляд, что очищение загрязненных городами и промышленными предприятиями рек, если и происходит через большее или меньшее количество километров ниже источников загрязнения, то за счет осаждения и физико-химических процессов, развивающихся в воде. Только в 1869—1870 гг. А. Мюллер и Кон обратили внимание на громадную роль водных животных и растений в процессе самоочищения воды, и Кон впервые разделил воды на три группы по степени загрязнения, указав для каждой группы соответствующие ей организмы. Организмы данного типа постоянно живут в воде именно данной степени загрязнения и тем самым приводят воды высшего загрязнения к низшей степени, а воды низшей степени загрязнения к полному очищению. Кон выяснил громадную роль в этом про-



Рис. 5. Морская биологическая станция Академии наук СССР в Севастополе (в 1911 г.).

цессе бактерий, но в конце концов совершенно ясно было установлено, что все вообще водные организмы являются водоочистителями. С тех пор изучение водных организмов в связи с вопросом о биологической оценке и очищении воды стало на твердую почву. В Германии этому движению весьма содействовал основанный в 1901 г. Королевский опытный институт по оценке питьевых и сточных вод (теперь Государ-

ственный институт водной гигиены). Руководители института Колквитц и Марсон установили, что в процессе самоочищения рек можно отличить три фазы, соответствующие трем отрезкам, зонам, загрязненной реки с тремя основными группами гидробионтов: 1) зона редукции органических соединений, населенная полисапробными организмами, 2) зона начинающегося окисления, населенная мезосапробными, и наконец 3) зона окончательного окисления, населенная олигосапробными организмами. В СССР по этой же линии вопросов из области санитарной медицины, именно по биологической оценке питьевых и сточных вод и по биологии водных сооружений, запруд, водохранилищ и пр., работает Институт водоснабжения и санитарной техники (в Москве).

Гидробиология дает возможность скоро и верно оценивать качество воды, исходя из ее населения, и вместе с тем следить за санитарным состоянием бассейнов, водных сооружений, спускных вод и пр. В этих работах связь водного населения с окружающей средой и его роль в этой среде выступают с ясностью, не допускающей никаких сомнений, в силу чего и понятно, что этот путь является одним из главных путей, приведших к созданию гидробиологии.

Все три пути, толкавшие на изучение воды и ее населения, — интересы рыбного хозяйства, интересы биологической оценки воды и интересы дальнейшего обоснования эволюционного учения, — выявились, как мы видели, почти одновременно, около семидесятых годов прошлого века. Все они, руководясь каждый своими интересами, вели все к тому же изучению населения воды в связи со свойствами самой воды. Теоретическим

синтезом этих устремлений и являлась гидробиология как наука о причинной связи и взаимоотношениях между водной средой и населяющими ее организмами. Понятным становится и ее позднее развитие, которое по дате появления первых гидробиологических журналов мы приурочили выше к 1906—1908 гг. До этого времени не было ни теоретических ни практических предпосылок для ее развития.



Рис. 6. Морская биологическая станция в Александровске близ Мурманска (в 1914 г.).

4. Размах практических интересов, связанных с гидробиологией

По данным 1913 года только промышленный улов 13 главнейших цивилизованных государств выразился в громадной сумме 560 000 000 пудов (9 508 200 т), из которых на долю России пришлось 73 219 000 пудов



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

(1 200 310 т) стоимостью 140 080-тыс. руб. По одному из подсчетов мировой торговли улов рыбы в 1928 г. дошел приблизительно до 13 697 000 т (27 395 826 800 англ. фунтов) стоимостью около 2 млрд. руб. (1 014 767 500 долларов¹).

¹ Fishing Gazette, Review Number, p. 120, 1928.

1200 тыс. т рыбы плюс ввозная рыба составляли в довоенное время 14,2% всей пищи животного происхождения, потреблявшейся населением России. Таковы абсолютные величины, показывающие, что в России, в основе своей сухопутной державе, роль рыбного хозяйства была для населения весьма существенна. Весьма существенной она остается и теперь в СССР, даже если и не принимать во внимание экономической стороны вопроса, — дешевизны рыбных продуктов сравнительно с мясом. Что же касается питательности, то установлено, что свежая рыба равноценна нежирной говядине. При составлении различного рода рационов свежая рыба в неразделанном виде выдается в по-



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

луторном, а соленая и солено-вяленая в одинаковом по весу количестве сравнительно с мясом.

Многие водные организмы, как рыба (рыбий жир), моллюски и водоросли, содержат витамины. Треска с ее печеночным жиром, богатым витамином А, отсутствие которого в пище обуславливает остановку роста, и антирахитным витамином D получает эти витамины из водорослей, которыми непосредственно или посредственно через ряд других животных питаются организмы, служащие ей пищей. Мы оставляем в стороне целый ряд других пищевых и торговых продуктов, которые дает море¹.

И с теоретической и с практической стороны одинаково интересно и важно сравнить величины тех площадей, с которых получается определенное количество говядины на земле и рыбы в воде. Установлено, что Северное море дает ежегодно 17 кг рыбы на гектар (0,9 десятины). Производительность (т. е. годовой прирост промысловой рыбы) Каспийского моря, если взять всю его площадь, равна 14 кг на гектар, а если считать только площадь мелководья до 50 м глубины, где живет основная масса его промысловых рыб, то 26 кг на гектар. Производительность наших северных и среднерусских озер доходит в среднем до 40 кг на гектар; в тех же озерах, где кроме рыб, питающихся донными организмами, имеются и планктонядные, как снетки и ряпушка, — до 96 кг. На юге Европейской части СССР рыбные пруды на черноземной почве при правильном хозяйстве дают производительность даже в 600 кг на гектар.

На земле, чтобы вырастить за 2,5—3 года корову в 18 пудов, надо ей скормить $18 \times 8 = 144$ пуда овса или $144 \times 3 = 432$ пуда сена. Такое

¹ Truslar в своей книге «Marine products of commerce» (New-York, 1923) дает обширную сводку данных по этому вопросу.

количество сена в среднерусских условиях получается с 12 десятин не-
культивированного луга; земля дает сено каждый год, поэтому те же
432 пуда сена за три года дают 18 пудов мяса, или одна десятая дает

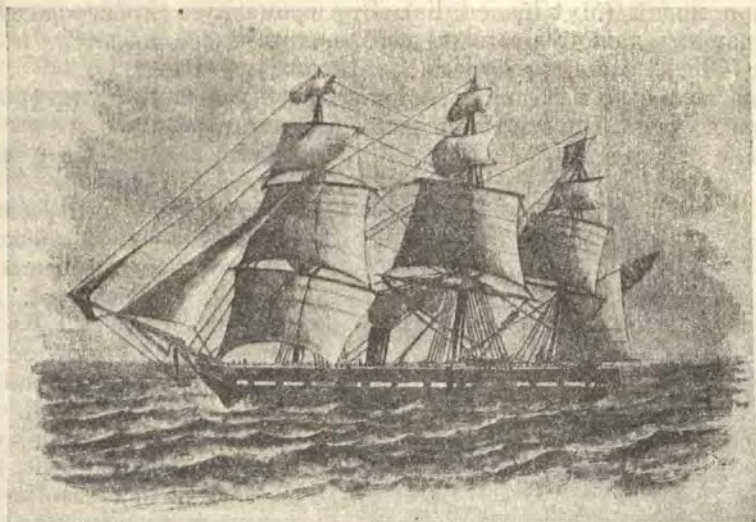


Рис. 9. «Челленджер», английский корабль, производивший кругосветные гидро-
биологические исследования с 1872 по 1875 годы.

1,5 пуда мяса, или 1 га дикого луга дает 24 кг мяса в год. Расчет этот
конечно приблизительный, но он ясно показывает, что дикий луг дает
такую мясную продукцию на единицу площади, которая выражается
цифрами того же порядка, что и ежегодная рыбная продуктивность не

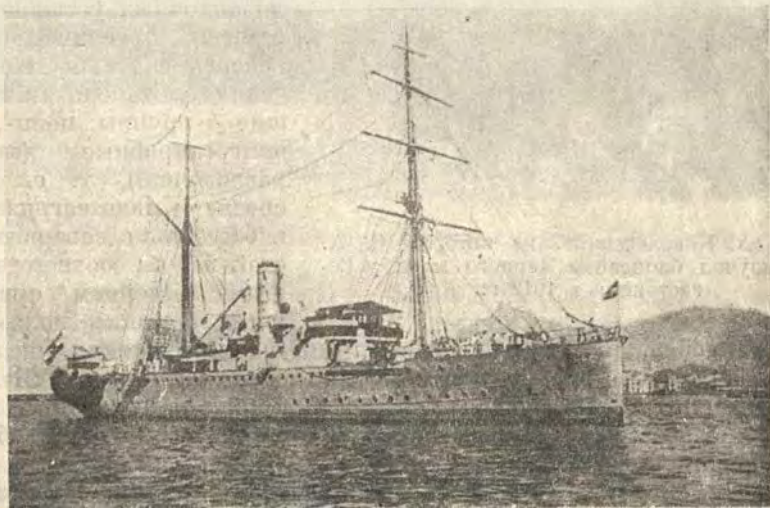


Рис. 10. «Метеор», германский крейсер, производивший гидрологическое и гидробио-
логическое исследования южной части Атлантического океана.

подвергшихся культуре Северного и Каспийского морей (24 кг на суше
против 17 и 26 кг в море). В культурных условиях возделанная земля
дает 83,5 кг говядины на гектар (Вибан); в культурных рыбоводных

прудах обычно годовое получение мяса карпа составляет от 65 до 164 кг на гектар, а максимум производительности, как было указано выше, доходит и до 600 кг. Наивысшей производительностью на гектар в море приходится пока считать получение в условиях культуры 6 тыс. кг мяса моллюсков мидий (*Mytilus edulis*). Эту громадную производительность можно сравнить даже с урожаем хлебов, который колеблется, положим, от 640 кг (40 пудов) на гектар у нас до 10 тыс. кг в Индии.

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

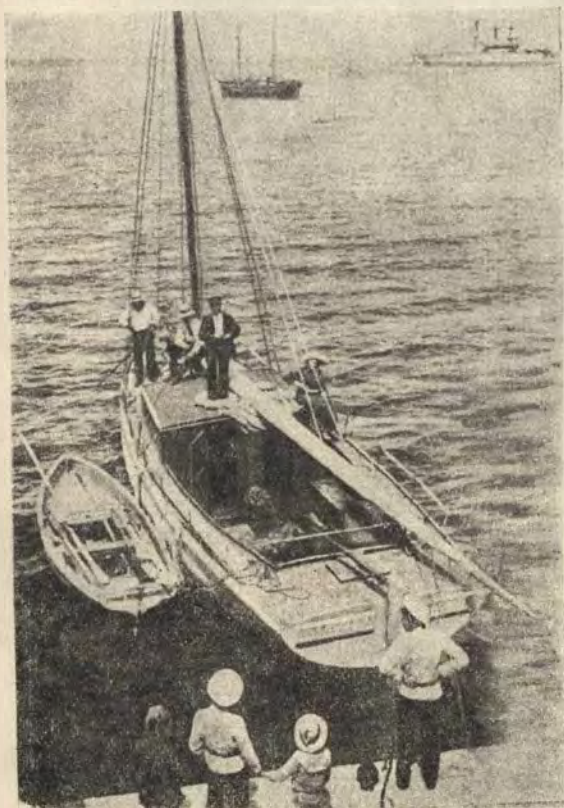


Рис. 11. «А. Ковалевский», на котором С. А. Зернов изучал биоценозы Черного моря у Севастополя в 1912 г.

и олигосапробов, а обитатели совершенно не загрязненных вод носят название катаробионтов (*katharos*—чистый), или катаробиев. Бедствия, приносимые населению недоброкачественной питьевой водой и вообще загрязнением бассейнов сточными и фабричными водами, часто бывают, можно сказать, неисчислимыми.

Проф. Е. Н. Павловский следующим образом вкратце сформулировал по моей просьбе роль водного населения в медицинском отношении: «Вода может играть важную роль в деле заражения человека (и домашних животных) бактериальными болезнями и различными паразитами. При загрязнении водоемов фекалиями в воду могут попадать палочки брюшного тифа, паратифа А и В, холерный вибрион, палочки дизентерии и др. При пользовании неочищенной водой могут быстро развиваться различные эпидемии. Значение очистки воды (водопровод, ки-

То, что дает населению связанная с гидробиологией биологическая оценка питьевых и сточных вод, не поддается подсчету. В изученных районах по наличию в бассейнах определенных животных и растений и по их количеству можно сравнительно очень скоро сделать безошибочное заключение о степени загрязнения бассейна и пригодности его воды для питья, даже не прибегая обязательно к химическому исследованию; поэтому гидробиологи всегда работают в составе исследовательских лабораторий при крупных водопроводных и канализационных установках. По степени органического загрязнения все бассейны разделяются теперь на следующие 4 группы: поли-, мезо-, олигосапробные (*sapros* — разложение), т. е. сильно, средне и мало загрязненные, и бассейны с совершенно чистой водой; соответствующие этим бассейнам организмы носят названия поли-, мезо-

и олигосапробов, а обитатели совершенно не загрязненных вод носят название катаробионтов (*katharos*—чистый), или катаробиев. Бедствия, приносимые населению недоброкачественной питьевой водой и вообще загрязнением бассейнов сточными и фабричными водами, часто бывают, можно сказать, неисчислимыми.

пячение и др.) весьма велико. В холеру 1892 г. в Гамбурге, где население пользовалось нефилтрованной водой из каналов Эльбы, заболеваемость в день достигла maximum 1075 человек; в то же время в пограничной с Гамбургом Альтоне с чистой водопроводной водой заболеваемость холерой не превышала в день 30 человек. Инфекционная желтуха и сибирская язва также могут быть распространяемы водой. Многие микробы выдерживают длительное замораживание; поэтому заразные бактерии могут попадать на мясо и рыбу со льдом при перевозке или хранении. Из животных паразитов с загрязненной водой человек может получить цисты дизентерийной амёбы (и заболеть амёбиазом), различных жгутиковых и других простейших, а также яйца паразитических червей, заражение которыми происходит без участия промежуточных хозяев, именно: аскарид, власоглава (*Trichocephalus trichiurus*),

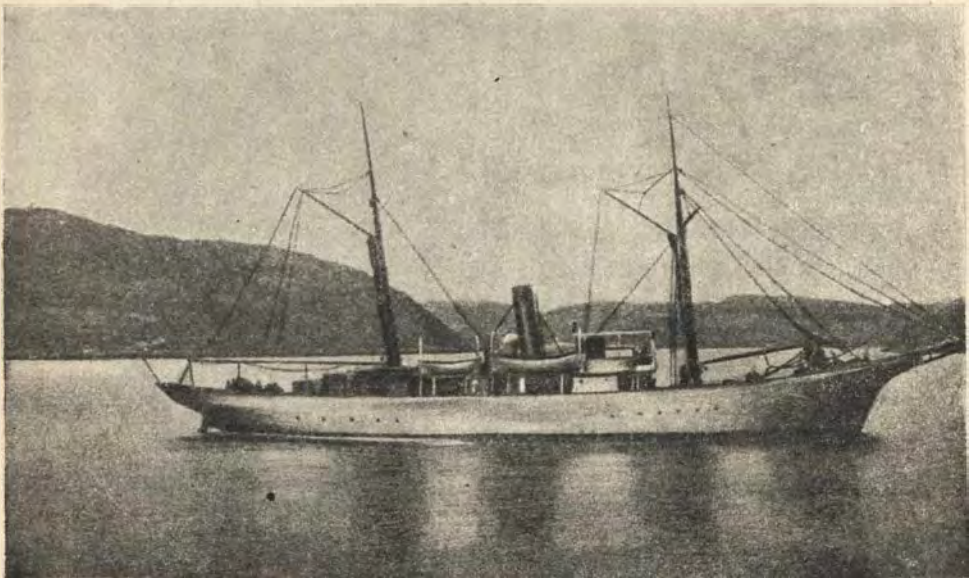


Рис. 12. «Мурман» (раньше «Андрей Первозванный»), судно Главного гидрографического управления (раньше Мурманской научно-промысловой экспедиции).

остриц (*Enterobius vermicularis*), карликового цепenea (*Hymenolepis nana*) и др.

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

В воде живут промежуточные хозяева различных глист, например лентеца широкого (*Diphyllobothrium latum*)—многие рыбы (щуки, ерши и др.), кошачьей и китайской двуустки—рыбы. Заражение происхо-

дит при поедании сырой или полусырой рыбы. В воде обитают далее личинки (церкарии) раздельнополых двуусток (*Schistosomum*) на разных стадиях развития. Замечателен способ заражения этим паразитом: церкарии активно вбуравливаются в кожу купающегося человека, а также при стирке, умывании и т. п.; такие глисты обитают в тропических и субтропических странах. Наконец водоемы являются местом обитания личиночных форм различных наружных паразитов, питающихся кровью человека и животных, как например личинок малярийного комара (*Anopheles maculipennis*), различных *Culicinae*, а также мелких кровососущих двукрылых *Culicoides*, *Simulium* и др. С водой связаны в своем метаморфозе и многие слепни (*Tabanidae*).

Таким образом наличие подходящих водоемов обуславливает существование различных переносчиков возбудителей паразитарных и бактериальных болезней: малярии человека, малярии птиц и др.

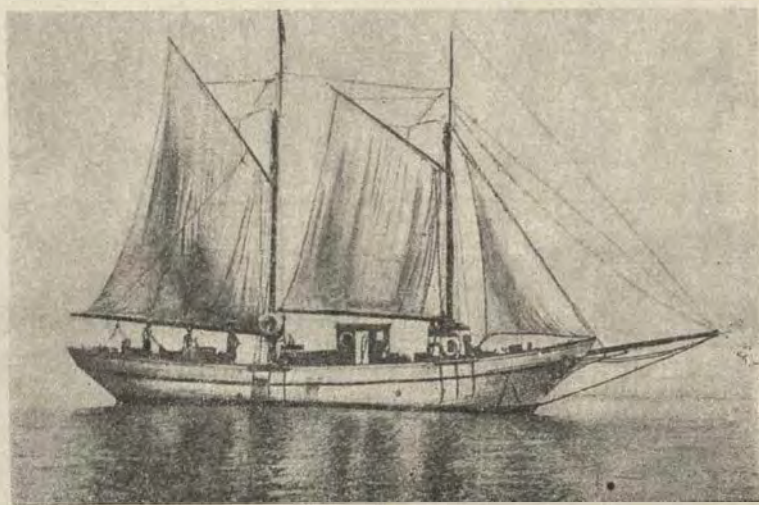


Рис. 13. «А. Ковалевский», судно Мурманской биологической станции.

Изучение условий жизни переносчиков в водоемах является задачей практического значения, так как необходимо для понимания причин возможности существования или, наоборот, отсутствия насекомых-переносчиков в данном районе (рисовые поля, соленые источники и др.). Поэтому моменты гидробиологического исследования все более и более входят в обиход цикла противомаларийных работ, тем более, что уничтожение личинок малярийных комаров в водоемах нефтеванием, парижской зеленью или различными косвенными способами является одним из существенных звеньев в деле борьбы с малярией.

Таким образом вода играет многообразную и важную, прямую и косвенную роль в распространении различных болезней человека и животных; при этом вопросы предохранения от заражения через воду упираются в необходимость изучения воды и водоемов с точки зрения эпидемиологии, эпизоотологии и паразитологии. Для решения возникающих специальных вопросов необходимо использование различных гидробиологических методов».

Мы уже указывали выше, что путем удобрения рыбных прудов можно повысить их производительность втрое и более, т. е. получить вместо 100 кг рыбы 300 кг с гектара,—это в условиях культурного хозяйства. Но даже в условиях дикого хозяйства путем изменения рыбного насе-

ления, а иной раз даже не изменяя его, можно достигнуть замечательных результатов. Конечно, прежде чем принимать какие-либо меры, необходимо произвести самое подробное гидробиологическое исследование водоема; ведь только зная и понимая весь круговорот жизни микроскопического зеленого растения — через ряд беспозвоночных организмов до рыбы — можно надеяться вмешаться с успехом в этот круговорот и изменить его в желательную для нас сторону. Иначе в лучшем случае будет игра вслепую. Как пример удивительных хозяйственных успехов у нас в СССР можно привести разведение сига в озере Севан (Гокча) в Армении. В зиму 1924/25 г. туда было пущено около 5 млн. мальков волховского (*Coregonus baeri* Kessler) и чудского (*C. maraena maraenoides* Polyakow) сига. Мальки эти прекрасно акклиматизировались и выросли, и уже с зимы 1928/29 г. новая для Севана рыба — сига —



Рис. 14. «Персей», судно ГОИН'а (ныне ВНИРО), у берегов Шпицбергена в 1925 г.

стала ловиться в полупромысловом количестве, до 4 ц в одну тоню. Размножаться они стали с зимы 1927/28 г., т. е. на 3—4-м году жизни, в то время как на севере, основной своей родине, они размножаются только на 5—6-м году жизни. По размерам своего тела севанские половозрелые особи мало чем отличаются от размеров своих северных сородичей, — иначе говоря, рост сига в Севане идет гораздо интенсивнее, чем на севере. Мальки сига в Севане до двух лет питаются планктоном (*Daphnia*, *Diaptomus* и *Cyclops*), затем переходят к питанию гаммарусами, но кроме гаммарусов охотно едят еще двустворчаток (*Pisidium*) и особенно пиявок; последние были находимы в количестве до 200 штук в желудке сига; личинок *Chironomus* (мотыль) сига берут немного. При долгом (до двухлетнего возраста) питании планктоном сига не являются конкурентами старому рыбному населению Севана, состоящему в основном из нескольких видов форелей; в питании же гаммарусами сига конкурируют с форелями, основной пищей которых являются именно гаммарусы. Научный персонал Севанской ихтиологической лаборатории не думает ограничиться введением одних сига в рыбное хозяйство Севана; он полагает, что имеющееся количество планктона позволяет ввести в хозяйство Севана еще определенное количество планктоядных рыб, например ряпушку или снетка; и эта мысль быть может скоро дождет своего практического осуществления.

Другим интересным примером является озеро Балхаш. В Балхаше живет масса личинок *Chironomus*, которые употреблялись местной рыбой сравнительно в небольшом количестве; когда туда попал карп, он стал утилизировать этих *Chironomus* и размножился в громадном масштабе; в Балхаше появилась новая рыба карп в промысловом количестве. Сейчас производятся опыты с разведением сельдей в Аральском море; планктон Аральского моря используется местными рыбами очень мало; он отмирает и дает только донные отложения; теоретически вполне возможно пропускать его через сельдей как их пищу, и дать Аралу но-

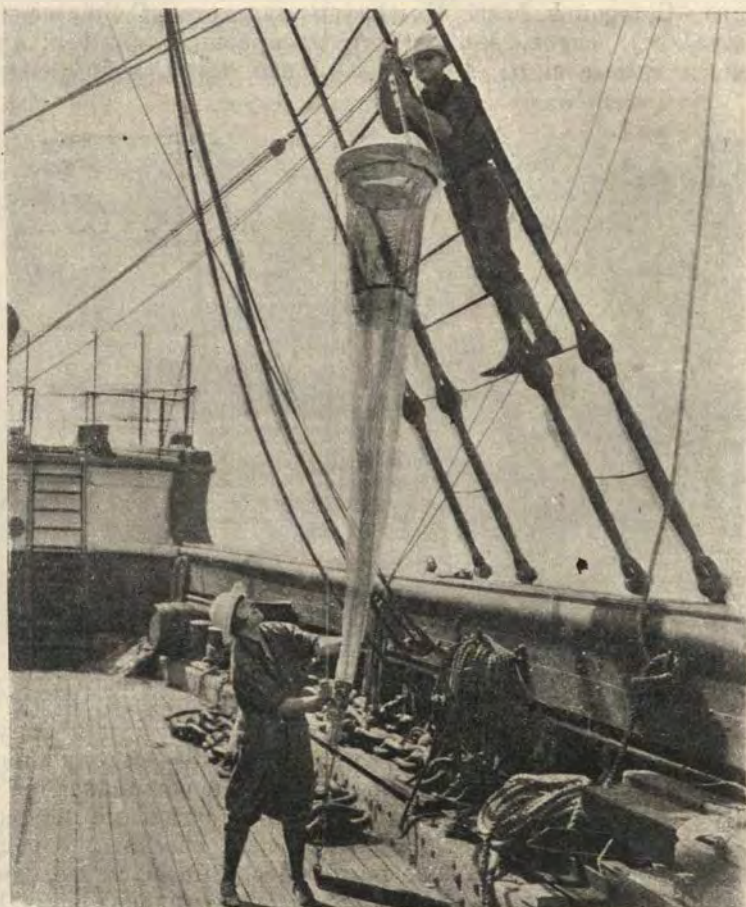


Рис. 15. Планктическая сеть Пансена.

вую промысловую рыбу. Дальнейшее углубление и расширение гидробиологических исследований откроет нам широчайшие перспективы и даст возможность быть полными хозяевами в жизни водных бассейнов.

III. МЕТОДИКА ГИДРОБИОЛОГИИ

1. Методика и длительность опытов

Как наука синтетическая гидробиология пользуется методами всех наук, на которых она базируется; специфическими можно признать методы и орудия для количественного подсчета водного населения, в ка-

честве примера можно привести разного устройства планктические сети, камеру Кольквитца для планктона и разные дночерпатели для количественного подсчета донной жизни. Гидробиологи широко используют промышленные орудия, как например паровые суда с рыболовным или видоизмененным тралом. Физико-химическая аппаратура является безусловной необходимостью для каждой гидробиологической лаборатории и станции ¹.

Поскольку гидробиологи не только наблюдают природу, сравнивая между собой жизнь и изменения организмов в разных бассейнах, но и производят соответствующие опыты над гидробионтами, они стоят перед



Рис. 16. Трал Сигсби.

теми же трудностями, что и все биологи в настоящее время; слишком кратковременна обычная постановка опытов по вопросу о влиянии внешних условий, и Вольтерек совершенно правильно планировал на десятки лет свои опыты по возможному изменению одной расы *Daphnia*

¹ Описание всех методов, применяемых гидробиологами, дано в книге *Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden: Abteilung 9, Teil 2—«Methoden der Süßwasserbiologie»; Abteilung 9, Teil 5—«Methoden der Meereswasserbiologie»*. В русской литературе мы имеем: В. М. Рылов, *Краткое руководство к исследованию пресноводного планктона*, Саратов, 1926 и *«Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод»*, Москва, 1927. Остальные работы по методике приводятся ниже в указателе литературы.

в бассейнах, расположенных в разных климатах. Необходимо иметь в виду, что и вообще мы никогда не можем ограничиться изучением жизни водоемов в течение одного года и тем менее одного сезона, особенно в отношении явлений, имеющих количественный характер. На рис. 18 видны громадные колебания количества донной пищи рыб у берегов Дании в период 1917—1924 гг. На том же рисунке приведены и годовые колебания количества планктона в одном из французских озер за период 1895—1905 гг.

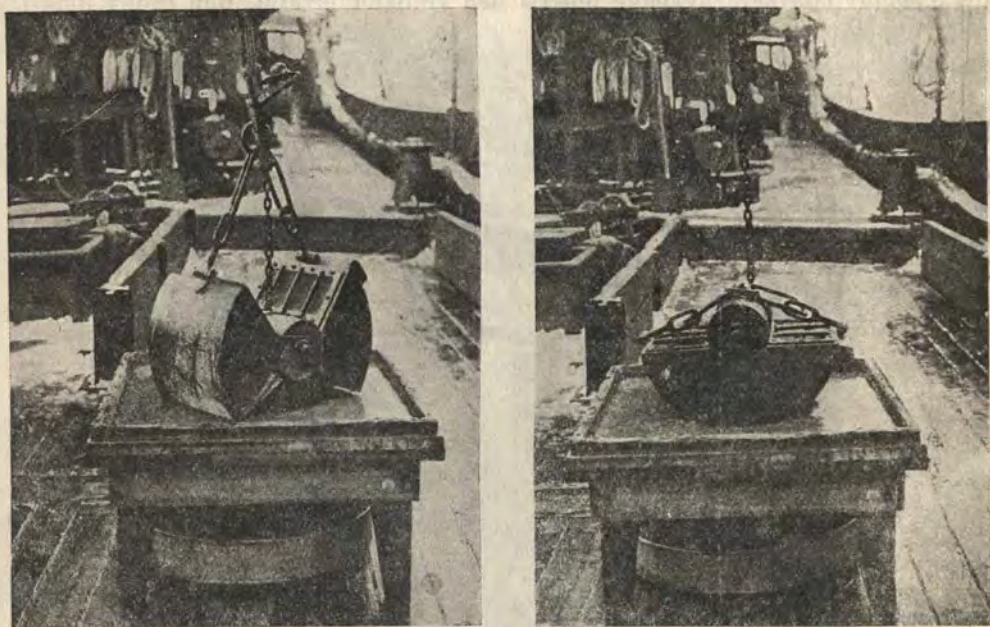


Рис. 17. Дночерпатель для сбора проб морского грунта, открытый (слева) и закрытый (справа).

2. Наличие рас

По современному учению генетиков так называемые хорошие линнеевские виды (линнеоны) распадаются на ряд местных рас, жорданонов, которые в свою очередь распадаются на ряд биотипов, т. е. на совокупность особей, которые однородны не только внешне, но и внутренне, генотипически. Отдельные расы и биотипы могут относиться к внешним факторам по-разному, и потому наблюдения и опыты, сделанные над одной расой и одним биотипом, никак нельзя переносить на другие расы и биотипы. На рис. 19 изображены крупная и мелкая расы *Daphnia longispina* из разных озер Германии и 8 рас сельдей—все четырехлетнего возраста; кроме того там же изображены и кривые колебания количества позвонков в цикле рас *Clupea harengus* и *Clupea pallasii*. На рис. 20 изображены раковины нескольких рас мидий из различных географических пунктов.

3. Действие факторов. Закон минимума Либиха и закон совокупного действия факторов Митчерлиха

В настоящее время твердо установлено, что разные внешние факторы могут оказывать на организм одинаковое влияние, и обратно—один и тот же фактор, переходя определенную границу, может оказать совер-

шенно иное влияние, чем он оказывал до сих пор; другие факторы могут влиять на организм не только прямо, но и косвенно; например тепло часто влияет на организм не само, а через пищу, которая от этого тепла непосредственно зависит. На основании целого ряда работ мы должны признать, что один и тот же фактор, находящийся в среде в одном и том же количестве, может сказываться на организмах совершенно по-разному, смотря по тому, будут ли находиться в данной среде еще и другие факторы или нет; так например растворы калия ядовиты для водных животных, но при наличии в том же растворе еще солей Na и Ca ядовитость калия исчезает. Поэтому в целом ряде случаев мы не можем рассматривать роль данного фактора изолированно от роли других, а должны

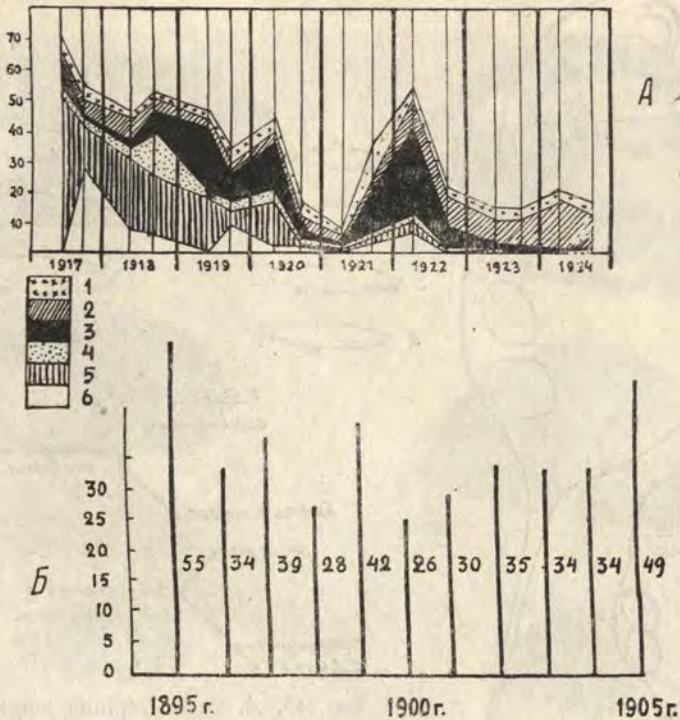


Рис. 18. А. Колебание по годам донной пищи рыб в граммах сырого веса на 1 м² у берегов Дании за период 1917—1924 в биоценозе Масога. Б. Годовые колебания планктона в озере Аннесу во Франции за период 1895—1905 гг.
1—*Ophiura albida*; 2—*Polychaeta*; 3—*Pectinaria koreni*; 4—*Mollusca*; 5—*Macoma (Tellina) baltica*; 6—*Abra alba*.

выяснить роль каждого из них в связи с совокупностью всех других, что конечно весьма затрудняет исследование.

В агрономии роль факторов среды (зольных элементов, света, температуры и пр.) изучается уже в течение продолжительного времени. Еще в середине прошлого столетия Либихом был установлен закон минимума, согласно которому урожай зависит от того фактора, который находится в минимуме, и только при повышении этого фактора может повыситься урожай. Этот закон был перенесен и в область изучения производительности водных бассейнов, причем в минимуме считались обычно азот и фосфор. Однако за последнее время в агрономии решающую роль стал играть новый закон Митчерлиха, закон действия факторов роста, или закон совокупного действия факторов. По Либиху, если не был исправлен фактор, нахо-

диющийся в минимуме, улучшение всех других факторов не играло никакой роли. По Митчерлиху, наоборот, урожай зависит не только от фактора, находящегося в минимуме, но и от всех остальных. На основании массы произведенных опытов Митчерлих установил, какой процент от максимальной урожайности дает каждый фактор, если он взят в том или ином количестве. Так например при наличии всех других факторов, обеспечивающих полный урожай, 100 кг азота на гектар обеспечивает 24,5% максимального урожая; 100 кг калия—88,2%; 100 кг фосфорной кислоты—74,9%. Таким образом при наличии на гектаре только 100 кг азота, 100 кг калия и 100 кг фосфорной кислоты урожай будет очень далек от максимального. Действительно: 100 кг азота обеспечивают

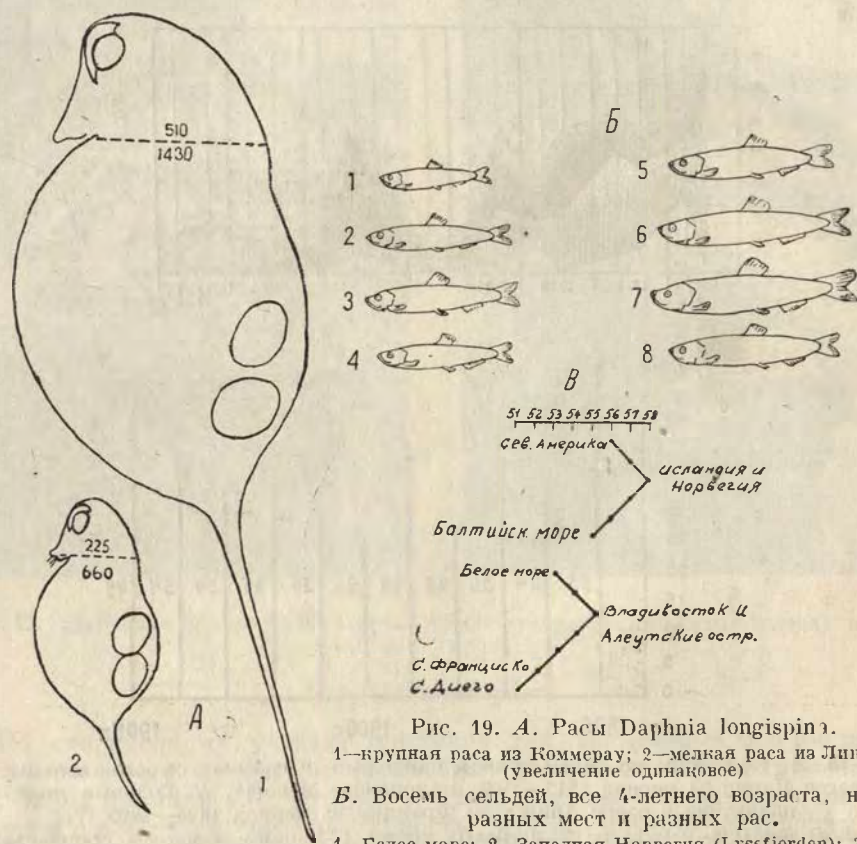


Рис. 19. А. Расы *Daphnia longispina*.

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

Б. Восемь сельдей, все 4-летнего возраста, но из разных мест и разных рас.

1—Белое море; 2—Западная Норвегия (*Lysøfjorden*); 3—Зюдерзе; 4—восточные берега Швеции; 5—западные берега Северного моря; 6—Атлантический океан; 7—Исландия; 8—западные берега Норвегии (*Spring herring*).

В. Колебания максимального количества позвонков в цикле рас *Clupea harengus* (наверху) и *Clupea pallasii* (внизу).

нам 24,5% максимального урожая; но так как и 100 кг калия обеспечивают нам не полный урожай, а только 88,2%, то наш урожай будет составлять 88,2% от 24,5%, т. е. 21,6%. Так как имеющиеся у нас на поле 100 кг фосфорной кислоты обеспечивают урожай лишь на 74,9%, то мы получим в конце концов и не 21,6%, обеспеченные азотом и калием, а только 74,9% от этого числа, или 16,2% максимального урожая (этот процент получается и простым умножением чисел процентов каждого фактора и делением произведения на 100 в степени количества факторов без одного). Если фосфорной кислоты будет взято не 100 кг, а 200, то урожай все же повысится, хотя азот будет оставаться попрежнему в минимуме.

В настоящее время мы имеем только самые первые попытки приложения закона Митчерлиха к водной жизни. Так например Тинеманн указывает, что при оптимальных условиях, т. е. при наличии определенных количеств азота, фосфора и гумуса, диатомея *Cyclotella* развивается в количестве около 3 тыс. на 1 см³; если же другое количество азота и фосфора будет обеспечивать только 25% максимального количества *Cyclotella*, а другое количество гумуса тоже только 25%, то в этих условиях количество *Cyclotella* будет $\frac{25 \times 25}{100}$, т. е. 6,25% от максимума в 3 тыс., что составит около 200 экземпляров в кубическом сантиметре. Пользуясь тем же законом Митчерлиха, Брант приводит следующие соображения: если вследствие развития водорослей количество нитратов

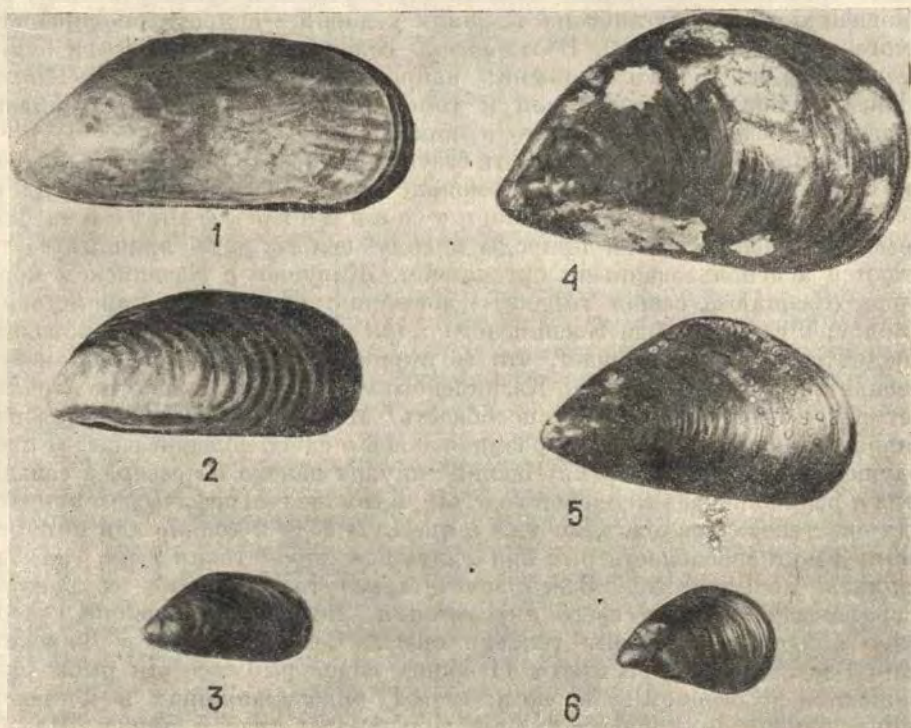


Рис. 20. Мидия *Mytilus edulis*. Слева—узкие обычные формы раковины этого моллюска на севере; справа—сильно уклонившиеся, широкие формы из Чешской губы Баренцова моря. (По Е. Гурьяновой).

уменьшилось наполовину, фосфатов—на одну треть, а силикатов—на одну четверть, то согласно закону Митчерлиха урожайность должна составлять $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{3} \cdot \frac{1}{4} = \frac{1}{24}$ первоначального, и скорость прироста мы можем считать в 24 раза ослабленной сравнительно с периодом расцвета (максимума водорослей).

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

4. Гетерогенность организмов и скрытые потенции

Одной из задач гидробиологии является систематизация гидробионтов по их отношению к определенному фактору среды. Сидячие и мало-

подвижные организмы не представляют в этом отношении особых затруднений; но в воде имеются и крайне подвижные существа в виде ряда рыб, которые странствуют из рек в море и обратно, как угри (*Anguilla*) и семга (*Salmo salar*). На первый взгляд, казалось бы, например вполне естественным отнести таких рыб, выносящих и пресную и соленую воду, к группе так называемых эвригалинных (широкосолевых) организмов. Однако если взглянуть в их жизнь глубже, то оказывается, что действительно жить они могут и в пресной и в морской воде, но размножаются угри только в морской, а семга только в пресной воде; питаются же угри, напротив, только в пресной воде, а семга только в морской воде. Тут организм в отношении ряда своих функций как бы раскалывается, является в отношении внешних условий не монолитным, а мозаичным. Такие организмы мы можем назвать гетерогенными (разнородными) по отношению к какому-либо из внешних условий, — в противоположность гомогенным (однородным). В отношении солёности угорь и семга будут гетерогенными, гетерогалинными; напротив, камбала-палтус (*Hippoglossus*) является гомогалинной и гомогенной рыбой, которая живет, питается и размножается только в морской воде ¹.

Для выяснения этой мозаичности безусловно необходимы еще и опыты, так как только опытным путем можно открыть все потенции организма в отношении данного фактора, которые в условиях живой природы в силу целого ряда причин часто остаются неиспользованными организмом. Живущая в Каспийском море сельдь (*Caspialosa caspia volgensis*) постоянно входит для икрOMETания в Волгу; в соленой воде Каспийского моря икрOMETания не происходит. Между тем опыт показывает, что ее икринки вполне нормально могут развиваться и в соленой воде Каспийского моря, и она только не использует эту имеющуюся у нее способность. Можно думать, что первоначально данная сельдь жила и размножалась в слабо соленой воде. В предыдущее геологическое время Каспий тянулся далеко на север, а сельдь жила и размножалась в соленой воде там, в том же географическом пункте, куда она теперь приходит, но уже в пресную воду и только для икрOMETания. Такая способность рыб приходить для икрOMETания туда, где они родились, общеизвестна. Здесь замечательно то, что рыба сохранила географический район своего икрOMETания, хотя в этом районе совершенно изменились солевые условия среды. Северное море и Финский залив Балтийского моря имеют 11 общих видов рыб; все эти рыбы размножаются в Северном море, но из всех 11 видов, живущих в Финском заливе, в нем самом размножаются только два: игла и шпрот. Подобного рода примеры имеются и для беспозвоночных животных; например рачок *Paracalanus parvus* живет в Балтийском море, но там он не размножается.

Такая гетерогенность организмов в отношении к внешним условиям и наличие скрытых отношений и возможностей, которые в современной жизни гидробионта в живой природе не проявляются, конечно в высшей степени затрудняют и усложняют наши наблюдения и опыты.

5. Периоды устойчивости и неустойчивости организмов и явления индукции

Другой момент, затрудняющий наши опыты и могущий привести к самым ложным выводам, был вскрыт Вольтером. Выясняя причины

¹ В отношении некоторых рыб Н. А. Смирновым, который впервые обратил внимание на эту сложную мозаичность многих гидробионтов в их отношениях к внешним условиям, была сделана попытка выразить эти отношения особыми формулами, которые однако не получили пока широкого распространения.

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

Кроме этих периодов дело еще осложняется явлением так называемой индукции.

Индукция состоит в том, что данные особи одного и того же вида, положим *Daphnia*, могут относиться к изменению внешних условий по-разному, если их матери в период неустойчивости, жили в различных условиях; иначе говоря, условия жизни матери оказывают в период неустойчивости последующее влияние на дочернее поколение. Вольтерек взял двух сестер, самок *Hyalodaphnia*, поместил одну из них в наилучшие, оптимальные условия с температурой в 22° и с обильной пищей, а другую в плохие, минимальные условия с температурой в 10° и бедной пищей; из потомства каждой сестры было взято по две самки третьего поколения, которые были помещены: одна из наилучших и одна из плохих условий в наилучшие условия и такая же пара—одна из наилучших и одна из плохих—в плохие условия. При наличии наилучших, оптимальных условий особь, рожденная в тех же наилучших условиях, продолжала давать партеногенетические поколения; рожденная в плохих условиях дала только три партеногенетических помета самок, затем самцов и наконец стойкое яйцо, далеко не вполне использовав предложенные ей оптимальные условия, в чем и сказалось влияние индукции предыдущих поколений, живших в плохих условиях. При наличии плохих, минимальных условий особь, рожденная в тех же условиях, сейчас же дала исключительно самцов и умерла, образовав стойкое яйцо; рожденная же в противоположных, оптимальных условиях продолжала давать партеногенетические поколения, дала 5 пометов и умерла, не дав ни самцов, ни стойкого яйца; вследствие индукции предыдущих поколений она не сумела приспособиться к новым для нее плохим условиям.

В других случаях так называемой преиндукции наблюдалось влияние родителей не только на дочернее, но и на внучатное поколение.

IV. ПРЕПОДАВАНИЕ ГИДРОБИОЛОГИИ

Гидробиология, в соответствии со своей теоретической установкой и практическим значением, преподается у нас в ряде вузов, втузов и техникумов; первая профессура по гидробиологии в России была установлена в 1914 г. на рыбохозяйственном отделении (затем факультете)

Петровской (теперь Тимирязевской) с.-х. академии, преобразованном с июля 1930 г. в Московский институт рыбной промышленности. В МГУ, ЛГУ и в ряде других университетов Союза имеются гидробиологические циклы на биофаке. В Плехановском институте в Москве гидробиология ведется с уклоном в сторону биологической оценки питьевых и сточных вод.

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

У. ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ УЧРЕЖДЕНИЯ

Кроме кафедр у нас и за границей большая исследовательская работа по теоретической и прикладной гидробиологии ведется еще в ряде исследовательских институтов. Из исследовательских институтов в СССР наиболее сильными организациями по гидробиологии являются гидробиологические отделения Гидрологического института, Научного института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) и лаборатория гидробиологии Института зоологии МГУ; по прикладным вопросам—гидробиологические лаборатории Института водоснабжения и санитарной техники, а также Озерно-речного института в Ленинграде и Прудового института в Москве.

Кроме институтов, как уже было сказано выше, в целом ряде государств имеются биологические станции. Всего биологических водных станций в 1914 г. насчитывалось до 103, из них 69 морских и 34 пресноводных. По «Указателю биологов» Гирша (Hirsch, Index biologorum, Berlin, 1928) всех гидробиологических лабораторий имеется теперь до 157, из них 94 морских и 63 пресноводных: по тому же указателю лабораторий, посвященных специально рыбному делу, имеется до 77, часть которых совпадает с общегидробиологическими лабораториями. В Союзе ССР гидробиологических станций в 1928 г. насчитывалось до 41.

В 1928 г. работающие на Каспийском море рыбохозяйственные станции и лаборатория, поставив перед собой задачу быстрейшего построения социалистического рыбного хозяйства и налаживания большей связи своей работы с рыбохозяйственными организациями, создали Ассоциацию научных рыбохозяйственных станций и лабораторий, работающих на Каспийском море, которая имеет целью объединение научно-исследовательской работы, популяризацию своей деятельности и создание вокруг научных организаций ловецкого и рабочего актива.

В настоящее время значительное число научных станций и институтов находится в системе ВНИРО: Азовско-Черноморский институт в Керчи, Волго-Каспийская станция в Астрахани, Тихоокеанский институт во Владивостоке, Азербайджанская станция в Баку, Дагестанская станция в Махач-Кала, Полярный институт в Мурманске, Аральская, Обь-Иртышская станции и ряд других. Многие из них являются крупными учреждениями, насчитывающими значительное число сотрудников.

Из других станций, не объединяемых ВНИРО, наиболее сильны: из морских—Севастопольская, из пресноводных и солоноватоводных—Днепровская, Звенигородская, Глубокоозерная и Косинская. Недавно основана Академией наук станция на Байкале. Из морских станций СССР первой была основана Севастопольская в 1871 г., из пресноводных—первой Глубокоозерная в 1891 г., и из речных—первой Волжская в Саратове, в 1900 г.

В начале 1934 г. по инициативе Севастопольской станции Академией наук была созвана большая конференция по вопросам планирования научно-исследовательской работы в пределах Азовско-Черноморского

бассейна. В совещании приняли участие свыше 20 научных учреждений, работающих на Азовском и Черном морях, в том числе ряд биологических станций (кроме Севастопольской—Новороссийская, Карадагская, Одесская, Украинская, Грузинская и Керченская).

Число рабочих столов на станциях колеблется от 2—3 до 150 и более. В морской биологической лаборатории в Соединенных штатах Америки в Вудс Голе имеется 150 отдельных рабочих столов и 60 рабочих мест в общей лаборатории. Всемирной известностью по своей организации и работам пользуется Неаполитанская станция, основанная германским ученым Дорном в 1872 г. в Неаполе. Широко известна также Гельголандская станция на острове Гельголанде в Германии, Плимутская станция в Англии, Росковская и Баньольская во Франции, вышеуказанная станция в Вудс Голе в Соединенных штатах и др. Изучение пресных вод чрезвычайно многим обязано Плёнской станции в Германии в лице ее руководителей покойного Цахариаса и теперь работающего Тинеманна.

Одним из наиболее важных и притом международных учреждений по исследованию вод является Международная комиссия по исследованию морей с базой в Копенгагене. Эта комиссия начала работать с 1902 г. При основании в состав ее вошли представители 10 государств, в том числе от России Н. М. Книпович. В работе ее—в проведении так называемых срочных (4 раза в год по определенным направлениям) выходов в море и в обработке материала—принимали участие следующие государства: Англия, Финляндия, Германия, Голландия, Ирландия, Норвегия, Россия, Шотландия, Швеция и Дания. Основной задачей Комиссии является изучение гидрологии, гидробиологии, ихтиологии и рыболовства Северной Атлантики, Баренцова и Балтийского морей. С 1925 г. исследования были распространены на берега Испании и Средиземное море.

Исследователи пресных вод, лимнологи, с 1924 г. объединены в Международный союз лимнологов под председательством германского лимнолога Тинеманна. В 1927 г. союз объединял 605 лимнологов из 32 государств во всех странах света. Со времени своего основания союз имел 6 международных съездов, в том числе третий в Москве и Ленинграде в 1925 г. При союзе имеется международное библиографическое бюро, публикующее теперь очень полные списки новой лимнологической литературы.

ГЛАВА ВТОРАЯ

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ И ИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДОЙ

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

Обычное название наземные животные заменено названием воздушные животные потому, что с общепологической точки зрения существенно не то обстоятельство, что эти животные опираются на землю; на землю, образующую дно бассейна, опираются и многие чисто водные организмы. Гораздо важнее то, что у них тело окружено воздухом, внешней средой небольшой плотности, с большим количеством кислорода и часто с изменчивым и нередко очень малым количеством влаги; напротив, вода как внешняя среда для гидробионтов отличается большей плотностью и малым количеством кислорода. В воздухе нет растворенных солей, наоборот, в воде, даже пресной, не говоря уже о морской, они имеются в достаточном количестве.

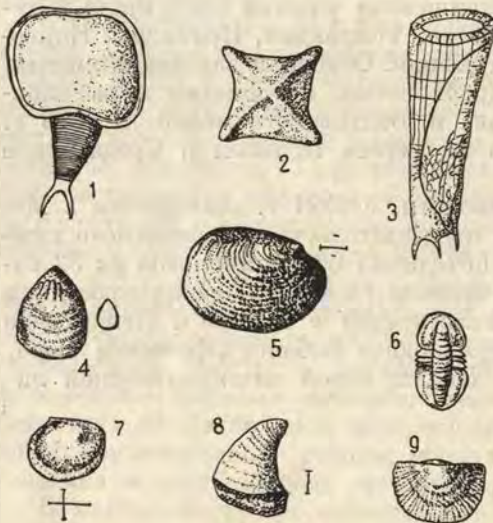


Рис. 21. Древнейшие ископаемые нижнекембрийские организмы.

1—листоногий рак *Protocaris*; 2—отлив гастроваскулярной полости медузы *Medusites*; 3—губна или коралл *Coscinnocyathus*; 4—брахиопода *Lingulella*; 5—моллюск *Fordilla*; 6—трилобит *Microdiscus*; 7—остракода *Aristozoe*; 8—моллюск *Stenotheca*; 9—брахиопода *Orthisina*.

Каждый из этих двух, во многих отношениях противоположных внешних миров, наложил глубокий, несмываемый отпечаток на свое население, и в подавляющем большинстве случаев даже по одному наружному виду можно без особенных затруднений отличить аэробиионтов от гидробионтов¹.

І. ПРИГОДНОСТЬ ВОДЫ ДЛЯ ЖИЗНИ

Конечно вода не случайно стала биотопом (местопребыванием) не только гидробионтов, но и первым биотопом, в котором вообще разви-

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

лась органическая жизнь нашей планеты. Что жизнь образовалась впервые в море, об этом свидетельствуют данные исторической геологии, согласно которым все самые древние организмы, которые нам только известны, относятся к обитателям моря (рис. 21).

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

Область возникновения классов и подклассов

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

Соответственно такому происхождению мы встречаем именно в море, как будет детально описано ниже, наибольшее разнообразие типов, классов и подклассов; что же касается количества родов и видов, то их, в связи с большим разнообразием биотопов на суше, гораздо больше на земле, чем в воде. Приблизительно количество воздушных (наземных) видов относится к количеству водных, как 4 : 1.

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

Общее количество классов и подклассов	В % от общего количества классов и подклассов живет			
	в море	в пресной воде	на суше	среднее
Животных 68	84	51	35	57
Растений 26	50	77	65	64
Всех 94	74	59	44	59

Все, в том числе и исключительные сравнительно с другими телами, свойства воды настолько пригодны для организмов и настолько использованы жизнью, что некоторые авторы находят возможным говорить о «приспособленности» воды для жизни, противопоставляя этой приспособленности «приспособленность» к среде организмов. Однако такое применение термина «приспособленность» носит явно телеологический характер, да и помимо того, если бы у воды были другие свойства, а не те, которыми она обладает, то по крайней мере та жизнь, которую мы знаем, в ней, не развилась бы; поэтому проще и правильнее говорить о «пригодности» воды для жизни, и на вопросе о том, какие основные свойства воды используются жизнью, стоит остановиться хотя бы вкратце.

Исключительно важны для жизни термические особенности воды: ее удельная теплота, теплопроводность и расширение перед замерзанием. Известно, что удельная теплота воды, т. е. то количество тепла, которое необходимо, чтобы поднять температуру 1 г воды на 1°C , составляет одну малую калорию. Это количество тепла относительно очень велико, и удельную теплоту воды превосходят только жидкий аммиак и водород. Обратно при охлаждении то же количество тепла выделяется. Благодаря этой особенности воды температура водных бассейнов является сравнительно постоянной и во всяком случае не может быстро изменяться; то же самое касается и температуры тела водных организмов, поскольку они окружены водой и поскольку само тело их больше чем наполовину состоит из воды. Для водных организмов крайне важна далее высокая скрытая теплота плавления воды, которую превосходит только один аммиак. Действительно, для того чтобы перевести 1 г льда при температуре около 0° в воду, надо затратить 80 калорий, т. е. количество тепла, достаточное для нагревания 1 см³ воды от 0 до 80° ; обратно при превращении воды в лед от нее отнимается то же количество тепла, т. е. 80 калорий. Это количество тепла настолько значительно, что отнятие его в обычных условиях природы происходит крайне медленно; вода, при ее плохой теплопроводности и при максимальной плотности около 4°C , при достаточной глубине бассейна не вся превращается в лед; температура остающейся под льдом воды не понижается ниже точки замерзания, и дальнейшее охлаждение выражается только увеличением толщи льда. Жизнь подо льдом не прекращается, так как при температуре около 0° возможны еще очень многие химические процессы, не совершающиеся при более низких температурах. Теплопроводность воды сравнительно с хорошими проводниками, как металлы, незначительна, но она все же выше, чем у всех других жидкостей; этим конечно облегчается выравнивание внутренней температуры организмов. Исключительное, как говорится, «ненормальное» расширение воды при замерзании и тоже содействует сохранению жизни в холодных областях земного шара; если бы лед был не легче, а тяжелее воды, то он опускался бы на дно, и зимой донная жизнь в воде более высоких широт не могла бы существовать; особенно это отозвалось бы на более глубоких бассейнах, куда солнечные лучи даже летом не могут проникнуть и где донный лед накапливался бы все более и более из года в год.

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

Известно, что определенная часть молекул растворенных в воде солей, кислот и щелочей, вообще так называемых электролитов, проводящих электрический ток, распадается в растворе на ионы, заряженные противоположными электрическими зарядами; так, NaCl дает в растворе ионы, Na⁺ и Cl⁻, или катион Na и анион Cl (электролитическая диссоциация). Ионы обладают исключительной химической активностью, и поэтому, понятно, они играют существенную роль как вне, так и внутри организма, но именно в воде электролитическая диссоциация очень велика, так как

вода обладает наивысшей электрической постоянной (81 против 1 в пустоте и 1,0006 в воздухе), т. е. вода наиболее ослабляет электростатическую силу притяжения между ионами, несущими противоположные заряды. Наконец вода имеет очень большое поверхностное натяжение: 75 против 1,3 углекислоты, 22 этилового алкоголя и пр.; из обычных жидкостей ее превосходит только ртуть с 436 поверхностного натяжения. Ниже мы ознакомимся с целым рядом приспособлений у животных, так или иначе связанных с самой поверхностной пленкой воды обитаемого ими бассейна. Далее с величиной поверхностного натяжения связаны все капиллярные явления и явления адсорбции, т. е. накопления растворенного вещества на границе соприкосновения двух фаз, играющие основную роль в целом ряде жизненных явлений.

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

«Тяжелая вода». После открытия изотопа водорода появились работы как по изучению его физико-химических свойств, так и по изучению техники получения его.

Атомный вес изотопа водорода по наиболее точным определениям Vainbridge 1932 г. принимается равным $2,01361 \pm 0,00006$. Состав ядра изотопа еще неизвестен, но многие склонны считать, что оно состоит из одного нейтрона и одного протона. Существование изотопа водорода (H^2) подтверждается всеми исследователями, но отношение $H^1 : H^2$ дается разными исследователями разное. Так, Urey, Bricwedde, Murphy дают отношение $H^1 : H^2$ как 1 : 4 000; Kallman и Lasareff (1932 г.)—как 1 : 10 000; Rank (1932 г.)—как 1 : 30 000, а Stern и Volmer (1919 г.)—как 1 : 100 000.

Из химических соединений изотопа водорода для нас наибольший интерес представляет соединение изотопа с кислородом. Это соединение получило название тяжелой воды и обозначается формулой H_2^2O .

Способ получения тяжелой воды труден и кропотлив. Так, Lewis и Macdonald (1933 г.) из 20 л воды получили электролитическим путем 0,12 см³ тяжелой воды с содержанием H^2 99,99%. Такой результат считается хорошим. Свойства тяжелой воды оказались следующими:

- максимальная плотность 1,1059;
- точка замерзания +3,8°;
- нормальная точка кипения +101, 42°.

Разница давления пара H^1H^1O (p^1) и H^2H^2O (p^2) при разных температурах будет:

t°:	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110
$p^1 - p^2$:	2,3	3,9	6,1	9,1	13,1	18,0	23,9	30,7	38,4	47.

Наименьший объем H^2H^2O наблюдается при 11,6° С.

Что касается действия тяжелой воды на биологические процессы, то наблюдений, проделанных в этом направлении, очень мало. Но из того, что сделано, видно особое отношение организма к тяжелой воде. Так, Lewis (1933 г.) наблюдал непрорастание семян табака (*Nicotiana tabacum* var. *purpurea*) в чистой тяжелой воде, между тем как в обычной воде семена за тот же срок (2 дня) дали хорошие проростки (семена для опыта были предоставлены проф. Lirman хорошего качества). При разведении тяжелой воды обычной водой на 50% (средняя формула такой воды $\text{H}^1\text{H}^2\text{O}$) наблюдается задержка в развитии семян. Так, после пребывания семян в воде $\text{H}^1\text{H}^2\text{O}$ в течение 4 дней они проросли на столько же, на сколько проросли семена на второй день в обычной воде.

Так как растения очевидно не принимают изотоп, то Lewis предложил использовать это явление для накопления H_2^{18}O с помощью растений. Другими авторами были поставлены опыты на головастиках и других мелких животных с большим содержанием тяжелой воды, в результате которых было установлено, что чистая тяжелая вода (H_2^{18}O) не может поддерживать жизнь.

Эти небольшие опыты являются, понятно, только началом. Неизвестно действует ли тяжелая вода ядовито, или она хуже проницаема, или же она хуже потребляется клетками. Этими опытами также еще не разграничено действие H_2^{18}O от моно-, ди- и тригидролей воды.

Lloyd и Vanes (1932) показали, что свежая дистиллированная вода благодаря своему составу из моно- и дигидролей является сильно ядовитой средой. Так, *Spirogyra* гибнет в ней очень быстро, а в воде, полученной от таяния льда (тригидроль), развиваются нормально. Можно уже отметить, что по видимому организм отличает изотопы так же, как он отличает оптические изомеры.

II. СРЕДА ВНЕШНЯЯ, ВНУТРЕННЯЯ И ПРОМЕЖУТОЧНАЯ

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

За последнее время при исследовании (Яценко) свойства мантийной жидкости некоторых пресноводных двустворчатых было найдено, что эта жидкость, заполняющая все пространство между обеими лопастями мантии, жабрами и ногой, т. е. так называемую мантийную полость животного, имеет почти тождественный состав с кровью самого моллюска, с той только разницей, что состав мантийной жидкости подвержен гораздо большим колебаниям, чем состав крови. Как оказывается, мантийная жидкость имеет защитные свойства; она предохраняет моллюска от недостатка кислорода в окружающей внешней среде, от растворенных в ней ядов и красок и от бактерий; одним словом, она является п р о м е ж у - т о ч н о й с р е д о й, предохраняющей организм, и служащей посредником между внешней и внутренней средой моллюска. Если у других

гидробионтов и не окажется такой промежуточной защитной среды, то во всяком случае слои внешней среды, прилегающие к самому организму, уже вследствие жизнедеятельности последнего всегда будут отличаться от слоев, лежащих более далеко, и только течение воды, естественное или искусственное (производимое самим животным), выравнивает и уничтожает эту разницу.

III. ТЕРМИНОЛОГИЯ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ ВОДНОЙ СРЕДОЙ И ГИДРОБИОНТАМИ

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

Если мы проследим предков всех водных организмов, то увидим, что у одних, как например у простейших, кишечнополостных, иглокожих, моллюсков (кроме легочных), ракообразных, оболочников и рыб, все их предки—по всей эволюционной линии—всегда жили в воде. Такие организмы называются первичноводными. У других, как например у водных легочных моллюсков, у водных насекомых, у водных млекопитающих, даже таких высоко приспособленных к воде, как киты, ближайшие, говоря геологически, предки жили на суше; их геологическое прошлое шло по линии: водные организмы—воздушные—снова водные. Водным организмам с таким геологическим прошлым присвоено наименование в т о р и ч н о в о д н ы х, и быть может именно на вторичноводных организмах, ближайшие воздушные предки которых известны, наиболее ярко демонстрируется влияние водной среды на облик животного. Что может быть доказательнее китов, которые произошли от наземных хищников? А киты имеют рыбообразную форму тела, спинной и хвостовой плавники и лишены задней пары конечностей. Необходимо отметить (о чем подробнее будет сказано ниже); что многие вторичноводные организмы, как часть водных насекомых и все водные млекопитающие, при всей своей приспособленности к водной жизни, все же не смогли перейти к водному дыханию, а с о х р а н и л и с в о й п р е ж н и й с п о с о б д ы х а н и я а т м о с ф е р н ы м в о з д у х о м. Некоторые растительные организмы способны проводить всю жизнь безразлично—или в воде или в воздухе. Многие протококковые, а также некоторые нитчатые и диатомовые водоросли при высыхании бассейнов оказываются на суше без воды и тем не менее продолжают расти и развиваться далее. *Vaucheria terrestris* живет на земле, покрывая ее, как паутиной, но процветает и в воде, где имеет форму хлопьев ваты. *Riccia natans* из печеночных мхов (*Hepaticae*) может плавать и тогда не имеет ризоидов; в других случаях она живет на сырой земле и снабжена ризоидами (*var. terrestris*). Из папоротников и в воде и на воздухе живет *Isoetes* и ряд других родов. Наиболее интересны живущие и в воде и на воздухе цветковые. Одни из них при перемене внешней среды сами изменяются очень мало, как например болотник (*Callitriche vegna*), образующий на воздухе только низкорослую форму. Другие, наоборот, получают совершенно новый облик (рис. 22). Примером последних могут служить частуховые (*Alismaceae*), водяные лютики (*Ranunculus*) и земноводная гречиха (*Polygonum amphibium*). Наземную и водную формы стрелолиста (*Sagittaria* из *Alismaceae*) совершенно легко можно принять за два различных растения: у водной формы листья линейные, в виде длинных лент, у наземных они стреловидные, с хорошо развитым черешком. Плавающие листья водных экземпляров *P. amphibium* имеют длинные черешки с широколанцетовидной цельнокрайной пластинкой; у сухопутных экземпляров—узколанцетовидные, почти сидячие листья, зазубренные по краям. Но быть может нигде преобразующее влияние водной и воздушной среды не выражается так сильно и наглядно, как на листьях

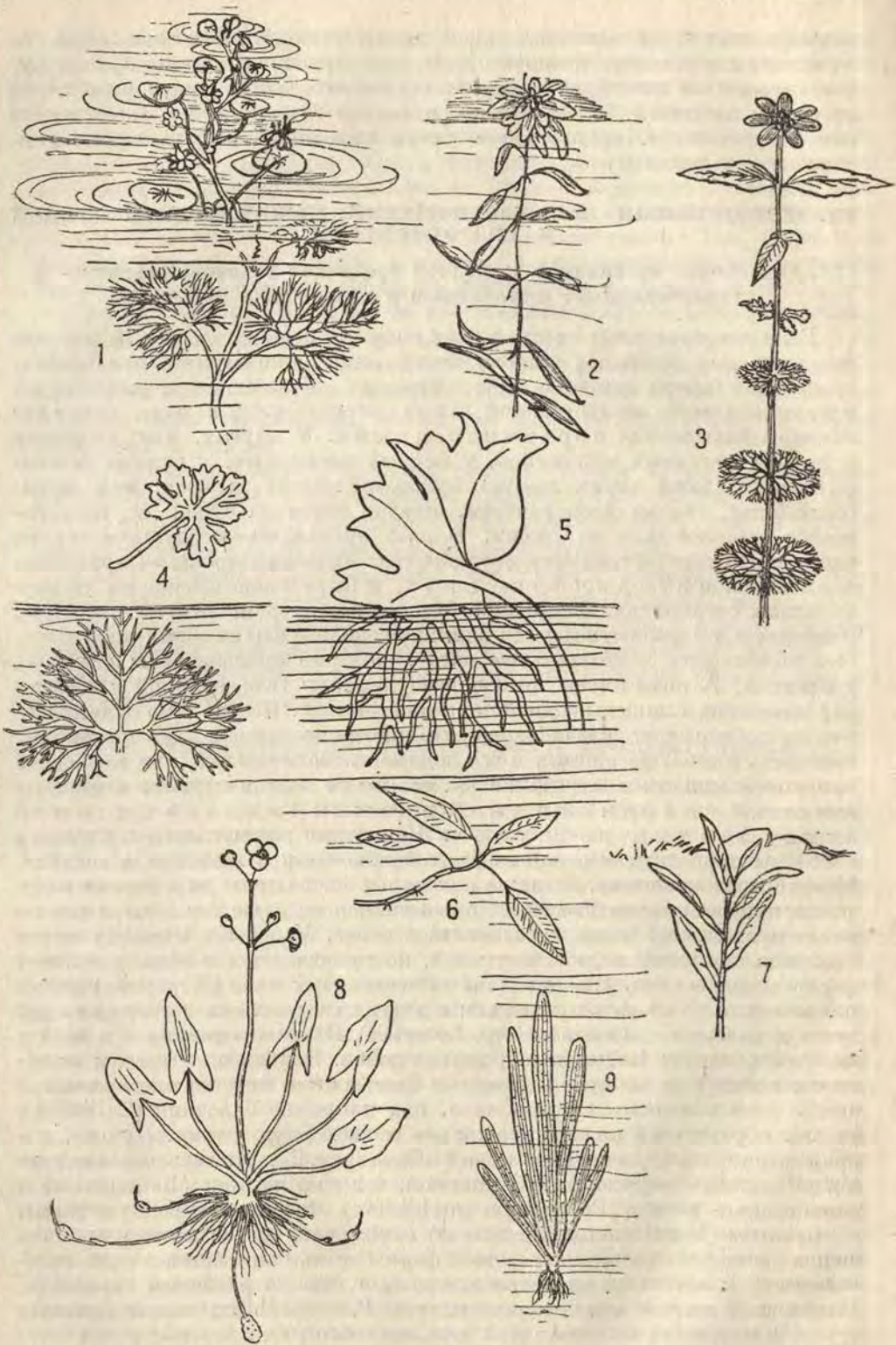


Рис. 22. Влияние водного образа жизни на форму листьев некоторых растений.

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

водяного лютика (*Ranunculus aquaticus*). На одном и том же стебле воздушные листья имеют форму широких лопастных пластинок, а подводные рассечены на мелкие узкие длинные доли. Замечательнее всего то обстоятельство, что если мы поместим растущий лист этого лютика таким образом, что половина листа будет на воздухе, а половина в воде, то первая половина вырастет, как широкая пластинка, а вторая окажется рассеченной на мелкие узкие длинные доли. Не менее наглядна разница между воздушными и водными листьями у одного из видов череды — *Bidens beckii*. Трудно представить себе также, чтобы изображенные на рис. 23 листья все принадлежали одному роду и виду *Proserpinaca palustris*, только выросшему в разных условиях — в воде, на воздухе, у берегов, на глубине и т. д. У ботаников все эти изменения листьев, обязанные своим происхождением наличию водной среды, носят общее название г и д р о м о р ф о з.

Для гидробиологов наиболее важной является здесь способность растений всю жизнь проводить или в воде или на воздухе. Такие растения действительно следует называть в о з д у х о - в о д н ы м и или амфибионтами, амфибийными¹. Животных, которые в естественных условиях могли бы безразлично проводить всю жизнь в воде или на воздухе, если и имеется, то очень мало. Типичная амфибия — обычная водяная лягушка в стадии головастика является водным животным; во взрослом состоянии летом проводит жизнь в воде и на воздухе; зимой ведет исключительно водную жизнь, закопавшись на дне водных бассейнов. Тритоны развиваются и живут летом в воде, а зимой на воздухе под мхом, камнями и пр.

Термин воздуховодные, амфибионтные организмы прилагается обычно и к лягушкам и к тритонам, т. е. расширительно ко всем вообще организмам, которые хотя бы часть своей жизни могут проводить в другой среде.

При таком понимании термина к амфибионтным, амфибийным организмам мы можем отнести все население приливно-отливной зоны всех морей и океанов, которое два раза в сутки остается без воды. На прилагаемой фотографии (рис. 24), снятой на Мурмане, видна масса фукусов,



Рис. 23. Американское водное растение *Proserpinaca palustris*.

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

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

оставшихся вне воды во время отлива; к фукусам прикреплены гидронды, мшанки и многие другие животные; вместе со всем этим населением остаются без воды и подвижные водные организмы: иглокожие, часть моллюсков и неподвижно прикрепленные к скалам баянусы, актинии и мидии (*Mytilus*). Однако организмы приливно-отливной зоны обязательно нуждаются в правильном и периодическом заливании их водой; жить на воздухе более долгий срок, чем период отлива, они обычно оказываются не в состоянии. Дольше и притом без правильной периодичности остается без воды все население прибойной зоны выше уровня приливных вод.

К воздуховодным, амфибийным животным относится и громадное количество водных насекомых, личинки которых живут в воде, а взрослые особи на воздухе. Такой образ жизни ведут веснянки (*Perlidae* или *Plecoptera*), стрекозы (*Odonata*), поденки (*Ephemeroidea*), вислокрылки (*Sialidae*), пухокрылые или ручейники (*Trichoptera*), некоторые виды бабочек и пр. К амфибийным организмам примыкают и так называемые полуп-



Рис. 24. Обнажение фукусов при отливе на Мурмане, село Полярное (Александровск), Екатерининская гавань. Фот. С. А. Зернова.

водные растения и животные, у которых почти всю их жизнь одна часть тела находится в воде, а другая на воздухе. Сюда относятся прежде всего камыши и осоки, вся так называемая жесткая флора прудовых хозяйств; затем свободно плавающие и прикрепленные, но с плавающими листьями растения. Примером первых является папоротник *Salvinia*, примером вторых — рдест (*Potamogeton*), кувшинки и пр. Среди животных тоже имеются плавающие организмы, часть тела которых выставляется всегда или временно на поверхность воды. Это наблюдается например у многих сифонофор, у которых выставляется часть плавательного колокола или, как у *Velella*, своеобразный парус; некоторые рыбы, как *Histiophorus* и *Mola*, выставляют на воздух свой сильно развитой спинной плавник, и ветер носит их подобно *Velella*. Такого рода планктические организмы, животные и растения, часть тела которых выставляется из воды, носят еще название плейстических организмов. Неподвижно прикрепленных, сидячих полуводных животных, которые бы жили постоянно в воде, выставив часть своего тела на воздух, повидному не имеется.

2. Отношения к биотопу, солености, свету и прочим факторам

Каждый организм для своего существования нуждается в определенной комбинации внешних условий как физико-химических, так и биологических, или, иначе говоря, привязан к определенному биотопу (*bios*—жизнь, *topos*—место). Так коралловые полипы требуют твердого грунта, соленой морской воды, температуры свыше 20°, наличия определенной пищи и ряда других условий. Вне этих условий они не могут существовать, поэтому им и подобным им организмам дано название *стенотопных* (*stenos*—узкий) в противоположность эвритопным (*euryts*—широкий) организмам, живущим в разных биотопах. Эвритопные организмы составляют меньшинство гидробионтов. Как пример можно указать корненожку *Siphodieria ampulla*: она живет в море и в пресной воде, в соленых болотах, в холодных горных озерах и в теплых прудах; встречается в Центральной Европе, в Аргентине и Парагвае, и у берегов Ледовитого океана. Это настоящий *убиквист* (*ubique*—езде). Для большинства же водных организмов перенесение из одного биотопа в другой грозит смертью или, в лучшем случае, печальным существованием.

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

Фактор	Организм
Биотоп	{ эвритопный стенотопный
Глубина	{ эврибатный стенобатный
Зона	{ эвризонный стенозонный
Соленость	{ эвригалинный стеногалинный

Ф а к т о р

О р г а н и з м

Кислород	}	эвриоксибионтный или эвриоксигенный
Ионы H и OH		стенооксибионтный или стенооксигенный
Температура		эврионный
Свет		стеноионный
Пища		эвритермный
Колебание факторов	}	стенотермный
вообще		эврифотный
		стенофотный
		эврифагный
		стенофагный
		эвриойкийный
		стеноойкийный

Кроме эвритопности, т. е. способности организма жить в качественно различных биотопах, или эвриойкийности, т. е. вообще широкой способности выдерживать качественно различные факторы внешней среды, Тинеманн предлагает ввести термин эврипластичность (соответственно стенопластичность), т. е. широкую или узкую способность выдерживать количественные различия одного фактора, а не ряда факторов.

Так, например *Limnaea truncatula* является формой эвритопной и термически эврипластичной, т. е. выдерживающей широкие колебания температуры (термическая эврипластичность совпадает с термином эвритермичность). Рачок *Hydrobia ulvae* является эврипластичным в отношении температуры, содержания гумуса, азота и фосфора, но стенопластичным в отношении извести: большого количества извести он совершенно не выдерживает¹.

Другая терминология исходит из поведения данного организма, его «любви» или «боязни» по отношению к определенному фактору, или из того, что в условиях данного фактора организм является только случайным, только «гостем», а не требует его безусловно; соответствующие, взятые из греческого языка, суффиксы будут: -фильный (*philo*—люблю), -фобный (*phobos*—страх) иксенный (*xenos*—гость); в отношении например солености мы имеем галофильные, галофобные и галоксенные организмы (или в малоупотребляемом русском переводе: организмы солелюбивые, солебегонные и солегостевые). А. Шорыгин (1928 г.) ввел в русскую литературу термин «патия» (от греческого *pathos*—страдание, страсть); распространение данного организма в глубинных частях бассейна обозначается как батопатия, распространение по грунтам—эдафопатия, отношение к температурным условиям—термопатия, отношение к солевым условиям существования—галопатия. На рис. 25 приведены кривые диапазона каждой

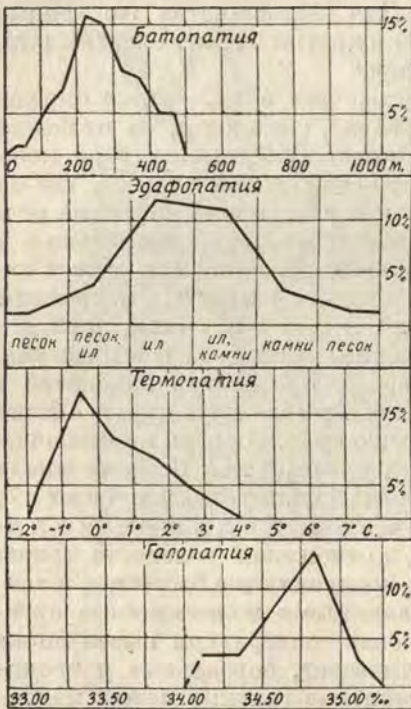


Рис. 25. Условия существования морской звезды *Asterias papirra* в Баренцевом море. Батопатия—распространение по глубинам, эдафопатия—распространение по грунтам, термопатия—температурные условия существования, галопатия—солевые условия существования. (По А. А. Шорыгину).

туру термин «патия» (от греческого *pathos*—страдание, страсть); распространение данного организма в глубинных частях бассейна обозначается как батопатия, распространение по грунтам—эдафопатия, отношение к температурным условиям—термопатия, отношение к солевым условиям существования—галопатия. На рис. 25 приведены кривые диапазона каждой

¹ Сравни сказанное на стр. 31—32 о гетерогенности организмов.

«пяти») для морской звезды *Asterias panopla*, которая является организмом стенобатным, стеноэдафичным, стенотермным и вероятно стеногалинным.

IV. ОБЩЕЕ ПОНЯТИЕ ОБ ОСНОВАХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ

1. Биотоп, жизненная форма и зона

Каждый водный организм с самого начала появления водной жизни на земле был приспособлен к тому или иному образу жизни, к тому или иному биотопу, который и клал на него неизгладимый отпечаток. Го-

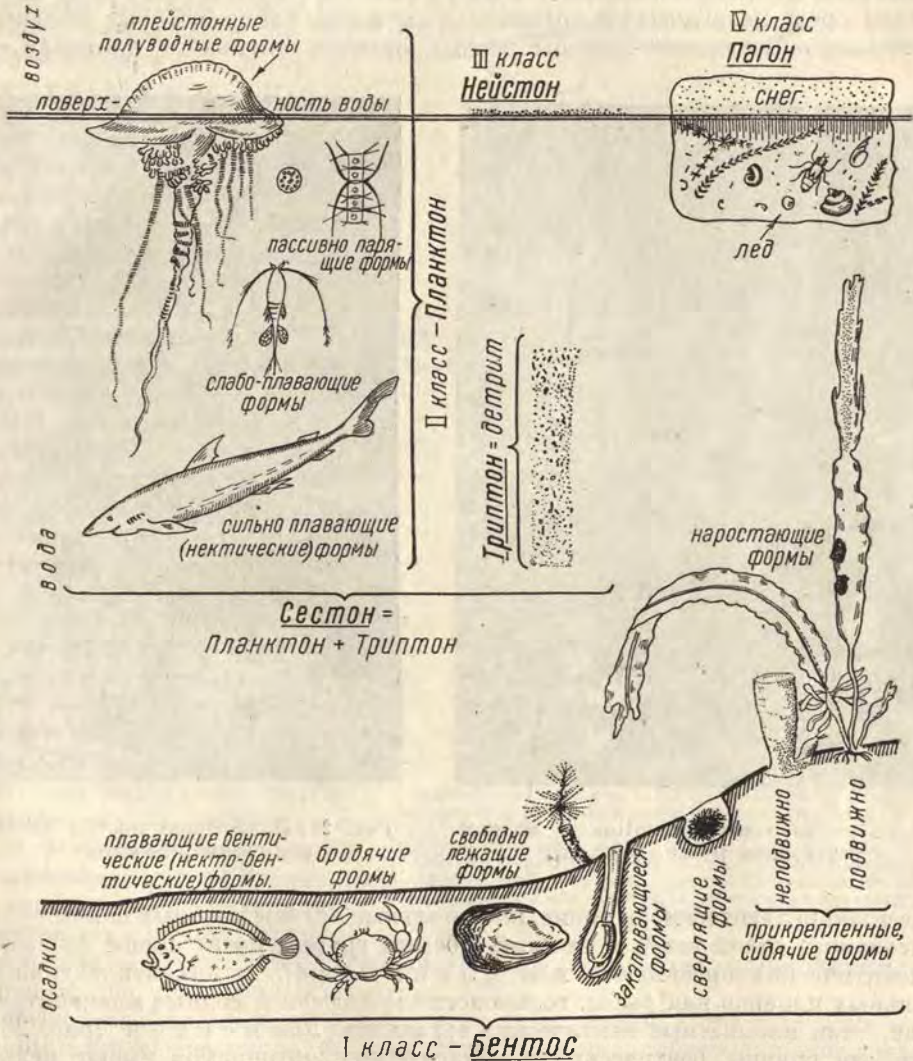


Рис. 26. Основные классы водных биоценозов.

лыми и простыми схемами мир никогда не был населен (Кюкен).

В каждом водном бассейне мы имеем дно бассейна, иначе б е н т а л ь, и толщу воды, иначе п е л а г и а л ь. Первое и большое деление организмов в смысле приспособления к биотопам проходит по этой линии; все

обитатели бентали называются бентическими или донными организмами, все обитатели пелагиали—пелагическими организмами¹.

Однако как в бентали, так и в пелагиали живут организмы, которые шли разными путями приспособления: так, в бентали среди бентических организмов мы имеем организмы: а) бродячие по дну, б) свободно лежащие на дне, в) прикрепленные подвижно или неподвижно, так называемые сидячие, г) закапывающиеся в грунт, д) сверлящие скалы и глины и наконец е) организмы бродячие, лежащие и закапывающиеся, но которые временами отрываются от дна и более или менее долго плавают в толще воды свободно, так называемые бентонектические и т. д. В пелагиали среди пелагических организмов мы имеем такие, которые плавают совершенно пассивно—лишены всяких органов активного плавания,—



Рис. 27. Развитие *Chromulina* в мелком затененном ручье (нейстон).



Рис. 23. Плавающие листья виктории-регии (плейстон).

пассивно пелагические, и такие, плавательные органы которых слабы сравнительно с силой ветра и течений (обе эти группы носят общее название планктических организмов или планктона), и наконец активных сильных пловцов как рыбы, головоногие моллюски и водные млекопитающие,—так называемые нектические организмы, или нектон (рис. 26). Все эти группы бентических и пелагических организмов имеют целые ряды общих сходных приспособлений для каждой группы, выражающихся часто и в наружной форме. Каждая из этих групп включает в себе ряды конвергентных организмов, т. е. организмов раз-

¹ По терминологии других авторов (Куна, 1887, Ломана, 1912) словом бенталь обозначается население биотопа—«бентос», а словом пелагиаль—население биотопа—«пелагос». Пелагиаль как население по взглядам этих авторов складывается из нектона и планктона.

ного происхождения, из разных систематических групп, но в силу одинаковых приспособлений, имеющих сходную форму или сходные органы; так, некитческие организмы—головоногие, ихтиозавры, рыбы и киты имеют общую конвергентную форму в виде торпеды, веретена или висячей капли жидкости; плавники имеют сходную форму у червей, ракообразных, рыб, китов и т. д. (рис. 29 и 30).

Как пелагиаль, так и бенталь, даже в небольших бассейнах, не говоря уже об озерах, морях и океанах, не представляют собой на всем своем протяжении в данном бассейне однородного и везде сходного биотопа. В основной массе бассейнов как бенталь, так и пелагиаль распадаются на ряд отдельных биотопов, распределенных по вертикальному и по горизонтальному направлениям. В бассейнах распределенные биотопы по вертикали носит название зон, объединяемых в более крупные группы—подобласти и наконец области зон. В каждой зоне может быть один или несколько биотопов. Так в приливо-отливной морской зоне почти всегда отличаются биотопы скал, песка и песчанистого ила; по мере углубления разнообразие биотопов обычно уменьшается, а вместе с тем уменьшается и разнообразие населения.

В 1928 г. гидробиологами СССР была принята нижеследующая схема (рис. 31) разграничения и обозначения морских зон бентали. Что касается обозначения зон в пресноводных бассейнах, то никакого соглашения относительно единства их наименования до сих пор не имеется, и, приводя название зон, приходится указывать, согласно терминологии какого автора это название зоны употребляется. Наиболее часто употребляемые обозначения приведены на следующей схеме (рис. 32).

Нам лично кажется, что из этого хаоса озерной терминологии во всяком случае следовало бы удерживать название сублиторальной зоны для зоны погруженных растений, тогда и в море и в пресной воде нижней границей сублиторали одинаково была бы нижняя граница подводной растительности; эта граница конечно крайне важна как предел синтеза органического вещества донными растениями.

Относительно бентали следует еще отметить, что хотя вертикальные разрезы морского и озерного дна и имеют сходные контуры, а именно падение дна идет сначала полого—это материковая ступень в море и под-

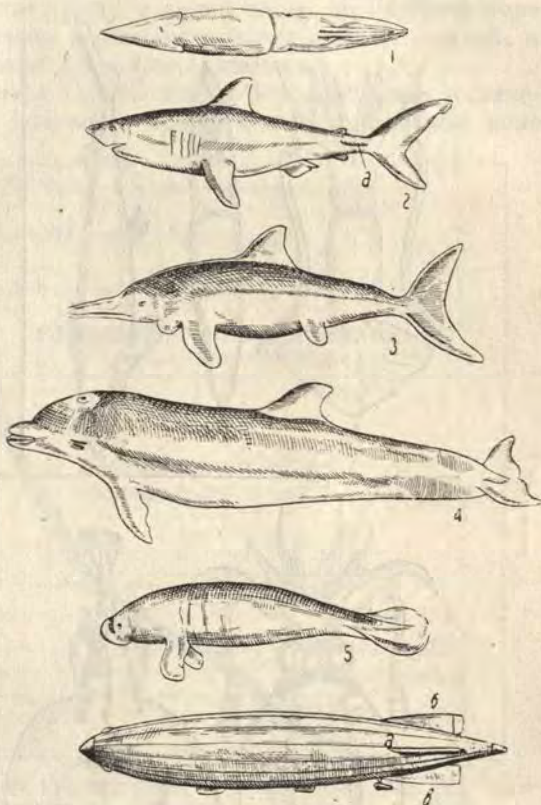


Рис. 29. Конвергентные торпедные (каплевидные) формы.

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

водная терраса в озерах, а затем наступает крутое падение—материковый склон в море и свал, или изрубье, в озерах, но по существу дела, не говоря о разнице в глубинах, контуры эти обязаны действию совершенно различных причин. Свал в озерах—это результат разрушительного действия волн на берег; продукты разрушения берега откладываются в виде подводной террасы. Материковое плато и материковый склон в море—это результат прежнего более низкого уровня воды морей и океанов, когда плато и склон не были еще залиты водой океана и пред-

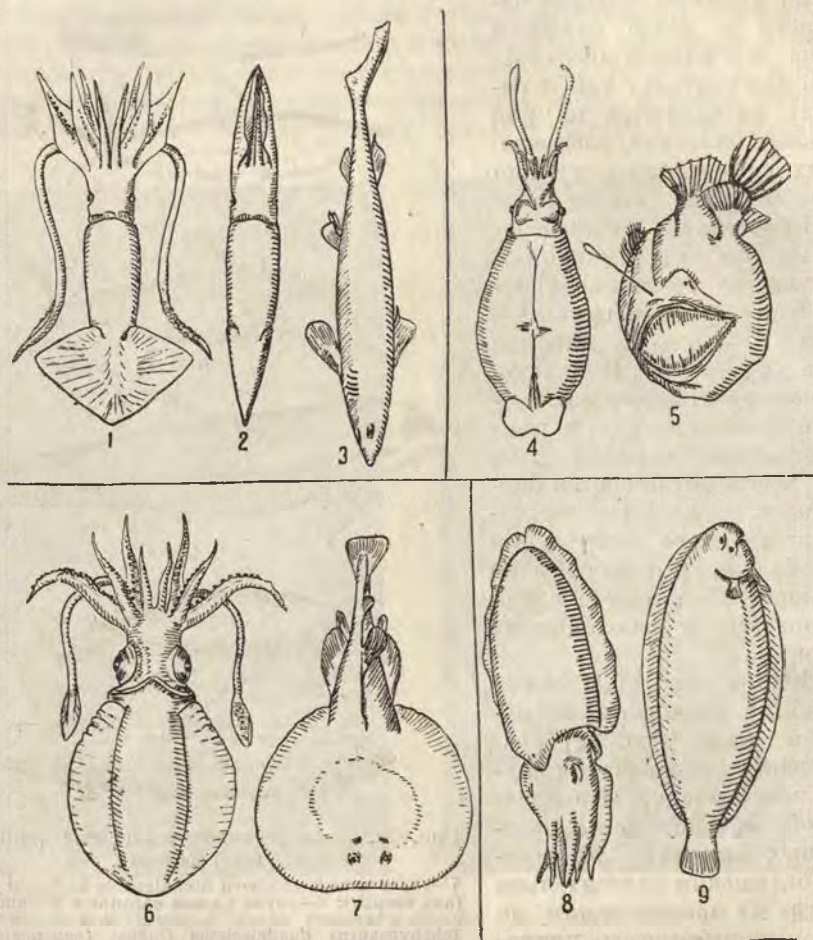


Рис. 30. Конвергентные формы тела у рыб и головоногих моллюсков.

1—3—торпедная форма у *Stenoteuthis bartrami* Lesueur (2—при быстром плавании) и акулы (3); 4—5—мешковидная форма у *Cranchia scabra* Leach (4) и *Melanocetus Johnstonei* (5); 6—7—скатовидная форма у *Sepioteuthis blainvilliana* и ската *Torpedo*; 8—9—*Sepia* и морской язык (*Solea*) с плавниками, оторачивающими тело.

ставляли собой сушу. Доказательством служат продолжения русел рек, как это выяснено для ряда французских рек, по дну современного океана; эти русла могли быть выработаны реками только тогда, когда река текла по суше, а уровень океана был ниже современного (рис. 33А).

Что касается пелагиали, свободной толщи воды, то в море по горизонтальному направлению различают два района: неритический и океанический. Неритический лежит над областью материкового плато, океанический охватывает всю остальную толщу; по вертикали имеются разные деления,—одни в связи с вертикальным распределе-

нием температуры, другие в зависимости от количества проникающего в глубину света; грубо граница между освещенной и неосвещенной областями проводится по изобате в 200 м. Подробнее об этом будет сказано в главах о температуре и свете.

В пресноводных озерах пелагиаль тоже делится по горизонтали на две области: прибрежную, —толща воды в береговой области приблизительно до начала свала,—и собственно пелагиальную, пелагическую или пелагиаль, —всю остальную толщу.

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

В озерах летом обычно скачком падают книзу температура и количество кислорода; прекращается движение воды. В профундальной зоне



Рис. 31. Схема вертикального разреза морского дна с обозначением зон. Для компактности схемы на ней совершенно не соблюдены пропорции глубин.

нет разнообразия грунтов, а господствует везде ил; нет растительности; обычно малое количество кислорода и низкая температура. Напротив, в литоральной зоне летом высокая температура, обилие кислорода, много растительности, токи воды и разнообразие грунтов. Поэтому поскольку зоны, расположенные более глубоко, отличаются от расположенных более высоко однообразием своих биотопов, характерными чертами их являются меньшее разнообразие населения, бедность количества видов; однако число особей каждого вида, например в профундальной зоне пресных вод, обычно бывает гораздо больше, чем в сублиторальной и литоральной; этому содействуют обилие иловой пищи и отсутствие, во всяком случае падение, межвидовой конкуренции. Так например в Плёнском озере в литоральной зоне приходится в среднем на 1 м² около 12 видов и 662 экземпляра каждого вида, а в профундальной зоне—6 видов и 1252 экземпляра каждого вида. В озере Плюс соответствующими числами будут: 10 видов и 195 экземпляров в литоральной зоне и 1 вид и 1029 экземпляров в профундальной.

По вертикали большую роль как в распределении физико-химических факторов, так и ряда организмов играет разделение водной толщи озер

на три зоны, находящиеся в связи с вертикальным распределением температуры и O_2 летом в озерах умеренного пояса. Сверху вниз температура падает сначала медленно, затем с глубины около 4 м идет быстрое падение температуры—не менее, а часто и более 1° на 1 м, это—слой скачка температуры, а затем снова идет дальнейшее медленное падение. Зона озера над скачком температуры носит название «э п и л и м н и о н», зона скачка температуры—«м е т а л и м н и о н», зона под скачком температуры—«г и п о л и м н и о н». Как видно из рис. 34, эпилимнион соответствует



Рис. 32. Схема вертикального разреза для пресноводных озер с обозначением зон. Как и на предыдущей схеме, пропорции глубин не соблюдены.

литоральной зоне, металимнион—сублиторали, а гипolimнион—профундали (по терминологии Тинеманна); для морей соответствующие деления толщи воды будут: эпигаласса, метаталасса и гипоталасса (Аткинс).

2. Биоценоз и танатоценоз

Выше было указано, что зоны распадаются на большее и меньшее количество биотопов, отличающихся друг от друга целым рядом факторов, причем для бентических биотопов, лежащих в пределах одной зоны, одним из решающих факторов является грунт: твердый или мягкий, скала,

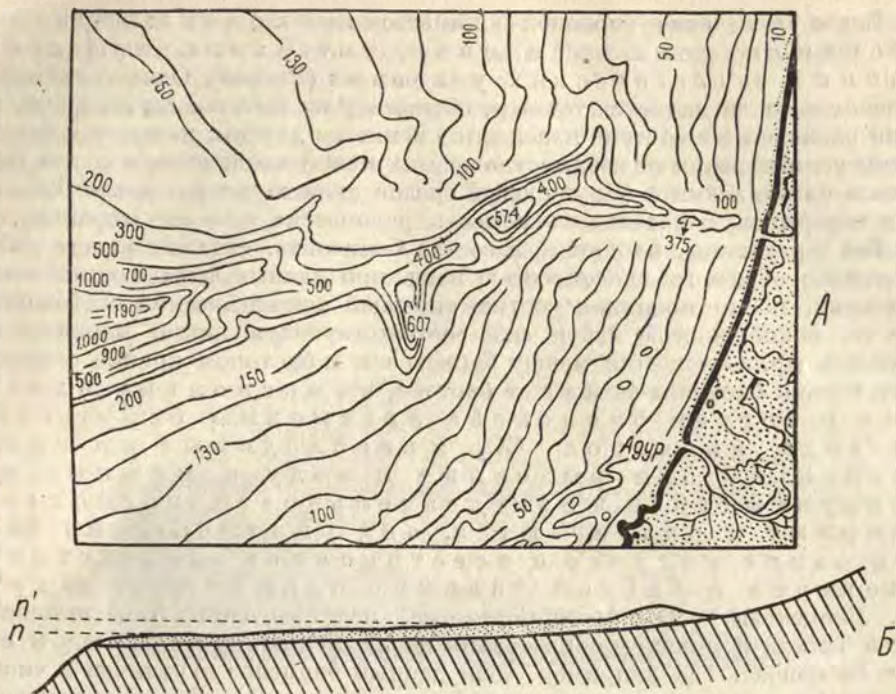


Рис. 33. А—погруженная в море долина западно-европейской континентальной платформы: большие глубины среди сравнительного мелководья представляют собой древнее ложе реки Агура и его притоков. Б—покрытие береговой платформы осадками и прекращение отступления береговых скал.

песок, ракуша, ил или грунты переходного характера. Население каждого биотопа состоит из ряда организмов разных жизненных форм, которые все вместе образуют биоценоз (bios—жизнь, koipos—общий). Иначе можно сказать, что биоценоз есть термин для обозначения тех сообществ или комбинаций животных и растений, на которые распадается все население данного бассейна. Термин этот аналогичен термину «ассоциация» и «сообщество» растений у ботаников. Д. Н. Кашкаров в своей работе «Среда и сообщество» (1933 г.) определяет биоценоз как комплекс организмов, занимающий определенный участок жизненной арены (место обитания, биотоп) и находящийся в соответствии с внешними условиями существования или с факторами места обитания и друг с другом.

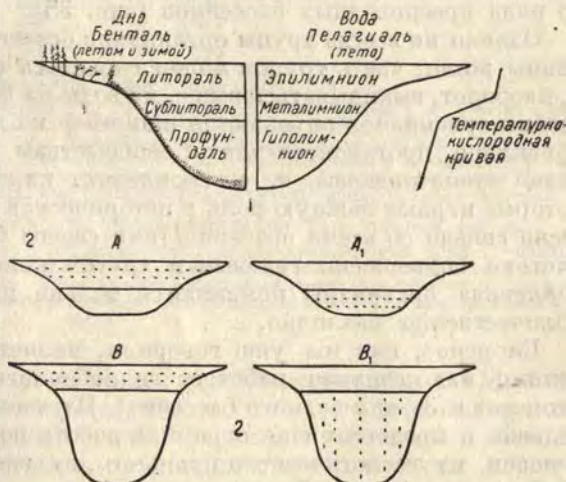


Рис. 34. 1—соотношения областей бентали и пелагиали (летом) и летней кривой температуры и кислорода; 2—трофогенные слои одинаковы в озерах А и В, но толщи трофолютных нижних слоев А₁ и В₁, где разлагается отмерший планктон, совершенно различны.

Более отвлеченно биоценоз понимается как подвижно-равновесная система населения, устанавливающаяся в данных экологических условиях (Резвой). Однако это определение едва ли является точным, поскольку из него все же вытекает, что одно равновесие в системе населения сменяется другим; между тем фактически все изменения во взаимоотношениях между входящими в состав биоценоза организмами и окружающей средой происходят все время без всяких перерывов, и установить моменты равновесия едва ли возможно.

Все организмы, входящие в состав биоценоза, связаны между собой не только общей им способностью жить при данных физико-химических условиях, но и наличием соответствующей биологической обстановки, как-то—возможностью найти себе соответствующую пищу, укрыться от врагов и пр. Отношения между биоценозом и биотопом крайне сложны, и не только биоценоз зависит от биотопа, но, поскольку входящие в состав биоценоза организмы берут себе из воды кислород, CO_2 и необходимые им соли, поскольку они выделяют в воду ненужные им продукты своей жизнедеятельности, поскольку умирают и разлагаются, они оказывают на биотоп самое могучее и всестороннее воздействие. Биоценоз и биотоп взаимно влияют друг на друга. Биоценозы, особенно прибрежные, несут в самих себе источник своей гибели и причину образования на их месте другого биотопа и нового биоценоза. Так например, если данный биоценоз ограничен в числе других факторов определенным поясом глубины, то трупы населяющих его организмов, раковины и отмершие части растений, постепенно накапливаясь, все более и более уменьшают глубину того места, где живет данный биоценоз, и в конце концов доводят его до глубин, исключающих возможность существования данного биоценоза и с железной необходимостью обуславливающих развитие и процветание другого; таким путем происходят например зарастание и наконец полное исчезновение целого ряда пресноводных бассейнов (рис. 35).

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

Биоценоз, как мы уже говорили, является одной из трех основных единиц, над которыми работает гидробиология (1—водный организм, 2—биоценоз и 3—тип водного бассейна). Изучение биоценозов началось очень недавно и предстоит еще огромная работа по исследованию генезиса биоценозов, их геологического прошлого, их экологии, географического распределения, по разработке системы биоценозов и пр. В качестве примера на рис. 36 приводится схема биоценозов Черного моря.

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

мы I биоценоза, изображенные на рис. 36 выше уровня воды) и сублиторали. Батинальная и абиссальная зоны в Черном море заражены H_2S и имеют только бактериальное население.

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

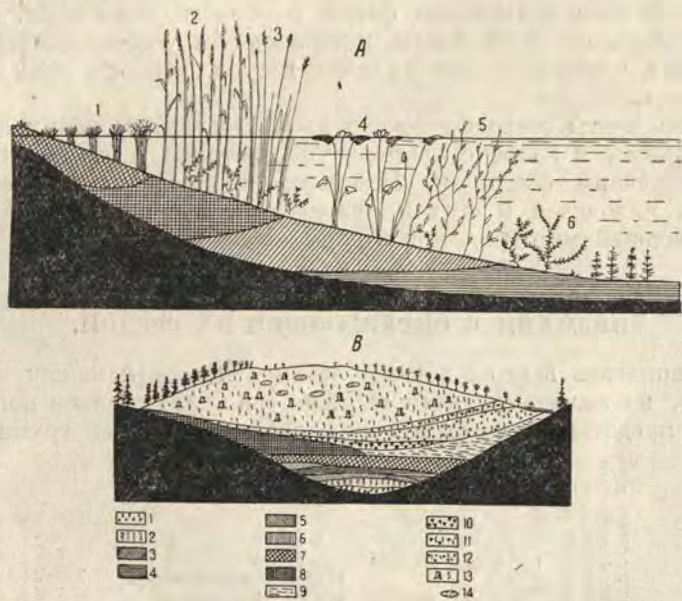


Рис. 35. А. Схема зарастания озера.

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

В. Схема строения выпуклого болота, образовавшегося зарастанием озера.

1—пресноводный мергель; 2—сапропелит; 3—сапропелевый торф; 4—тростниковый торф; 5—камышевый торф; 6—хвощевый торф; 7—осоковый торф; 8—осоко-ивовый торф; 9—лесной торф; 10—гипновый торф; 11—шейхцериевый торф; 12—пушицево-сфагновый торф; 13—сфагновый торф с шишками сосны; 14—отложение лужид на сфагновом ковре. Черная заливка—дно первоначального озера.

Выше мы уже говорили (стр. 47) о тех основных жизненных формах, которые образуют сообщества бентоса и планктона; специфическим является недавно открытый третий класс сообществ «нейстон», состоящий из организмов, непосредственно населяющих поверхностную пленку воды; здесь живут хризомонады, как *Chromulina*, жгутиковые, как *Euglena sanguinea* и др. (рис. 27). Возбуждает споры, можно ли признавать недавно открытый четвертый класс водных сообществ—население толщи льда, так называемый «пагон»; действительно оказывается, что в наших широтах более полустора вида организмов—простейших, колониаторок, червей, моллюсков, ракообразных и личинок насекомых—проводят все зимнее время в анабиотическом состоянии в толще льда, покрытого снегом, пребывая там, как в своеобразном термостате, при постоянной

температуре немного ниже 0°. По растаянии льда весной эти пагические организмы возвращаются к своему обычному образу жизни в области бентали или пелагиали.

Поскольку мы нашими планктическими сетками ловим в воде не только живые организмы, но и весь органический и неорганический детрит (триптон), существует термин «сестон», объединяющий вместе планктон и триптон, т. е. все живое и мертвое, что попадает в планктические сетки. На рис. 26 наглядно изображены все четыре класса сообществ—бентос, планктон, нейстон и пагон и образующие их основные жизненные формы.

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

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

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

Чтобы показать всю сложность взаимоотношений между водой и ее населением, на нижеследующей таблице (рис. 37) сделана попытка схематически представить связь между водой и основными группами ее на-

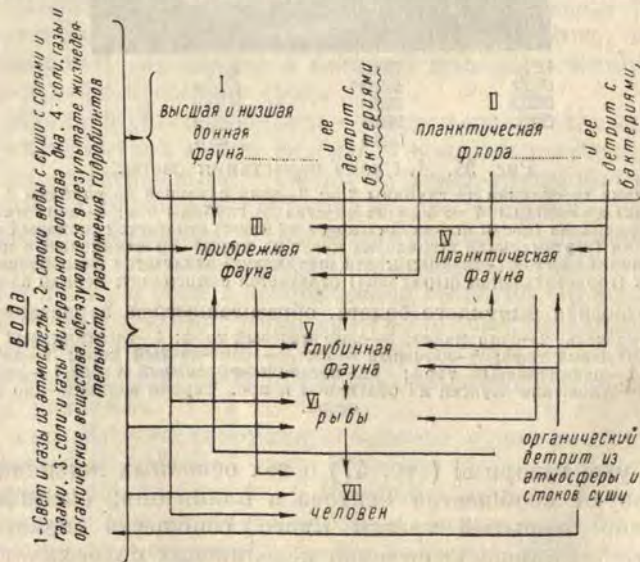


Рис. 37. Схема взаимоотношений гидросферы и организмов.

селения, главным образом по пищевой линии, от растений до рыб; в схему введен и человек, поскольку он использует для себя водные продукты, рыбу и пр. Слева таблицы, в вертикальных строчках, описана вода со всеми источниками ее солей, газов и других растворенных веществ. Справа внизу выделен органический детрит, поскольку он поступает в воду из атмосферы и стоков суши. Все организмы разбиты



Рис. 36. Биоценозы Черного моря

Из Б. С. Э. т. VI, фронт. рис. Е. С. Зерновой, выполненный по указанию проф. С. А. Зернова

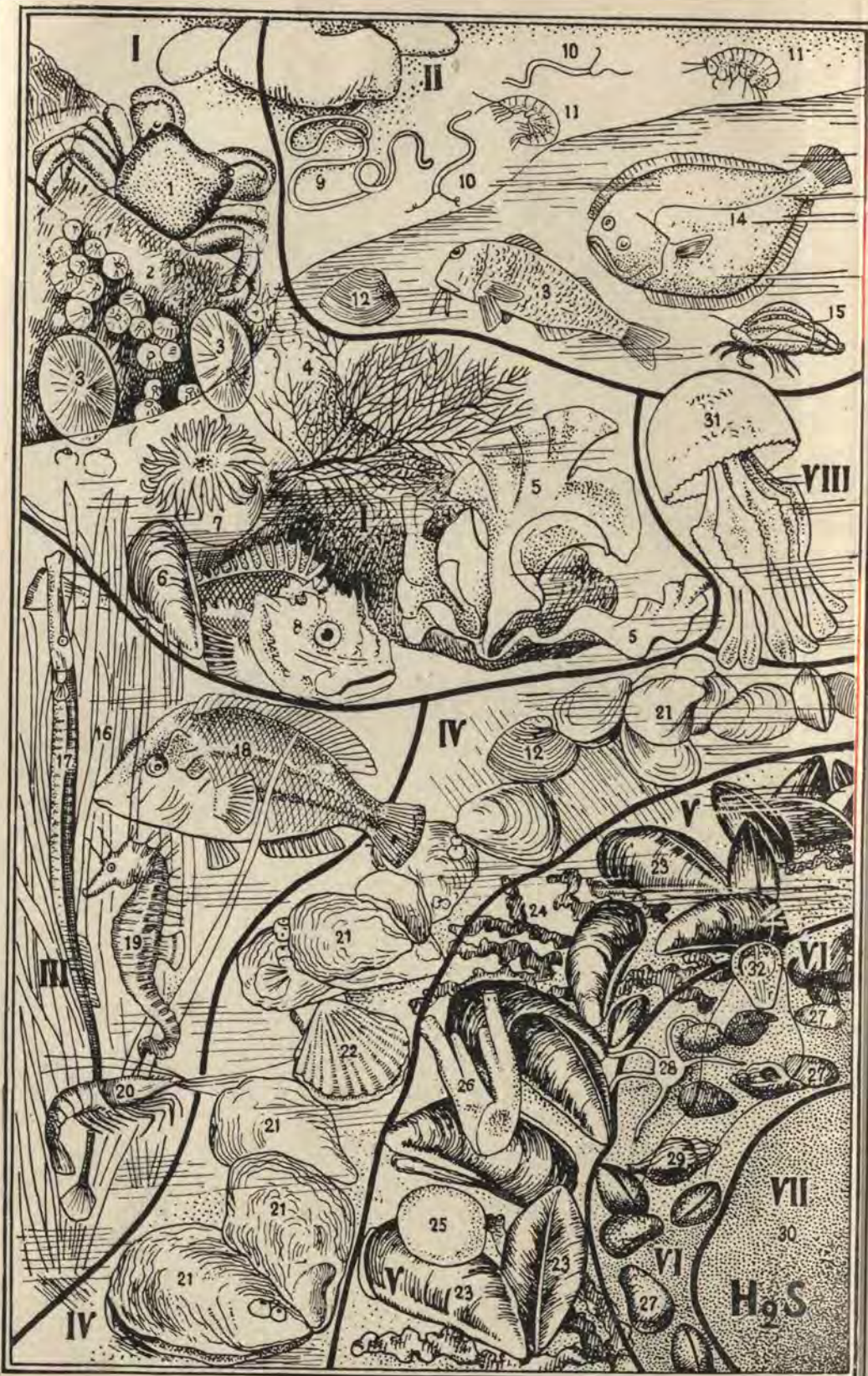


Рис. 36. Схема распределения биоценозов Черного моря.

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

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

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

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

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

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

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

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



на семь групп: I—высшая и низшая донная растительность и ее детрит; II—планктическая растительность и ее детрит (детрит I и II группы выделен потому, что он играет большую роль, прямую или косвенную, в питании целого ряда водных организмов); III—прибрежная фауна; IV—планктическая фауна; V—глубинная фауна, живущая вне преде-

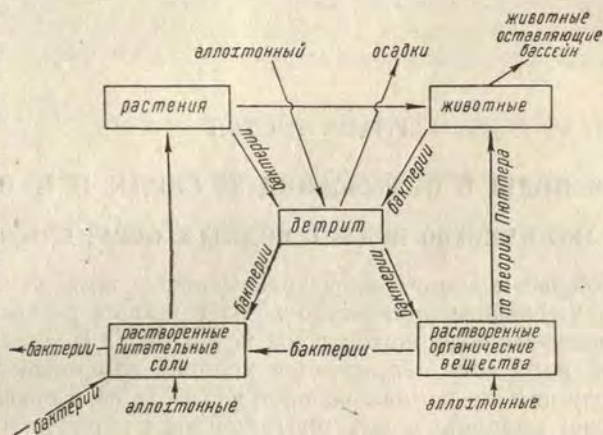


Рис. 38. Схема Штрёма.

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

Другая схема, где основной упор сделан на роль детрита, приводится выше; это схема Штрёма 1928 г. (рис. 38).⁴

ГЛАВА ТРЕТЬЯ

КОЛИЧЕСТВО ВОДЫ В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ И В ОРГАНИЗМАХ

I. КОЛИЧЕСТВО ВОДЫ В ВОДНЫХ ОРГАНИЗМАХ

В среднем более половины веса тела каждого живого существа приходится на воду; среднее количество воды в живых растениях не менее 75%; в теле человека содержится воды почти 63%. Поскольку достаточное количество воды есть неперенное условие для осуществления всех химических функций протоплазмы, количество воды в органах и тканях пропорционально наличию в них протоплазмы и энергии обмена их веществ; мало воды в жировой ткани, бедной протоплазмой, и в костной, несущей преимущественно физические функции. В жидкой ткани, как кровь, и в плотной, как сердечные мышцы, имеется одинаковое количество воды—79%; в мозговой ткани—77,9% и даже в костной—50%. При такой роли воды понятно, что организм не может терять безнаказанно заключающуюся в нем воду; и действительно наземные млекопитающие могут оставаться живыми, потеряв весь свой жир и до 50% белков, но умирают, лишившись всего 10% заключающейся в них воды. В общем зародыши животных богаче водою, чем взрослые, а низшие животные богаче водою, чем высшие, но особенно богаты водою гидробионты—водные животные и растения. Вода конечно столь же необходима для них, как и для наземных, а ее добывание не может представлять особых затруднений; поэтому количество воды в водорослях доходит до 98%, а в водных животных, главным образом планктических, как сальпы, ктенофоры, особенно *Gestus veneris* и у моллюска *Carma-gina*—до 99%.

Нижеследующая таблица показывает количество воды в организме разных водных животных.

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

Можно думать, что именно большое количество воды и придает многим планктическим организмам их необычайную прозрачность. Исключительно мало количество воды у ряда листовенных мхов, например у *Sphagnum cuspidatum* всего 15,35%.

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

II. КОЛИЧЕСТВО ВОДЫ В СРЕДЕ, ОКРУЖАЮЩЕЙ ГИДРОБИОНТОВ

1. Размеры бассейнов

Гидробионты населяют водные бассейны всех размеров—от лужи и черепка с водой до мирового океана. В черепке может быть воды лишь несколько кубических сантиметров и меньше, объем мирового океана определяется в 1 370 млн. км³, но водную жизнь мы находим одинаково и здесь и там, и объем бассейна как таковой не может служить препятствием для существования той или иной водной жизни.

Общее количество воды, находящейся в атмосфере, в океане и на суше, количество воды, испаряющейся и вновь падающей в океан и на сушу, количество воды, приносимой реками в океан, и вообще вся циркуляция воды в природе изображены на рис. 39. Многим океан представляется в виде громадной глубокой ямы. Однако, если мы изобразим вертикальный разрез хотя бы Атлантического океана, от Португалии до Северной Америки, в одинаковых масштабах по длине и глубинам, то увидим (рис. 40), что океан приходится сравнивать скорее с громадным блюдцем, чем с глубокой ямой.

С другой стороны, два бассейна, как например Атлантический океан и Средиземное море, или Атлантический океан и Норвежское море, непрерывно переходящие друг в друга, фактически отделены один от другого: первое подводным хребтом Гибралтарского пролива, второе хребтом Уайвилля Томсона. Как видно из рис. 41, температурные и солевые условия по двум сторонам каждого из этих двух хребтов совершенно различны. Текущая река нам кажется совершенно однородной, но фактически дело часто обстоит совершенно иначе. На рис. 42 изображена неоднородность (по электропроводности) р. Волги после впадения в нее р. Оки. Электропроводность этих двух рек совершенно различна, и воды Оки, вступивши в Волгу, еще очень долго сохраняют свою самостоятельность.

В бассейне, объемом хотя бы в 1 дм³, не может существовать ни один организм такого же объема, но в нем могут оказаться и процветать сотни миллионов более мелких особей. При цветении небольших пресновод-

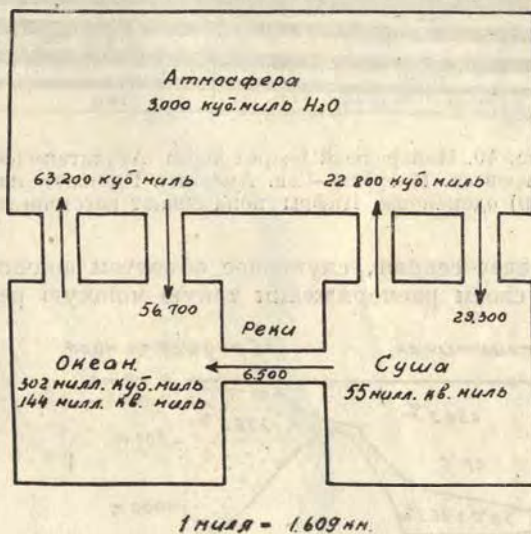


Рис. 39. Циркуляция воды в природе. По Лотка.

ных бассейнов количество организмов, обуславливающих цветение, доходит до 10 млн. клеток в 1 см³. И цифрами того же порядка, 5—10 млн. штук, определяется, с другой стороны, все так называемое «куринское

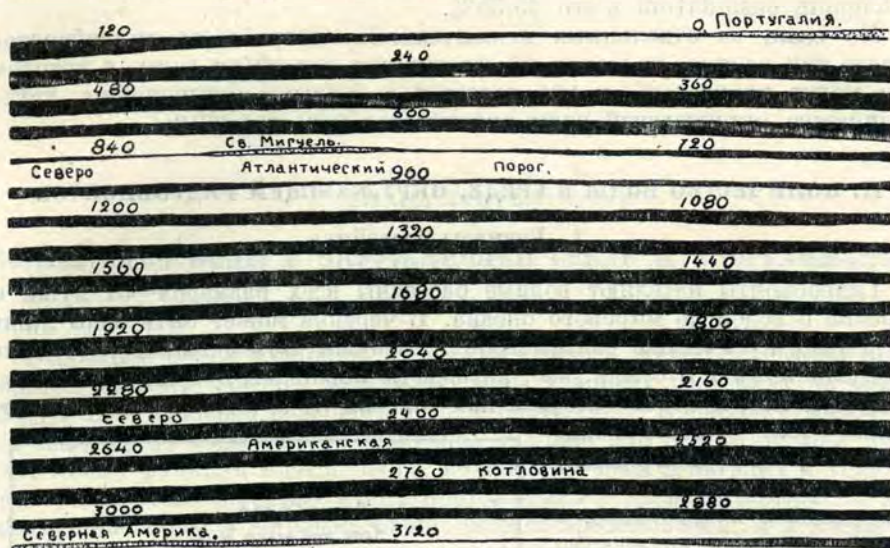


Рис. 40. Поперечный разрез через Атлантический океан по линии: Португалия—остров св. Мигуэля—Сев. Америка. Горизонтальный масштаб и вертикальный (глубин) одинаковы. Цифры показывают расстояние от Португалии до Сев. Америки.

стадо» северюг, служащее объектом значительного промысла и имеющее в своем распоряжении такую мощную реку, как Кура и значительную

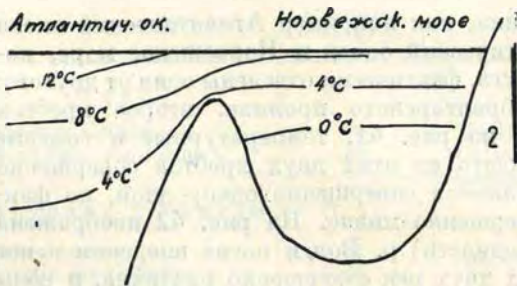
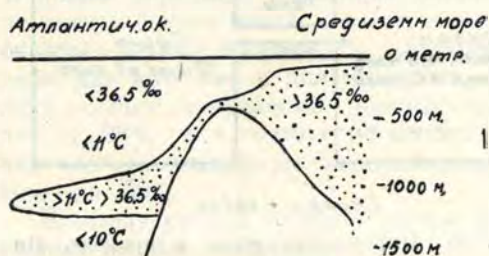


Рис. 41. 1—хребт Гибралтарского пролива; 2—хребт Уайвилля Томсона.

пример существующие на растениях так называемые эпифитные водоемы. Именно некоторые южно-американские ананасовые растения

Конечно нам трудно представить себе, что является простором и большим бассейном для мелкого организма, объемом хотя бы в 10 μ³. Однако из правильного математического отношения $\frac{10 \mu^3}{1 \text{ см}^3} = \frac{1 \text{ дм}^3}{1000000 \text{ м}^3}$ мы должны заключить, что мелкому организму в 1 см³ воды так же просторно, как небольшой рыбе (1 дм³) в громадном и на наш взгляд бассейне в 1 млн. м³, где она будет совсем незаметной.

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

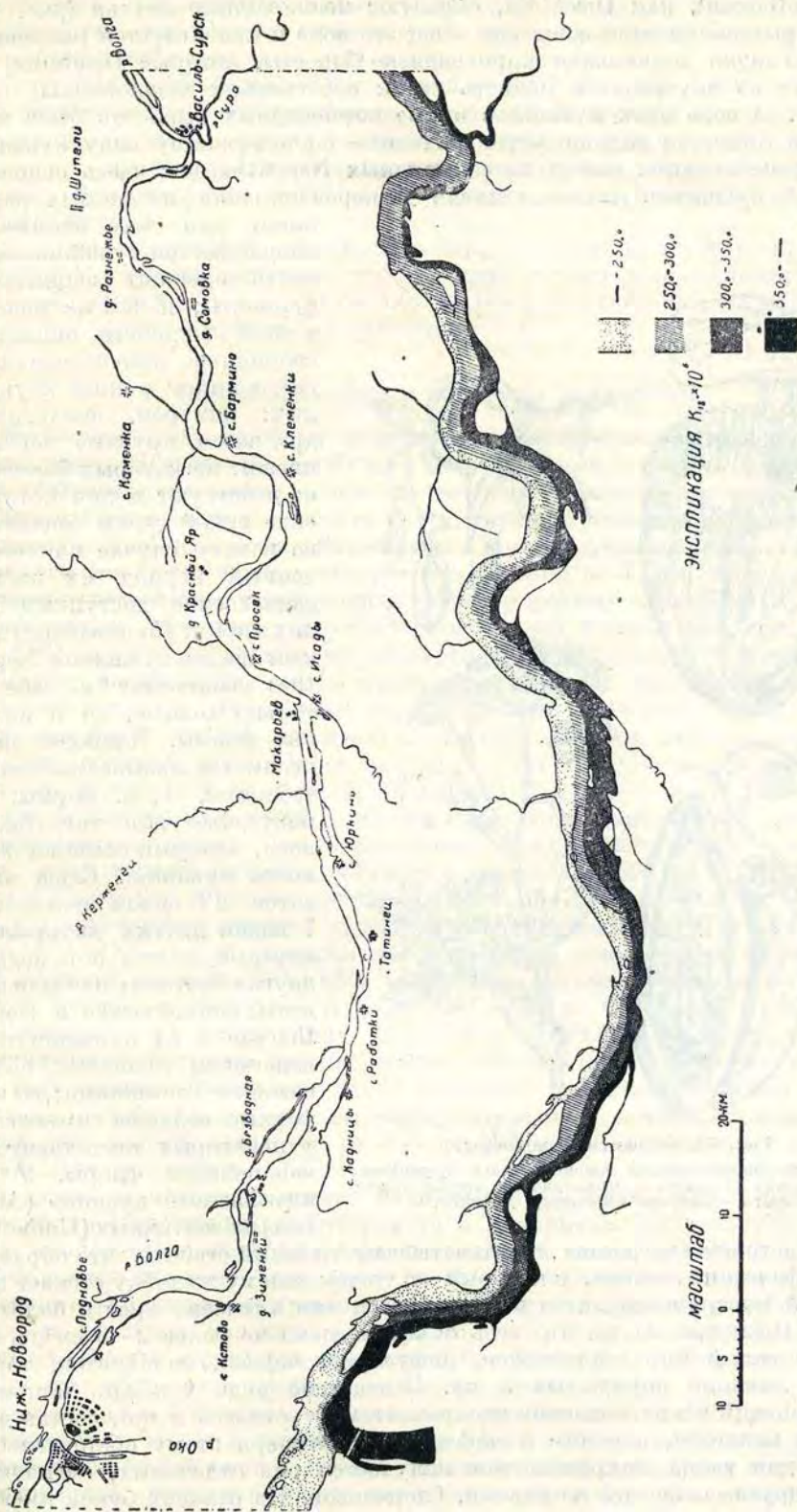


Рис. 42. Неоднородность воды р. Волги (после введения в нее р. Оки) по результатам исследования в 1926 г.

(Bromeliaceae), как *Dischidia*, образуют мешковидные листья (рис. 43), в которых скопляется дождевая вода; эта вода и используется растением, что наглядно доказывают корневидные выросты, которые *Dischidia* выпускает во внутреннюю полость своих собственных мешковидных кувшинов. В воде этих кувшинов кроме корневидных выростов была найдена и типичная водная фауна. Сходные по наружному виду кувшины или урны имеются еще у насекомоядных *Nepenthaceae*; здесь основной задачей кувшинов является ловля и переваривание насекомых расте-



Рис. 43. Эпифитные водоемы.

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

нием, для чего заключающаяся внутри кувшинов жидкость содержит специальные ферменты; и тем не менее и в этой жидкости оказались специально приспособившиеся личинки водных двукрылых: комаров, психодид и др., затем круглые черви и клещи, на которых ферменты не действуют и для которых вода такой урны является, во всяком случае на определенный период их жизни, единственно доступным для них миром. По новейшим данным фауна кувшинов *Nepenthes* включает в себе не только водные, но и наземные формы. Наиболее интересны так называемые непентебионты, т. е. формы, характерные для того биоценоза, который заселяет жидкость кувшина. Сюда относятся 19 видов комаров и 7 видов других двукрылых, которые до сих пор нигде в других биотопах не были найдены. *Bromeliaceae* и *Nepenthaceae* с их кувшинчатыми водоемами являются тропическими растениями; но эпифитные водоемы имеются и у некоторых представителей европейской флоры. У так называемого дудника (*Angelica*) из зонтичных (*Umbelliferae*) листовые влагалища так охватывают главный стебель, что образуют специфический водоем, в который по специальному желобку стекает вода со всей поверхности листа и сохраняется там в течение трех и более недель. Несмотря на то, что весь объем водоема не более 2—3 см³, в нем живет целый мир корненожек, инфузорий, червей, коловраток, тардиград, личинок двукрылых и пр. Вследствие ряда условий, например загрязнений таких водоемов экскрементами уховерток и пр., состав воды в них меняется, а с ним и население; благодаря этому обстоятельству даже для таких микроводоемов получается ряд отдельных, сменяющих друг друга сообществ населения, биоценозов. На стволах буков имеются

углубления, заполненные водой, в которых между прочими водными организмами процветает специальный вид хирономусов, нигде более не встречающихся, и даже остракода.

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

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

2. Объем бассейна и величина организмов

Несомненно, что каждому водному организму уже для одного добывания пищи и дыхания необходим определенный простор, определяемый объемом воды; отсюда понятно, что, говоря вообще, более крупные организмы встречаются только в более крупных бассейнах; так, гигантские киты, как полосатик (*Balaenoptera boops*), достигающий длины до 35 м, или водоросль *Macrocystis pyrifera*, длиной до 300 м, живут только в океане; гигантская пресноводная рыба *Arapaima*, длиной до 3 м, населяет только Амазонку и другие большие реки Южной Америки; такие же требования к окружающему пространству предъявляют и наши сомы и белуги; исключением могут показаться крупные лососевые, которые проходят вверх по рекам очень высоко, но как раз в этот период своего существования они не питаются, а потому и могут довольствоваться меньшим объемом воды. Далее оказалось, что не только крупные виды организмов живут лишь в более обширных бассейнах, но и один и тот же вид в бассейнах большего объема имеет гораздо больший рост, чем в небольших водоемах. Такие наблюдения были сделаны над коловратками, веслоногими рачками, *Cladocera*, моллюсками *Unio* и *Anodonta*, сигами *Coregonus* и рядом других организмов. Снеток (*Osmerus eperlanus* var. *spirinchus*) живет в озерах и бывает длиной от 60 до 100 мм, реже 150—180 мм; он является постоянной, не покидающей озера формой морской корюшки (*Osmerus eperlanus*), которая живет в Атлантическом океане, в Немецком и Балтийском морях и входит в реки для икротетания; она имеет длину 150—260 и до 300 мм. Караси, тучами заселяющие небольшие пруды, всегда остаются мелкими даже на 4—5-м году жизни. Рыбоводам давно известно, что для получения более крупных экземпляров карпа на гектар пруда надо сажать определенное количество особей: сеголеток от 500 до 800 штук, а годовалых от 250 до 400. Эти отношения в объеме карпа и ряда других форм можно с большой долей вероятности объяснить наличием в бассейне лишь определенного количества пищи, недостаточного для нормального развития большого количества особей. Обилием подходящей пищи, имеющейся лишь в небольших водоемах, быть может можно объяснить и то явление, что некоторые *Daphnidae* как исключение из общего правила в небольших водоемах достигают большего размера, чем в крупных бассейнах; однако другие *Crustacea* ведут себя иначе; так, *Diaptomus laciniatus*, и при обилии и при недостатке пищи безразлично, всегда бывает больше ростом в более крупных бассейнах, причем длина его меняется от 1 050 до 1 800 μ .

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

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

Для выяснения причин всех этих явлений необходимы конечно соответствующие опыты; одна из первых работ в этом направлении была сделана Семпером. Еще в 1880 г. он установил, что если мы будем воспитывать икринки озерного прудовика (*Limnaea stagnalis*) в сосудах разного объема при прочих равных условиях, то, несмотря на одинаковый возраст, выросшие прудовики окажутся разного размера и притом тем большего, чем больше был объем сосуда, в котором росли прудовики; именно в сосудах объемом в 100, 250, 600, 1000 и 2000 см³ соответствующая длина прудовиков через 65 дней их жизни оказалась 6, 9, 12, 15 и 18 мм; в сосудах объемом более 400 см³ темп прироста идет медленнее, чем в сосудах меньшего объема; увеличение сосуда сверх 4000—5000 см³, где достигался максимальный рост, уже не давало дальнейшего эффекта, и размеры животного более не увеличивались. Подобные же опыты были сделаны над осликами (*Asellus*), карпами (*Cyprinus*) и головастиками лягушки. И везде оказалось, что увеличение объема бассейна сопровождается увеличением размера животного.

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

3. Временные бассейны и высыхание водных организмов

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

В этих областях земная кора является вероятно более пластичной; под тяжестью накапливающихся осадков она прогибается к центру, долгое время предоставляя гидробионтам одни и те же условия жизни. Такую геологическую «временность» всех бассейнов земного шара мы здесь разбирать не будем и под термином «временные» будем подразумевать только бассейны, существующие в общем менее года.

Неглубокие бассейны, не получающие постоянного притока воды, при наличии испарения могут совершенно высыхать, без всякого отношения к тому, будет ли их поверхность измеряться квадратными сантиметрами или километрами. К числу последних относятся например так называемые «такиры» Туранской низменности; они описываются как необозримые пространства воды шириной в 10—15 км, но крайне мелкие, не глубже 30—40 см; как и наши небольшие весенние лужи, они существуют в лучшем случае несколько месяцев. Все такого рода временные, преходящие или непостоянные бассейны при всей кратковременности своего существования заключают в себе все же настоящих гидробионтов, некоторая часть которых даже специально приспособлена к тому, чтобы не погибать и во время высыхания бассейна.

По данным для Средней Европы типично временные бассейны существуют в лучшем случае $1\frac{1}{2}$ —2 месяца. При более долгом периоде существования они теряют свой специфический облик и уже мало чем отличаются от постоянных водоемов.

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

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

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

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

При высыхании бассейна очень многие организмы закапываются в ил

и так или иначе выдерживают период засухи. Сухой ил из области разлива Дуная дает при размачивании целый ряд животных: *Apus*, *Cladocera*, *Ostracoda*, *Tardigrada*, разных *Turbellaria*, *Nematodes* и *Oligochaeta*; много форм дает при размачивании и сухой ил, привезенный в Европу из Азии, Африки и Австралии. Закапываются в ил не только мелкие организмы, но и более крупные—моллюски и рыбы. Из моллюсков выдерживают засуху всего легче *Prosobranchia*, имеющие крышечку для запираания своей раковины (*Ampullaria*, *Melania*, *Bythinia* и др.);



Рис. 44. Организмы, способные к высыханию, и население мха.

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

в пресных водах Восточной Африки на 112 видов *Prosobranchia* насчитывается только 46 *Pulmonata* без крышечки; однако и сами *Pulmonata* тоже или закапываются в грунт или, как *Limnala palustris* закрывают устье раковины слизистой, затвердевающей пленкой, или приклеиваются слизью к субстрату (*L. truncatula* и др.); обладающие пленкой остаются живыми в сухом илу на воле до 300 дней, в лаборатории—до 110 и более; 4 экземпляра *L. palustris* остались живыми после месячного пребывания в эксикаторе с хлористым кальцием. В степных бассейнах Африки живут двустворчатые моллюски *Spatha*, на раковинках которых ясно отмечаются перерывы роста в период закапывания в ил. Также спасаются и личинки стрекозы *Gomphus* и некоторых фриганид. В области разлива Дуная после спада воды верхние слои ила настолько затвердевают, что по ним прокладываются дороги и ездят на телегах, а в глубине в мокром илу живут выюны. Особенно много закапывающихся в ил рыб

встречается под тропиками; на Цейлоне туземцы уже через несколько дней после наступления дождливого времени года занимаются рыболовством в таких болотах и водоемах, которые до дождей были совершенно сухими; к закапывающимся рыбам относятся представители сем. *Symbbranchidae*, некоторые *Siluridae*, например *Callichtys*, из карповых—*Dyscognathus*, из двоякодышащих—африканский *Protopterus* и южноамериканский *Lepidosiren*. Последние проводят летнюю засуху в особых капсулах (*hibernaculum*), которые они устраивают в высыхающих бассейнах из слизи и донного ила; в этих капсулах они лежат, свернувшись кольцом; капсулы настолько плотны, что в них можно даже без воды пересылать живыми двоякодышащих рыб из-под тропиков в Европу.

Специальные цисты для выдерживания засухи характерны для некоторых *Copepoda*, малощетинковых червей, турбеллярий и пресноводных немертин, затем корненожек, солнечников и инфузорий. У простейших образование цисты сопровождается выделением воды из самого организма. В цистах простейшие выдерживают сухость месяцами и даже годами. Другие организмы сами не способны выдерживать засыхание, но зато их яйца, как например стойкие яйца ряда ракообразных (*ephiprium* дафний) и коловраток или специальные образования, как геммулы губок и статобласты мшанок, способны выдерживать часто не только высыхание, но и замораживание (рис. 44, 45, 46).

Некоторые специфические водоемы, как например питанные водой мхи или песок на крышах, скалах, коре деревьев, существуют так недолго, что населяющие их водные организмы иногда не могли бы даже вырасти, если бы не обладали удивительной способностью высыхать сами насухо вплоть до пленки, а затем снова набухать и оживать, продолжая свой собственный рост и размножаясь. Быстрое появление коловраток *Philodina* в сухом дотоле песке в дождевых жолобах на крыше наблюдал впервые Левенгук еще в 1701 г.; однако высыхание самой особи—настоящее явление анабиоза (греч. *anabiosis*—воскресение), т. е. оживления, в данном случае после высушивания,—оспаривалось еще и в 1886 г. известным исследователем пресных вод Цахарнасом. В настоящее время мы считаем совершенно установленным, что специальные виды коловраток (роды *Callidina* и *Philodina*), некоторых других червей и тардиград (*Tardigrada*) действительно способны высыхать сами и снова оживать от прибавления воды. Может даже ожить, как бывает у нематод, лишь один конец животного; этот конец будет производить в воде движения, в то время как другой остается на вид безжизненной сморщенной пленкой, плотно приставшей к предметному стеклу. Чем дольше остается животное сухим, тем больше требуется времени для его оживления в воде и тем меньший процент животных оживает; *Macrobiotus*, сохшие 9 месяцев, оживали через 25 минут; сохшие 15 месяцев—через 35 минут, а сохшие 22 месяца—через 60 ми-

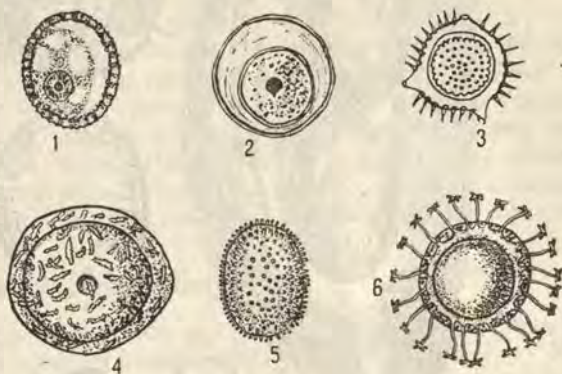


Рис. 45. Цисты и стойкие яйца.

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

нут. Высохшие коловратки остаются живыми и в атмосфере водорода, но оживают только в воде с кислородом растворенного в ней воздуха. Несколько экземпляров *Philodina* выдержали трехмесячное пребывание в бескислородной среде, в разреженном пространстве, содержащем лишь следы азота и водорода, в запаянных пробирках над металлическим натрием, уничтожавшим всякие следы влаги. За последнее время однако оказалось, что сильное высушивание выдерживают не только вышеука-

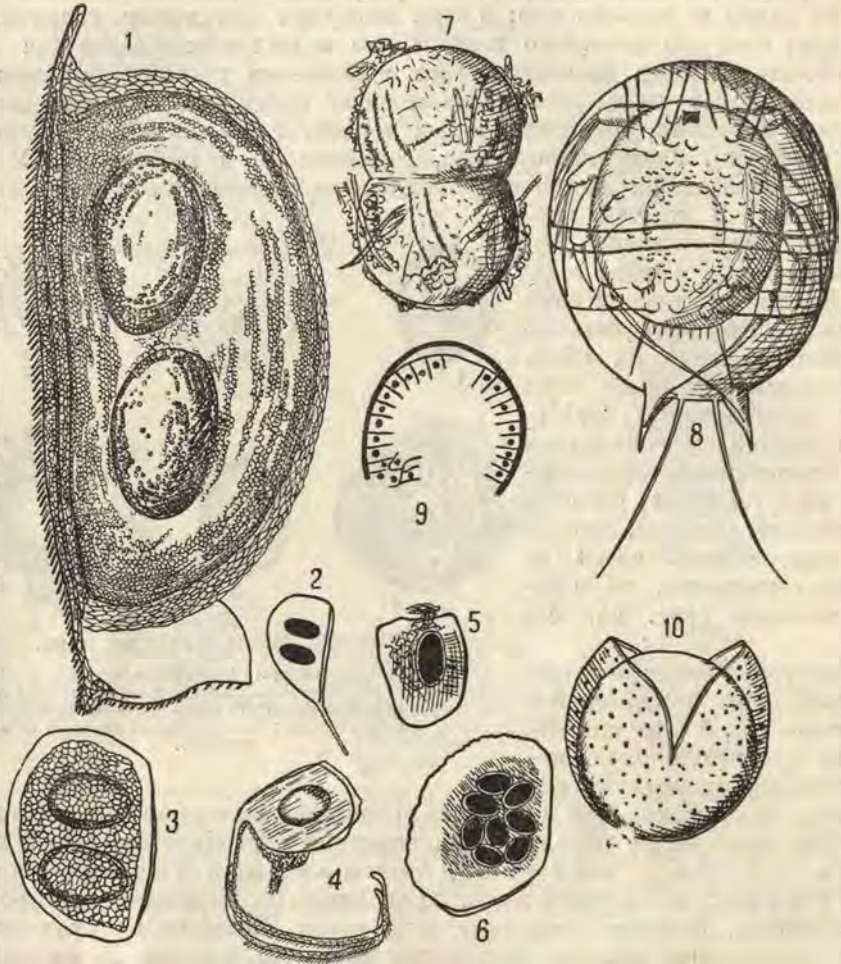


Рис. 46. Эфиippiумы.

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

занные водные организмы, но даже и отдельные органы наземных млекопитающих.

На основании всех этих данных можно утверждать, что целый ряд водных беспозвоночных животных может терять почти всю заключающуюся в них воду (100%), совершенно высыхать и тем не менее при смачивании снова оживать. Тем же свойством обладают и семена многих растений. За последнее время открыт целый ряд данных, которые показывают, что способность терять определенное количество воды без вреда для своего существования есть общее свойство всех клеток всех живот-

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

Ткани и отдельные органы высших организмов оказались в состоянии выдержать гораздо большую потерю воды. Так, Веншер подсушивал куски человеческой кожи в течение до 22 дней, затем размачивал ее, и при пересадке (трансплантации) она прирастала. Кравков подсушивал изолированные пальцы человека и уши кроликов в эксикаторах над серной кислотой в течение до 5 месяцев; они совершенно мумифицировались и тем не менее после размягчения в рингеровском растворе отсылались на действия сосудорасширяющих реактивов, хотя и слабее, чем нормальные органы. При гистологическом исследовании оказалось, что хорошо сохранили свое строение эпителий, сальные железы, волосяные луковицы и кровеносные сосуды; хрящ, соединительная ткань и ветки слухового нерва—хуже. Потеря воды доходила до 91,25%. При потере всей воды оживание не происходило. Отдельные части сердца лягушки и человеческого зародыша при подсушивании с потерей до 81% воды жили до 63 дней и бились после размачивания. В опытах с другими тканями потеря воды доходила до 95,9%. Различные ткани выдерживают различную потерю воды. Наибольшую потерю воды выдерживает мозг, который в одном из опытов Нагорного с подсушиванием целой лягушки даже увеличил количество воды за счет других органов на 5,78%.

4. Влажный воздух

Целый ряд организмов как животных, так и растений процветает хотя и на суше, но только при наличии очень влажного воздуха. Все эти организмы можно объединить под названием г и г р о ф и л ь н ы х, или влаголюбивых (рис 47). Многие из гигрофильных организмов несомненно произошли от чисто водных предков. Так, в сырых тропических лесах, на Амазонке, Конго, Цейлоне, Малайских островах и т. п. встречаются наземные планарии, немертины и пиявки. Малайские острова даже называются раем наземных планарий. Все эти организмы боятся солнца, обычно прячутся днем и вылезают только ночью. Высокая температура поддерживает постоянное испарение воды, и воздух является насыщенным влагой. Пиявки, как например *Haemadipsa*, забираются даже на листья кустарников и оттуда падают на проходящих мимо млекопитающих животных и людей. Влажным областям вообще свойственна и масса моллюсков. В лесах Бразилии на шерсти ленивцев *Bradypus* и др. живет зеленая водоросль *Trichophilus* и синезеленая *Cyanoderma*. Сырым тропическим лесам свойственно и специфическое семейство наземных папоротников *Hymenophyllaceae*; их листья построены только из одного слоя клеток, подобно тому как строятся листовые пластинки многих водорослей; *Hymenophyllaceae* не выносят даже временного ослабления влажности; в нашей обычной атмосфере они быстро вянут и погибают, чем сильно отличаются от мхов, с которыми сходны биологически.

Супралиitoralная область морей и пресных вод, лежащая на берегу выше уровня воды, с влажным воздухом от близости моря и в бури заливаемая водой или орошаемая только брызгами волн, является специально излюбленным биотопом для целого ряда форм. Такие чисто водные по происхождению роды, как *Balanus*, *Chthamalus*, *Littorina* и др., живут на скалах и поднимаются до трех и более метров над уровнем

моря. Под выброшенными на берег моря водорослями прячутся скачущие амфиподы *Orchestia*, немуртины и планарии. Под тропиками в этой зоне встречается масса крабов и раков-отшельников; некоторые роды, как краб *Grapsus* и ряд других, перешли прямо к наземному образу жизни. Крабы из сем. *Potamonidae* стали вредителями сахарных плантаций. Особенно распространены наземные амфиподы и десятиногие раки

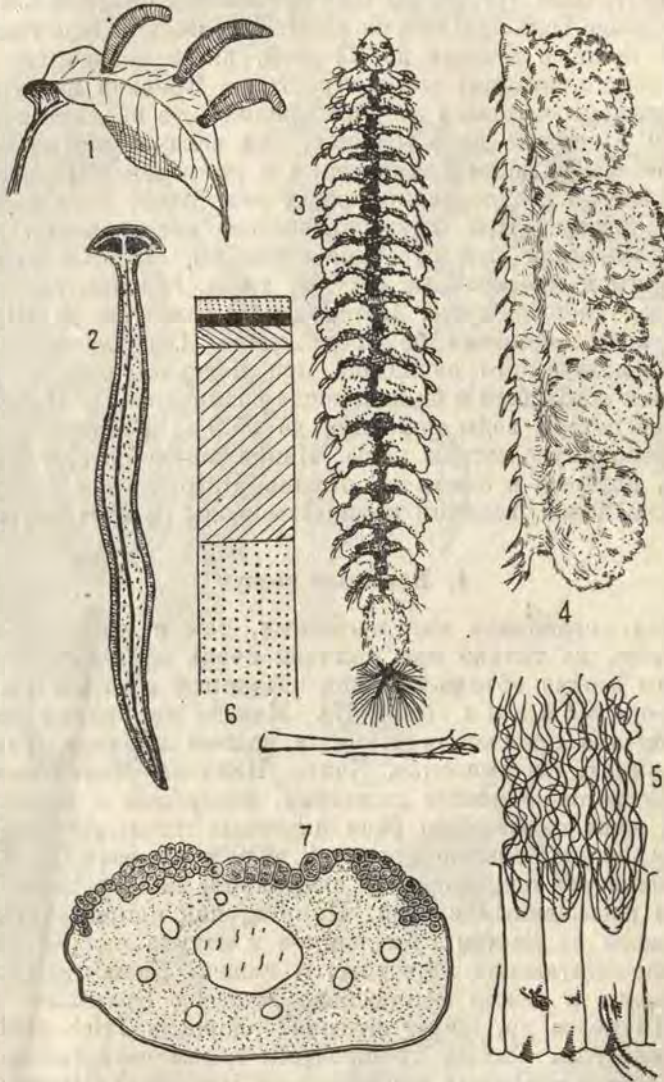


Рис. 47. Роль сырости.

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

на тропических океанических островах с постоянным морским сырым климатом. Краб *Ocypoda* и рак-отшельник *Coenobita* являются там обычными наземными животными, которые очищают мусор около жилищ. На островах Индийского и Тихого океанов широко распространен рак «пальмовый вор» (*Birgus latro*), который уходит далеко от берегов, залезает на пальмы и питается кокосовыми орехами. Его приспособления

к воздушному дыханию будут описаны ниже, в главе о газах воды. Некоторые виды отшельников поднимаются до 600 м над уровнем моря и прячут свои abdomены в пустые раковины наземных моллюсков. Сухопутные амфиподы забираются даже до 1255 м над уровнем моря (*Orchestia bottae* на Кипре).

С областью сырости у нас связаны личинки мушек *Psychodidae*. Одни из них живут в текучих и стоячих водах, другие—в навозе среди гниющих листьев, но в постоянной сырости. Дышат они все воздухом. Живущие вне воды, чтобы не высохнуть, покрывают себя известковыми инкрустациями или грязью или снабжены особым хитином с необычайной массой шипиков и выростов (рис. 47.). Даже такие специфически водные организмы, как рыбы, пользуясь или сырым воздухом или специальными приспособлениями, могут более или менее долгое время оставаться без воды. Угри в сырую, темную, дождливую погоду перебираются по мокрой земле из одного водного бассейна в другой; *Periophthalmus* ползают по корням мангровых деревьев и по илу на воздухе в период отлива, пользуясь запасами воды, которую они могут удерживать под жаберной крышкой. В пещерах находили вне воды ракообразных *Niphargus* и *Copepoda*, живущих обыкновенно в тех же пещерах в воде; это необычайное нахождение объясняется понижением уровня пещерных вод и возможностью для *Niphargus* и *Copepoda* остаться живыми благодаря господствующей в пещерах высокой влажности.

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

5. Псаммон

Целый ряд обычных гидробионтов способен жить и процветать не в самой воде, а в прибрежном речном песке, в песчаных косах выше уровня воды. Этому своеобразному классу биоценозов дано название п с а м м о н (от греч. psammos—песок; термин псаммон созвучен термину эдафон—мелкое население почвы). Чем ближе к реке, тем псаммон развивается сильнее; но в достаточно развитом виде он был найден на расстоянии даже 24 м от реки, при глубине грунтовых вод—24 см и при влажности только 5,5% (по отношению к весу сырого песка).

Типичный разрез песка, населенного псаммоном, дан на рис. 47(6): здесь мы имеем, идя сверху вглубь, следующие слои: 1—слой неокрашенного песка в 0,3—0,5 см; 2—зеленый горизонт 0,1—0,5 см; 3—бурый горизонт—0,3—1,5 см, 4—пепельный горизонт—0,5—15 см и 5—влажный, неокрашенный песок, идущий далеко в глубину. Основная масса псаммона сосредоточивается в зеленом слое; в поверхностном, неокрашенном слое его гораздо меньше, еще меньше в буром горизонте и наконец в пепельном слое были найдены только бактерии и пустые панцыри диатомей.

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

Состав псаммона в разных пунктах прибрежного песка конечно различен в зависимости от условий освещения, влажности и других факторов. При утолщении поверхностного слоя вследствие наноса песка ветром старый псаммон отмирает, а под новой поверхностью образуется

новый псаммон с теми же слоями различно окрашенного песка, так как эта окраска зависит от псаммона, от процессов его жизни и питания. Как всюду, так и здесь не только организмы зависят от среды, но и среда от организмов. Зеленый цвет песка обусловлен развитием водорослей, особенно *Cyanophyceae* (*Phormidium* и *Oscillatoria tenuis*). Водоросли развиваются в этом слое прекрасно, несмотря на то что он покрыт верхним слоем неокрашенного песка; они погибают только при утолщении его до 3—5 см. Окраска бурого горизонта зависит от наличия железа, поступающего из грунтовых вод и здесь окисляющегося, и от иловых частиц, получающихся в результате гниения организмов зеленого слоя в аэробных условиях. Окраска пепельного (иногда черного) горизонта обуславливается наличием сернистого железа, которое образуется всегда там, где «при наличии большого количества органического вещества идут процессы разложения и восстановления с образованием сероводорода» при наличии очень малого количества кислорода.

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

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

Близко к условиям псаммона стоит удивительная находка, сделанная А. Л. Бродским в Кара-Кумах; с известной точки зрения эта находка может быть охарактеризована как «глубинный псаммон». Вот как описывает А. Л. Бродский свою находку¹.

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

¹ Нижеследующее описание любезно сделано А. Л. Бродским по моей просьбе.

ного моря: *Lagena turkomanica* A. Brodsky (рис. 48), *L. subterranea* A. Brodsky, *Nodosaria turkomanica* A. Brodsky, *Biloculina elongata* subsp. *turkomanica* A. Brodsky, *B. turkomanica* A. Brodsky, *Triloculina turkomanica* A. Brodsky, *Spiroloculina turkomanica* A. Brodsky (рис. 48), *Discorbina* sp., *Globigerina turkomanica* A. Brodsky, *Textularia* sp.

Все найденные формы несут на себе явный отпечаток специфических условий их обитания. Весьма малы размеры их раковин в сравнении с тем, что наблюдается у морских форм. Раковинки сильно сплюснены, контуры их округлы, стенки их очень тонки и прозрачны и состоят из псевдохитина без следов известки или с очень малой примесью известки. Специфическими условиями обитания грунтовых многокамерников нужно считать следующие: сравнительно высокую (постоянную) температуру воды (17—20°), микроскопичность размеров «свободной воды» (до 10—15 диаметров многокамерника), непрерывно освежаемой; значительная опресненность населенных ими вод (5—11‰); анаэробность, бедность пищи. Все многокамерники извлечены исключительно из колодцев с глубины 17—20 м; они совершенно отсутствуют в наземных водоемах—эфемерных («куймах») и постоянных («кокаках»). Следующие соображения указывают на правильность предположения, что все многокамерники обитают в грунтовых водах, а не в открытых колодцах, куда их могли бы заносить птицы. Занос птицами совершенно исключен, ибо ни в одном из открытых водоемов земного шара форм, подобных открытым многокамерникам, нет. Сами колодцы имеют очень короткое существование, измеряющееся самое большее (в исключительных случаях) одним-двумя столетиями; в большинстве же случаев—10—20 лет; они обваливаются, засыпаются и вновь роятся в некотором отдалении. Как правило ежегодно колодцы вычерпываются до дна. Таким образом многокамерники пустыни Кара-Кум населяют бассейн грунтовой воды с площадью свыше 5 000 км², имеющий глубину до 20 м. Бассейн этот оторвался от большого четвертичного бассейна и погребен под песками».

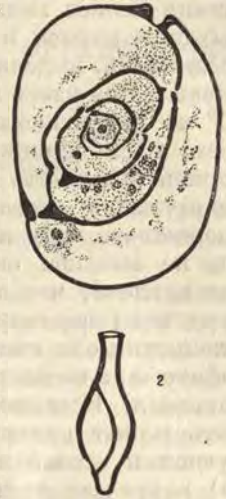


Рис. 48. 1—*Spiroloculina turkomanica*; 2—*Lagena*.

III. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ СУХОСТЬ

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

Из подобного рода признаков можно указать следующие: сильный волосной покров на нижней стороне листа, например у багульника (*Ledum*), ив и др.; восковой налет у подбела, андромеды (*Andromeda*) и клюквы (*Vaccinium*); кожистые листья тех же форм, так называемые

эрикоидные листья, узкие и длинные у вересков (*Erica*, *Calluna*) или загнутые по краям у *Andromeda*; нижняя сторона эрикоидных листьев более или менее превращена в желобок, прикрытый волосками, что затрудняет транспирацию помещающихся в этом желобке устьиц. Ассимилирующие органы имеют вид вертикально стоящих листьев или безлистных ассимилирующих стеблей, как у пушицы (*Eriophorum*), разных видов осок (*Carex*) и хвощей (*Equisetum*). Всего у болотных растений насчитывается до 14 подобного рода ксерофитных признаков.

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

ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ

ВОДА И ДНО БАСЕЙНА КАК ОПОРА ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ, ПЛАВАЮЩИХ И ДОННЫХ

І. ЗЕМНОЕ ПРИТЯЖЕНИЕ

1. Положение водных организмов в пространстве

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

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

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

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

2. Геотропизм и статические органы

Органами, регулирующими положение водных организмов в пространстве, являются так называемые органы силы тяжести, иначе статические, как например статоцисты и статокрипты у ктенофор, синапт, мол-

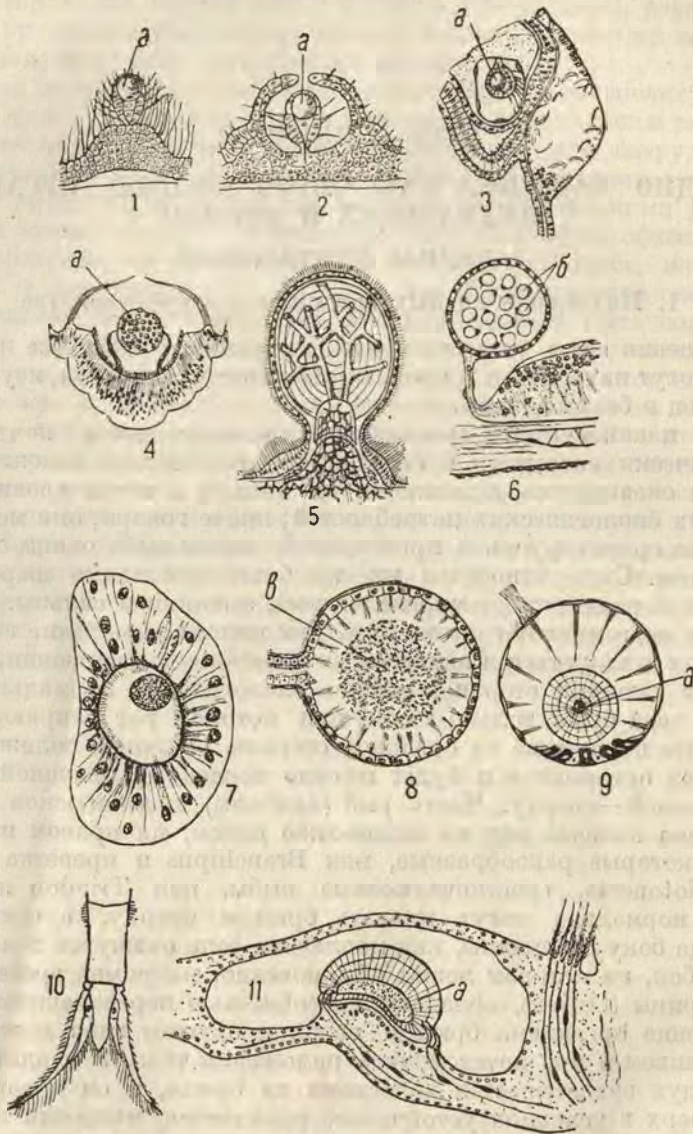


Рис. 49. Статические органы.

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

люсков, ракообразных и др., и статоакустические, обычно называемые органами слуха, у рыб. Эти статические органы состоят в схеме из: 1) раздражающего тела, в большинстве случаев одного или нескольких извест-

ковых телец, статолитов, положение которых в пространстве меняется при изменении положения тела животного, и 2) нервных клеток, воспринимающих движение этих статолитов (рис. 49). Статолиты либо помещаются внутри свешивающегося щупальца, язычка (Klöppeorgan), либо же лежат свободно в открытом углублении (статокрипты) или внутри замкнутого пузырька (статоциста). Вместо известковых телец роль статолитов у некоторых животных играют еще и инородные тела, как песок, затем хитинные шаровидные образования и даже пузырьки воздуха.

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

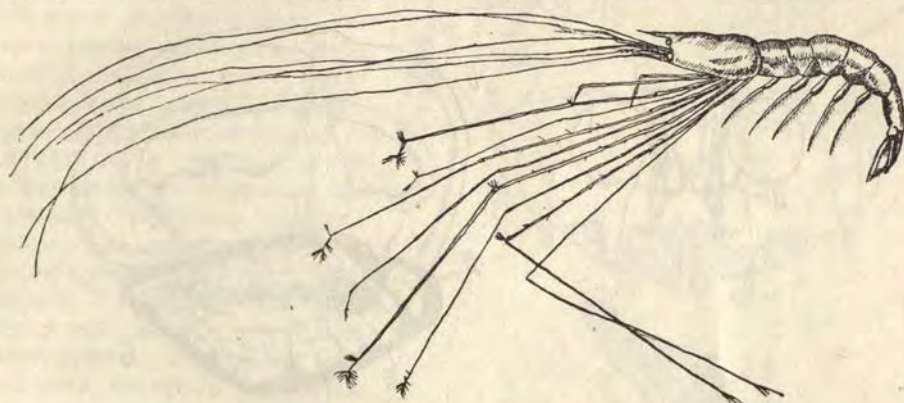


Рис. 50. Глубинная креветка *Nematocarcinus*.

этих креветок имеются еще необычайно вытянутые чувствительные ножки (рис. 50).

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

Говоря вообще, статические органы развиты всего более у таких беспозвоночных, которые окружены одинаковой средой со всех сторон, где осязание не может дать никаких указаний на то, где находится верх и где низ; в таких условиях существуют, с одной стороны, организмы планктические, а с другой—закапывающиеся в ил и песок. Действительно статические балансирные органы хорошо развиты у плавающих медуз и ктенофор; из ракообразных—у Mysidacea, всех Decapoda и некоторых Sorpoda, из оболочников—у *Doliolum*, аппендикулярий и личинок асцидий; из закапывающихся в ил и песок—у червей Arenicolidae и Ariciidae; из иглокожих—у синапт и Elasipodaе. Статоцистами снабжены все моллюски (кроме хитонов и некоторых других). Однако нахождение у них статоцистов приходится объяснять не столько образом жизни, сколько

вероятно наличием тяжелой раковины, которая при движении моллюсков, особенно брюхоногих, оказывается в весьма неустойчивом положении и требует повидимому постоянной работы статического органа. У насекомых настоящие статические органы имеются только у водяных клопов и живущих в воде личинок. Эти статические органы крайне своеобразны. У ли-

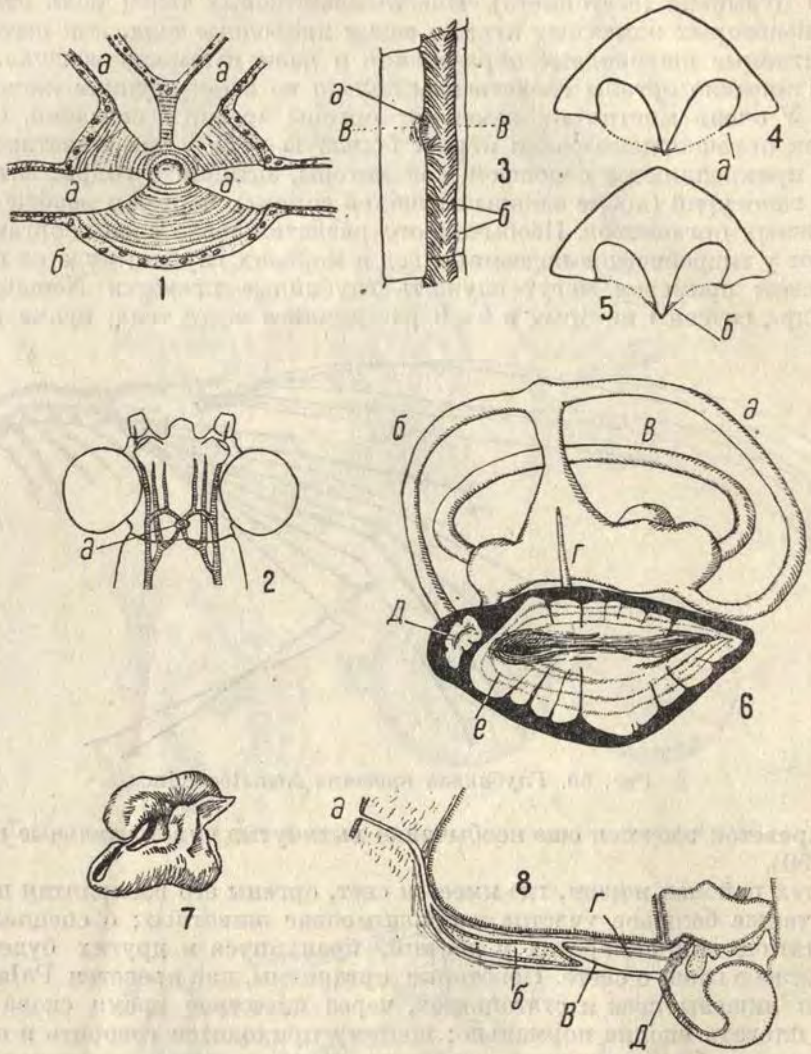


Рис. 51. Статические и слуховые органы.

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

чинок водяных клопов (*Ranatra*) и водяных скорпионов (*Nepa*) статические органы помещаются по краям брюшка в дыхательной щели, в которую открываются и стигмы. Дыхательные щели покрыты волосками, и в образованном таким образом ходе может продвигаться пузырек воздуха, захваченного при дыхании с поверхности воды; этот пузырек воздуха и является в данном случае раздражающим телом вместо обычных известковых

статолитов у других животных. В дыхательной щели на 3—6 сегментах брюшка имеются парные чувствительные ямки, прикрывающие эти ямки волоски при наличии в ямках пузырька воздуха выпячиваются, при отсутствии—втягиваются (рис. 51). Так как воздух при всяком положении личинки стремится вверх, двигаясь по каналу, то животное, если его даже лишить зрения, всегда чувствует, куда ему надо двигаться, чтобы достичь необходимой для дыхания поверхности воды. У личинок однодневок статический орган расположен между глазами в виде так называемого пальменовского органа; статолит представлен здесь хитиновым слоистым округлым телом, в которое входят 4 трахеи (рис. 51,1).

Доказать, что статические органы служат для определенной ориентировки животного в пространстве, сравнительно легко, стоит только разрушить орган, и почти всегда вслед за этим наступает то или иное нарушение обычного положения организма в пространстве (рис. 52). Опытами было в конце концов установлено, что все статические приспособления являются либо балансирующими органами, либо направляющими, либо регулирующими, поддерживающими определенный тонус мускулатуры и таким путем влияющими на движение организма. Наиболее интересные в этом отношении опыты были произведены над креветкой *Palaemon*. Эта креветка сама вкладывает в свои статокрипты в качестве статолитов песчинки и другие посторонние тела; если после линьки дать этой креветке только железные опилки, она вложит в свои статокрипты эти опилки; получается совершенно нормально держащаяся креветка, но только с железными статолитами. Если к такой креветке справа или слева мы приблизим горизонтально магнит, не до- трагиваясь до нее, то такая креветка будет держаться косо, поднимая кверху соответственно свой правый или левый бок; при этом можно убедиться, что наклон вертикальной оси тела идет по равнодействующей между вертикальной силой притяжения земли и горизонтальной силой притяжения магнита (рис. 52).

Движение и положение животного под влиянием статических органов является почти всегда безусловно принудительным, носящим характер тропизма, в данном случае геотропизма, т. е. принудительного положения животного под влиянием силы земного притяжения. Геотропизм называется положительным, когда весь орган или его часть направляется к центру земли, и отрицательным—при обратном явлении, стремлении от центра. Однодневки под влиянием пальменовского органа всегда и обязательно располагаются на нижней стороне камней, особенно если камень

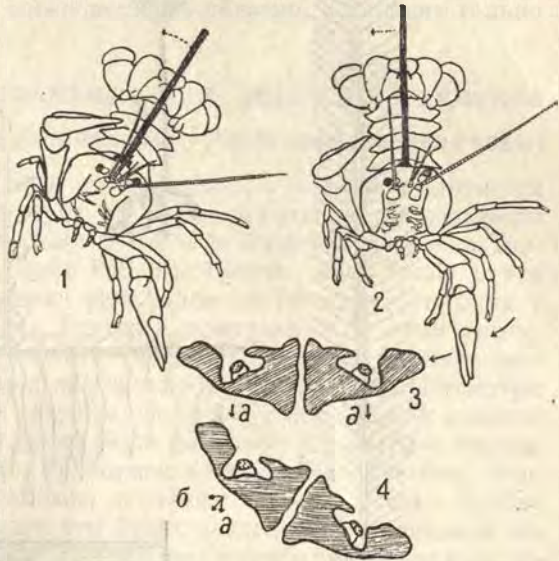


Рис. 52. 1—рефлекторное движение нормальной речной рака при нагибе его вертикальной оси; 2—то же движение производит рак, лишенный правого статоциста и при нормальном положении вертикальной оси его тела; 3—4—разрезы через базальные членики передних антенн и через статоцисты креветки *Palaemon*, у которой статолиты заменены железными опилками (3—положение без магнита, 4—при приближении магнита слева; *a*—сила тяжести, *b*—сила притяжения магнита).

свободно подвешен в воде; оперированные же особи располагаются по всей его поверхности безразлично. Помещенная где-либо на наклонной плоскости *Нера* неудержимо подвигается к верхнему поднятому концу; если этот конец опустить, а другой поднять, *Нера*, повернувшись, снова начинает подниматься кверху; на такого рода качелях можно загонять животное до смерти, прежде чем оно оставит свои попытки подниматься вверх. Подобно водяному скорпиону голотурия *Cuscutaria* неустанно поднимается вверх по вертикальной пластинке, сколько бы раз мы эту пластинку ни перевортывали; можно быть уверенным, что здесь, как и у

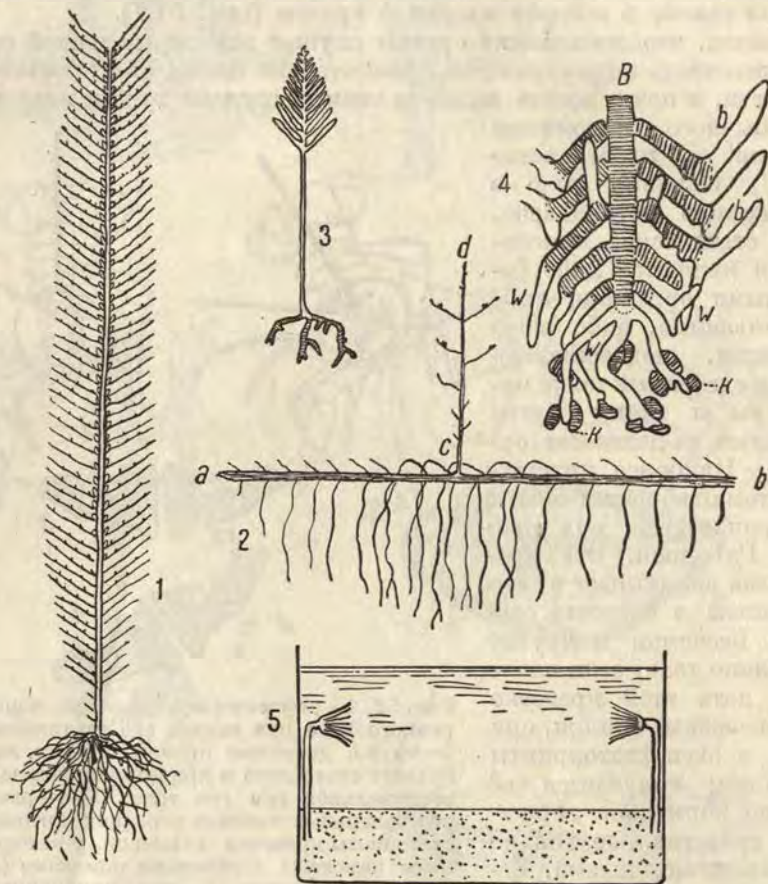


Рис. 53. Геотропизм и стереотропизм.

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

Нера, действует отрицательный геотропизм. *Cuscutaria* ползет вверх одинаково и при освещении сверху и при освещении снизу, —дело следовательно не в свете и не в разнице давлений; явление происходит далее одинаково и в мелкой и в глубокой посуде; дело наконец и не в жажде кислорода, так как явление повторяется попрежнему и в замкнутом сосуде без доступа воздуха. Пользуясь таким же свойством актинии *Actinia mesempryantheum*, ее можно завить сквозь проволочную сетку наподобие одной из проволоку, совершенно не затрагиваясь до нее самой, а только переворачивая сетку нижней стороной вверх и обратно. Классическим примером положительного геотропизма является направление корней как наземных, так и водных растений; интересны опыты с зеленой водо-

рослю *Bryopsis*, имеющей форму елочки с ризоидами внизу вместо корней; если *Bryopsis* воткнуть в песок вершиной вниз, то прежние верхние концы превратятся в ризоиды и станут расти вниз, а прежние нижние образования, дав перелом, станут расти вверх (рис. 53). Такую же форму елочек имеет из животных гидроид *Antennularia*; в грунте он держится с помощью корневидных выростов. Если его посадить косо, то дальнейший рост вершины пойдет в силу отрицательного геотропизма обязательно по вертикали, образовав со старой веткой перелом. Если *Antennularia* положить горизонтально на грунт, то основная его ось даст по всей своей длине массу ризоидов и обычного типа веточки вверх (рис. 53). Замечательно геотропическое положение глаз у крабов. В каком бы положении ни находилось тело краба, продольные оси его глазных стебельков всегда сохраняют строго горизонтальное положение; со светом и зрением это положение глаз совершенно не связано, а зависит только от целостности статоцистов.

II. ДАВЛЕНИЕ ВОДЫ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ (Отношение организмов к глубинам и опыты с увеличением давления воды)

Известно, что столб морской воды высотой 10,07 м и средней плотности давит с силой одной атмосферы (рис. 54). Максимальная до недавнего времени известная глубина моря равна 9 750 м (к северу от островов Тонга). На этой глубине давление равно 968 атмосферам, или столбу ртути в 731 м. В настоящее время найдена еще более значительная глубина у Минданао (Филиппинские острова). Глубина, измеренная простым лотом, установлена в 10 300 м, а путем эхолота—10 700 м; на такой глубине давление понятно должно быть еще выше только что указанного. Несмотря на такое громадное давление мы уверены, что и на этих глубинах имеется жизнь, поскольку животные организмы были фактически добыты с глубин в 6 000—7 000 м, где они жили под давлением не менее 600 атмосфер. Еще в 1843 г. полагали, что из-за большого давления жизнь на таких глубинах невозможна, так как все живое там будет раздавлено. Указывали на пробковые поплавки, которые после пребывания в глубинных слоях сплющиваются вдвое (рис. 54), на раздавливание на глубине термометров и пр. При этом забывали однако, что у глубинных животных под громадным давлением находятся не только поверхность их тела, но и все их внутренности, все соки и газы тела; поэтому не может быть и речи о раздавливании глубинных организмов. Гораздо удивительнее, наоборот, то явление, которое известно под названием **вертикального передвижения планктона**; оно состоит в том, что ежедневно целый ряд организмов—беспозвоночных и рыб, пребывающих в море днем на глубинах до 400 м, поднимается ночью в верхние слои с тем, чтобы с наступлением дня снова вернуться в глубину. При поднятии они претерпевают уменьшение давления в 40 раз и более; ничего подобного не в состоянии выносить воздушные организмы,—на них пагубно действует уменьшение давления даже всего только вдвое.

В море существует целый ряд форм, которые вообще имеют очень широкий диапазон распространения по вертикали. Около 12 видов червей живут и в пределах континентальной ступени, т. е. на глубинах выше 200 м, и спускаются ниже 1 800 м; двусторчатка *Modiolaria discors* живет в пределах от 0 до 3 250 м. Такие формы объединяются общим названием **эврибатные**, т. е. широкоглубинные. Виды с противоположными свойствами, как рифовые кораллы, затем *Patella*, *Purpura*, *Arenicola* и другие формы прибойной и приливо-отливной зоны, или же, наоборот, формы исключительно глубинные (**батибионты**), как моллюск, *Pleurotoma*, рыба *Chimaera* и др., объединяются термином **стенобат-**

иые, т. е. узкоглубинные организмы. Обычно удается короткое время продержать живыми некоторые глубинные организмы, если поднимать их с глубины медленно и воду в сосуде охлаждать. Многие рыбы при поспешном подъеме приходят растерзанными от быстрого выхода газов из плавательного пузыря, от распираания пузыря внутренности рыб выдавливаются наружу через глотку, что часто наблюдается у нашего северного морского окуня *Sebastes* (рис. 54).

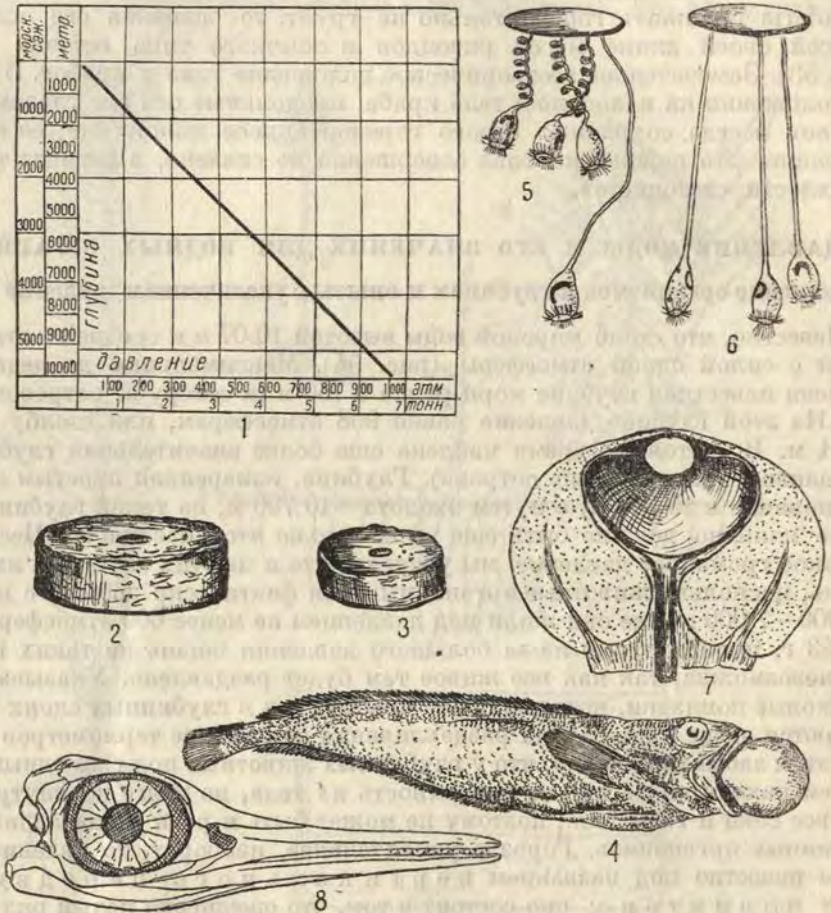


Рис. 54. Давление воды.

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

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

В мировом океане преобладают вообще большие глубины, особенно в пределах 2 000—5 000 м; именно 77,78%, т. е. более $\frac{3}{4}$ поверхности мирового океана, лежит над глубинами от 1 820 до 5 460 м. В пресных водах мы имеем обратное явление; в то время как средняя глубина океанов определяется в 3 795 м, только два озера имеют глубину свыше 1 000 м: Байкал (1 523 м) и Танганайка (1 435 м); очень немногие озера имеют глубину до 400 м, а обычно и 100 м является для пресноводных бассейнов большой и сравнительно редкой глубиной.

Поразительна способность водных организмов выдерживать в условиях опыта очень большие изменения в давлении воды и притом часто без всякого для себя ущерба. Основные опыты были произведены Реньяром с помощью гидравлического пресса. Он подвергал усиленному давлению целый ряд обычных водных животных, причем оказалось, что почти все они выдерживают без всякого для себя вреда в течение непродолжительного времени давления до 100—200 атмосфер; некоторые виды выдерживают даже еще более сильные давления вплоть до тысячи атмосфер, что соответствует глубинам до 10 км. При определенной степени давления каждое животное, подвергнутое опыту, становится неподвижным, впадая в своего рода анабиоз, и сильно набухает от проникающей в его тело воды; при прекращении давления оно постепенно приходит в свое прежнее нормальное состояние; если же определенное давление продолжается более известного срока, то наступает смерть животного. Туфельки (*Paramecium*) например становятся неподвижными через 10 минут пребывания под давлением в 400—600 атмосфер; при тех же условиях сувойки (*Vorticella*) вытягиваются, и нужно более часа после прекращения давления, чтобы они пришли в свое обычное состояние (рис. 54).

У ряда карповых, сельдевых и некоторых других рыб существует связь между плавательным пузырем и статическим (слуховым) аппаратом. У карповых она осуществляется через так называемые веберовские косточки, которые идут от переднего конца пузыря к *utricle*; у сельдевых от плавательного пузыря направляется вперед канал, который перед лабиринтом разветвляется на два хода. По опытам Кокас (1932 г.) над карповыми рыбами веберовские косточки представляют собой часть воспринимающего органа, который дает рыбе возможность ощущать самые незначительные изменения давления окружающей среды и соответственным образом регулировать давление газов в плавательном пузыре. С этой точки зрения плавательный пузырь является периферическим органом чувств. Через лабиринт раздражение передается в центральную нервную систему, откуда по отводящему пути доводится до воздушного хода, соединяющего пузырь с кишечным каналом. Согласно опытам Кокас рыбы при уменьшении наружного давления на 30 мм выпускают излишний воздух из пузыря через 5 минут; у рыб же, лишенных веберовского аппарата, воздух выходит только при уменьшении давления на 120 мм и притом в силу чисто механического открытия воздушного хода.

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

Подобные же явления наблюдаются и у ряда червей и моллюсков. Циклопы при повышении давления до 100 атмосфер обнаруживают только признаки беспокойства; при быстром повышении давления до 400 атмосфер они падают дождем на дно сосуда. Плавунец (*Dytiscus*) выдерживает

давление в 600 атмосфер в течение 15 минут. Карп, освобожденный от газа в пузыре, не обнаруживает никаких признаков страдания при повышении давления до 100 атмосфер; при 200 атмосферах он засыпает, но при прекращении давления снова оживает; при 300 атмосферах он умирает; при 400 тело его взбухает и становится твердым как дерево. Икра лососей без всякого вреда для себя выдерживает давление до 200 атмосфер; при 300 развитие идет нормально и только срок развития удлиняется (вместо 21 дня требуется 31 день); при 400 атмосферах икра оказывается мертвой. При такой широкой способности водных организмов выносить изменения давления, уже менее удивительным кажется то обстоятельство, что прибрежные организмы смогли постепенно заселить самые большие глубины океана и выработать специальную глубинную фауну, в общем лишенную специальных приспособлений против громадных давлений, которые господствуют на этих глубинах; только в отношении некоторых позвоночных мы можем говорить о приспособлениях для борьбы с давлением воды. Такими приспособлениями являются костные склеротикальные кольца из радиальных пластинок у ихтиозавров (рис. 54,8), мощное развитие склеры у современных китов (рис. 54,7) и снабжение их мозга кровью не через шейные каротиды, которые при погружении сдавливаются, а через сосуды, проходящие в защищенном от давления позвоночном канале (именно через необычайно расширенные *arteriae meningeae spinales*).

III. ТОЛЩА ВОДЫ И ОРГАНИЗМЫ, ПЛАВАЮЩИЕ АКТИВНО И ПАССИВНО

1. Удельный вес плазмы; планктические и нектические организмы; формулы плавучести; сопротивление воды движению тел различной формы

В главе второй мы говорили уже о том, что пелагическая область толщи свободной воды всех водоемов населена плавающими организмами, многие из которых всю свою жизнь проводят без всякой связи с твердым субстратом, ни разу не прикоснувшись ко дну и стенкам бассейна. Там же было указано, что характер плавания у разных организмов очень различен. Мы имеем гидробионтов, особенно среди растений, которые совершенно лишены каких бы то ни было органов движения, как например синезеленые водоросли,—к ним применяется термин *п а р я щ и е* или *п а с с и в н о п л а в а ю щ и е* о р г а н и з м ы. У других имеются органы движения, то более, то менее мощные,—от ресниц и жгутиков простейших до хвостового плавника китообразных,—это организмы *а к т и в н о п л а в а ю щ и е*. Если органы движения настолько сильны, что обладающий ими организм может противостоять движению волн и течений, как большинство крупных головоногих, рыб и водных млекопитающих, то мы имеем дело с так называемой *н е к т и ч е с к о й* *ж и з н е н н о й* *ф о р м о й*, с *н е к т и ч е с к и м и* *о р г а н и з м а м и*. Если же органов движения нет или они настолько слабы, как у веслоногих рачков, медуз и коловраток, что снабженный ими организм совершенно не в состоянии справиться с волнами и течениями и пассивно увлекается ими, мы имеем *п л а н к т и ч е с к у ю* *ж и з н е н н у ю* *ф о р м у*—*п л а н к т и ч е с к и е* *о р г а н и з м ы*¹.

Поскольку удельный вес голой плазмы без всяких наружных скелетных образований в среднем равен 1,04 (1,02—1,06), то ясно, что ни один организм не может плавать, не имея специальных приспособлений, чтобы не утонуть, а потому в целом ряде весьма крупных систематических единиц плавающие взрослые животные или совершенно отсутствуют

¹ Между нектическими и планктическими формами существуют иногда совершенно незаметные переходы, например переход планктического малька в рыбу.

или встречаются только в отдельных, крайне малочисленных родах. Плавающие организмы прежде всего почти отсутствуют у таких типов, которые характеризуются вообще наличием тяжелых внутренних или наружных образований, как например иглокожие с их известковым скелетом и моллюски (кроме головоногих) с их раковинами. Из всех иглокожих мы имеем только один настоящий плавающий род—планктическую голотурию, *Pelagothuria*; из всех двустворчатых плавают только одна *Planktonya*; из всей массы одностворчатых плавают только крылоногие (*Pteropoda*) и килевогие (*Heteropoda*) моллюски. Из червей кроме сагитт плавают только очень немногие роды среди сотен родов *Turbellaria*, *Nemertinae* и *Annelides*. Из полипов—немногие планктические актинии. Совершенно нет плавающих губок, мшанок, плеченогих и асцидий. Речь идет однако только о взрослых организмах; плавающими личинками, как известно, обладают почти все вышеуказанные неплавающие животные.

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

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

Впервые «формула» плавучести была построена Вольфгангом Оствальдом (1902 г.). Он рассматривает плавучесть как погружение с наименьшей скоростью. Согласно его взглядам скорость погружения (a) прямо пропорциональна остаточному весу (b) и обратно пропорциональна сопротивлению формы (c) и вязкости среды (d), т. е. $a = \frac{b}{c \cdot d}$. Роль так называемого остаточного веса выражается всем известным фактом, что более тяжелый предмет тонет скорее легкого. Физически в данном случае остаточный вес есть вес самого животного, из которого вычтен по закону Архимеда вес вытесненной им воды. Он зависит от температуры, газов и солей воды. Однако в пределах обычных условий водной жизни эти факторы существенного влияния не оказывают; так например температура в интервале первых 30° влияет на плотность воды в третьем десятичном знаке. Однако некоторые авторы доказывают влияние на организм даже четвертого десятичного знака. Сопротивление формы выражается в известном факте, что одно и то же количество, например свинца, как в воздухе, так и в воде будет падать с разной скоростью, смотря по тому, придадим ли мы ему вид сплошного шара, который быстро опускается на дно, или например тонкого листка, который, лежа в воде горизонтально, будет медленно опускаться, описывая большие дуги то в ту, то в другую сторону.

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

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

Радиус шара	Поверхность шара	Объём шара	На $1 \mu^3$ приходится
1 μ	3,14 μ^2	0,52 μ^3	6,04 μ^2
2 μ	12,60 μ^2	4,15 μ^3	3,03 μ^2
4 μ	50,40 μ^2	33,20 μ^3	1,52 μ^2
10 μ	315,00 μ^2	520,00 μ^3	0,61 μ^2
100 μ	31 500,00 μ^2	520 000,00 μ^3	0,001 μ^2
1 000 μ	3 150 000,00 μ^2	520 000 000,00 μ^3	0,000 1 μ^2

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

2. Пассивная плавучесть; пути приспособления

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

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

Обилие воды

Об обилии воды в плавающих организмах мы уже говорили выше, в главе о количестве воды (стр. 58). Обилие воды делает плавающих животных, с одной стороны, крайне прозрачными и точно стеклянными или сделанными из прозрачного студия, с другой стороны — необычайно нежными по своей консистенции. Прозрачность медуз, сагитт, салпы, пирозом, а в пресной воде дафний, лептодор и др. всем известна. Имеются прозрачные рыбы, как *Glystallo gobius*, *Aphia*, *Leptocephalus*. Плавники *Grimaldotheutis* (из головоногих моллюсков) настолько прозрачны, что сквозь

них можно свободно читать. Другие головоногие, как *Alloposus mollis*, настолько нежны, что если их взять сачком, они моментально выливаются сквозь него, так как при поднятии из воды они разрезаются ячейми сетки на кусочки. *Leptodora* и *Corethra* в воде положительно трудно увидеть. Подобного рода примерами можно было бы заполнить целые страницы.

Уменьшение количества тяжелых веществ

В скелетах плавающих животных Ca и Si гораздо меньше, чем у их ближайших сородичей, ведущих придонный образ жизни. В раковинах всех пелагических корненожек мы обнаруживаем увеличенные поры и большие входные отверстия; у *Heteropoda* и *Pteropoda* одни виды лишены раковин совершенно, у других они очень тонкие и нежные. Наружный скелет плавающих *Ostracoda*, *Isopoda* и *Decapoda* содержит очень мало извести. Нижеследующая табличка показывает, как у ракообразных, расположенных в ряд по образу жизни—сначала донные, затем неритические и наконец голопелагические—уменьшается количество извести и одновременно увеличивается содержание жира.

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

Скелет ряда пелагических рыб, как у сельдяного короля *Regalecus*—лентовидной рыбы длиной до 20 фут. и более—очень тонок, почти без Ca; у других он вообще редуцирован. Раковина *Loliginidae* и других головоногих, ведущих исключительно плавающий образ жизни, имеет вид тонкой, полупрозрачной скорлупки.

Газовые и жировые включения

Газовый гидростатический аппарат наиболее распространен у рыб в виде всем известного плавательного пузыря. Плавательный пузырь имеется у большинства рыб; его лишены только акулы и скаты и некоторые костистые, как камбалы, часть бычков, скумбрия, тунец; плавательного пузыря нет у двух биологически совершенно противоположных групп—у придонных рыб, мало плавающих, как камбалы, скаты и бычки, которым пузырь и не нужен, и у превосходных пловцов, как акулы, скумбрия и тунцы, форма тела и хвостовой плавник которых настолько совершенно приспособлены для плавания, что они не нуждаются уже в помощи добавочного гидростатического аппарата. Плавательный пузырь представляет собой заполненный почти чистым кислородом мешок, который у одних рыб с помощью воздушного хода сообщается с передней кишкой, а у других является замкнутым. У обеих групп часть стенки плавательного пузыря богата снабжена кровеносными капиллярами, через которые кислород может выделяться из крови. Эти места плавательного пузыря играют у рыб почти ту же роль, что и сифон у головоногих моллюсков. Очень нагляд-

но значение плавательного пузыря у рыб показывает следующий опыт: если посадить в замкнутый сосуд карпа, у которого имеется воздушный ход, окуня с пузырем без воздушного хода и бычка, не имеющего воздушного пузыря, и выкачать весь воздух над водой, то в силу изменившегося давления все эти рыбы будут вести себя совершенно по-разному: бычок не обнаружит никакой перемены в своем поведении, но обе другие рыбы раздутятся и подымутся к поверхности воды. Карп выпустит здесь через рот несколько пузырьков газа и затем начнет снова спокойно плавать в новых условиях давления; окунь со своим раздутым пузырем будет лежать на боку у поверхности воды и при известной продолжительности такого уменьшенного давления в конце концов погибает. Если же спустя короткое время пустить снова воздух, то окунь начнет плавать, как и до опыта, а карп погрузится на дно, потому что он приспособился к плаванию при меньшем давлении.

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

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

Специальный гидростатический аппарат мы находим еще у современных и ископаемых головоногих моллюсков. Раковина *Nautiloidea*, *Ammolitoidea* и белемнитов, какую бы она ни имела форму у отдельных групп — прямую, изогнутую, спиральную, с заворотами, более или менее плотно прилегающими друг к другу, или с последними заворотами раковины, объемлющими все предыдущие, — всегда содержит или содержала внутри себя ряд так или иначе устроенных камер, заключающих газ (рис. 55, 6). Все камеры, судя по *Nautilus*, сообщались между собой так называемым сифоном, снабженным большим количеством кровеносных сосудов, при посредстве которых количество газа в камерах могло изменяться.

Первичная прямая форма раковины головоногих оказалась повидимому удобной для плавания организмов только определенного размера. Этим обстоятельством мы должны объяснить себе то явление, что в ископаемом мире прямая раковина наутилуса типа *Orthoceras* сменилась сначала изогнутой *Cyrtoceras*, затем формой *Aipoceras*, напоминающей часовую пружину, затем типом *Syringoceras*, где обороты только прилегали друг к другу, и наконец типом *Nautilus*, где последний оборот прикрыл собой все остальные. Эта линия показывает однако только путь прогрессивного приспособления к условиям плавания, а не геологическую смену форм, так как одновременно существовали формы как низшего, так и высшего приспособления. Повидимому такими разными путями организм пытался решить еще одну задачу, а именно — сохранить воздушные камеры, нужные для плавучести, обеспечить их от повреждений, которые грозили им, а вместе с тем и жизни организма при помещении камер одна за другой в виде длинного конуса, как у *Orthoceras* (рис. 55).

У личинок водных двукрылых группы *Corethrinae*, у *Corethra* и *Moschlopus* имеются газовые гидростатические аппараты в виде двух пар пузырей, серебрястых на вид. Сами пузыри представляют собой видоизменение трахейной системы. Одна пара помещается спереди, другая — сзади, благодаря чему личинка располагается в воде совершенно горизонтально.

Как было указано выше, циановые водоросли, лишенные всяких органов движения, парят в свободной воде благодаря наличию специальных плавательных газовых вакуолей. Скопления спиригир и других водорослей, на-

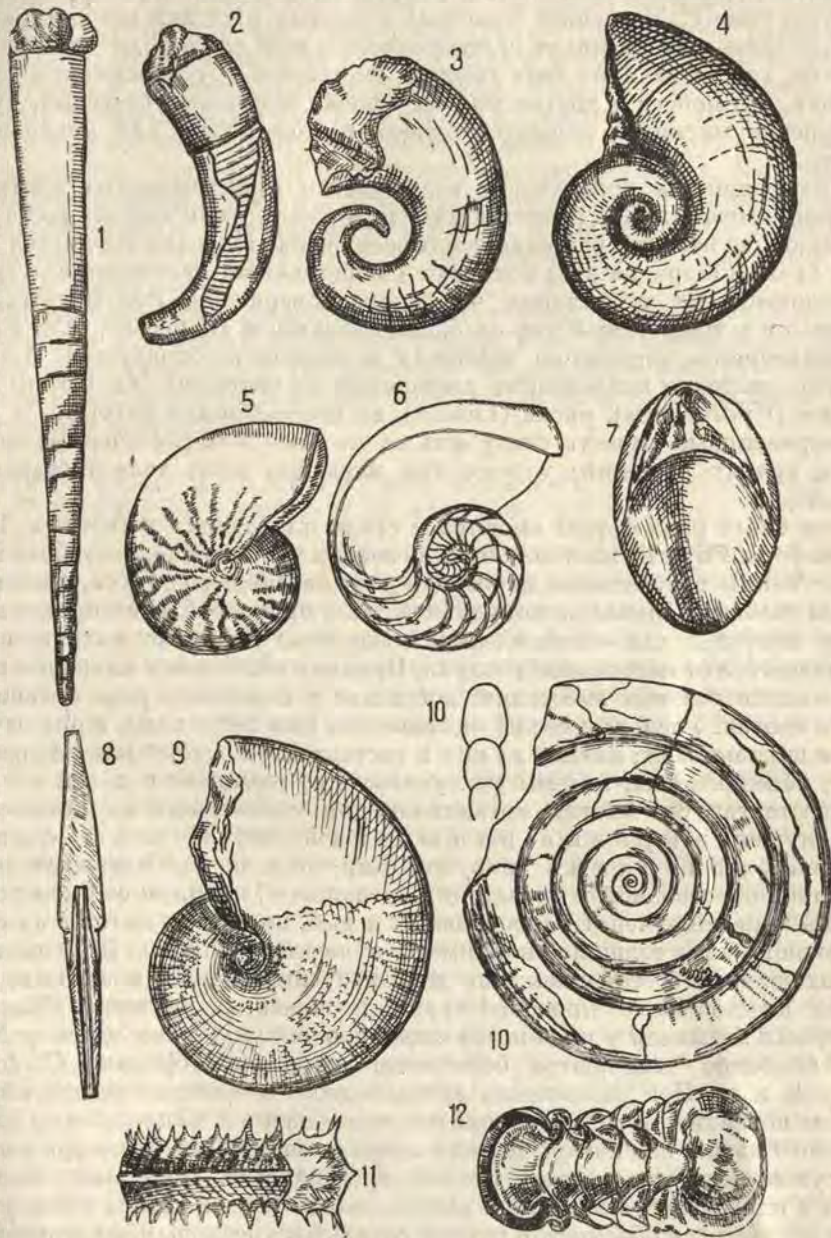


Рис. 55. Планктические головоногие. Различные стадии закручивания раковины наutilusид не представляют собой генетической линии.

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

поминающих комки ваты или пленки, часто всплывают благодаря тому, что пузырьки выделяемых ими газов застревают среди нитей этих растений.

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

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

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

Вместо газа у многих организмов для уменьшения их остаточного веса служат **ж и р о в ы е в к л ю ч е н и я** внутри тела и **с л и з и с т ы е о б р а з о в а н и я** снаружи. Жир—одно из наиболее часто встречающихся образований у плавающих организмов, начиная от низших растений и животных через ракообразных и рыб, вплоть до китов с их слоем подкожного жира толщиной например у полосатика до 30 см. Жир отлагается у входящих в состав планктона диатомей, синезеленых и зеленых водорослей вместо более тяжелого крахмала наземных растений. Жировые включения мы имеем у ряда плавающих простейших, в том числе у *Noctiluca*. Особенно отличаются богатством жира ракообразные *Cladocera*, *Sorero* и др. При разложении пресноводного планктона иногда образуются на поверхности воды большие масляные пятна и целые пленки планктического масла, под которыми вода остается спокойной несмотря на зыбь в окружающем, непокрытом маслом пространстве. Известны жировые капли в плавающих яйцах ряда рыб из сельдевых и камбал, затем у триглы и скумбрии; в объемистой печени сельхих и тресковых запасные вещества отлагаются не в виде углеводов, а в виде жира (всем известен продажный рыбий жир); благодаря обилию жира гигантская акула *Cetorhinus*, питающаяся планктоном, и луна-рыба (*Mola*) могут спокойно держаться у самой поверхности моря без всякого движения. Особенно жирны бывают летом пингвины, тюлени и киты. Тюлень *Phoca barbata*, за которым усиленно охотятся у нас на севере из-за жира, несомненно получает всю основную массу своего жира от планктических ракообразных, которыми он питается.

Слизистые и студенистые образования

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

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

Размеры планктеров; наннопланктические организмы; удельная поверхность

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

Обычно по размерам мы делим все планктические организмы на три основных группы: мезопланктические, микропланктические и наннопланктические. К мезопланктическим организмам относятся веслоногие и ветвистоусые раки и другие микроскопические мелкие организмы, однако различимые невооруженным глазом, с телом длиной приблизительно от 1 до 5 мм. К микропланктическим относится основная масса планктических растений, а из животных часть более мелких ракообразных, все коловратки и простейшие. Все эти организмы меньше предыдущих, невооруженным глазом их отличить трудно, но все же они не проходят через мелкоячеистое шелковое сито № 25 или бронзовое № 260, ячеи которых имеют длину от $1/15$ до $1/20$ мм (около 60—50 μ). Следовательно в среднем величина микропланктических организмов колеблется от 50 до 1000 μ ¹.

К наннопланктическим причисляются организмы, проходящие через вышеупомянутые сита, организмы менее 50 μ и улавливаемые только путем фильтрования воды через различные очень плотные фильтры, центрифугированием ее или методом ее отстаивания. При последнем способе к воде, взятой непосредственно из исследуемого бассейна, прибавляется обычно формалин; весь планктон, в том числе и наннопланктические организмы, умирает и недели через 2 спокойного состояния пробы почти весь оседает на дно. Среди наннопланктических организмов имеется всего более мельчайших растений, жгутиковых, силикофлагеллат, кокколитофорид, мелких перидиней, затем бактерий и разных спор. Относительные размеры различных планктеров ясно видны на рис. 56, где они

¹ С этими отношениями интересно сопоставить рис. 57, на котором тюлени на льдинах в Белом море кажутся с высоты 800 м скоплением черных точек.

изображены все в одном масштабе вместе с ячеей шелкового сита № 25. Конечно вышеуказанное деление планктонов по величине на три группы

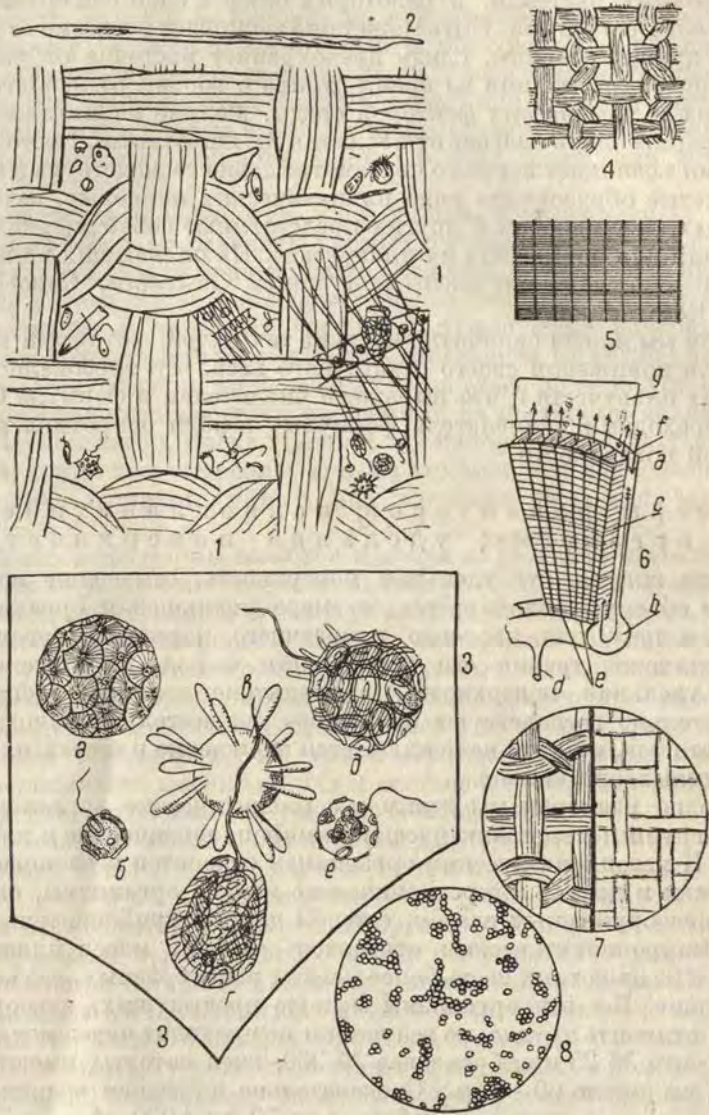


Рис. 56. 1—ячей шелковой сети № 25 и планктические организмы, задерживаемые и пропускаемые сетной при одинаковом увеличении; 2—*Rhizosolenia alata*, занимает три ячей сети; 3—ячей шелковой сети № 25 и различные виды кокколитофорид при одинаковом увеличении (*a*—*Coccolithophora leptopora*; *b*, *e*—*Pontosphaera huxleyi*; *c*—*Rhabdosphaera claviger*; *d*—*Coccolithophora wallichii*; *d*—*Syracosphaera pulchra*); 4—шелковый газ № 25 (под микроскопом); 5—фильтрующий аппарат (сеточка) аппендикулярий; 6—схема строения фильтрующей воронки у аппендикулярий (*a*—входящий ток воды; *b*—место собирания планктона; *c*—фильтрующий аппарат; *d*—воронка, к которой животное присасывается ртом; *e*—вход в фильтрующий аппарат; *f*—выход из фильтрующего аппарата; *g*—перегородка между водой, входящей для фильтрации и выходящей после фильтрации); 7—слева шелковое сито № 25, справа медное сито из фосфористой бронзы № 260, употребляемые для лова планктона (увел. около 100 раз); 8—наннопланктон из *Trachelomonas* (увел. около 100 раз).

является чисто условным для удобства обозначения; в природе таких границ не имеется.

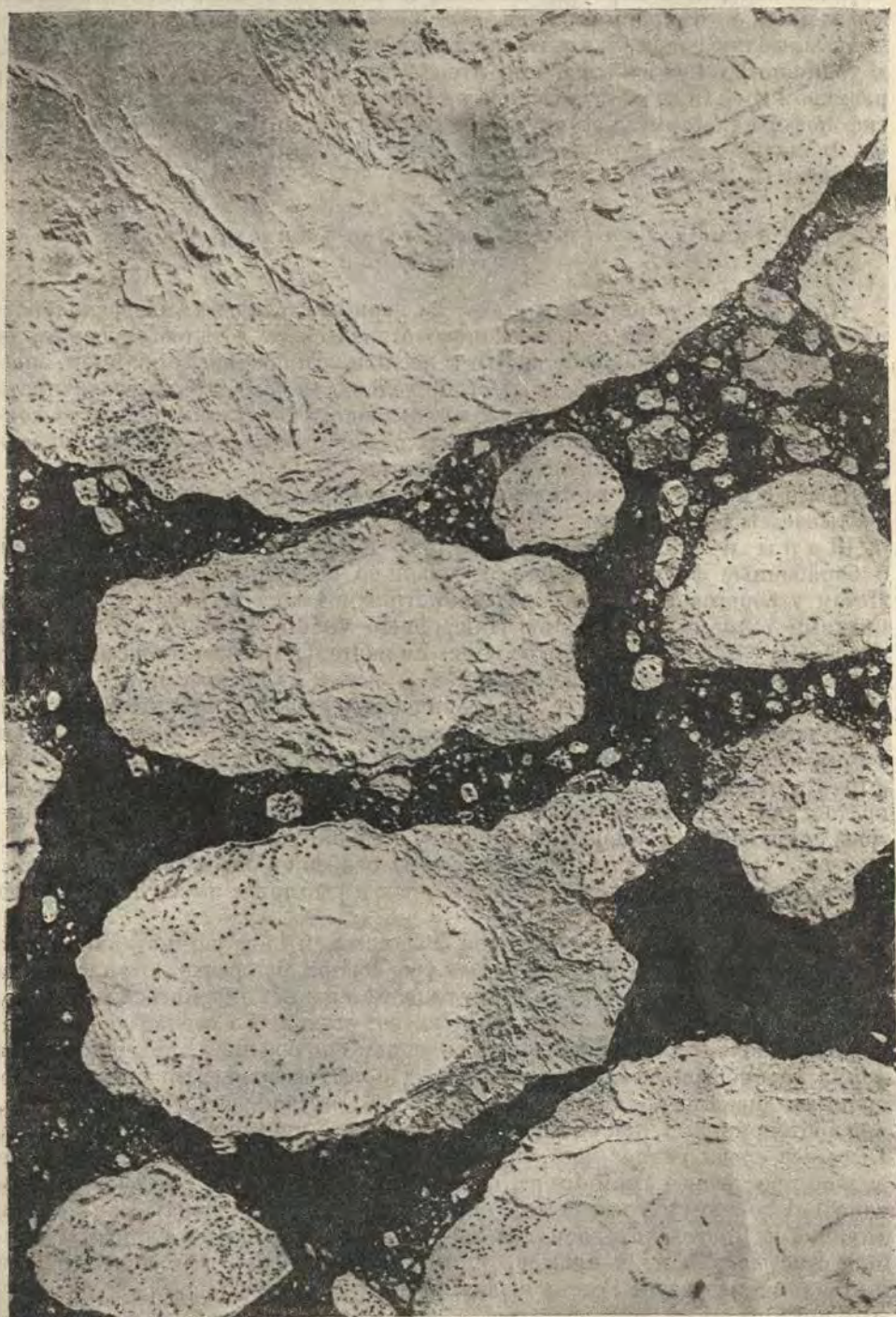


Рис. 57. Лды и тюлени в Белом море. Заснятая с аэроплана с высоты 800 м площадь 400×600 м. Тюлени представляются в виде черных точек.

Мезо-, микро- и наннопланктические организмы живут и в пресной и в морской воде, но в море еще имеются и макропланктические крупные организмы, измеряемые сантиметрами, как многие медузы, моллюски, сальпы, и наконец мегалопланктические, входящие до 1 м и более, как ктенофора венерин пояса (*Cestus veneris*) размером до 1,15 м, медуза *Cyanea arctica*—до 2 м с щупальцами до 30 м, сифонофора *Pterophysa grandis* размером в 2 м и др. Но в общем эти гиганты планктического мира—лишь исключение среди основной массы всего планктона.

Конвергентные формы планктических организмов

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

Всего основных конвергентных обликов планктических организмов насчитывается около пяти.

Шары и барабаны (рис. 58). Более или менее шарообразные и барабанные формы пользуются довольно большим распространением. Летом у берегов Англии и Средиземного моря вода усеивается зелеными мелкими точками, водорослью *Halosphaera viridis*, которая в иные годы нередка и у нас в Баренцовом море. Ее настолько много и она настолько господствует в планктоне, что по ней и всему планктону присваивается термин *Sphaeroplankton*, т. е. сферический шаровой планктон. Пресные воды часто цветут от шаровидных колоний *Volvox* (рис. 60,3), шаровидную форму имеют также колонии *Uroglena*, *Eudorina* и др. Далее шаровидная форма характерна для ряда перидиней, инфузорий и *Noctiluca*, из коллатерал для *Asplanchna*, из ракообразных для *Holopedium*, *Chydorus sphericus*, округлой амфиподы *Mimonectes*, для округлых домиков аппендикулярий и целого ряда других форм, особенно окруженных слизью. Масса планктических яиц беспозвоночных и рыб тоже имеет шаровидную форму.

Лепешки и диски. Если мы возьмем легкую металлическую пластинку и пустим ее в воду, то, как уже говорилось выше, эта пластинка не упадет сразу на дно сосуда по вертикали, а начнет опускаться медленно, описывая дуги поочередно вправо и влево, стучаясь о стенки сосуда, наподобие маятника. В связи с этим явление сплюснутая, лепешковидная форма распространена у планктических организмов весьма широко. Типичными дисками являются диатомей рода *Coscinodiscus* и *Planctoniella*, ряд протококковых, как *Pediastrum* со всеми многочисленными видами, *Discoidea* среди радиолярий, многие высшие и низшие медузы и медузовидное простейшее *Leptodiscus*, сифонофора *Porpita*, пелагическая немертина *Pelagonemertes*, полихета *Tomopteris* (рис. 61), плоская *Phyllosoma*, личинка *Palinurus*, из веслоногих *Sapphirina* и т. д. Сюда же относятся своеобразные парашюты, например, у перидиней *Ornithoceras*. Планктон, в котором господствует *Coscinodiscus*, носит название дископланктона (*Dyscoplankton*).

Палки, нити, пучки нитей, ленты (рис. 59). Сюда относятся прежде всего диатомей родов *Synedra* и *Rhizosolenia*. Относящаяся к последнему роду *R. styliformis* является руководящей формой умеренно атлантического стилипланктона (*Styliplankton*). В пресной воде

имеются нити и пучки нитей синезеленых *Oscillatoria* и *Anabaena* (рис. 60), вызывающих цветение воды, и нити диатомей *Melosira*, заполняющей планктон многих рек и Байкала. Пучками синезеленой водоросли *Trichodesmium erythreum* красного цвета цветет Красное море, тот же род *Tricho-*

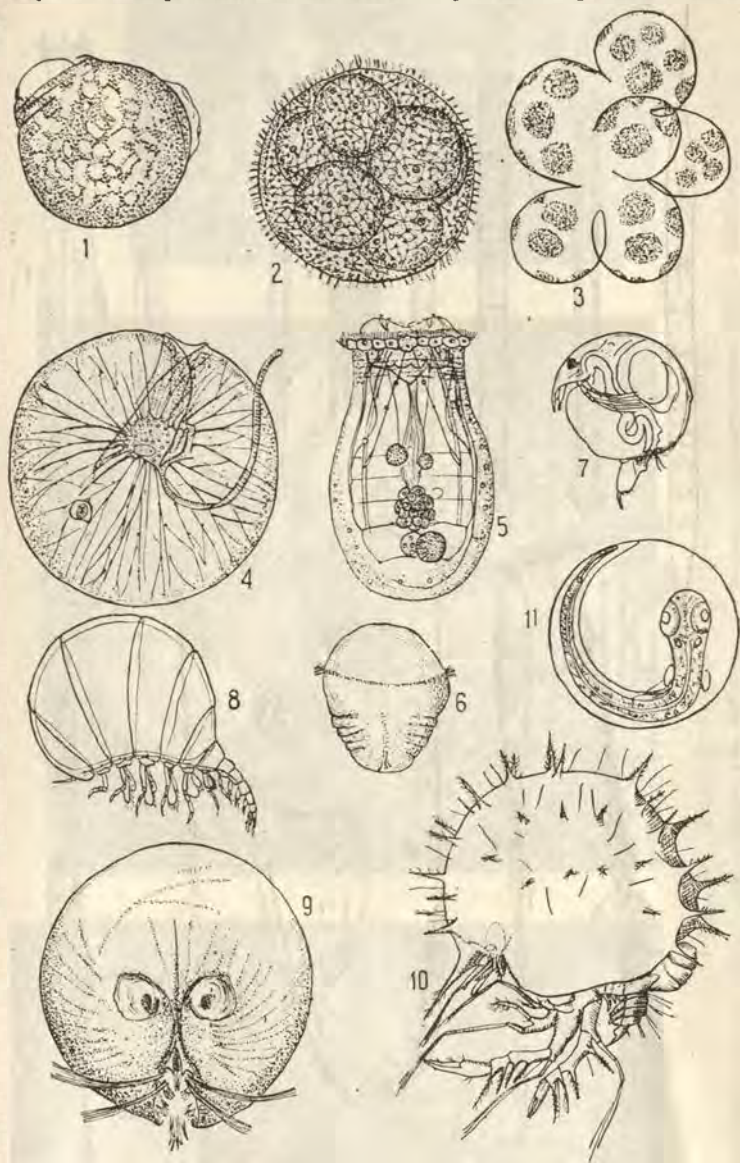


Рис. 58. Шаровидные планктические организмы.

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

desmium господствует в планктоне Антильского и Бразильского течения—так называемый десмопланктон (*Desmoplankton*).

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

veneris) и цепи салып. Необычайно вытянутую форму тела имеют из периди-ней *Amphisolenia*, из веслоногих *Setella*, из амфипод *Rhabdosoma*, *Xiphoscephalus* и байкальская *Constantia*, личинки крабов *Porcellana*, типично планктические *Sagitta* и пр.



Рис. 59. Вытянутые палочковидные планктические организмы.

1—диатомей *Rhizosolenia hebetata*; 2—диатомей *Synedra*; 3—диатомей *Melosira islandica*; 4—сине-зеленая водоросль *Arhanizomenon flos aquae* (в верхней части нити видно круглое образование—пограничная клетка; ниже—удлинённый прямоугольник—спора); 5—перидиновая водоросль *Amphisolenia tenella*; 6—*Euglena acus*; 7—*Sagitta hexapte a*; 8—головоногий моллюск *Doratopsis vermicularis*; 9—веслоногий рачок *Setella gracilis*; 10—*Rhabdonectes armatus* (из Amphipoda); 11—*Lucifer* sp. (из Decapoda); 12—личинка *Porcellana* (из Decapoda); 13—*Syngnathus schmidti*.

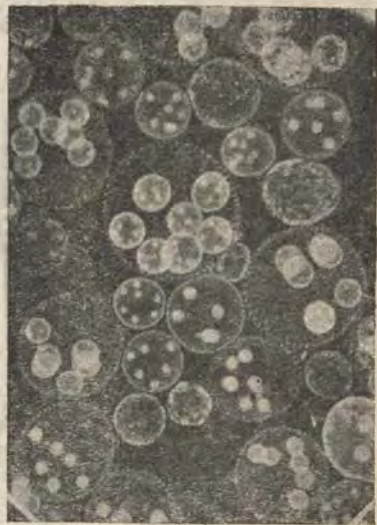
К о л ю ч и е, е ж е в и д н ы е ф о р м ы (рис. 61) снабжены лучами, шипами и всякого рода выростами. Планктические организмы подобной формы являются вероятно наиболее обильными и количественно и качественно; сюда относятся диатомей рода *Chaetoceras*—руководящей формы североатлантического хетопланктона. Хетопланктон господствует и в



1



2



3

Рис. 60. Микрофотографии пресноводного планктона.

1—диатомовые (оз. Ильмень); 2—синезеленые (оз. Ильмень); 3—вольвокс (пруд Петергоф).

Черном море весной и осенью. Сотнями шипов снабжены планктические корненожки *Nastigerina* и *Globigerina*. Сотни видов радиолярий имеют шипы, расположенные в определенном закономерном порядке. Причудливыми выростами снабжены планктический моллюск *Glaucus* и личинки ракообразных *Sergestes*. К этому же циклу приспособлений относятся и несоответственной длины щупальца и амбулакральные ножки, которыми обладают уже развившиеся, но ведущие пока пелагический образ жизни личинки морских звезд и ежей.

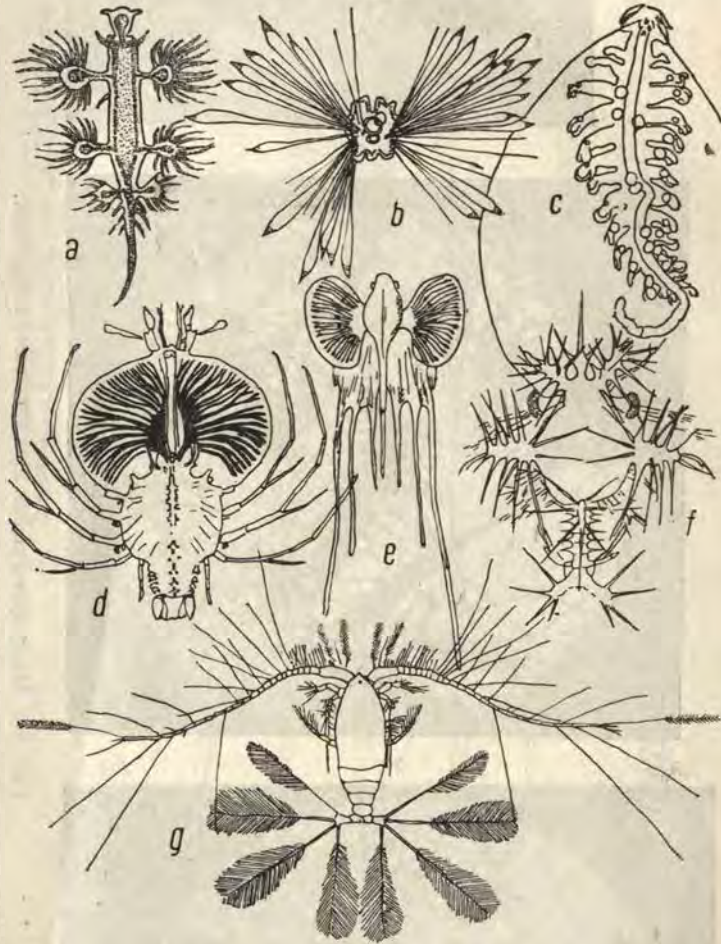


Рис. 61. Планктические организмы ежевидной и дисковидной формы.

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

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

Кустовидная, или древовидная, форма тела осуществляется например колониями *Dinobryon*.

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

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

3. Активное плавание

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

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

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

Движение с помощью мышц, которые в противоположность жгутам и ресничкам никогда не выходят свободно на поверхность тела животных, имеется как у водных, так и у воздушных организмов. При плавании с помощью мышц приводится в движение или все тело водного организма, которое при этом змеевидно изгибается, как например у угрей, или же только специальные его органы, как хвосты, плавники и лапы у самых разнообразных по происхождению водных животных. Часто встречается и комбинация движения всего тела с движением этих специальных органов плавания. Движение с помощью мышц оказалось гораздо производительнее ресничного движения. Самым крупным организмом, который плавает с помощью ресничек, является венерин пояс—ктенофора, достигающая иногда длины в 1,5 м; с помощью хвостового плавника плавают гиганты водного мира—киты, достигающие 16 и даже более метров в длину.

Жгуты и ресницы, методы и скорость плавания с их помощью

Сущность работы ресничек и жгутиков состоит или в гребле, т. е. в переменном сгибании, ударе о воду и затем выпрямлении, возвращении ресницы в исходное положение, или же в так называемом вращательном движении того или иного рода. При всякого рода активном плавании организм пользуется тем сопротивлением, которое оказывает вода при поступательном движении всего тела водного организма или при движении органов плавания. Путем гребли работают ресницы, покрывающие тело *Paramecium*, *Spirostomum* и др., и перистомные ресницы, например у *Vorticella* и *Stylonichia*. Первые производят около 40 ударов в секунду, вторые—около 28 ударов. Так же гребут и мерцательные пластинки ребровиков. Для того чтобы результатом ударного движения ресницы явилось движение вперед, необходимо, чтобы ресница при возвращении в исходное положение не ударяла по воде и не производила работы, обратной по направлению к той работе, которую она делала при ударе, иначе тело животного будет оставаться без движения. У мерцательных пластинок ктенофоров это достигается тем путем, что в исходное положение пластинка возвращается медленно, у большинства же инфузорий—тем, что при ударе ресница остается более или менее жесткой по всей длине и работает вся, а при воз-

вращении в исходное положение свободный конец ресницы становится менее жестким и увлекается пассивно движением только основания ресницы.

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

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

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

Мышечное плавание

Плавание, основанное на сокращении мышц, совершается двумя путями: мышцы либо производят змеевидные изгибы всего тела или его частей либо они приводят в движение специальные гребные рычаги. И тем и другим способом плавают не только мелкие организмы, способные плавать и с помощью ресничек, но и водные гиганты—крупные рыбы и млекопитающие.

Торпедная форма тела. При движении организма, как и всякого тела, в воде и воздухе среда оказывает движению известное сопротивление, которое: 1) прямо пропорционально плотности среды, в которой тело движется, 2) пропорционально квадрату скорости движения тела, 3) возрастает пропорционально площади сечения тела и наконец 4) в громадной степени зависит от формы самого тела. Если мы заставим двигаться в воде ряд тел различной формы—пластинку, шар и др., то, прибавив к воде капли туши или порошка ликоподия, мы увидим, что в громадном большинстве случаев вода не обтекает этих тел спокойно, а образует, особенно позади движущихся тел, целый ряд различной формы водоворотов и завихрений, на образование которых тратится конечно известная работа; чем больше образуется таких завихрений, тем больше сопротивления оказывает вода движению тела данной формы и тем больше при прочих равных условиях будет замедляться движение этого тела.

На рис. 62 показаны в одинаковом масштабе тела различной формы, которые испытывают одинаковое сопротивление при одной и той же плотности воды и одинаковой скорости движения. Величина тел оказывается весьма различной; самыми мелкими являются плоские пластинки и диски, большего размера шары и цилиндры с выпуклостью спереди и сзади, и наконец самыми большими—тела так называемой торпедной или каплевидной формы с выпуклостью спереди и утончением к заднему концу; наибольший диаметр эти тела имеют в своей передней части.

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

Эта форма тела активных пловцов является полной противоположностью форме тела пассивно плавающих, взвешенных организмов, где развитие шло в сторону возможного увеличения удельной поверхности, увеличения вертикальной проекции и образования целого ряда шипов и выростов (см. стр. 96).

Торпедная форма—гладкая; при быстром плавании даже грудные и другие плавники у макрелевых рыб вкладываются в специальные углубления; головоногие моллюски обертывают свои плавники вокруг тела. Торпедную форму имеют не только позвоночные, но и беспозвоночные организмы: целый ряд планктических Cephalopoda, Copepoda, как *Setella*, водные жуки и клопы и пр. На рис. 29 изображены конвергентные торпедные формы тела у головоногих, рыб, рептилий и водных млекопитающих. Однородность приспособлений у этого ряда самых различных по систематическому положению организмов выступает здесь с величайшей наглядностью.

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

Плавание путем змеевидных изгибов тела и изгибания хвоста. На суше змеевидным способом движения пользуются почти только одни змеи. Напротив, в воде к чисто змеевидному или сходному с ним способу плавания прибегает целый ряд совершенно различных животных. Именно таким способом плавают многие черви, моллюски, ряд личинок насекомых, личинок асцидий, аппендикулярии и наконец большинство водных позвоночных.

В простейшем случае змеевидного плавания, когда в движении участвует все тело животного и животное плывет вперед, волна изгибов бежит по его телу спереди назад; каждый изгиб действует как гребная пластинка, высота которой равна высоте животного, а ширина равна амплитуде изгибов (рис. 63). При этом у одних животных тело изгибается в вертикальной, а у других в горизонтальной плоскости. В горизонтальной плоскости изгибаются черви, как *Nais* и гетеронереиды, змеевидные рыбы, как угри и мурены, наконец водяные змеи; в вертикальной плоскости—шнывки. В горизонтальной плоскости извивались при плавании и многие вымершие ископаемые водные змееобразные ящеры, как *Mosasaurus* и др., достигавшие длины более 12 м; в плавании им помогали и обе пары конечностей, превращенные в ласты. Вследствие больших площадей трения, которые возникают при этом способе движения, оно не может быть скорым, а потому и пользоваться им могут лишь такие организмы, в жизни которых скорость движения не играет существенной роли.

Особенно показательны в этом отношении неоднократные попытки,

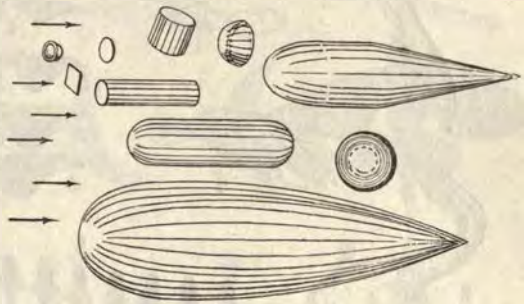


Рис. 62. Влияние формы тела на величину его сопротивления: плоская квадратная пластинка, диск, полые полушария, цилиндр с полушариями и тела хорошо обтекаемой формы (все в одном масштабе), дающие при одной и той же скорости и плотности одно и то же сопротивление несмотря на различные их размеры.

которые делали наземные змеи, стремясь завоевать себе в качестве нового района жизни море с его богатыми, пригодными для змей запасами пищи. Змеи обособились от ящеров не позднее меловой эпохи, и в настоящий период развития земли они достигли своего полного расцвета; за все это время, начиная с нижнего мела (род *Pachyophis*), различные в систематическом отношении группы змей сделали не менее семи одновременных

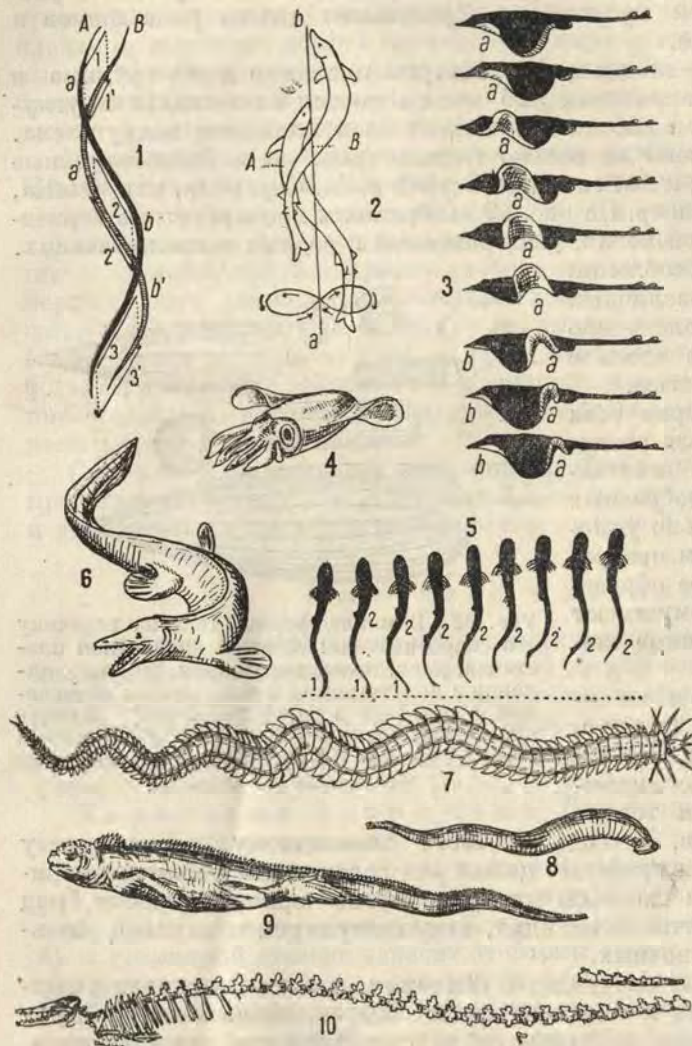


Рис. 63. Плавательные движения.

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

попыток приспособиться к морю, и все эти попытки не имели существенного успеха. Приспособление шло по линии бокового сжатия задней части тела, причем она приняла форму округлого, со стреловидными краями, плоского плавника, как у современного рода *Laticauda*; у рода *Pelamudrus* образовался даже ясно обособленный хвостовой плавник, который несет при плавании главную работу. Но все это не могло дать змеям быстрого движения в воде, а быстрота была необходима, поскольку основным источником добывания пищи все же оставалась охота за подвижными водными организмами. Это противоречие между способом движения водяных змей и способом лова добычи мешало и мешает процветанию змей в морской среде; и сейчас количество видов морских змей насчитывается только десятками, в то время как общее количество современных видов змей доходит до полутора тысяч.

Одна из ветвей ископаемых китов, *Zeuglodon*, пошла по пути змеиобразного удлинения тела. Это удлинение осуществилось двумя путями: увеличением длины каждого позвонка и общим увеличением числа позвонков; получилась форма китов *Zeuglodon cetoides*, очень напоминающая водяных ящеров *Mosasaurus*. Этот тип китов и плавал вероятно, как ящерицы и змеи,

не только с помощью хвоста, но и путем извивания всего тела. Однако дальнейшего развития эта форма тела у китообразных не получила, вероятно по той же причине, как и у водяных змей, — из-за недостаточной быстроты движения.

Если у угрей, мурен и сходно с ними устроенных рыб змеевидные движения производятся всем телом, то у других, как акулы, карпы и форели, эти движения ограничены почти только хвостом и хвостовым отсеком, а передний конец тела лишь немного колеблется слева направо и обратно. Хвостовой плавник и представляет собой основной орган движения у большинства рыб. Он является полным аналогом паровозного винта или воздушного винта (пропеллера), который помещается позади наших судов или аэропланов, дирижаблей и т. п. и приводит их в движение. Только у некоторых рыб, как *Balistes*, *Zeus faber*, морских коньков и др., органом плавания являются спинные плавники и даже анальный, поддерживаемые еще работой грудных плавников; у таких рыб непарные плавники имеют сильно развитую мускулатуру и их скелетные части связаны с выростами позвоночника. Скорость движения таких рыб незначительна. При быстром плавании с помощью грудных плавников движутся и скаты, у которых эти плавники непосредственно срастаются с телом; ход волны по таким плавникам и их змееобразные изгибы в вертикальной плоскости показаны на рис. 63. Некоторые обычные рыбы работают грудными плавниками при обратном плавании задом наперед.

Что касается наружной формы хвоста у рыб, то различают три основные формы (рис. 64): эцибатные хвосты, у которых верхняя лопасть больше нижней, изобатные, у которых обе лопасти одинаковы, и гипобатные, у которых в противоположность эцибатным нижняя лопасть больше верхней. Наилучшие пловцы, как скумбрия и тунцы, имеют изобатные хвосты с глубокой, полулунной вырезкой; хвосты эцибатные облегчают движение вниз, гипобатные — вверх.

На рис. 64 изображено положение укороченных лопастей эцибатного

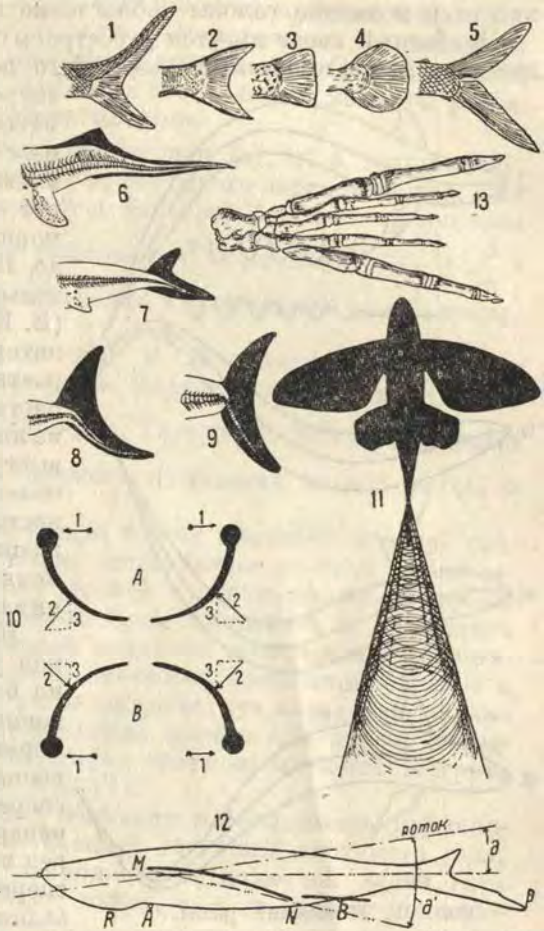


Рис. 64. Типы хвостовых плавников рыб.

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

(сверху) и гипобатного хвоста (снизу); при движении удлиненных лопастей вправо и влево укороченные лопасти пассивно увлекаются вслед за движением удлиненных, и если мы разложим то сопротивление (2), которое вода оказывает укороченным лопастям, то в случае эпибатного хвоста получим вертикальную слагаемую (3), т. е. поднятие хвоста и опускание головы, а в случае гипобатного хвоста—обратную картину: опускание хвоста и поднятие головы—облегчение плавания вверх.

Эпибатный хвост имеется у осетровых, которые ищут свою добычу на дне водоемов. Гипобатный хвост часто встречается у ископаемых ихтиозавров, которые должны были подниматься вверх для дыхания атмосферным воздухом. Гипобатный хвост имеют и летучие рыбы, которые могут подниматься до 4 м над уровнем моря и пролетать в течение 10 секунд до 100 м параллельно поверхности воды. Эти рыбы представляют собой (В. В. Шулейкин, 1928) гидроплан, который получает начальную скорость благодаря работе нижней лопасти хвоста, служащей пропеллером; на нижней стороне головы они имеют выступ—«редан» глиссеров, который облегчает им скольжение по поверхности воды; достигнув путем скольжения определенной скорости, рыбы меняют угол наклона крыльев и поднимаются на воздух (рис. 64, 11–12).

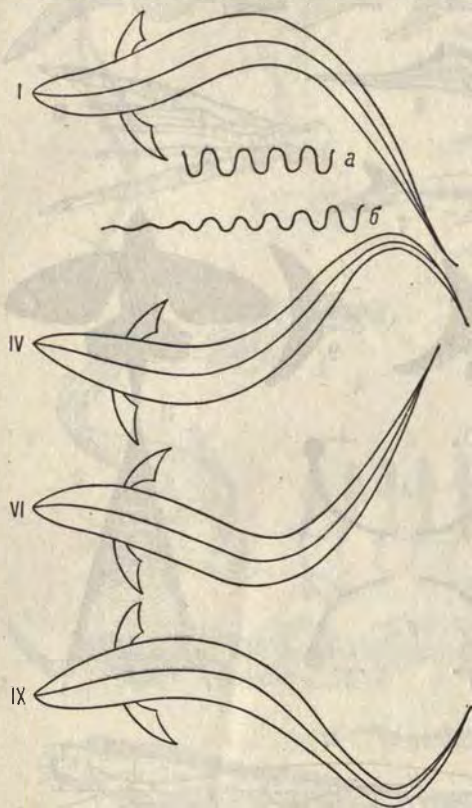


Рис. 65. Движение рыбы.

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

Подобно работе грудных плавников у скатов работают и плавники по бокам тела у *Decapoda* из головоногих моллюсков. Если например *Sepia* парит неподвижно в воде, то волна по одному плавнику идет у нее спереди назад, а по другому—сзади наперед; при плавании головой вперед волны по обоим плавникам бегут спереди назад, при плавании вперед задним концом тела обе волны бегут в обратном направлении. Работа плавников настолько сильна, что например *Loligo* подобно летучим рыбам могут выпрыгивать из воды на высоту до 0,5 м. Подобным образом работают плавники у *Heteropoda* и *Pteropoda*, вероятно у *Sagitta* и др.

По способу движения В. В. Шулейкин¹ различает те же две основные группы рыб, о которых шла речь выше: угри, с одной стороны, остальные рыбы—с другой. И те и другие движутся благодаря отталкивательному действию так называемой «твердой волны», которая бежит по телу рыбы. У угрей волна бежит от головы к хвосту почти все время с постоянной амплитудой (рис. 65, *a*); у остальных рыб—с амплитудой, возрастающей к хвосту (рис. 65, *b* и I, IV, VI, IX).

¹ В момент печатания настоящего курса проф. В. В. Шулейкин, автор вышеуказанной работы относительно движения летучей рыбы, разрешил мне ознакомиться с рукописью его новой, крайне интересной работы (1934), озаглавленной «Внешняя и внутренняя динамика движения рыбы».

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

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

Под термином «приведенный шаг» В. В. Шулейкин подразумевает частное от деления пути, пройденного за период одной волны (vT), на длину тела рыбы L , т. е. $\frac{vT}{L}$ (v —скорость, T —время). Этот приведенный шаг у большинства рыб оказался лежащим в пределах от 0,45 до 0,57 и наибольшим у угрей.

За период прохождения нарастающей волны меняется и сила, толкающая рыбу вперед, и вредные силы, действующие на тело рыбы, заставляющие ее рыскать сверху вниз (дрейф) и справа налево от прямой линии курса. Все это оказалось возможным вычислить и изобразить графически с помощью так называемой полярной диаграммы Лилиенталя. Наиболее выгодным для движения оказалось положение, близкое к тому, когда хвостовой конец тела рыбы круто загнут влево или вправо (рис. 65, IV и IX), а голова соответственно вправо или влево; наименее выгодными—моментами, когда хвостовая часть тела почти выпрямлена влево, либо вправо (рис. 65, I и VI).

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

Вычислив положительную работу всех мышц и разделив ее на полезную работу, которая равна произведению средней движущей силы на шаг (vT), получаем коэффициент полезного действия. Этот коэффициент оказался в пределах от 0,65 до 0,83. У рыб с хорошо обтекаемой формой тела (как макрель) коэффициент меньше, а у рыб с плохо обтекаемой формой, как угри,—наибольший. Угорь работает своим двигателем наиболее рационально. С этим можно связать громадные переходы угрей из глубин середины Атлантического океана к берегам Европы.

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

Второй путь осуществили пингвины (Sphaeniscidae),—они потеряли способность летать, и их крылья превратились в род ластов, совершенно сходных по общему виду с лапами хотя бы плавающих черепах. Ласты

пингвинов покрыты очень мелкими, своеобразно измененными перьями, похожими на чешую. При гребле пингвины двигают свои крылья в воде назад и вниз, а не вперед и вниз, как делают это птицы при полете. Лапки у пингвинов служат почти исключительно рулями (рис. 66, 67).

Третьим путем пошли поганки (Podicipidae), гагары (Colymbidae) и ископаемая птица меловой эпохи *Hesperornis*. У всех этих птиц главным органом плавания являются лапки, отнесенные на задний конец тела, как у многих плавающих птиц, что же касается крыльев, то они в воде или совершенно не работают, как у поганок и гагар, сохранивших однако полную способность летать по воздуху, или же, как у *Hesperornis*, редуцированы почти целиком, так что от всей передней конечности у них остался рудимент только одного плеча в виде тонкой длинной косточки



Рис. 66. Гнездовая колония пингвинов *Aptenodytes forsteri* на берегу Антарктики.

(рис. 68). С плаванием связано и необычайное развитие надколенной чашечки (*patella*) как у *Hesperornis*, так и у гагар.

Киты, являющиеся замечательными пловцами, произошли от хищных млекопитающих в эпоху среднего миоцена (*Protocetus*). В связи с питанием рыбой, за которой надо быстро гоняться, и выработались, с одной стороны, торпедная форма тела, а с другой—большое количество, у некоторых видов до 240, одинаковых острых с одной вершиной зубов, в совершенстве приспособленных для захватывания рыбы. Основным органом движения у китообразных, как и у большинства рыб, является хвостовой плавник, лежащий в горизонтальной плоскости, а не в вертикальной, как у рыб. Изгибаются не только основание хвоста, но и самостоятельно его лопасти, причем с каждым вторым ударом голова у ряда китообразных поднимается вверх, и животное получает возможность захватывать атмосферный воздух. В таких условиях путь движения оказывается волнообразным в вертикальной плоскости. Замечательное распределение сухожилий в хвосте дельфинов изображено на рис. 69. Математическая правильность их распределения несомненно связана с функцией этого органа как пропеллера.

Что касается всех ластоногих (Pinnipedia), как обыкновенных тюленей (Phocidae), так ушастых (Otariidae) и моржей (Odobenidae), то они произошли подобно китам от наземных хищников. Однако прародичи этих групп водных млекопитающих вероятно еще на суше, до перехода к водному образу жизни, имели укороченный хвост. Поэтому он у них остался коротким и при водной жизни; их задний конец тела не смог уже дать начала хвостовому плавнику—основному органу движения у китов и сирен. Все ластоногие пользуются при плавании или передними конечностями, или задними, или теми и другими вместе, а хвост в движении не играет у них никакой роли (совершенно те же три основных пути приспособления мы видели уже у водных птиц). Ушастые тюлени в качестве основного органа движения употребляют передние конечности, а задние служат у них рулями. Умение их держаться в воде поразительно, — они даже спят на воде (рис. 70).

Настоящие тюлени плавают, наоборот, с помощью задних конечностей, которые при этом находятся у них в вертикальном положении, как рыбий хвост, и работают совершенно подобно послед-

нему; задние лапы тюленей сходны с рыбьим хвостом не только функционально, но еще и по своей форме; у многих тюленей 2-й палец задних конечностей является самым малым, а 1-й и 5-й—самыми большими; благодаря тому, что все пальцы соединены плавательной перепонкой, на свободном крае лапы образуется серповидный вырез, совершенно как у рыбьего хвоста. На основании вышесказанного мы должны сравнить задние лапы тюленей именно с вертикальным хвостом рыб, а не с горизонтальными хвостовыми плавниками китов и сирен. Передние конечности у тюленей служат рулями. Моржи при плавании пользуются и передними и задними конечностями.

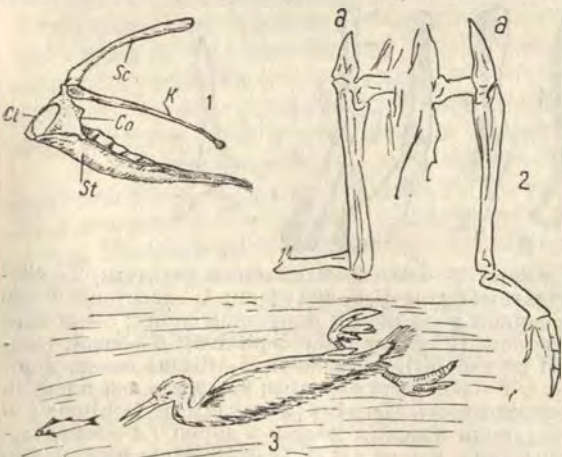


Рис. 68. *Hesperornis regalis* Marsh.

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



Рис. 67. Пингвин и черепаха во время плавания.

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

Таким образом ушастых тюленей в отношении способа плавания мы можем сравнить с пингвинами; все они вместе с плезиозаврами и морскими черепахами построены

по типу гребных судов. Настоящие тюлени по способу плавания сходны с гесперорнисом и гагарами; эти организмы осуществляют совершенно другой принцип—принцип торпеды с двигателем на заднем конце.

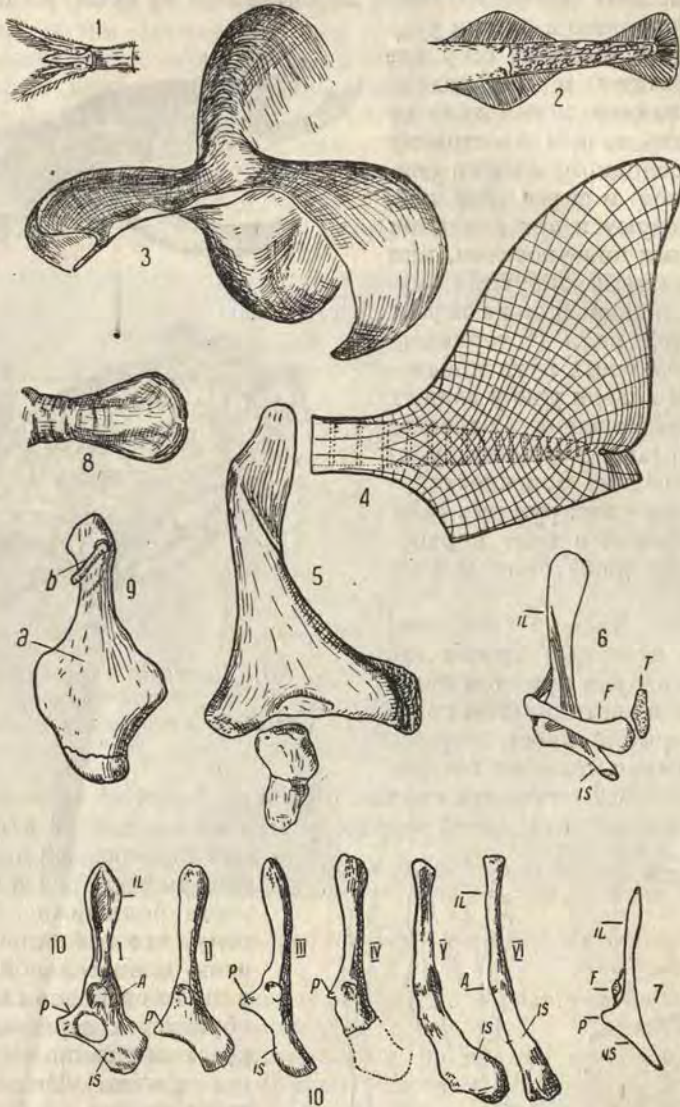


Рис. 69. 1—хвостовой веер (telson) мизид; 2—хвостовой плавник сагитты; 3—хвостовой плавник зародыша дельфина *Platanista gangetica*, вид сзади; 4—хвостовой плавник дельфина с указанием путей сухожилий в среднем и наружном слоях; 5—правая тазовая кость и рудимент бедра у кашалота (*Physeter macrocephalus*); 6—левая тазовая кость гренландского кита (*Balaena mysticetus*), вид снизу (*il*—ilium, *is*—ischium, *f*—femur, *t*—хрящевая tibia); 7—то же у *Balaenoptera physalus*; 8—хвостовой плавник сирены *Manatus latirostris*; 9—левая тазовая кость *Manatus* (*a*—рудимент ischium; *b*—рудимент бедра, femur); 10—I—VI—редукция тазовых костей у сирен (*A*—вертлужная впадина, *P*—pubis, остальные обозначения, как на 6 и 7); I—*Eotherium* из среднего эоцена; II—*Eosiren* из верхнего эоцена; III—*Halitherium* из среднего олигоцена; IV—*Metaxytherium* из среднего миоцена; V—*Halicore dugong*, современный, берега Австралии, VI—*Halicore tuberculata*, современный, Красное море.

Сиреновые (*Sirenia*) в противоположность китам—потомкам наземных хищников—произошли от наземных копытных, перешедших к водному образу жизни в середине эоцена. Подобно китам они не имеют зад-

них конечностей, а передние конечности превращены у них в лапы с небособленными снаружи пальцами, но иногда с заметными ногтями. Подобно китам они имеют и прекрасно развитый горизонтальный хвостовой плавник, округлый по свободному краю у ламантина и с полукруглым вырезом, совершенно сходным с плавником китов—у дюгонга. От задних конечностей сохранились среди мышц лишь рудименты тазовых костей и иногда еще зачатки бедра. Филогенезис редукции тазовых костей (рис. 69) у сиреновых от *Eotherium* до *Halicore* через целый ряд родов и вымерших сиреновых является одним из немногих по своей полноте и наглядности. Это можно объяснить себе тем обстоятельством, что по всей видимости

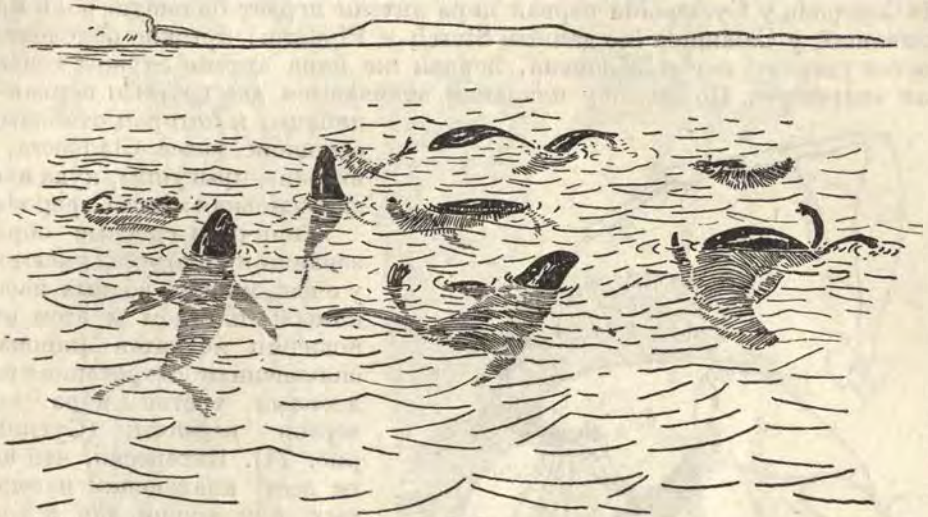


Рис. 70. Положения, принимаемые нотиками в воде.

эволюция сиреновых от эоцена вплоть до угасания их в современную эпоху протекала в однородных, мало-менявшихся условиях,—у поросших растительностью берегов рек и морей. Последовательно и постепенно увеличивались и улучшались их приспособления к окружающим условиям. В противоположность передним лапам китов, ихтиозавров и морских ящеров лапы сиреновых сохранили подвижность локтевого сустава, который имеется и в ластообразном крыле лингвинов.

Хвостовые плавники в виде широких пластинок имеют также: из червей—*Sagitta*, из ракообразных—личинки *Zoëa* и вымершие *Gigantostaca*, как например *Pterygotus*. У последних хвост служил вероятно рулем высоты. Расширенную пластинку в общей сложности образует у *Thoracostraca* пятилопастный хвостовой плавник, составленный из *telson* и пары двойных ножек. Все эти конвергентные образования изображены на рис. 69.

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

Определенные животные, как например аллигаторы, пользуются разными способами плавания, которые в общей эволюции животного мира оказываются закрепленными за отдельными родами и видами. Аллигаторы могут медленно прогуливаться в воде, работая всеми четырьмя ногами, могут двигаться в воде, плавая с помощью только задних ног, и наконец могут быстро плавать с помощью изгибов хвоста, прижав все конечности плотно к телу.

Плавание с помощью рычагов. Движение с помощью рычагов, которое можно приравнять к нашей обычной весельной гребле, среди водных животных особенно распространено у водных членистоногих и у позвоночных и частично уже описано выше. Что касается *Copepoda* и *Cladocera*, то, как будет указано ниже (в главе о роли света), они отличаются друг от друга в том отношении, что свет, не влияя на плавание *Copepoda*, очень сильно влияет на плавание *Cladocera*. Основным органом плавания у *Cladocera* является вторая пара антенн, у *Copepoda*—первая пара, челюстной орган и челюстные ножки; настоящие ножки у *Copepoda* при плавании неподвижно обращены вперед и приложены к телу. Из *Copepoda* у *Cyclopoida* первая пара антенн играет большую роль при плавании, у *Calanoida* (по данным Storch и Pfisterer) прыжок обуславливается ударами ног и abdomena, первая же пара антенн служит только для «парения». По способу плавания отличаются две группы: первая—

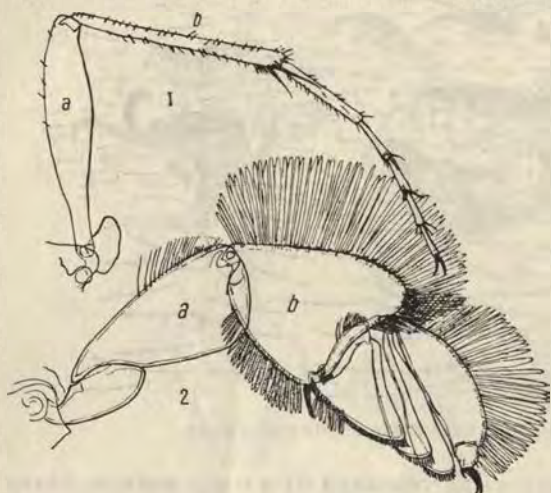


Рис. 71. Сравнение задних конечностей бегущего и плавающего жуков.

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

пловцы, к которой относится основная масса *Cladocera*, и вторая—прыгунцы, куда входит основная масса *Copepoda*. Типичные гребные образования в виде весел имеются у очень многих водных насекомых; идеалом в этом отношении является широкая сплюснутая, отороченная волосками третья пара ног жуков вертячек (*Gyrimus*, рис. 71). Интересно, что ноги всех плавающих насекомых, как жуков, так и клопов, изменяются по одному совершенно определенному пути. Во-первых, общая длина всех конечностей в процентном отношении к длине тела сокращается, падая, например у вертячки (*Gyrimus*), до 35—40%, в то время как у сухопутных *Carabus* (жужелиц) и наземных клопов она доходит до 123—124%. Затем у плавающих насекомых в каждой конечности лапка удлиняется за счет голени; голень наземных клопов и жуков доходит до 35 и 50% длины конечностей, а у водных—падает до 17—18%. Наоборот, лапка (*tarsus*) падает у сухопутных до 13% и поднимается у водных до 42—48%. В-третьих, бедро, голень и лапка у водных насекомых сплюсциваются; вместо неправильно рассеянных иголок у них появляются правильные ряды, и на спинной и на брюшной стороне развиваются сплошные гребешки. Подобные же плавательные конечности, напоминающие весла, были у всех плавающих типов вымерших *Gigantostrea*.

Веслами же являются и плавательные ножки многих высших ракообразных. Замечательно устроена пятая пара ног плавающего краба *Portunus*; сустав последнего, расширенного в виде весла членика работает так, что при заносе ноги вперед членик сгибается, уничтожая сопротивление пластинки воде; при обратном движении пластинка выпрямляется и нога работает. Это напоминает известный способ гребли, когда весло заносится вперед в воздухе плашмя, а затем при опускании весла в воду его гребущая поверхность ставится вертикально.

Как было указано выше, у некоторых водных птиц, например у пингви-

нов, у рептилий, как у ихтиозавров и плавающих черепах, у китов и сирен конечности превратились в более или менее широкие гребные пластинки, плавники или ласты, сходные, как видно на рис. 72, по общему облику с грудными плавниками ряда рыб. Преобразование в ласты передних конечностей шло одинаково у ихтиозавров и китов; общим признаком яв-

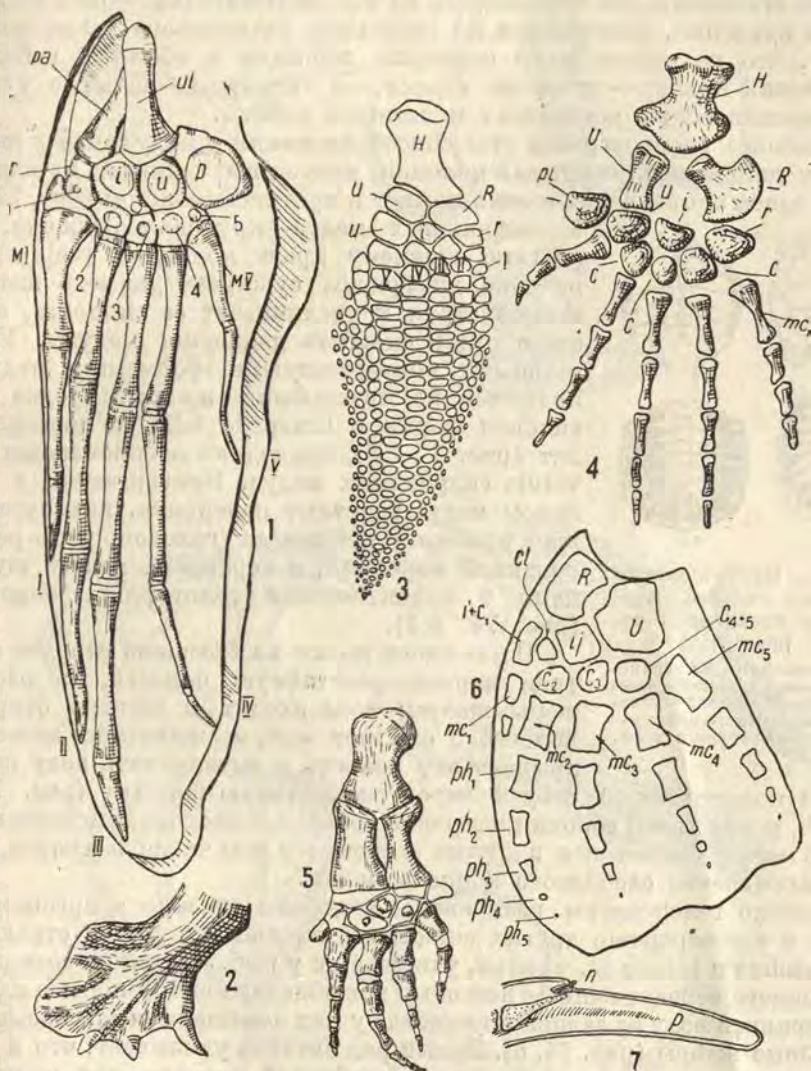


Рис. 72. Ласты и плавники рептилий, ластоногих и китов.

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

ляется уничтожение локтевого сустава, укорочение и плотное прилегание друг к другу всех костей, в том числе и основных—плечевой и локтевой, локтевой и лучевой—и сильное увеличение числа фаланг. У некоторых ихтиозавров увеличилось и число пальцев; так, у *Eurypterygius communis* var. *hyperdactyla* в ластву после ulna и radius можно насчитать до 27 рядов мелких косточек вдоль по ластву и до 10 рядов поперек (рис. 72).

Для увеличения гребной поверхности служат плавательные перепонки между пальцами у водных птиц и водных млекопитающих, как выдра, бобр и др. Облегчению плавания содействует и легкость костей, например у китов, и редукция костного панцыря у черепахах (рис. 73).

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

Наиболее распространен этот способ движения у медуз, как у акалеф, так и у гидроидных; сокращая колокол, медуза выталкивает из-под него воду в одном направлении и сама плывет в противоположном (рис. 74, 3, 4).

У гидроидных медуз—круговая оторочка, идущая по нижнему краю колокола (*velum*), наподобие диафрагмы суживает диаметр выталкиваемой струи и увеличивает ее скорость, а вместе с тем и скорость движения медузы. Удивительными конвергентными формами с медузами являются из простейших животных одна жгутиковая форма и *Craspedo tella* из цистофлагеллат (рис. 74 1, 2); последняя воспроизводит даже *velum* гидроидных медуз. Конвергентно с колоколом медуз работают перепонка, натянутая между руками у некоторых головоногих с редуцированной воронкой, и перепонка между щупальцами у планктической голотуррии *Pelagothuria* (рис. 74, 8, 5).

Восьминоги имеют на брюшной стороне своего рода карман—мантийную полость, где расположены жабры; вода входит в широко открытую полость и омывает жабры; животное может закрывать эту полость и выталкивать воду из мантийной полости узкой струей через специальную воронку (рис. 74, 7); обычно, когда конец воронки направлен вперед, животное движется назад, но оно может двигаться и в другие стороны, в том числе и вперед, изменяя направление свободного конца воронки.

Подобно головоногим реактивное движение связано с органами дыхания и у совершенно других животных, именно у личинок стрекоз родов *Aeschna* и *Libellula*, у сальп, у пирозом и у рыб. Личинки стрекоз кроме обычного передвижения с помощью ног обладают способностью плавать, выпрыскивая воду из задней кишки, где у них помещаются так называемые трахейные жабры (рис. 74, 6). Целый ряд авторов указывает, что и у рыб струя воды, выпрыскиваемая из-под жаберной крышки при выдыхании (рис. 75), играет немалую роль в процессе плавания. У сальп и пирозом выталкивание воды, служившей для дыхания, является единственным способом активного передвижения. Некоторые гребешки, моллюски рода *Pecten*, лежащие обычно на дне, способны плавать путем выпрыскивания воды из-под створок, как бы хлопая створками; при этом они плывут в направлении не спинного края, где помещается замок, а в направлении брюшного, свободного края; происходит это потому, что выталкиваемая вода благодаря наличию особой оторочки по свободному краю мантии стекает только по краям замка раковины, двигая животное в противоположном направлении, в сторону свободного края раковины (рис. 74, 9, 10).

Стабилизаторы и рули (рис. 76, 77, 78). Подвижные или неподвижные придатки тела животных, которые изменяют направление дви-

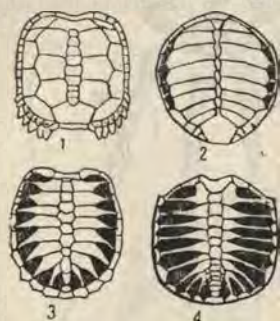


Рис. 73. Прогрессивная редукция костей панцыря у плавающих черепахах.

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

жения и плоскость которых обычно не совпадает со срединной плоскостью организма, являются рулями. Такие же придатки, плоскость которых совпадает или параллельна со срединной плоскостью организма и с на-

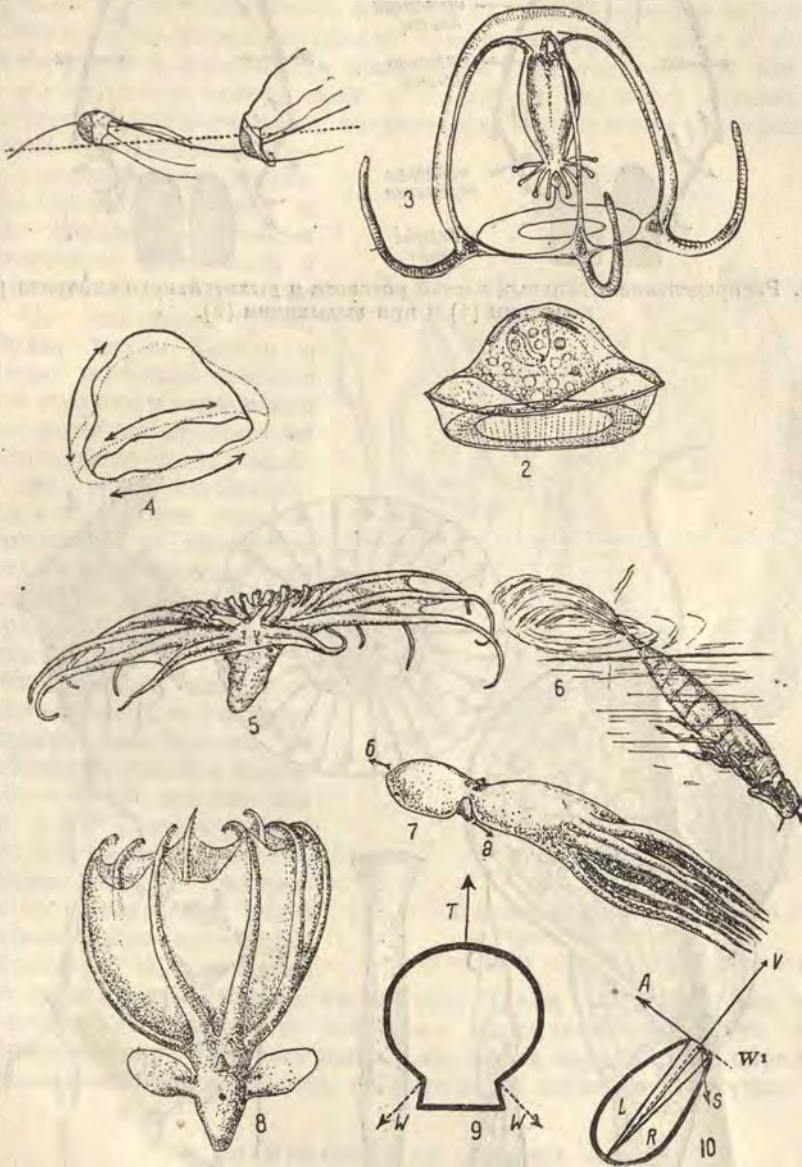


Рис. 74. Движение водных животных реакцией вытекающей жидкости (реверсивный удар).

1—жгутиковое *Medusochloris phiale*; 2—инфузория *Craspedotella pileolus*; 3—медуза *Cytaeis vulgaris*; 4—сокращение колокола медузы *Tima flavilabris*; 5—целагическая голотурия *Pelagothuria*; 6—личинка стрекоты, выбрасывающая воду из задней кишки; 7—плавание восьминога *Octorpus vulgaris* (а—направление струи воды; б—направление движения животного); 8—медузовидное головоногое *Cirrothauma*; 9—10—плавание морского гребешка *Pecten* [9—вид сверху: W—направление токов воды, T—направление движения животного; 10—вид сбоку: V—косое восходящее движение гребешка, являющееся результатом того, что не вся вода, выпрыскиваемая животным идет по направлению W (см. 9); часть ее выходит между оторочками по направлению W¹, сообщая животному направление по A; S—действие силы тяжести].

правлением его движения, являются киями или стабилизаторами: они содействуют сохранению данного направления движения.

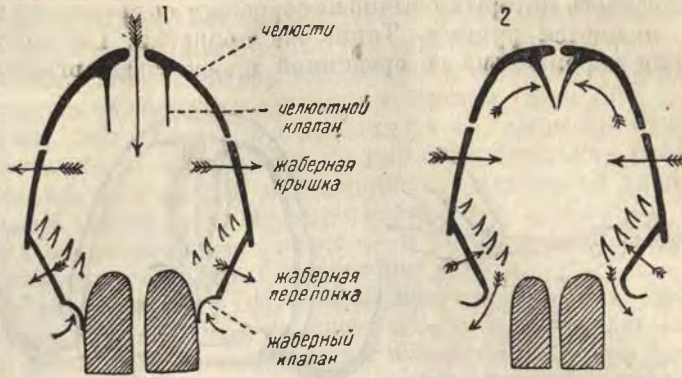


Рис. 75. Распределение отдельных частей ротового и дыхательного аппарата рыб при вдыхании (1) и при выдыхании (2).



Рис. 76. Спиральная форма и движение по спирали планктических организмов.

1—диатомей *Planktoniella solis* спиралеобразно изогнутыми плавательными пластинками; 2—*Phacus longicauda*; 3—*Euglena tripteris*; 4—*Ceratium cognatum*; 5—*Tintinnus acuminatus*; 6—движение *Anurea cochlearis*; 7—движение *Triposolenia*.

Парные грудные и брюшные плавники у рыб являются рулями высоты и кроме того служат для поддержания равновесия тела таких рыб, у которых, как например у плотвы (*Leuciscus rutilus*), центр тяжести их воздушного пузыря лежит ниже центра тяжести их тела. Лишенные парных плавников такие рыбы перевертываются брюхом вверх. Спинной и анальный плавники у рыб с змеевидным движением всего тела служат для увеличения вертикальной поверхности, у остальных являются киями, стабилизаторами, содействующими сохранению направления движения; при поворотах эти плавники нередко складываются. Килем служат спинной плавник и задняя, сильно сдавленная предхвостовая часть тела у многих китообразных. Ряд рыб, как например тунец, скумбрия, акула *Lamna* и др., имеет по бокам хвоста с каждой стороны иногда очень сильно развитые продольные горизонтальные кили. Подобного же рода стабилизаторами или рулями являются головные и хвостовые выросты у планктических пресноводных ракообразных, у *Daphnia* и *Bosmina*; эти выросты считались прежде или балансирами или приспособлениями для увеличения поверхности трения. Об их работе как рулей и стабилизаторов будет сказано ниже, в главе о температуре.

Ряд жгутиковых имеет такую форму тела, что при плавании они описывают более или менее удлиненную спираль (рис. 76). При этом они и сами вращаются вокруг оси своего тела. Такие приспособления содействуют вероятно сохранению животным направления его пути подобно движению снаряда при выстреле из нарезных орудий. По спирали плавают также многие инфузории, коловратки и личинки некоторых рыб.

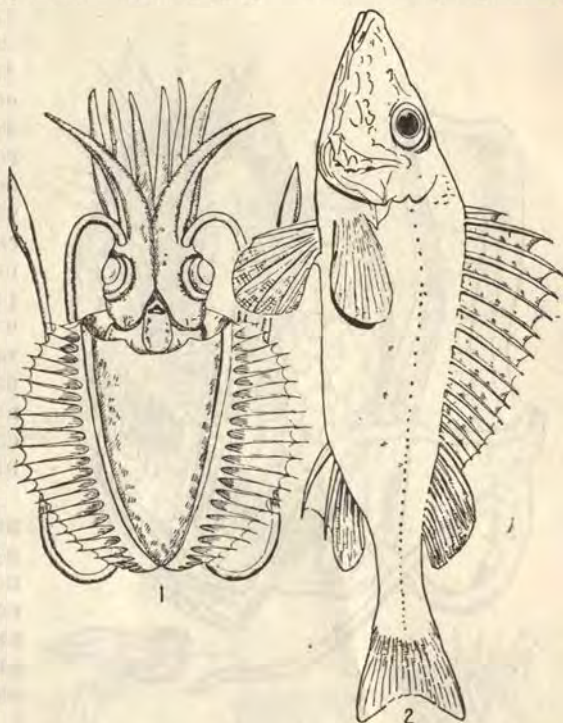


Рис. 77. Конвергентные формы плавников у рыбы и головоногого моллюска.

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

IV. ПОВЕРХНОСТНАЯ ПЛЕНКА ВОДЫ

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

Свободная поверхность воды, как и всякой жидкости, представляет собой нечто вроде натянутой пленки, которая стремится сократить свою площадь до возможно крайних пределов. Объясняется это действием молекулярных сил. От тех же сил зависит еще ряд следующих обстоятельств. Если мы будем опускать в воду вертикально гладкую пластинку из вещества, которое смачивается водой, то последняя поднимается у места своего соприкосновения с пластинкой и, действуя как растянутая пленка,

прикрепленная к стенкам сосуда и к пластинке, будет стремиться эту пластинку утопить; напротив, если пластинка сделана из вещества, которое водой не смачивается, поверхность воды опустится около стенки пластинки и, продолжая оставаться попрежнему растянутой пленкой, будет стремиться такую пластинку поднять из воды. Угол соприкосновения между жидкостью и данным веществом есть, говоря вообще, величина постоянная, каков бы ни был угол наклона пластинки.

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

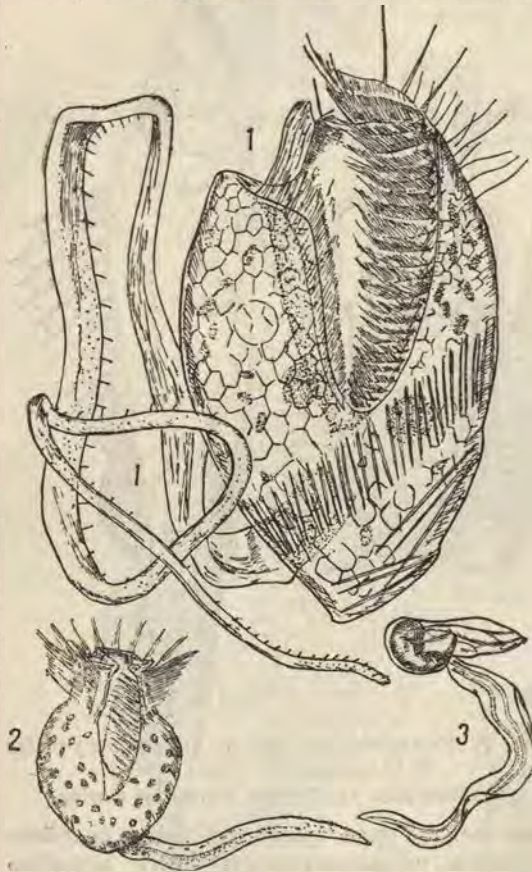


Рис. 78. 1—*Tortonia appendiculariformis* с вытянутым хвостовым придатком, изображенным в сложенном виде; это—высокодифференцированная, исключительно планктическая инфузория; хвостовой придаток производит волнообразные движения и повидимому играет роль в поступательном движении; 2—*Tortonia gracillima*; хвостовой придаток вероятно играет роль стабилизатора; 3—*Appendicularia*.

тела не смачивается водой. Такими будут водомерки (*Hydrometridae*), подуры, некоторые мухи, как *Ephydra*. Это все легкие организмы, которые ходят по поверхности воды, пользуясь упругой поверхностной пленкой как твердой опорой. Более тяжелые и сильные жуки-вертячки (*Cyrtinus*) способны прорывать поверхностную пленку и плавать под водой, но стоит им приблизиться к поверхности, как поверхностная пленка подхватывает их несмачивающееся тело и дает им возможность

утопить несмачиваемую поверхность, поднимать из воды смачиваемую. Первое происходит, если несмачиваемая поверхность попадает на воду сверху почти горизонтально или под очень острым углом, второе—если смачиваемая пластинка подходит снизу к поверхности почти горизонтально или тоже под острым углом. В других же случаях капиллярные силы, поднимающие и опускающие, будут изменяться в зависимости от наклона пластинки. Все эти случаи наглядно представлены на рис. 79.

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

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

Прежде всего возьмем случаи, когда весь водный организм или большая часть его

легко плавать и кружиться по ее поверхности. Летящие над водой по воздуху мухи, однодневки и бабочки имеют несмачивающиеся крылья; если эти крылья коснутся воды своей плоскостью горизонтально или под очень острым углом, то они будут притянуты водой, насекомое окажется не в состоянии освободиться и обычно становится добычей рыб. Однако некоторые стрекозы могут без вреда для себя погружаться в воду для откладки яиц. По указанной выше причине погибают иногда в большом количестве дафнии, ракушковые рачки (*Ostracoda*) и некоторые ли-

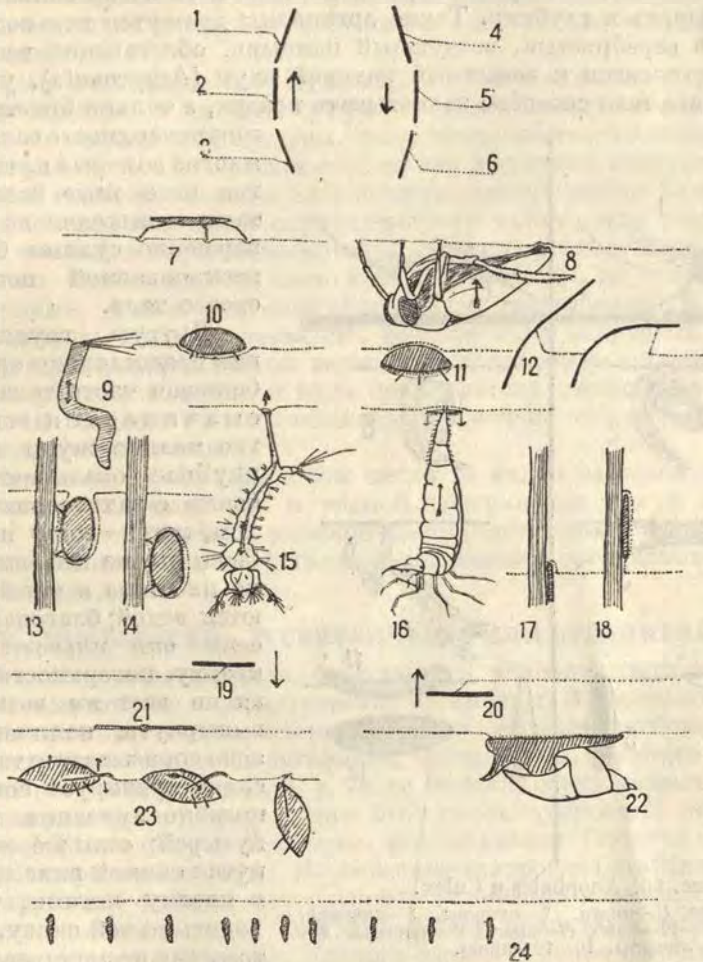


Рис. 79. Роль поверхностного натяжения воды. Слева—несмачивающиеся поверхности и животные, справа—смачивающиеся поверхности и животные.

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

чинки, как *Chironomidae*, если при движении вверх они коснутся своими несмачивающимися телами поверхностной пленки; лежа на боку, они бессильно барахтаются на ней, не будучи в состоянии ее прорвать и уйти под воду.

Другие, как например сравнительно слабый жук *Halipus*, чтобы ныр-

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

многие водяные клопы и другие насекомые ночью вылетают и выходят из воды совершенно сухими благодаря несмачиваемой поверхности своего тела.

Другую группу явлений представляют организмы, большая часть тела которых смачивается водой. Многие мелкие жуки из *Hydrophylidae* оказываются, особенно с захваченным воздухом, легче воды и должны были бы из нее вынырнуть, но их спина и ноги смачиваются водой; благодаря этому, если они плавают спиной вверх, поверхностная пленка не дает им возможности вынырнуть; наличие пленки ясно доказывается тем, что их спина иризирует совершенно подобно иризации мыльных пузырей; если же они повернутся спиной вниз и упрутся в пленку ногами, то могут ходить по ней снизу, подобно тому как несмачиваемые водомерки ходят по ней сверху.

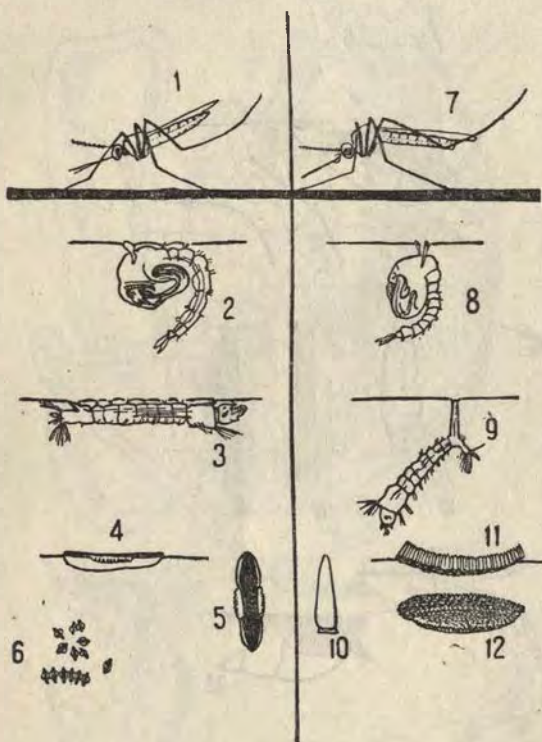


Рис. 80. *Anopheles* и *Culex*.

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

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

Аналогично этим выростам работают розетки у личинки *Stratiomys* султаны личинок *Tipulidae*. У личинки комара (рис. 80) все тело смачивается, но на конце дыхательной трубки имеется специальное образование вроде вогнутой чашечки, которая не смачивается; при плавании она первая достигает поверхности воды, капиллярные силы поднимают ее вверх и поддерживают вместе с ней и все животное, которое тяжелее воды. Керосин в противоположность воде смачивает эти чашечки, и личинки комаров умирают от задушения вследствие потери возможности сообщаться с воздухом. На этом и основано истребление личинок комаров путем поливки луж и прудов керосином или нефтью—так называемая петролизация.

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

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

У. ДНО БАССЕЙНА И СВЯЗАННЫЕ С НИМ ОРГАНИЗМЫ

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

В условиях донной жизни даже на небольшом протяжении одного биотопа, например одной скалы, встречаются существенные местные различия: освещенный солнцем выступ, его теневая сторона, выставленная на прибой скала и ее противоположный бок, защищенный от волн, и т. д. Поэтому неудивительно, что у многих бентических организмов обнаруживается гораздо большая флюктуирующая изменчивость, чем у планктических. На рис. 81 дано изображение замечательной, очень широкой и разнообразной изменчивости у литорального моллюска *Purpura lapillus* из Северного моря.

В условиях бентической жизни личинки прикрепленных организмов садятся нередко настолько близко одна около другой, что выросшие из них организмы, как например устрицы или баланусы, сталкиваются своими раковинами, и последние под давлением соседей получают особую форму—сильно сжатую и вытянутую вверх. Таких явлений в условиях планктической жизни не наблюдается, и поэтому следует признать вполне справедливым положение Дедерлейна, гласящее, что «чем менее подвижным и чем более сидячим является какой-либо организм, тем более изменчивым оказывается его наружный вид».

С биотопом бентали связан целый ряд разнообразных жизненных форм как среди животных, так и среди растений. Всего таких жизненных форм



Рис. 81. *Purpura lapillus*. Локальные формы британских островов. По Куку.

бентали можно насчитать до шести: формы прикрепленные (подвижно и неподвижно), сверлящие, закапывающиеся, свободно лежащие на дне бассейна, свободно двигающиеся по дну и наконец могущие вести нектический образ жизни (иначе нектобентические, или донно-плавающие).

Вся организация у сидячих форм упрощается. Прежде всего конечно уничтожаются или получают другую функцию органы движения,—так например ножки *Cirripedia* стали орудием для лова пищи. У неподвижных двустворчаток, как устрицы и другие, нога исчезает почти совершенно. Многие сидячие формы, как доказывает их организация и история развития, произошли от подвижных, вероятно в литоральной области, где последним грозила постоянная опасность быть выброшенными на берег. Прикрепленные животные, если не считать паразитов, могли образоваться и могут существовать только в водной стихии, а не на суше, потому что только в воде можно, не передвигаясь, добыть даже очень большое количество органической пищи в виде планктона или органического детрита. О своеобразных способах добывания пищи прикрепленными животными речь

бентали можно насчитать до шести: формы прикрепленные (подвижно и неподвижно), сверлящие, закапывающиеся, свободно лежащие на дне бассейна, свободно двигающиеся по дну и наконец могущие вести нектический образ жизни (иначе нектобентические, или донно-плавающие).

1. Прикрепленные формы (сидячие, сессильные)

Влияние сидячего образа жизни на организацию водных животных

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

будет идти ниже в главе 10. Поскольку прикрепленные организмы не передвигаются и не ищут добычи, глаза у них часто отсутствуют или редуцированы. Вследствие выпадения ряда функций общий обмен веществ у сидячих животных сравнительно с свободно двигающимися можно считать пониженным. На воздухе прикрепленными животными являются повидимому только одни кокциды, или червецы (из хоботных насекомых).

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

Т е р м и н ы п е р и ф и т о н , о б р о с т и н а р о с т

Сидячие формы прикрепляются не только ко дну и стенкам бассейна, но и к плавающим предметам. Много сидячих форм живет на плавающих фукусах Саргассова моря; на так называемом «плавнике» — носимых в море стволах деревьев — сидят разные Cirripedia (Lepas, Balanus) и моллюски мидии; Cirripedia прикрепляются и к коже китов; еще в мезозойскую эру к плавнику прикреплялись морские лилии.

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

К о л о н и а л ь н ы е о р г а н и з м ы и г е о л о г и ч е с к о е п р о ш л о е к о р а л л о в ы х р и ф о в

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

Самые древние рифы известны нам из докембрийских слоев. Они не имели большой мощности, представляя собой скорее плиты, и состояли в основе из Cryptozoon и Atikokania — организмов, систематическое положение которых неясно: по наружному виду их можно отнести к гидроидам, губкам или к известковым водорослям.

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

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

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

При всем различии и разнообразии прикрепления прикрепленные организмы, по крайней мере в области спокойной воды, обнаруживают одно общее свойство—именно вытягивание вверх. Это вытягивание развилось под влиянием грозившей всем сидячим организмам опасности быть занесенными осадками, которые непрерывно образуются на дне водных бассейнов. Поэтому в противоположность большинству описанных ниже свободно лежащих организмов, приплюснутых и растущих в горизонтальном направлении, прикрепленные организмы растут в вертикальном направлении (рис. 82).

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

Конус или воронковидная форма (рис. 82) одиночных кораллов (кораллопсидная, кораллоподобная) является конвергентной формой для совершенно различных организмов. Прежде всего она повторяется многими губками, например юрской *Craticularia* и некоторыми видами современной *Euspongia*. В эпоху пермокарбона развилось семейство руконогих *Richthofeniidae*, заключающее в себе ряд родов, быть может очень гетерогенного происхождения, но связанных между собой кораллоподобной формой тела; у рода *Richthofenia* нижняя брюшная створка приняла вид прикрепленного вершиной конуса, а спинная стала почти ровной пластинкой, крышкой, прикрывающей конус; такой же облик имеет и *Productus proboscideus*, брюшная створка которого в виде изогнутого рога стелется по субстрату как трубка сидячих червей.

В меловую эпоху появились кораллоподобные двустворчатые моллюски *Rudistae*. Левая створка у них превратилась в плоскую крышку, снабженную зубами, входящими в углубления нижней правой створки, но без шарнирного сочленения; правая створка превратилась в цилиндр или конус; получается облик двустворчатого моллюска *Hippurites*, со-

вершено тождественный с обликом брахиоподы *Richthofenia*. У *Hippurites gosaviensis* правая створка снабжена продольными валиками, идущими вдоль своей роговидной правой створки; этот гиппурит своим обликом замечательно конвергирует с ракообразным *Purgoma* (из *Cirripedia*), также имеющей вид рога или удлиненного конуса и с такими же, как у *Hippurites*, продольными валиками. Даже иглокожие дают конвергентный облик, как *Syathocystis* среди *Blastoidea*.

Интересное приспособление для поднимания тела над окружающим субстратом встречается среди двустворчатых *Carpinulidae*: у рода *Diceras* завернуты спирально вершины обеих створок, совершенно как у брюхоногих моллюсков, причем прикрепленная спираль часто бывает более растянутой; у рода *Carpinula* она стала даже конусной, как у кораллов и рудистов, а другая створка, или крышка, сохранила еще свой спиральный завиток (рис. 82).

Наиболее экономным является подъем морских лилий на стебельке. У других организмов вместо гибкого стебелька имеется неподвижный столб, и на нем уже расширенное как ваза или шапочка гриба остальное тело животного, например у губки *Coeloptychium*. Подобные грибовидные формы имеются у мшанок Карского и Баренцова морей *Alcyonidium disciforme* и у ископаемой лилии *Petalocrinus*.

Многоэтажные постройки совершенно конвергентного характера в виде

ряда грибов, поставленных друг на друга, дает, с одной стороны, меловая кремневая губка *Pleurochorum*, а с другой—каменноугольная мшанка *Archimedes* (рис. 83). Сюда же относится и облик губки нептунова чаша.

Другие животные сами превращаются в столб, вернее—в трубу, как стеклянные губки *Euplectella*. Труба вообще представляет собой образование, соединяющее большую крепость с наименьшей затратой материала. Скелет *Euplectella* кроме продольных вертикальных и круговых горизонтальных скелетных образований имеет еще и ребра в виде идущих вдоль цилиндра навстречу друг другу спиральных линий, пересекаю-



Рис. 82. Воронковидная или кораллоподобная (кораллопсидная) форма прикрепленных организмов. 1—роговая губка *Euspongia*, 2—силурийский коралл *Strepotelasma*; 3—современный коралл *Caryophyllia*; 4, 5, 6—прикрепленные двустворчатые моллюски *Diceras*, *Requena* и *Carpinula*; 7, 8—наружный и внутренний вид двустворчатого мелового моллюска *Hippurites*; 9—третичный усонгий рак *Coeloptychium*; 10, 11—наружный и внутренний вид пермской брахиоподы *Richthofenia*.

щихся под прямым углом и соответствующих линиям сжатия и натяжения при наличии давления, перпендикулярного к продольной оси полого цилиндра. У прикрепленных брюхоногий, как например у *Vermetidae* и у свободно лежащих *Siliquaria*, раковинная спираль разворачивается, а сама раковина непомерно удлиняется и становится длинной, постепенно увеличивающей свой диаметр трубкой. Подобные трубки свойственны массе сидячих червей, например роду *Protula* (рис. 84); однако вершина у них все же бывает часто завита спирально. Трубки служат как органами защиты, так и опоры. Кроме червей они имеются еще у современных трубчатых кораллов, например у красного органичного коралла, и у ископаемых *Tabulata*.

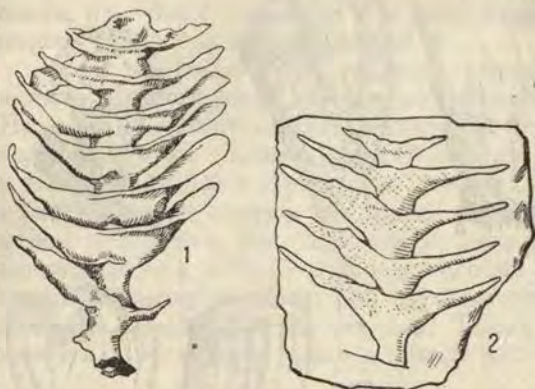


Рис. 83. Меловая кремневая губка *Pleurochoetium* (1) и каменноугольная мшанка *Archimedes* (2).

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

Способы прикрепления. Наиболее простым и наименее изысканным является прямое прикрепление, как бы приклеивание известкового или другого наружного скелета животного к служащей ему опорой скале; в пункте прикрепления скелет заполняет все ямки и углуб-



Рис. 84. Трубчатые образования у неподвижно прикрепленных организмов.

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

ления своей опоры, непосредственно с ней сливаясь. Так прикрепляются например одиночные кораллы; таков же по существу, только осуществленный с помощью другого материала, способ прикрепления у бурых водорослей посредством прикрепительных дисков в молодом состоянии или сменяющих их впоследствии корневидных выростов (рис. 85).

Прирастание у кораллов осуществляется двумя путями. У *Rugosa* из тетракораллов (*Tetracoralla*) способностью прикрепления обладала вся бо-

ковая стенка тела (боковое прирастание); у гексакораллов (*Hexacoralla*)— только самая подошва (осевое прирастание). Поэтому *Rugosa* обладали еще способностью давать боковые корневидные выросты; благодаря такому усиленному прикреплению они могли держаться в прибойной зоне, в палеозойских рифах; однако, будучи лишены способности размножаться

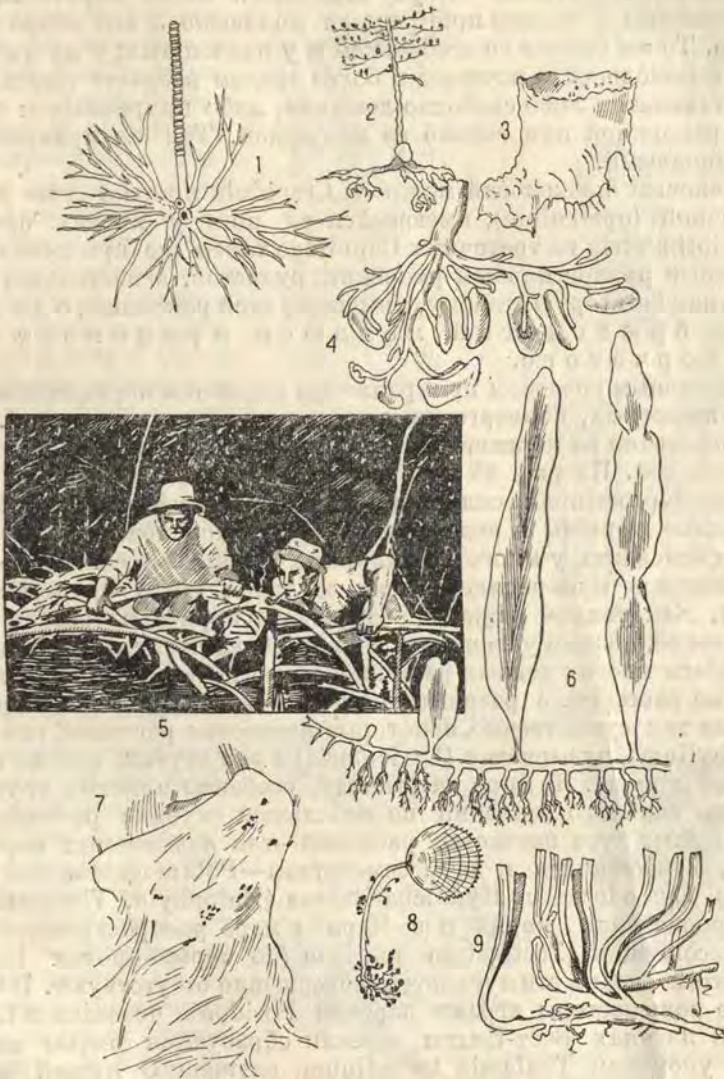


Рис. 85. Корневидные выросты.

1—силурийская морская лилия *Euscalyptocrinus*; 2—глубоководный коралл хризогория; 3—корневидное образование у силурийского коралла *Polyopora*; 4—прикрепление *Laminaria* к мелкому галечнику; 5—мангровые заросли; 6—одноклеточная водоросль *Caulerpa prolifera*; 7—глубоководная губка *Rhexopeta garhani*; 8—брахиопода с разветвленной ножкой; 9—корневище *зостеры*.

делением и образовывать массивные полипняки, они с эпохи среднего триаса уступили свое место в природе гексакораллам. Антитезой грубому и неподвижному прикреплению одиночных кораллов является приращение морских лилий. Благодаря наличию членистого стебелька они, будучи прикрепленными, все же сохраняют некоторую подвижность, а стебелек высоко поднимает их тело при относительно малой затрате строительного материала. Аналогичные стебельки имеются еще у многих инфу-

зорий, гидроидов и ряда плеченогих. Еще более развитым приспособлением можно считать сокращающийся стебелек ресничных инфузорий.

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

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

Своеобразным способом прикрепления являются корневидные выросты сидячих животных, конвергентные корням наземных растений. Уже выше мы указывали на корневидные выросты у одиночных кораллов и ризоиды водорослей. На рис. 85 изображены корневидные выросты у морской лилии *Eucalyptocrinus* из силура и у современных гидроидов *Antennularia*. Корневидные выросты в виде беспорядочно расположенных иголок имеются при основании у многих стеклянных губок. В пресной воде корнями и корневищами прикрепляется вся основная масса цветковых водных растений. Как увидим ниже, первая задача корней в пресной воде—это прикрепление, а затем уже подача зольных элементов; оторванные бескорневые побеги многих водных растений не погибают, как лишенные корни воздушные растения, а развиваются далее; и в тихой воде, где прикрепление не так существенно, некоторые цветковые растения, как роголист (*Ceratophyllum*), пузырчатка (*Utricularia*) и ряд других, вообще совсем не развивают корней. В море на рыхлых, особенно илистых грунтах, при отсутствии сильного волнения на небольшой глубине развиваются целые подводные луга цветковых растений—так называемых морских трав (эналид), относящихся к двум семействам—*Potamogetonaceae* (*Zostera*, *Posidonia*, *Cymodocea*) и *Hydrocharitaceae* (*Halophyla*, *Thalassia*). Так, в северо-европейских морях и в Черном море распространены луга зостеры—ассоциация *Zosteretum marinae* (по терминологии ботаников). В Ледовитом океане эти луга почти совершенно отсутствуют. В Средиземном море роль зостеры играют заросли *Posidonia oceanica* и *Cymodocea nodosa*. В лагунах Вест-Индии заросли образуются пятью видами, из которых упомянем *Thalassia testudinum*, служащую пищей черепахам. У берегов Дании заросли зостеры и ее детрит играют основную роль во всем круговороте жизни тамошних вод (подробнее об этом см. ниже—в главе о пище).

В солоноватых водах Северной Европы и в Черном море имеются заросли рдеста (*Potamogeton*),—ассоциация ботаников *Potamogetonetum pectinatis*. Зостера и другие эналиды держатся в рыхлом грунте помощью сильно развитых корневищ, которые и способствуют образованию сплошных лугов зарослей. Аналогичное корневищам образование в виде горизонтального стебля имеет и водоросль *Caulerpa*, живущая в сходных с зостерой условиях.

В тропиках по краям лагун, бухт и в устьях рек имеются так называемые мангровые заросли, мангровые болота (рис. 85) из вечнозеленых ку-

стов и деревьев; флора эта не богата—всего около 26 видов из 9 семейств, причем некоторые из них распространены очень широко; особенно развито семейство Rhizophoraceae; наиболее глубоко уходит в воду род Rhizophora. В жидком, вонючем, переполненном органическими остатками илу они держатся с помощью большого количества воздушных корней, которые отходят от ствола и дугообразно опускаются в ил; таким образом дерево поддерживается в своем зыбком грунте целым рядом дугообразных подшорок, своего рода ходуль, благодаря чему ризофоры с успехом могут сопротивляться действию волн и ветра. Среди корней находит себе приют специальная фауна: она особенно обильна ракообразными и характерна наличием рыбы-прыгуна (*Pegiphthalmus*). Масса воздушных корней образует очень частое сплетение, которое способствует завоеванию моря суши.

2. Сверлящие формы

Моллюски, сверлящие скалы, работают или механически, употребляя раковины, как напильники (например фоллады с зубчатыми выростами на переднем краю раковины), или химически за счет угольной или другой кислоты (например современный гладкий морской финик *Lithodomus*). Работающие механически могут и должны при работе ворочаться в своей норе, а работающие химически в своей норе могут и не ворочаться; поэтому у многих из них, как у *Petricola*, нора имеет в поперечном разрезе не круглую, а овальную, довольно вытянутую форму. У активно сверлящих моллюсков раковина бывает часто настолько закручена, а у каменноугольного *Spirodon* закручивание ушло настолько далеко, что вся раковина превратилась в настоящее сверло (рис. 86, 87, 88).



Рис. 86. Сверлящие организмы.

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

3. Закапывающиеся формы

Ряд организмов из разных классов в поисках защиты или пищи или за тем и за другим уходит в самый грунт бассейна (рис. 89). Закапывающиеся виды имеются и на суше: черви, кроты и пр. Поэтому само закапывание подвижной формы не представляет собой чего-либо специфического



Рис. 87. Сверлящие организмы.

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

для водных организмов, в силу чего наше внимание привлечет закапывание лишь тех классов, которых нет на суше и приспособления которых уже поэтому будут своеобразны, а также жизнь тех форм, которые играют большую роль в круговороте водной жизни. Среди животных, которые закапываются в грунт, можно различить три группы: 1) формы, которые закапываются только временно, как камбалы, сепии, иглокожие (например звезда *Astropecten*), крабы; 2) формы, которые все время проводят

в песке или в илу, но сохранили способность передвигаться в самом грунте; таковы многие морские ежи, брюхоногие и двустворчатые моллюски, брахиоподы; 3) формы, строящие себе постоянный домик, который обыкновенно не оставляют, а лишь надстраивают, — черви.

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

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

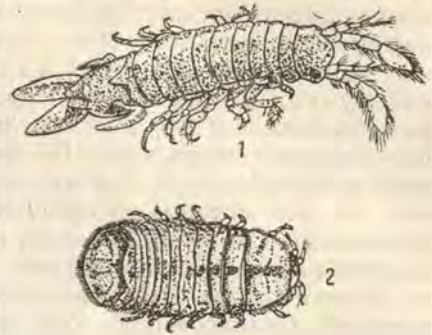


Рис. 88. Сверлящие ракообразные.
1—*Chaelura terebrans* (Amphipoda); 2—*Limnoria lignorum* (Isopoda).

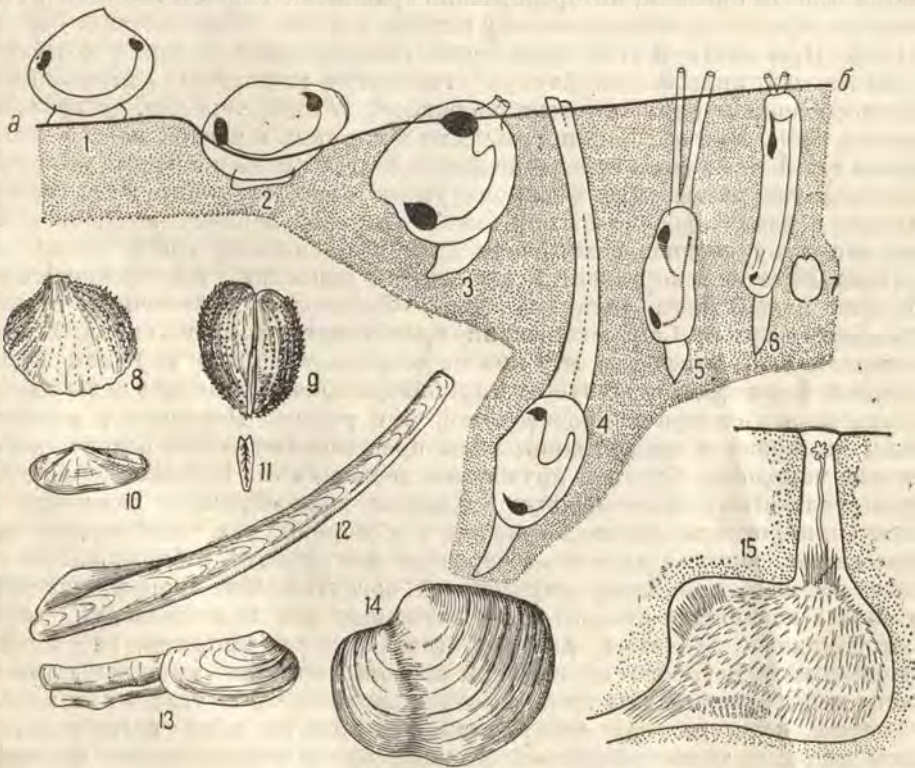


Рис. 89. Закапывающиеся животные.

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

стороне симметричная, с ясно обособленными спинной и брюшной сторонами обуславливается все же подвижностью этих форм; малоподвижные формы ежей прибойной зоны, прячущиеся в норы, сохраняют радиальную симметрию. Рот при наличии определенного движения организма передвинулся вперед, что повлекло за собой перемещение и задне-проходного отверстия к заднему и нижнему концу тела. Выемка на передней стороне овального тела, придающая ему сходство с сердцем игральных карт, образуется углубленным каналом, идущим от рта к верхнему полюсу; канал прикрывается находящимися по его краям иглами, которые наклонены к оси канала и превращают его в трубу, защищенную от окружающего песка и ила. На верхнем полюсе этот канал сходится, как один из лучей звезды, с четырьмя другими каналами (амбулакральные ряды), со дна которых поднимаются амбулакральные ножки, служащие здесь лишь для целей дыхания, как жабры; на брюшную сторону амбулакральные ножки не заходят.

Вокруг центра схождения всех амбулакральных полей стоят высокие иглы, обуславливающие сообщение дыхательных органов всего животного с окружающей водой. Когда еж, например *Echinocardium*, закапывается на глубину 10—15 см, длины самих игол уже не хватает; зато около игол имеются подвижные колбочки, которые выделяют клейкую слизь. Эту слизь иглы прижимают к окружающему песку; он проклеивается, и по мере углубления животного в песке образуется специальная дыхательная трубка наподобие каминной трубы. Чистота в этом канале поддерживается особым органом, который можно сравнить с гирей и венчиком у трубчатых. Слизь скрепляет стенки у пещеры и ходов, устраиваемых спатангидами. При питании этих ежей путем заглатывания больших количеств песка и ила аристотелев фонарь становится излишним,—специальным приспособлением является ложкообразное, в виде черпака, устройство нижней губы. При высокой потребности в дыхании и чистой воде у иглокожих движение воды в пещере поддерживается кроме движения игол еще наличием так называемых фасциол—узких дорожек, ленточек, пересекающих в различных, более или менее горизонтальных, направлениях всю скорлупу сердцевидных ежей; иглы в фасциолах очень малы, но их покрывает сильно развитой ресничатый эпителий, поддерживающий по всей поверхности тела ток воды. Фасциолы свойственны только копающим формам. Самозакапывание происходит с помощью игол. У всех спатангид иглы невелики, и у них не встречаются иглы тяжелой булавообразной формы, как у живущих в прибойной зоне. Копающие иглы имеют разную форму смотря по производимой ими работе. Передние в направлении движения и закапывания иглы представляют собой острое, работающее наподобие буравов круговыми движениями; идущие дальше по бокам тела иглы, производящие все вместе волнообразные движения от рта к спине, откидывают песок вперед и в стороны; для такой работы эти иглы имеют форму удлиненных черпаков или ложек; у *Anaulocidaris* из триаса все иглы приняли форму круглой, вогнутой, как черпак, пластинки. Иглы на нижней стороне тела, служащие для передвижения, работают наподобие маятника. Если мы имеем ежа, как например эоценового *Pligionotus*, у которого на спинной стороне панциря имеются большие сочленовные бугорки для игол, а бока и нижняя часть тела их лишены, то можем категорически утверждать, что этот еж жил, погружаясь в песок или ил только брюшной стороной тела и боками, спина же оставалась у него свободной. Таким образом характерными чертами морфологии закапывающихся ежей *Spatangidae* являются: сплющенное, сердцевидное тело, различной формы и назначения иглы, наличие фасциол и разное строение верхней спинной и нижней брюшной сторон. Эти приспособления появляются не сразу, а развиваются постепенно, начиная с

юры, особенно с нижнего мела: в верхнем мелу *Spatangidae* дали уже большое количество форм разных рядов.

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

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

П р и с п о с о б л е н и я з а к а п ы в а ю щ и х с я м о л л ы с к о в. Довольно много закапывающихся форм имеется среди двустворчатых. Общими их чертами, общей «биоморфологической одеждой» является удлинённая, обычно тонкая, раковина, нередко с параллельными спинным и брюшным краями соответственно длинному ходу в илу или песке, где животное помещается. Замок чаще десмодонтный, при котором хорошо развита лишь внутренняя связка, а вместо зубов имеются только ложкообразные выступы, поддерживающие связку; запирается раковина неплотно; одна створка часто бывает больше другой; плотное запираение излишне, раз животное с боков защищено стенками ходов. Для сообщения с свободной водой служат обыкновенно очень длинные сифоны, из-за которых раковина часто зияет назад; зияние иногда имеется и спереди. Задний конец раковины удлиняется или сам или насчет обызвествления сифонов. Закапывались и очень древние вымершие формы, закапываются и современные. Поэтому и конвергентных форм можно указать немало: *Paleosolen* из девона, третичный и современный *Solen* и юрская *Ensigervilleia* (из дисодонтных форм, т. е. раковина без зубов); нижнесилурийская *Endodesma*, каменноугольная *Anthracosia*, один меловой *Tapes*, современные наяды, *Unio* и *Anodonta* имеют совершенно сходные облики; у некоторых ископаемых форм, как у девонской формы типа *Grammisia*, попереки и наискось раковину пересекают два гребня; их можно объяснить как приспособление, поддерживавшее задний конец раковины над илом, в то время как передний уходил в ил. Закапывающиеся формы, например *Solen*, работают ногой как клином, а створками прижимают грунт к стенкам хода. Брюхоногая *Natica* втыкает ногу в ил, а затем раздувает ее, имбибируя водой.

Рачки *Corophium* в области так называемых ваттов—мелководных береговых отложений Северного моря—строят в илу ходы и скрепляют их слизистыми выделениями; своими трубками они задерживают унос в море илистых частей и содействуют образованию маршей. В пресноводных бассейнах закапываются в ил черви *Tubificidae* и личинки двукрылых, относящиеся к группам *Chironomus*, *Tanypus* и др. *Tubificidae* закапываются головой вниз, а задний конец торчит наружу, личинки *Chironomus* строят себе в верхних слоях ила трубки, а личинки *Tanypus*—ходы. Передний конец *Tubificidae* доходит до глубины 3—6 см. Заглатывая ил с этой глубины (их пищеносный слой), они затем выбрасывают его в виде своих испражнений на поверхность ила; в этом отношении они работают в воде так же, как дождевые черви на земле, только эти последние уходят гораздо глубже, до 3—4 и даже 6 м.

Личинки двукрылых живут не глубже 2 см, и, поскольку они питаются продуктами с поверхности ила, особенных изменений в структуру ила они не вносят. Но зато они изменяют химический состав ила, поскольку волнообразными движениями своего тела они пропускают через свои труб-

ки и ходы постоянный ток более свежей воды, окисляющей ил. Задние концы Tubificidae тоже извиваются волнообразно, и они образуют около себя токи, но эти токи в самый ил не проникают, и содержание O_2 в нем остается равным нулю. При массовом распространении Tubificidae и Chironomidae в пресных водах их образ жизни оказывает на окружающий биотоп существенное влияние. Ил нередко бывает сплошь заселен тубифицидами; тогда под водой получается картина как бы хлебного поля, волнуемого ветром.

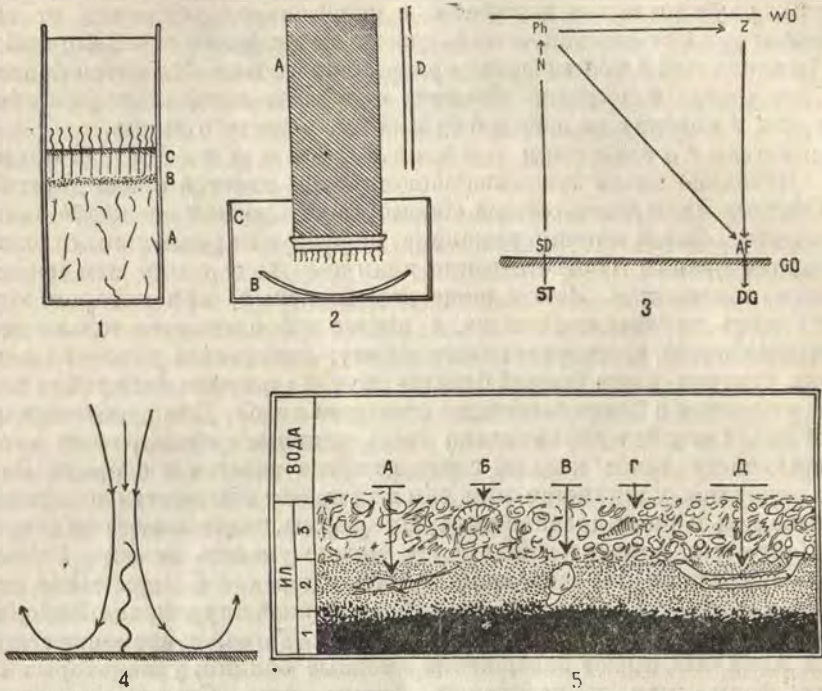


Рис. 90. 1. Система ходов Tubificidae в илу (в сосуде).

A—слой с более грубыми ходами, через которые Tubificidae пробираются ближе к поверхности ила, B—пищевой слой, C—слой с более тонкими ходами, в которых сидят передние концы Tubificidae.

2. Перенос ила тубифицидами в экспериментальных условиях.

A—опрокинутый цилиндр, B—чашка для собирания детрита, C—внешний сосуд, D—водопроводный кран.

3. Схема циркуляции пищи в водоемах, на дне которых образуется гиттия.

WO—поверхность воды, DO—поверхность гиттии, Ph—фитопланктон, Z—зоопланктон, AF—организмы, питающиеся крупными растительными остатками (авра), SD—организмы, разрушающие донные отложения, ST—переносчики отложений, N—питательные соли, DC—окончательно сформировавшаяся гиттия.

4. Схема токов воды, образующихся под влиянием волнообразных (ундулирующих) ритмических движений Tubificidae.

5. Схема распределения животных в различных зонах ила.

A—личинка поденки (Ephemeraeidae), B—гаммарус (Gammarus), B—двусторчатый моллюск Pisi-dium; Г—личинка ручейника (Trichoptera), Д—мотыль (Chironomus).

Вполне точно установлено, что Tubificidae в ряде озер выносят путем своих испражнений ежегодно до 3 и даже до 12,56 кг ила (сухой вес) на 1 м² поверхности дна озера, причем за сутки каждая особь пропускает через себя ила в 4—6 раз более своего собственного веса.

Tubificidae являются таким образом переносчиками (носильщиками) отложений; их роль в общем круговороте веществ изображена на приводимой ниже схеме (рис. 90), на которой показано, как за счет растворенных в воде питательных солей и энергии солнца (автотрофно) развивается растительный планктон (Ph); часть его нормально отмирает и попадает на дно, часть служит пищей (гетеротрофному) животному

планктону (*Z*); животный планктон, отмирая, тоже падает на дно, где вместе с отмершим растительным планктоном образует так называемую *ävuа*; она служит пищей *ävuа*-пожирателям (*AF*), — вышеуказанным личинкам двукрылых, моллюскам и другим животным. В этих же слоях отложений работают и основные разрушители, деструкторы осадков (*SD*), — бактерии, разлагающие при наличии O_2 отмершие организмы до солей и газов (*N*), которые снова вступают в круговорот веществ бассейна. Работе деструкторов существенно помогают Tubificidae — переносчики отложений (*ST*), — они переносят на поверхность грунта более глубокие слои отложений из области анаэробного распада органического вещества в область, где этот распад может происходить при участии кислорода.

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

Чтобы лежать на одном месте возможно устойчивее, необходимы возможно более широкий базис, широкое основание при возможно низкой высоте тела (рис. 91). Этим требованиям прекрасно удовлетворяют плоские тела камбал и скатов. Камбалы сплющены справа налево и лежат на одном боку, причем оба глаза помещаются на свободной, неприлегающей ко дну бассейна стороне; скаты сплющены от спины к брюху, причем расширение базиса достигнуто срастанием с телом передних и задних плавников. Будучи донными формами, они лишены гидростатического аппарата — плавательного пузыря. Та же форма тела появляется и у лежащих на дне головоногих моллюсков — сепий — *Sepia* и *Opistoteuthis*. У камбал,



Рис. 91. Уплощенные прибрежные и придонные организмы.

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

особенно у морского языка, *Solen* и сепий края тела совершенно одинаковым образом оторочены плавниками; при всей разнице своего происхождения плавник рыбы и плавник моллюска не только сходны наружно, но и работают одинаково: у обоих они служат между прочим для насыпания песка на тело, чтобы лучше маскировать свое местонахождение. Максимального приспособления достигает среди головоногих моллюсков *Opisthoteuthis*, у которого расширение базиса достигается путем почти полного слияния всех рук в один сплошной диск. Такой же вид округлой лепешки имеет и силурийский трилобит *Ogygia* (*Bronteus*); у трилобита *Narpes* был расширен во все стороны и особенно назад головной щит. Из ракообразных наиболее пригодными формами для передвижения по дну являются округлоплоские крабы с подогнутым хвостом; они же обладают способностью легко и скоро закапываться. У речного рака, омара и langуста хвост служит для гребли. Блюдцевидная форма свойственна многим малоподвижным моллюскам. Типично донными обитателями являются двустворчатые, у которых одна створка, нижняя, является большой и выпуклой, другая, верхняя,—равной или вогнутой крышкой (выпукловогнутая форма), например у *Gyrophaea*, то же у *Spondylus*.

Выпукловогнутый вид *Vola* из семейства гребешков (*Pectenidae*) повторяется в истории развития земли несколько раз. Он встречается прерывисто в слоях лейаса, верхнего мела и в миоцене, потому и думали, что все *Vola*—это одна родовая линия, а перерывы случайны. Однако более верным следует считать то объяснение, согласно которому облик *Vola* образовывался каждый раз самостоятельно, под влиянием соответствующих условий, и, соединяя их в одну родовую линию, мы путаем экологические признаки с генетическими. У тех представителей семейства *Pectenidae* (как обыкновенный гребешок—*Pecten*), который лежит на дне, но иногда оставляет его, чтобы некоторое время проплыть, обе створки почти одинаковы (биконвексная раковина). На мягком грунте, где расширение базиса должно сопровождаться возможно меньшим утяжелением, удобным приспособлением являются расходящиеся в разные стороны отростки, как у лейасской *Avicula cygnipes*. Она действительно является конвергентной, если не специально с «*Cygnipes*» (ногой лебедя), то во всяком случае с типом ног болотных и плавающих птиц. Подобные отростки, штанги, образуются у разных моллюсков на счет самих различных частей их раковины (рис. 94).

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

Такими разными путями разные организмы были приведены в конце концов к одинаковому приспособлению. Однако в истории развития земли

не все три пути проявились сразу. Самым древним был первый путь: расширение базиса у плевротомарий и трохусов; только с триаса развился второй путь: с наклоном оси раковины; и только с юры—третий. Конвергентные блюдцеобразные формы и раковины со штангами повторяются и у брахипод. Уплощенными дисками являются многие иглокожие как современные, так и ископаемые морские звезды и морские ежи, например *Slypeaster*, и корненожки, как *Orbitolites*. Среди животных, лашенных панцыря, вспомним лепешкообразных ресничных червей как мелких, так и громадных, например байкальского *Rhymoscephalus*,—широких, низких полихет, например афродит и т. д. Подобные облики встречаются почти среди всех типов водных беспозвоночных и доказательств этому можно было бы привести еще сколько угодно.

5. Формы, свободно двигающиеся по дну бассейна

Мы не имеем еще выработанной сводки конвергентных форм водных организмов, свободно двигающихся по дну, и их способов передвижения. Несомненно однако, что весьма типичными для донных водных организмов являются три способа передвижения, а именно: а м ё б о и д н о е (текущее), р е с н и ч н о е и так называемое с к о л ь з я щ е е.

Известно, что при передвижении амёб тело их не перемещается как нечто целое, с постоянными и строго определенными контурами; облик его постоянно меняется, но характер и тип облика остаются строго определенными. На рисунке 92 представлены основные формы и типы псевдоподий у амёб.

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

Образование псевдоподий находится под влиянием как внешней, так и внутренней среды, и происходит по взгляду ряда авторов вследствие понижения поверхностного натяжения в определенном месте тела амёбы; плазма течет к месту пониженного натяжения, и таким путем образуется псевдоподия. На переднем конце энтоплазма выступает наподобие фонтана и превращается в эктоплазму; эктоплазма стекает как поверхностный слой тела амёбы спереди назад и сзади переходит в энтоплазму. Это движение эктоплазмы можно проследить по движению песчинок и других образований, приставших к ее поверхности. По мнению других (Pantin) в протоплазме происходит местное образование кислой реакции, следствием чего является местное восприятие воды, взбухание протоплазмы и выступание псевдоподии. Псевдоподии несомненно находятся под влиянием химизма окружающей воды. Если *Amoeba limax* посадить в воду, в которой растворены калиевые квасцы, то она начинает давать псевдоподии типа *Amoeba radiosa* (рис. 92). Некоторые амёбы, как *Amoeba verrucosa*, движутся перекачываясь, как каток (рис. 92); наконец *Hyperamoeba flagellata*, двигаясь по типу *Amoeba verrucosa*, может затем принять тип *radiosa*, затем *limax* и наконец образовать жгутик.

Жгутики и реснички служат у простейших и ктенофор, как было описано выше, главным образом для свободного плавания. Однако

образованные из комплекса ресничек так называемые *cirri* служат, например у *Stylonichia*, для ползания по субстрату (рис. 92). Из более крупных организмов с помощью ресничного покрова двигаются по субстрату ресничные плоские черви (рис. 92) и молодые немертины; у тех и других ресницы работают в слизи, которую выделяют эти животные.

Ползающие организмы, как шпавки, щетинконогие черви, одно и двухстворчатые моллюски, при движении вытягивают так или иначе передний

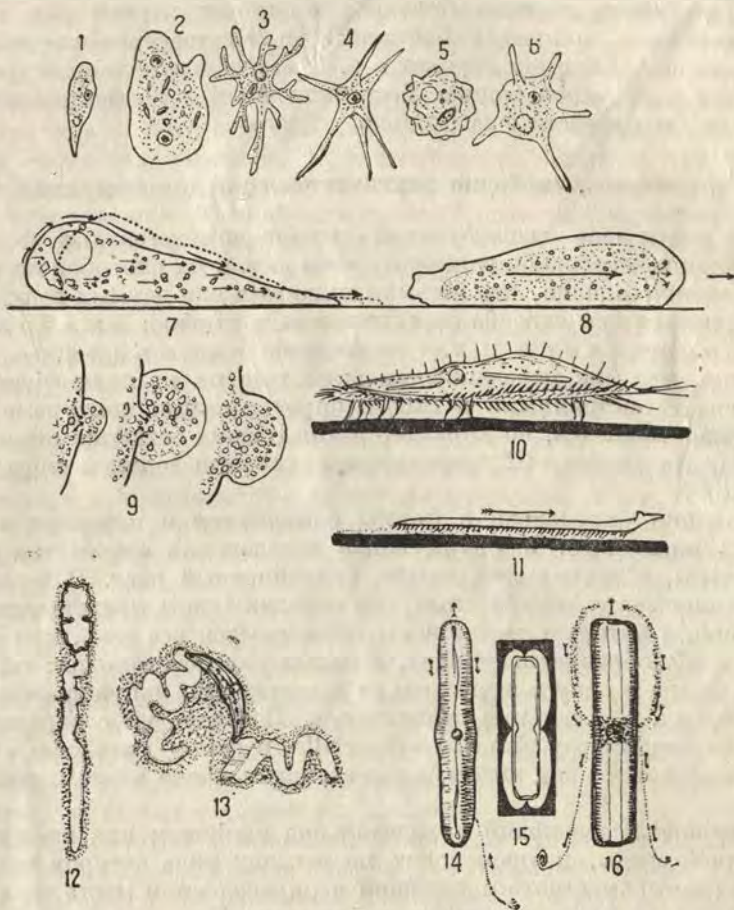


Рис. 92. Формы, ползающие по дну.

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

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

При отсутствии или малой подвижности панцыря у иглокожих имеется большое количество амбулакральных ножек, которые вытягиваются в

определенном направлении и затем при сокращении подтягивают все тело; у одних форм, как у *Asterias glacialis*, которые ползают и карабкаются по скалам, на конце ножек имеются сильные присоски; у других, как *Astropecten*, которые ползают по песку, таких присосок нет и концы ножек являются приостренными.

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

Способностью передвигаться по субстрату обладают не только водные животные, но и растения. Из водорослей наиболее быстро двигаются диатомеи. Способ их движения окончательно повидимому еще не выяснен. В общем предполагают, что из так называемой щели створки выходит ток протоплазмы (по другим мнениям слизи). Трение такой протоплазмы о воду и вызывает движение диатомеи в сторону, противоположную направлению движения токов плазмы. Однако увидеть вполне ясно именно токи плазмы еще не удалось. Если положить *Pinnularia* в раствор туши (рис. 92), то вокруг нее оказывается светлый ореол повидимому слизи, зернышки же туши на определенном расстоянии от створок приходят в движение спереди назад, причем зернышки приближаются к середине створки, к так называемому центральному узелку створки, там сходятся и идут далее вдоль заднего конца клетки уже в виде нитей. Десмидиевые водоросли, как *Closterium* и *Euastrum*, так же, как диатомеи, обладают активным движением; они несомненно выделяют так сказать «двигательную слизь» (*Bewegungsgallerte*). Слизь, выделяемая десмидиевой водорослью в одном направлении, двигает самую водоросль в противоположном.

6. Стереотропизм

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

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

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

Л. А. Зенкевич, изучая донную производительность Прикавказского района Баренцова моря, сопоставил три различные группы—гравий, песок и ил—с общим весом бентических организмов, приходящихся на 1 м² поверхности каждого грунта (рис. 93). Оказалось, что общий вес бентоса правильно возрастает по линии гравий—песок—ил. Также правильно и

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

Далее Л. А. Зенкевич сопоставил количество организмов, приходящих-ся на 1 м² поверхности каждого из вышеуказанных грунтов; оказалось, что как количество экземпляров всех бентических организмов, так и количество эпифауны и инфауны растет по линии гравий—песок—ил (рис. 93).

Напротив того, средний вес одного организма как всего бентоса, так и эпифауны падает по линии грунтов гравий—песок—ил. Это понятно: на более рыхлом грунте (песок) или на более жидком (ил) могут держаться только более легкие организмы (рис. 93). Мы не приводим здесь цифровых

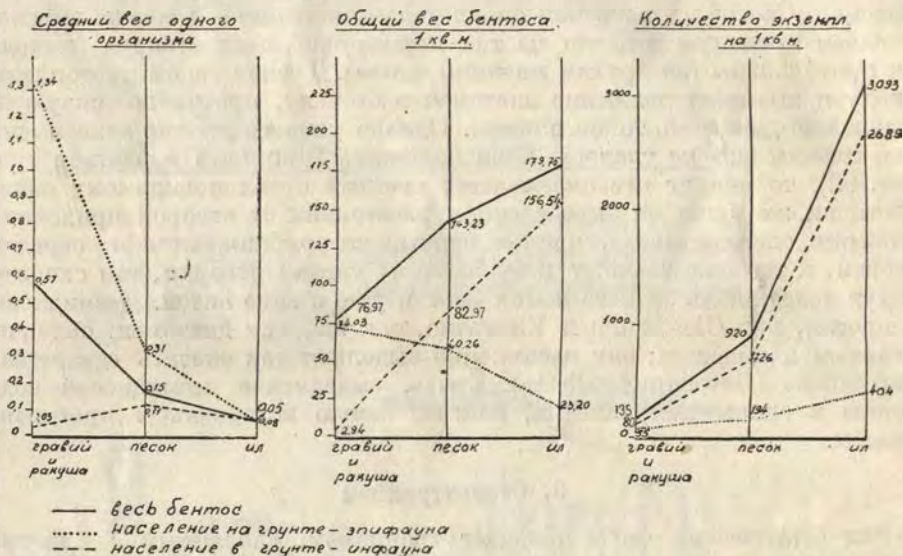


Рис. 93. Соотношение между весом и количеством бентических организмов и качеством грунта по данным Л. А. Зенкевича.

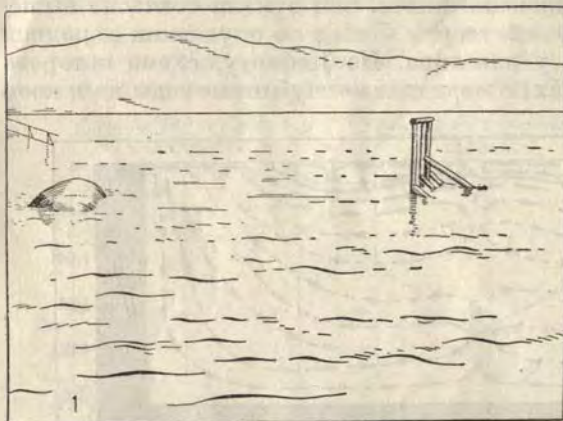
данных, они даны на рисунке. Все эти данные Л. А. Зенкевича являются весьма замечательными; они впервые подводят объективный, цифровой материал под наши наблюдения о связи веса и количества водных организмов с тем грунтом, на котором они живут.

VI. ДВИЖЕНИЕ ВОДЫ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ЖИЗНИ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

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

Хотя и можно проводить различия между текучими и стоячими водами, между родниками, ручьями и реками, с одной стороны, и болотами, прудами, озерами и морями—с другой, однако по существу дела и так называемые стоячие воды вовсе не являются неподвижными. Дело только в том, что постоянное движение воды в типично текучих бассейнах обусловлено наклоном их дна или прямо обрывами, как в водопадах, а движение воды в так называемых стоячих водоемах зависит преимущественно от ветров и температуры. Так, в морях и океанах мы имеем всем известные поверхностные теплые и холодные течения, которые в определенных районах являются настолько обособленными, что невольно напрашивается сравнение их с реками; эти течения обусловлены работой ветра, разницей в плотности воды и разницей в давлении атмосферы.

Скорость вышеуказанных движений воды крайне разнообразна; она начинается от самых ничтожных скоростей размера сотых долей миллиметра в секунду у глубинных (на глубине 2000 м) горизонтальных океанических течений и доходит до шести и более метров в секунду у горных потоков, не говоря уже о скорости падения воды в нижней части высоких водопадов. Скорость рек, например 3,42 м в секунду у Рейна около Майнца, не так далека от наибольшей скорости Гольфстрима 2,8 м; скорость Волги в среднем 0,8—1,2 м в секунду в верхнем течении, максимум при разливе —



от 2,35 до 3,20, а у Астрахани в межень она падает до 0,34 м, скорость Аму-Дарьи равна 0,185 м. Движение частиц воды в реках крайне сложно, причем на поперечном разрезе наибольшая скорость имеет место не на поверхности, а несколько глубже, а минимальная около дна.

2. Роль движения воды в распространении водных организмов

В планктоне рек и ручьев часто встречается большое количество придонных диатомей, как *Navicula*, *Pleurosigma* и др., которые отрываются от дна течением и несутся далее текущей водой, часто далеко вниз по течению на очень большие расстояния. Да и весь планктон рек, включая чисто планктические формы, почти целиком зависит от тех бассейнов — озер, болот и пр., из которых и через которые данная река вытекает и протекает; каждый приток может вносить в состав планктона основной реки нечто свое. В речном

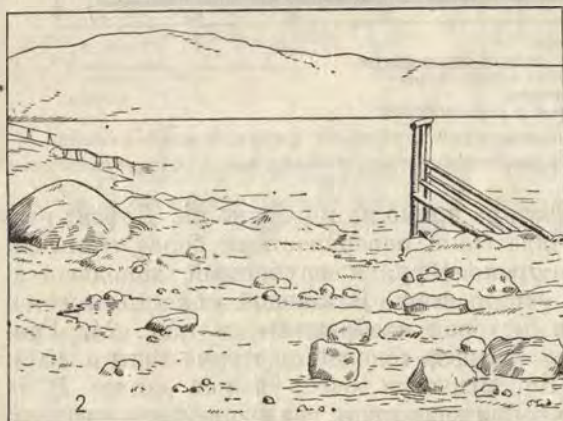


Рис. 95. Прилив (1) и отлив (2) в Кольском заливе. Село Полярное у Мурманской биологической станции.

планктоне (потамопланктоне) почти нет специфических, ему одному свойственных форм. Нева имеет типичный озерный планктон; в планктоне Припяти много форм болотного типа. Волга в начале имеет озерный планктон, который она потом на длинном своем пути сильно перерабатывает. Реки, текущие с севера на юг, уносят далеко к югу типичные северные формы; так, в низовьях Волги были найдены *Notholca longispina*, *Vythotrepes* и др. Конечно эти северные формы спускаются только по самым рекам и дают на картах своего распространения длинные узкие языки к югу. При исследовании реки Салата, притока реки Васюган, впадающей в Обь, было обнаружено, что осенью планктон Салата есть не что иное, как население его донной «биологической» пленки, состоящей из придонных водорослей, червей, коловраток и ракообразных; при сол-

нечном свете эта пленка под влиянием выделяемого водорослями кислорода отделяется от дна и всплывает; волны и течение более или менее разбивают ее—отсюда и получается планктон реки Салата.

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

Особенно яркие примеры роли текучей воды можно привести из области биологического анализа питьевых и сточных вод. Сапробный (гнилостный) микроб *Sphaerotilus* (рис. 102,1), образующий пушистые налеты на подводных предметах, является одним из типичных показателей органического загрязнения пресных вод. Однако роскошного, видного на-глаз развития он достигает только при условии текучести загрязненных вод. Из двух каналов, одинаково загрязненных органическими веществами, *Sphaerotilus* разовьется лишь в том, в котором вода будет течь; в канале со стоячей водой мы этого микроба почти совершенно не найдем. В загрязненном непроточном канале он все же появляется в заметном на-глаз количестве, но лишь у мест впадения в этот канал других каналов даже с более чистой водой, а также у мест впадения свежих ручьев. Это связано не с тем, что развитие его протекает лучше в более чистой воде, а с тем, что в этих условиях усиливается необходимое для него течение хотя бы очень загрязненной воды. Но если не принять во внимание этих свойств *Sphaerotilus*, можно вывести совершенно ложное обратное заключение о различной степени загрязнения двух вышеуказанных каналов, которые фактически, как показывает химический анализ, загрязнены одинаково. Если мы пустим сточную воду с полей орошения в рыбоводный пруд по наклонному каналу, где вода будет течь, то разовьется масса *Sphaerotilus*, которые могут сильно мешать прудовому хозяйству; при наличии горизонтального непроточного канала *Sphaerotilus* не появляется.

Личинки малярийного комара и личинки мушек *Simuliidae*, в частности *Simulium columbaczense*, вызывающей своими укусами опухоли и судороги у скота в низовьях Дуная, одинаково живут в воде; но первые предпочитают стоячую, а последние текучую воду. Поэтому для истребления комаров обитаемые или бассейны надо делать проточными, а для истребления симулиид, наоборот, надо бассейны запруживать, ослабляя скорость течения так, чтобы она была менее 0,3 м в секунду. Такова, как показали опыты, минимальная скорость течения воды, необходимая для существования *Simuliidae*; обуславливается это наличием в воде при такой скорости течения пузырьков воздуха, с помощью которых *Simuliidae* дышат.

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

Роль течений в распределении океанического планктона различна, смотря по тому имеем ли мы дело с круговыми замкнутыми течениями или с течениями конечными, которые распадаются на своем конце на ряд отдельных веток и приносят или теплую воду в холодные области, как ветки Гольфстрима (Нордкапское течение) в Баренцево и даже Карское море, или холодную воду в теплые области, как Лабрадорское.

Население распределяется в толще течений не равномерно, а, как видно по прилагаемому поперечному разрезу (рис. 96), имеет плотное ядро, расположенное то ближе к поверхности воды, то ниже; от этого ядра плотность населения (изопланкты) убывают по всем направлениям. Так по крайней мере распределяется наннопланктон. Это распределение планктеры сохраняют на протяжении очень длинных путей, и известны случаи совершенно одинакового распределения планктического населения в двух пунктах течения, отстоящих один от другого на 2700 км.

Что касается круговых течений, то например в северной части Атлантического океана мы имеем большой круговорот воды, круговое течение, образованное Гольфстримом, Канарским течением и Северным экваториальным; вода совершает этот круговорот в 16 месяцев. Температура этого круговорота не везде одинакова, и населяющие его организмы подвергаются



Рис. 96. Плотность распределения (изопланкты) кокколитофоры *Calyptosphaera oblonga* от Ламанша до устьев Лаплаты. Толщина изопланкт соответствует плотности распределения кокколитофор. Распределение обусловлено соленостью 36‰ (прерывная линия), температурой 15° (точки и линии) и количеством кислорода более 3 см³ на 1 л (пунктир).

благодаря течению то одной то другой температуре. Так, мелкая *Pontosphaera Huxley* из *Coccolithophoridae* процветает при 15—20°, попадая в Северное экваториальное течение, она переходит в среду более нагретую, именно в температуру около 23°; количество ее при этом сильно уменьшается, и появляется масса пустых скорлупок; затем она постепенно приучается к высокой температуре, однако при этой температуре никогда не достигает такого расцвета, как в более холодной.

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

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

Примером конечных течений может служить течение, отходящее от северной части североатлантического круговорота и идущее на северо-восток. Это течение давно известно и носило прежде название норд-остовой ветви Гольфстрима; теперь оно называется Атлантическим, или Европейским. Основная ветвь его проходит у западных берегов Норвегии, это Норвежское течение, которое дает ветвь к Шпицбергену. Само Норвеж-

ское течение между Нордкапом и Медвежьим островом переходит в Нордкапское. Войдя в Баренцево море, атлантические воды, как предполагают еще Ф. Нансен, а в последние годы установлено работами ГОИН'а, обуславливают собой большое циклоническое вращение вод, образующее систему многочисленных более мелких циклонических круговоротов (рис. 97). В результате такой системы течений значительная часть вод Баренцова моря изливается обратно в Северную Атлантику; обмен же водами на



Рис. 97. Карта течений в Баренцевом море.

север и на восток с остальным Полярным бассейном большого значения не играет.

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

с собой воду, и местного, так сказать оседлого, планктона здесь не существует. Это однако оспаривается рядом исследователей (Гран и др.), которые полагают, что в каждом районе, например в Норвежском море, кроме приносимых течениями форм имеется и свое сообщество планктеров, развитие, смена и процветание которых в данном месте зависят от ряда местных факторов, в том числе и от «непрямого» в данном случае действия течений. Благодаря этим течениям в Норвежском море могут жить постоянно и южные и северные формы; благодаря тем же течениям в Норвежском море лето длиннее там, где господствуют теплые течения, и короче, где господствуют холодные. Под «прямым» действием течений можно почитать фактический перенос планктических форм из одной области в другую и передвижение границ между областями в силу временного усиления того или иного течения. В южной части Норвежского моря, расположенной к северу от вышеуказанного большого круговорота, имеется малый круговорот (тоже с разными температурами), с которым связана жизнь *Calanus finmarchicus* (рис. 98). Весной среди массы планктических диатомей у Фарёрских и Шетландских островов появляются в большом количестве половозрелые *Calanus finmarchicus* с яйцами; вылушпившиеся из яиц личинки уносятся Норвежским течением к северу и растут, причем количество старых поколений все уменьшается, и они отмирают; на высоте Ян Мейена часть Норвежского течения поворачивает на запад, а затем от Ян Мейена на юго-запад, причем вода становится более хо-



Рис. 98. Карта течений в Норвежском море.

лодной. В этих частях течения молодые особи вырастают и перезимовывают вероятно в глубине. Весной под влиянием теплой воды Норвежского течения они становятся половозрелыми, и потомство начинает новый круговорот.

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

Многие прибрежные планктические водоросли имеют споры и цисты, падающие на дно. Эти неритические водоросли живут поэтому нормально только в мелкой воде у берегов. Однако благодаря течениям они заносятся далеко в открытое море, часто за 200—300 миль от их родины. Диатомея *Biddulphia mobiliensis*, являющаяся литоральным видом, течением реки Амазонки вносится в Атлантику, где обнаруживается даже у Азорских островов (на расстоянии более 4000 км). Гвинейское течение, идущее на восток вдоль берегов Гвинеи, богато неритическими формами. Напротив

Канарское течение, идущее к берегам с открытого океана, ими бедно. По примеси неритических форм к планктону открытого моря часто бывает возможно задолго предсказывать близость земли.

3. Роль движения воды в распределении пищевых веществ

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

Текущая вода является мощным растворителем; реки приносят в море громадное количество солей и газов, их ежегодное поступление выражается приблизительно следующими цифрами:

	Приносится ежегодно реками метр. тонн $\times 10^3$	Находится в океане метр. тонн $\times 10^{12}$
CO ₃	961 350	95,6
SO ₄	332 030	3 553,0
Cl	155 350	25 538,0
Br		86,8
NO ₃	24 614	
Na	258 357	14 130,0
K	57 982	510,8
Ca	557 670	552,8
Mg	93 264	1 721,0
R ₂ O ₃	75 213	
SiO ₂	319 170	
Всего	2 735 000 $\times 10^3$	46 188,0 $\times 10^{12}$

К этому надо прибавить еще принос органического вещества, которое в солевом составе речной воды составляет около 11%. Как увидим ниже (в главе о солях), без ежегодного приноса этих веществ реками морские организмы в их современном виде не могли бы существовать. Поэтому те районы мирового океана, где приток речной воды слаб, при прочих равных условиях являются наиболее слабо населенными; так например бедностью своей жизни отличается восточная часть Тихого океана с наименьшим притоком пресных вод с западных берегов Америки, где совершенно не имеется значительных рек. Напротив, богата жизнью атлантическая область, которая при сравнительно небольшой поверхности в 103 млн. км² (вместе с Арктикой) получает сток рек с 51% всей земной поверхности.

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

Точными наблюдениями установлено, что в Кильской бухте осенний максимум планктона образуется в одни годы преимущественно диатомеями, в другие — перидиниями, особенно родом *Ceratium*. Диатомеи требуют большего количества питательных веществ, чем перидинии. Поэтому в те годы, когда дуют сильные западные и юго-западные ветры, которые для Кильской бухты являются выгонными и следовательно поднимающими

нижние, богатые питательными веществами слои воды, процветают диатомеи; в годы господства северных и восточных нагонных ветров процветают перидиней.

По той же причине богаты растениями, а через них и животными указанные в начале этой главы области мирового океана, где имеются подъемы придонных слоев, а также те области, где вообще существует сильная вертикальная циркуляция и сильное перемешивание слоев.



Рис. 99. Распределение наиболее богатых промыслов в Атлантическом океане в районах глубин до 100 м.

и богатое водное население рыбной бухты (Фишбай) на западном берегу Южной Африки под 17° южной широты объясняется подходом с юга холодных вод Бенгуэльского течения. При столкновении холодных и теплых вод часть населения конечно погибает; зато виды, оставшиеся и специально приспособленные к жизни в таких условиях, получают возможность богатого развития в удобренной воде.

Одним из доказательств отмирания может служить нахождение в таких районах на дне массовых скоплений раковин планктических кор-

тикальная циркуляция и сильное перемешивание слоев. Всякого рода перемешивание легче совершается в более мелких местах. Отсюда общее богатство жизнью прибрежной полосы сравнительно с глубинными областями и особое богатство рыбой так называемых банок — Доггер-банка в Северном море, Ньюфаундлендская — у берегов С. Америки, где происходит еще столкновение холодных вод Лабрадорского течения с теплыми водами Гольфстрима (рис. 99), Лофотены и наше Мурманское мелководье (Канинские банки). Все рыбные богатства Каспия относятся к глубинам не более 50, в крайнем случае 100 м.

Сардиновые промысла у берегов Алжира, богатые рыбные промысла у берегов Омана в Аравии, богатые водной жизнью берега Чили с их гигантскими отложениями гуано — громадными, до 30 м толщиной, скоплениями испражнений морских птиц, питающихся морской фауной, — водяные леса громадных водорослей *Macrocystis* у западных берегов Патагонии и т. д. — все это обилие обязано своим происхождением подъему нижних вод, имеющему место в этих районах и описанному в начале настоящей главы.

Богатые рыбные промысла имеются и в области столкновения теплых и холодных течений, как например у Ньюфаундленда и у берегов Японии. Масса рыбы

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

Таким образом движение воды, благодаря которому осуществляется перенос основных питательных веществ и кислорода, играет существенную роль в развитии водной жизни. Там, где нет движения или где оно слабо, интенсивность жизни значительно падает даже и в поверхностных слоях; так происходит например в Саргассовом море,—спокойной, без определенных течений, так называемой галостатической области внутри большого круговорота северной части Атлантического океана. Саргассово море получило, как известно, свое название по массе плавающих в нем оторванных ветвей прибрежной водоросли *Sargassum bacciferum*; это скопление водорослей было открыто Колумбом во время его первого плавания. Планктон, а также и все остальное население Саргассова моря отличается своей бедностью. На ветках саргассума ютятся специфическая фауна, состоящая частью из прикрепленных (16 видов), частью из свободных форм литорального происхождения (рыб *Antennarius*, крабов *Planes* и креветок). Хотя Саргассово море и не имеет земных берегов, а замкнуто только круговым течением, оно по ряду биологических особенностей сходно с водоемами, имеющими замкнутые земные берега, как например изолированное Средиземное море.

Конечно для форм, привыкших жить в более спокойной воде, например для озерных, пребывание в текучей воде рек, говоря вообще, не является благоприятным фактором. Это ясно видно из того, что одни и те же формы, встречаясь в небольшом количестве в самой реке, одновременно развиваются массами в лежащих рядом с рекой и хорошо с ней соединенных заливах; такое явление наблюдается например в Печоре и ее заливах, так называемых курьях. Количество видов рыб значительно уменьшается вверх по течению, где скорость течения увеличивается. В верховьях Рейна на высоте 1 900 м живет только 3 вида; на высоте 700 м—уже 11 видов, а в низовьях Рейна в Голландии почти в 4 раза более—41 вид. В реке Колорадо на высоте 2 750 м живет 13 видов, а ниже 1 500 м—44 вида.

4. Реотропизм; органы боковой линии рыб и амфибий

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

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

По всей видимости у речных организмов эти органы существуют для того, чтобы воспринимать направление и давление текущей воды, будут ли это течение самой реки или волны или отраженные течения от подводных предметов. Боковые органы у морских костистых рыб и селахий оказались однако нечувствительными к течению и давлению воды, а также и к звуковым волнам, но очень восприимчивыми к волнам, производимым ветром и падающими на воду предметами; и то и другое (в условиях опыта) заставляло рыб уходить в более глубокие слои воды; отсюда делается общий вывод, что органы боковой линии служат для восприятия редких волн малой частоты колебания (6 волн в секунду).

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

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

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

Организмы, сопротивляющиеся течению

Эволюция организмов, приспособлявшихся первым путем, привела к уплощению тела самых разнообразных животных и растений. Вся т. н. реофильная (т. е. «любящая» течение) фауна рек и ручьев (рис. 100) несмотря на все разнообразие своего родового и видового состава из губок, мшанок, планарий, однодневок, веснянок, ручейников, клещей и т. д. оказывается в значительной степени сплюсненной от спины к брюху, в спинно-брюш-

ном (дорзовентральном) направлении. Сплюснутость заходит иногда так далеко, что про целый ряд форм, как например про клопа *Arhelecheirus*, однодневку *Prosopistoma* и других, трудно бывает сказать сразу, к какому отряду животных они относятся, так сильно изменился их облик сравни-

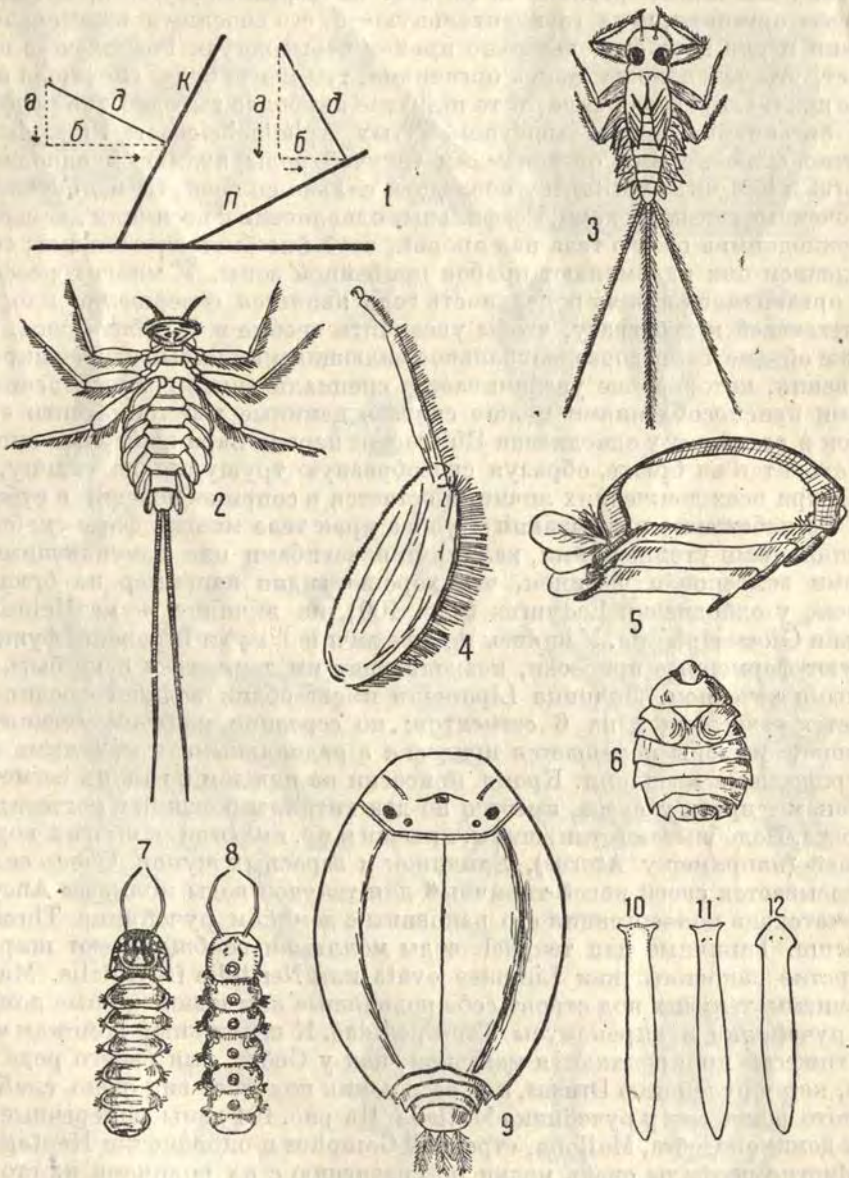


Рис. 100. Сопrotивление организмов течению воды.

1—разложение силы давления текущей воды на тело с крутой поверхностью (*K*) и с более пологой (*n*); 2—личинка *Ephemera* (*Ephemera*) с брюшной стороны; 3—личинка *Ecdyurus volitans* (*Ephemera*); 4—задняя нога личинки *Ecdyurus*; 5—три кольца брюшка личинки *Ecdyurus*; 6—*Arhelecheirus* (*Rhynchota*); 7 и 8—личинка *Liponeura brevisrostris* Lw. (*Diptera*) (7—со спины, 8—с брюха); 9—*Prosopistoma foliaceum* Fourcroy (*Ephemera*); 10, 11, и 12—планарии горных ручьев (10—*Polycelis cornuta*, 11—*Planaria alpina*, 12—*Planaria gonosephala*).

тельно с обычным обликом их сородичей. Действительно уже в силу одного того обстоятельства, что скорость текущей воды у самого дна значительно уменьшается, теоретически доходя до нуля, придонные животные конечно

тем менее будут сноситься течением, чем ниже будет их тело. Можно привести еще и такое доказательство.

Изобразим величиной d силу давления текучей воды на единицу поверхности более пологой и более крутой стенки тела животного (рис. 100, 1). Эту силу мы можем разложить на две: на вертикальную— a , придавливающую организм, и на горизонтальную— b , его сносящую в направлении течения и для него следовательно крайне невыгодную. Разложение показывает, что чем положе стенка организма, тем менее будет сносящая и тем более придавливающая сила; и то и другое наиболее выгодно для реофильного организма. Кроме вышеупомянутых *Aphelocheirus* и *Prosopistoma* типично сплюснутыми организмами текучей воды являются однодневки *Ereorus* и *Ecdyurus volitans*: у последней сильно сплюснуты и конечности, отороченные еще волосками. Реофильные однодневки и веснянки двигаются, не приподнимая своего тела над опорой, чтобы не быть снесенными; своим поведением они напоминают крабов прибойной зоны. У многих реофильных организмов нижняя поверхность тела является совершенно плоской, прилегающей к субстрату, чтобы увеличить трение и ослабить снос. При том же объеме само дорзовентральное сплющивание вызывает расширение основания, которое еще увеличивается специальными приспособлениями; такими приспособлениями можно считать длинные хвостовые нити однодневок и веснянок; у однодневки *Rhitrogena* первая пара жаберных листочков сходится на брюхе, образуя своеобразную трущуюся пластинку, которая при всех движениях личинки остается в соприкосновении с субстратом. Во избежание подмывания и уноса края тела многих форм снабжены специальными утолщениями, валиками и загибами или заменяющими их рядами волосков и щетинок, что хорошо видно например на брюшной стороне у однодневки *Ecdyurus* (рис. 100), на личинке жука *Helmis* и у шпавки *Glossosiphonia*. У шпавок и даже личинок мухи *Liponeura* функционируют форменные присоски, позволяющие им держаться и не быть снесенными течением. Личинка *Liponeura* имеет облик водяного ослика и кажется разделенной на 6 сегментов; по середине каждого сегмента с брюшной стороны помещается присоска с радиальными и круглыми концентрическими мышцами. Кроме присоски на каждом из таких сегментов по бокам, справа и слева, имеется по два хитинизированных когтевидных выроста. Подобные коготки, шипы, крючки и пр. имеются у многих водных клещей (например у *Aturus*), у личинок и взрослых жуков. Очень сильно присасывается своей ногой типичный для текучей воды моллюск *Ancylus*. Замечательная конвергенция его раковины с домиком ручейника *Thremma gallicum*. Типичные для текучей воды моллюски вообще имеют широкое отверстие раковины, как *Limnaea ovata* или *Neritella fluviatilis*. Многие организмы текучих вод строят себе подвижные или неподвижные домики, как ручейники и хирономусы *Tendipedidae*. К подвижным домикам часто для тяжести прикрепляются гамушки, как у *Goëra*, или своего рода тормаза, как у ручейника *Drusus*, или весь домик получает вид очень слабовыпуклого щита, как у ручейника *Mollana*. На рис. 101 даны поперечные разрезы домиков *Goëra*, *Mollana*, стрекозы *Gomphus* и однодневки *Heptagenia*.

Многие реофилы очень мелки по сравнению с их родичами из стоячей воды. Особенно мелки водные клещи; они имеют длину от 0,3 до 1 мм против 2—8 мм в стоячих водах. Хороших пловцов, кроме некоторых рыб, в текучей воде почти не имеется, а многие реофилы даже теряют плавательные приспособления; реофильные клещи лишены плавательных волосков на ножках (рис. 101, 13). При наличии присосок и коготков движение у реофильных форм очень медленное; яйцевые же стадии—коконы шпавок и яйцевые капсулы планарий—неподвижны. Неподвижно прикрепляются и куколки мух и ручейников. На рис. 101, 6 изображена масса домиков *Trichoptera* на дне ручья.

Ряд примеров показывает, что наружный облик одного и того же организма в сильнейшей мере зависит от того, живет ли этот организм в подвижной или неподвижной воде. В первом случае он всегда становится низким, плоским и без ветвлений. На рис. 101 (17—18) изображена в раз-



Рис. 101. Сопrotивление организмов течению воды.

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

ных условиях жизни губка *Spongilla fluviatilis*, а на рис 101 (19—21) коралл *Montipora*.

Крайнюю степень уплощения представляют собой многие водоросли текучих и прибойных вод, имеющие вид корок, как *Lithoderma fontanum* (Phaeophyceae) в пресных водах (рис. 102, 14) или определенные виды Li-



Рис. 102. Приспособление растений к движению воды.

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

thothamnion (Rhodophyceae) в морских (рис. 102,15). Замечательна форма прибойной водоросли *Corallopsis opuntia* (рис. 102,13).

Типичная для проточных вод личинка мушки *Simulium* (Melusina), массами покрывающая подводные предметы, даже при наличии самых сильных течений прикрепляется венчиком крючков, который находится на заднем конце ее тела (рис. 102, 1, 2, 3, 4). Однако само тело *Simulium* спускается по течению, и таким образом *Simulium* представляет собой как бы переход к таким организмам, тело которых специально приспособлено к тому; чтобы извиваться и биться вместе с течением и прибоем.

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

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

Типичными являются длинные нитевидные водоросли, мало или вовсе не ветвящиеся, как *Scytosiphon*, *Nemalion*, *Himanthalia* и др.; по форме тела неаполитанские рыбаки называют их «червяками». Центральная часть тела *Nemalion* (рис. 102,6) устроена наподобие канатов из нитей, закрученных одна около другой или переплетающихся друг с другом.

Своего рода приближением к червеобразной форме являются загнутые и даже свернутые края листьев у ряда ручьевых цветковых растений, как *Verula* и *Nasturtium* (рис. 102, 10 и 11).

Следующей очень распространенной группой являются водоросли, имеющие форму кустика и деревцов. Сюда относятся например в области пресных вод гниlostная бактерия *Sphaerotilus natans* (рис. 102,1), о которой уже шла речь выше, и олигосапробная ручьевая зеленая водоросль *Draparnaldia glomerata* (рис. 102,2). Типичным является и водный мох *Fontinalis antipyretica* (рис. 102,9). В море кустовидную форму имеют разные виды *Polysiphonia*, *Callithamnion*, затем *Fucus*, *Cystosira*, *Sargassum* и пр. Ветвящимся и пропитанным известью водорослям, как *Corallina* (рис. 102, 3, 4), казалось бы не у места жить в области прибоя, где многие из них фактически процветают; дело объясняется однако тем, что *Corallina* составлена из отдельных небольших пропитанных известью члеников, которые соединяются друг с другом подвижно своего рода связкой из длинных необызвествленных клеток, что и обуславливает известное отсутствие ломкости у *Corallina* и дает ей возможность жить в области даже очень сильного прибоя.

К этой же группе водорослей относятся и пальмовидные формы, как *Lessonia* (рис. 102,5), достигающие 3—4 м высоты; они приспособлены к прибою и течениям так же, как пальмы к борьбе с ветром. Формы листовидные в общем являются приспособленными к возможно лучшему использованию света (фотоморфозы). Если они встречаются в более прибойной зоне, то или имеют небольшие размеры, или рассеченную форму, или являются продырявленными, как *Agarum turneri* (рис. 102, 7, 8, 12). Листовидная, хотя и узкая, *Alaria* имеет крепкую срединную жилку, на которой края ее листа в прибое свешиваются с двух сторон, как белье на веревке. Необычайно своеобразна форма *Nereocystis lütkeana*. Это полное воспроизведение морских предостерегательных буев, состоящих из якоря и идущего от него троса к плавательной бочке. Тросовидный стебель гигантской *Nereocystis* прикрепляется ко дну бассейна типичными для водорослей своеобразными когтями; другой конец стебля имеет плавательный пузырь (бук), на котором уже и держатся более или менее лентовидные листья этой водоросли.

Сходное строение, но с плавательным пузырем при основании каждого листа, имеет и самая знаменитая из всех водорослей *Macrocystis pyrifera*, играющая в США промышленную роль; длина ее основного стебля 30—60 м, но доходит до 200 и даже 300 м. Идущие вдоль него на сравнительно близких расстояниях листья имеют около 1,5 м в длину и около 19 см в ширину; но диаметр основного стебля совершенно незначителен — 5—11 мм; тем не менее листья этой водоросли, которые стелются около самой поверхности воды, выдерживают очень сильные бури и в определенных условиях служат своего рода волнорезами.

ГЛАВА ПЯТАЯ

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ И РАСТВОРЕННЫХ В ВОДЕ СОЛЕЙ И ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

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

1. Бассейны без солевых растворов (агалинные) и почти несолёные

Вода является одним из лучших растворителей для громадного ряда солей, кислот и оснований. Берега и дно водных бассейнов сложены обычно из пород, сравнительно легко растворимых. Вода, стекающая с суши в водные бассейны, тоже содержит в себе ряд растворенных веществ. Поэтому является вполне естественным, что в природе мы не встречаем бассейнов, которые бы не содержали тех или иных растворенных солей, не были бы в известной степени «солёными». Разница между так называемыми «пресными», «сладкими» водами и солёными, морскими только в степени солёности. Лишь искусственные бассейны в лабораторной обстановке могут содержать в себе чистую дистиллированную воду, в природе же к таким бассейнам только приближаются некоторые сфагновые озера. Так, вода в сфагновом озере Неклюдово походит на дистиллированную воду первой перегонки ($K_{18} \times 10^4 = 0,09$ против 2,05—2,30 например в Переяславском озере). Растительный планктон в таких случаях развивается крайне слабо вследствие недостатка зольных элементов К, Р и других, необходимых растениям для процесса фотосинтеза. Чем более химически чистой является вода, тем менее она пригодна для жизни растений. При бедности растительного планктона и животный планктон вообще тоже бывает бедным. Однако в сфагновых озерах последний может быть развит сравнительно богато, поскольку в состав его входят Cladocera, питающиеся не растениями, а детритом с берегов, который в такого типа водоемах часто бывает богатым.

Для ряда даже пресноводных животных дистиллированная вода является прямо ядом, в котором они умирают более или менее быстро. Так, инфузория *Dileptus* выдерживает в ней только одну минуту, *Stylochichia*—50 мин., *Bursaria*—2 часа, морские *Gammarus* умирают в дистиллированной воде через 30 мин. и т. д. Причина смерти кроется здесь вероятно в кислой реакции, даваемой углекислотой воздуха, которая в дистиллированной воде не может быть нейтрализована за отсутствием каких-либо солей.

2. Бассейны с солевыми растворами и их население

Выше уже было указано, что основная масса природных водоемов на земле содержит воду более или менее солёную; только в солёной до известной степени воде может процветать растительная, а в связи с ней и животная жизнь.

Обозначение солености

Степень общей солености воды выражается в настоящее время обычно в граммах солей на 1000 г (1 кг) воды и изображается как $S^{0/100}$, т. е. соленость на тысячу (pro mille). Кроме того ту же соленость выражают удельными весами, т. е. отношениями веса одинакового объема исследуемой воды к весу того же объема дистиллированной. При этом исследуемая вода и дистиллированная могут быть взяты при той или иной температуре; если та и другая берутся при $17,5^\circ$, мы имеем удельный вес; символически: $S \frac{17,5}{17,5}$ или $\rho 17,5$, когда берется

$\left[S \frac{17,5}{17,5} - 1 \right] \times 1000$; например, если мы имеем удельный вес 1,02752, то $\rho 17,5 = [1,02752 - 1] \times 1000 = 27,52$.

Если вес исследуемой воды берется при той температуре, при которой он был найден, а дистиллированной при 4° , мы имеем плотность (символ σ_t) (после вычета 1 и умножения на 1000). σ_0 —удельный вес при 0° —есть символ для обозначения такого удельного веса, когда исследуемая вода берется при 0° , а дистиллированная при 4° .

Схематически эту разницу терминов можно представить следующим образом:

	t° исслед. воды	t° дистиллир. воды
$\rho 17,5$ удельный вес при $17,5^\circ$	$17,5^\circ$	$17,5^\circ$
» » » » 0°	0°	4°
σ_t плотность	найденная t° в природе	4°

Кроме того теперь соленость выражают еще так называемым «хлорным числом» $Cl^{0/100}$, т. е. количеством $cm^3 n/10 AgNO_3$, которое идет на титрование хлора в 1 л исследуемой воды (на перевод всех хлористых соединений в азотнокислые). Хлорное число дает $S^{0/100}$, если его умножить на «хлорный коэффициент», равную в среднем 1,807 с точностью $\pm 0,002$. Для наших южных морей, отличающихся по своему химизму от мирового океана, хлорный коэффициент еще точно не установлен. Для воды $S^{0/100}$ 27,1 и 34,96 все вышеозначенные обозначения представляются в следующем виде:

S $^{0/100}$	Cl $^{0/100}$	σ_0	$\rho 17,5$	σ_t при 10°
27,1	15,00	21,77	20,70	20,82
34,96	19,35	28,09	26,70	26,94

Так называемые градусы Боде, которыми часто измеряют $S^{0/100}$ в соленых озерах, показывают удельный вес при $\frac{15^\circ}{4^\circ}$; 10° Боде=уд. в. 1,075; 25° =уд. в. 1,210; 40° =уд. в. 1,3833.

Кроме того для определения общей солености можно пользоваться определением сопротивления солевого раствора прохождению через него переменного электрического тока (по Кольраушу) по формуле $K = \frac{C}{W}$, т. е. электропроводность воды равна:

$$\frac{\text{сопротивление сосуда, в котором производится исследование.}}{\text{сопротивление воды}}$$

Для одной из рек например с очень большим содержанием солей при $18,3^\circ K_{18,3} = \frac{0,4878}{49,0} = 0,000955 = 9,55 \cdot 10^{-4}$ или $K_{18,3} \cdot 10^4 = 9,55$; для

Переяславского озера с большим содержанием солей $K_{18} \times 10^4 =$ от 2,05 до 2,30; для Неклюдовского озера с очень малым количеством солей—всего только 0,09.

Та же общая соленость, вернее общее количество растворенных веществ, может быть измерена и оптически. Известно, что преломление света в воде изменяется в зависимости от наличия растворенных веществ, причем играют роль не только неорганические, но и органические соединения. Специальный прибор, употребляемый для этого, называется водяным интерферометром Лёве (фирмы Цейсса), который только еще начинает входить в обиход у гидробиологов. При увеличении $S^{\circ}/_{00}$ плотность и осмотическое давление увеличиваются, а точка замерзания падает (рис. 103).

Диапазон и распределение общей солености по типам бассейнов

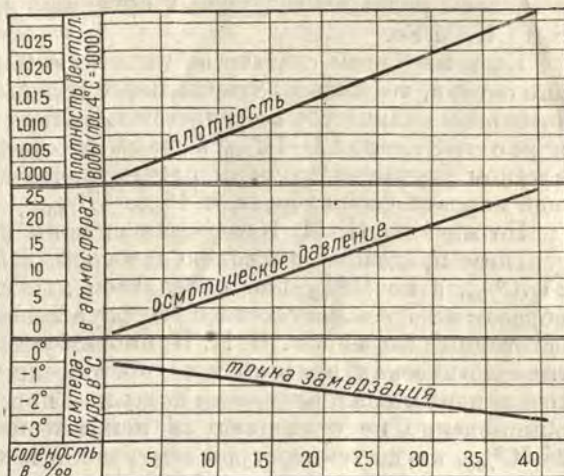


Рис. 103. Плотность, осмотическое давление и точка замерзания морской воды при $S^{\circ}/_{00}$ от 0 до 40.

Диапазон солености, солевой спектр всех водных бассейнов, имеющих на земле, сравнительно велик; $S^{\circ}/_{00}$ в них колеблется от самого незначительного избытка над 0 и почти до 300 г и выше (озера с NaCl до 285 г, озера с Na_2SO_4 до 347 г). И хотя в природе мы можем действительно найти населенные бассейны любой солености (от 0 и до 300 г и выше), однако основная масса природных бассейнов принадлежит только к двум группам бассейнов: так называемым морским и пресноводным. Каждая из этих групп имеет свой и сравнительно узкий диапазон солености.

Морские (полигалинные) бассейны. Вся громадная площадь мирового океана заполнена водой, средняя соленость которой равна $35^{\circ}/_{00}$ с колебаниями от 32 до $38^{\circ}/_{00}$. Соленость окраинных и внутренних морей в общем захватывает несколько более широкий диапазон. Так, соленость Средиземного моря на западе равна $37^{\circ}/_{00}$, а на востоке доходит до $39^{\circ}/_{00}$. Соленость морей, идущих далее на восток от Средиземного моря, постепенно все падает: Мраморного от 25 у Дарданелл и до $20^{\circ}/_{00}$ у Босфора, Черного 17,5— $18,5^{\circ}/_{00}$ и наконец Азовского 9— $12^{\circ}/_{00}$. Соленость по линии Северное море—Балтийское море тоже падает: $35^{\circ}/_{00}$ в середине Северного моря, в Каттегате $30^{\circ}/_{00}$, при входе в Бельты и Зунд— $20^{\circ}/_{00}$ на поверхности, $30^{\circ}/_{00}$ в нижних слоях и наконец 6— $9^{\circ}/_{00}$ в центральной части Балтийского моря. Соленость Баренцова моря падает с $34,9^{\circ}/_{00}$ на западе до $30^{\circ}/_{00}$ на юго-востоке и юге, а Белого—от $33^{\circ}/_{00}$ в горле до $25^{\circ}/_{00}$ посредине и до $19^{\circ}/_{00}$ на юге в Двинском заливе. $S^{\circ}/_{00}$ Красного моря доходит с $37^{\circ}/_{00}$ на юге до $41^{\circ}/_{00}$ и даже до $46,5^{\circ}/_{00}$ на севере. На Дальнем Востоке соленость Охотского моря равна около $32,4^{\circ}/_{00}$, а Японского—около $34^{\circ}/_{00}$. Соленость Каспийского моря составляет в среднем $12,85^{\circ}/_{00}$, доходя местами до $14^{\circ}/_{00}$; соленость Аральского—немного более $10^{\circ}/_{00}$.

Солевой состав всего мирового океана на всем его протяжении является, говоря вообще, совершенно одинаковым. Вода океанов и хорошо сообщающихся с ними морей при выпаривании дает везде совершенно одинаковый

солевой остаток. Эти отдельные моря и океаны отличаются друг от друга и в разных своих частях только степенью разведения этого остатка: одни более, другие менее солены.

Как увидим ниже, морская вода заключает в себе в определенном и постоянном отношении по современным данным до 32 элементов, в том числе все основные органогенные элементы, из которых состоят все тела и скелеты водных и воздушных организмов, а именно: H, C, N, O, Na, Mg, P, S, Cl, K, Ca, Fe.

Если мы будем считать за типичную морскую фауну и флору населенные океана, то увидим, что наименее соленным бассейном, в котором в значительном количестве встречается типичная морская фауна, будет Черное море с его S около 17—18‰, а наиболее соленным Красное море с S до 46,5‰; в таком случае мы должны признать, что диапазон солености для настоящей морской фауны будет от 16 до 47‰.

По мнению Н. М. Книповича нижшим пределом морской солености и верхним пределом для солоноватоводных бассейнов является соленость 24,70‰, а не 16‰, как предлагаем мы, считая Черное море главным образом на основании состава его фауны настоящим морским, а не солоноватоводным бассейном. Н. М. Книпович указывает на большую роль в ходе гидрологических явлений того обстоятельства, что точки замерзания и точки наибольшей плотности воды как пресных, так и морских бассейнов обыкновенно не совпадают за исключением только момента солености 24,70‰, когда температура замерзания и температура наибольшей плотности одинаковы и равны —1,33°. Эту соленость 24,70‰ Н. М. Книпович и предлагает считать границей между солоноватоводными и морскими бассейнами. До этой границы температура наибольшей плотности выше температуры замерзания; ниже этого предела температура наибольшей плотности ниже точки замерзания. Конечно такая разница между температурами замерзания и наибольшей плотности сильно влияет на ход гидрологических явлений. Однако мы не имеем еще пока данных, которые бы указывали, что и жизнь бассейнов с соленостью ниже 24,70‰ в основных чертах проходит иначе, чем в бассейнах с соленостью выше этого предела.

Пресноводные (олигогалинные) бассейны. Соленость пресноводных бассейнов, говоря вообще, колеблется от 0,01 до 0,3 (в среднем 0,2—0,3) и самое большое до 0,5. Ряд альпийских озер имеет соленость от 0,1 до 0,2; ряд северогерманских 0,01—0,2, а норвежские гумусные озера около 0,02, причем сухой остаток в этих гумусных озерах доходит до 0,05. Соленость русских рек колеблется от 0,05 до 0,5, в средней и южной части Европейской части СССР от 0,15 до 0,25. Соленость пресноводных озер от 0,01 до 0,2 и гумусных вод от 0,01 до 0,05. В противоположность морским водам пресные воды и соленые материковые озера по своему солевому составу являются гораздо более индивидуальными, чем морские. В общем солевой остаток пресных вод отличается от морского относительным обилием кальциевых, углекислых и кремнекислых соединений и бедностью Na. Однако в соленых остатках разных озер CaO например может быть и в 3 раза и в 7—9 раз более, чем SiO₂, и в два раза менее; такого колебания в отношении солей в воде мирового океана никогда не наблюдается. Соленые озера на материке могут быть и натриевые, и глауберовые, и содовые и пр. по преобладанию в них NaCl, или Na₂SO₄, или Na₂CO₃ и др.

Кроме солей и газов большинство бассейнов содержит то или иное, но обычно незначительное, количество органических веществ. Однако благодаря человеку и культуре, именно спуску в бассейны канализационных и фабричных вод, количество органических (а иногда и неорганических) веществ в них может настолько увеличиваться, что прежняя фауна и флора исчезают, бассейн становится в той или иной степени сапробным, гниющим

(от *sapros* — разложение), и появляется новое, особое население. О соленых озерах на суше и сапробных бассейнах мы будем говорить ниже подробнее.

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

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

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

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

Что касается водных животных, то среди них имеются очень крупные систематические единицы, целые типы, классы и отряды, которые все или в основной массе своих представителей живут исключительно в море и совершенно не встречаются и не могут жить в пресной воде. Из типов таковыми будут: все иглокожие и оболочники, из подтипов *Acrania* (*Amphioxus*), ни один вид которых не встречается в пресной воде. Из классов сюда относятся вся основная масса губок, гидромедуз, в том числе все сифонофоры, сцифомедузы и коралловые полипы; немертины, щетинкочелюстные, все гефиреи (подклассе) из червей, далее кишечножаберные, масса мшанок и руконогие; из членистоногих основная масса ракообразных *Thoracostraca*; из моллюсков все *Amphineura* (включая *Solenogastres*) и головоногие; из рыб — подкласс хрящевых рыб *Selachii*, — основная масса всех акул и скатов. Из отрядов ограничены морем радиолярии, голожаберные, крылоногие и килевоногие моллюски и основная масса щетинконогих червей.

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

Причина столь большого отличия в населении морских и пресных вод кроется несомненно в различной солёности этих бассейнов. Для многих из

вышеуказанных организмов среда противоположной солености является прямо ядом; так, морские Gammarus из бухты Сан-Франциско, непосредственно перенесенные в пресную воду, умирают в ней через полчаса при прочих равных условиях; обратно, пресноводные Entomostraca не выдерживают в морской воде более часа, гидра гибнет через 1 минуту, и т. д.

Только сравнительно небольшое количество организмов способно выносить сильное колебание солености окружающей среды (см. ниже).

Одной из особенностей пресноводных организмов вообще является широкое географическое распространение, которое свойственно многим из них. Так, при исследовании б. Восточной германской Африки из 36 видов и разновидностей корненожек новых, сравнительно с европейскими, оказалось только три; там же из 213 видов коловраток—только 21 эндемический вид. Обычная пресноводная губка Ephydatia fluviatilis живет в Европе, Северной Америке, Южной Африке, Австралии и в водах Малайского архипелага.

Всюду по земному шару можно найти роды и даже виды пресноводных моллюсков, как Limnaea stagnalis, Planorbis, Unio и др. Широким распространением пользуются роды ракообразных: Daphnia, Bosmina.

Многие роды пресноводных насекомых, например Dytiscus, Colymbetes и др., были найдены в трех и более частях света. Один жук Eunctes sticticus из Dytiscidae живет даже во всех пяти частях света.

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

Число региональных, областных пресноводных организмов уступает числу космополитов. В качестве примера региональных гидробионтов можно указать роды ракообразных Diaptomus и Heteroscore. Зато нас положительно изумляет необычайная масса рассеянных по пресным водам вариаций, форм и морф, вообще систематических единиц ниже вида. В Европе имеется два вида Anodonta, а вариантов, локальных форм описано в одной Франции более двухсот.

Роды Daphnia и Bosmina почти в каждом озере имеют свою особую форму; точно так же варьирует род Coregonus— сига. В одной Швейцарии насчитывается до 25 форм рода Coregonus, причем в одном Боденском озере их имеется три формы.

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

Можно думать, что это разнообразие вариаций обязано своим происхождением бесконечному разнообразию физико-химических условий отдельных озер и рек в противоположность сравнительному однообразию воды морей и океанов. Возникает вопрос, почему же при обилии вариаций и форм в пресной воде мы имеем среди пресноводных гидробионтов так много космополитических форм? Одно из объяснений этого кажущегося противоречия заключается несомненно в общей кратковременности существования пресноводных бассейнов. Получающиеся в бассейнах под влиянием внешних условий вариации и формы не имеют достаточно времени для своего наследственного закрепления. Действительно по имеющимся вычислениям Рейн заполнит Боденское озеро своими наносами всего в 12 500 лет; геологически срок конечно весьма короткий. В Тироле за сто лет исчезли или превратились в болота 118 озер. К юго-востоку от Ленинграда, у Тосны, близ Лисина, имеются два больших моховых болота, нанесенных уже на карты по съемкам 1834 г. Между тем на шведских картах 1676 и 1685 г. на месте этих болот обозначены два больших озера, очевидно совершенно заросших за промежуток в 150 лет. Близ Петергофа есть село Заозеры; в настоящее время от озера, на котором стояло селение, осталась только группа окищ в торфяном болоте. Упоминаемое в новгородских писцовых книгах XV—XVI ст. озеро Тесовое Новгородской губернии распалось ныне на мелкие озера, окруженные сплошными мшарами.

Другая причина слабого процесса видообразования в пресноводных бассейнах кроме кратковременности их существования кроется в имеющейся у многих пресноводных гидробионтов способности к пассивному переносу из бассейна в бассейн, как во взрослом состоянии, так особенно в стадии яиц, спор, геммул у губок, статобласт у мшанок, стойких яиц у дафний. Перенос совершают и водные птицы на своих лапках и перьях, и ветер, уносящий споры и прочие образования вместе с пылью из высыхающих бассейнов в новые водоемы.

Солоноватоводные (мезогалинные) бассейны, связанные с морем. При наличии на земле населенных бассейнов с соленостью от >0 до 300‰ пресноводные бассейны, как мы видели, занимают диапазон от >0 до $0,5\text{‰}$ а морские от 16 до 47‰ ; остаются еще бассейны с соленостью от $0,5$ до 16‰ и с соленостью выше 47‰ . К первой группе бассейнов принадлежит ряд морей и озер, либо населенных в основе специфической фауной, как Азовское, Аральское и Каспийское моря, либо очень бедной типичной морской фауной, как Балтийское море.

Совершенно несомненным следует признать тот факт, что находящиеся в сообщении с океаном целые моря или отдельные их участки, опресненные в силу тех или иных условий ниже океанической солености, имеют тем более пониженный по количеству видов состав населения, чем более понижена их соленость. В этом отношении весьма типичны две линии морей с понижающейся соленостью—одна северная, другая южная. Северная идет по проливу Каттегат, Кильской бухте, Балтийскому морю и Ботническому заливу, причем $S\text{‰}$ понижается с 30 до 2‰ .

Количество видов по отдельным группам распределяется так:

$S\text{‰}$	Бассейн	Губки	Гидроиды	Актинии	Иглокожие	Мшанки	Многощет. черви	Изоподы	Амфиподы	Десятиногие	Брюхоногие	Двусторчатые	Асцидии	Морские рыбы	Пресноводные рыбы	Всего
30—20	Каттегат	25	48	16	36	65	133	41	113	55	85	88	20	?	—	725
15	Кильская бухта . . .	13	15	4	6	17	43	7	18	9	17	23	5	75	—	252
8	Балтийское море . . .	?	1	—	?	1	9	7	11	2	3	6	—	40	6	86
5—2	Ботнический залив . .	?	1	—	—	1	1	3	5	?	1	4	—	23	20	59

Ту же закономерность в распределении видов мы имеем и по южной линии, идущей по морям Средиземному, Адриатическому, Мраморному, Босфору, Черному, причем соленость понижается с 38 до 17‰:

S ‰	Бассейн	Кишечнопопостные	Ресничные и круглые черви	Многощетинковые черви	Ракообразные	Мшанки	Моллюски	Оболочники	Рыбы	Всего
38	Средиземное море	137	137	424	518	260	1239	116	524	3355
37	Адриатическое море	87	54	184	301	149	583	95	311	1764
25	Мраморное море	12	?	73	63	62	304	26	?	540
21	Босфор	12	?	36	86	32	223	?	?	389?
17	Черное море	19	31	24	132	12	105	6	86	415

Меньшее количество видов в Босфоре сравнительно с Черным морем надо отнести за счет ошибок наблюдения; видов там не меньше, а больше, но фактические сведения наши еще не достаточны.

К солоноватоводным бассейнам относятся устья рек, впадающих в море без дельты, расширения устьев рек—эстуарии, дельты, лиманы наших южных рек, как Днепровско-Бугский и др.

В тот же диапазон часто входят и участки моря, отделенные косами и пересыпями; они носят очень разные названия: лагун, даже «морей» (как громадное голландское Зюдерзее), гафов на севере Германии (как Фришгаф у устьев Вислы), etang во Франции (Etang de Berge около устьев Роны), озер (как оз. Мерис в Египте с соленостью 12‰, бывшее некогда в соединении с морем) и др.

Всем этим бассейнам с соленостью в пределах от 0,5 до 16‰ можно дать общее название солоноватоводных (мезогалинных) бассейнов.

Население солоноватоводных бассейнов складывается из трех основных комплексов: 1) пресноводные выходцы, могущие выносить повышенную соленость, 2) морские выходцы, могущие выносить пониженную соленость, и наконец 3) специальные солоноватоводные организмы, которые не живут ни в морских ни в пресноводных бассейнах.

В ряде солоноватоводных бассейнов, как Каспийское, Азовское и другие моря, значительную роль играют так называемые реликты, о которых речь будет итти ниже.

Пресноводные выходцы. По наблюдениям как в предустьевом пространстве Волги, так и в Финском заливе около Гельсингфорса многие пресноводные планктические организмы способны выдерживать соленость до 2‰.

В дельте Волги таких видов насчитывается до 54, в том числе *Asplanchna priodonta*, *Triarthra longiseta*, *Polyarthra platyptera*, *Brachionus pala*, *Anuraea aculeata*, *Notholca longispina*, *Diaptomus graciloides*, *Daphnia longispina* и целый ряд других.

Замечательно то обстоятельство, что целый ряд пресноводных форм как в Каспийском море, около устьев Волги, так и в Финском заливе, около Гельсингфорса, способен выдерживать еще большую соленость, именно до 6‰ в Балтийском и почти до 8‰ в Каспийском, причем именно в этих условиях он достигает максимального количественного развития; при этом некоторые виды дают специальные варианты, как например особенно род *Anuraea*. Такими пресноводными организмами, процветающими в условиях солености от 2 до 6—8‰, в Балтийском море являются *Oscillatoria agardthii*, *Tintinnidium fluviatile*, *Triarthra longiseta*, *Anuraea aculeata*, *An. cochlearis*, *An. recurvispina*, а в Каспийском—*Asplanchna priodonta*, *Brachionus bakeri*, *Br. hyphalmyros*, *Anuraea aculeata*, *An. tropica* и др.

Морские выходцы в опресненных районах хорошо известны как среди планктических, так и среди донных организмов. Для определенных участков Балтийского моря можно указать: *Dinophysis norvegica*, *Melosira boneri*, *Limnocalanus grimaldii*, *Podon polyphemoides*, выдерживающие ‰ до 2,5‰, а *Evadne nordmanni*—до 5,5‰ и т. д. В области Средиземного моря сильное опреснение выдерживает актиния *Paractis striata*, затем *Nereis cultrifera*, ракообразные *Carcinus moenas*, *Crangon vulgaris*, из рыб—иглы, бычки, кефали, атерины, камбалы; в Зюдерзее—карликовые формы *Cardium*, *Mya*, *Tellina*.

Специально солоноватоводными организмами на севере в Балтийском планктоне являются: некоторые виды *Chaetoceras*, как *Ch. wighamii*, виды *Coscinodiscus*, *Ebria tripartita* из *Silicoflagellata*, *Brachionus mülleri*, *Pedalion oxyure*, *Eurytemora hirundoides*, *Halicyclops*; из донных: *Cordylophora lacustris*, моллюски *Hydrobia baltica* и *Limnaea ovata* var. *baltica*, *Corophium lacustre*, *Gammarus zaddachii*, *Mysis vulgaris*.

Очень много солоноватоводных форм живет в тропиках, где вообще происходит усиленное переселение морских форм в пресную воду. Интересно нахождение в Америке солоноватоводного брюхоногого моллюска *Tagelus gibbus*, ближайшие родственники которого найдены только в ископаемом виде, в слоях миоцена Америки.

Наконец вся наша южнорусская реликтовая фауна, о которой будет идти речь ниже, как моллюски *Adaspa*, *Monadaspa*, червь *Nupania*, пиявка *Archaeobdella*, удивительные планктические каспийские *Cladocera* (специальные виды *Evadne* и *Cercopagis*) тоже являются типичными солоноватоводными организмами.

Таковы краткие сведения о солоноватоводной фауне и флоре, населяющих бассейны с диапазоном солености от 0,5 до 16‰.

Мы рассмотрели уже четыре группы бассейнов в отношении солености. В порядке увеличения их солености это были бассейны:

- 1) почти несоленые (агалинные),
- 2) пресноводные—слабосоленые (олигогалинные),
- 3) солоноватоводные (мезогалинные) и
- 4) морские—соленые (полигалинные) бассейны.

Теперь переходим к следующей группе.

Пересоленные (ультрагалинные) бассейны морского происхождения. Сюда относится группа приморских соленых озер (мы оставляем пока в стороне соленые бассейны материковые, не связанные с морем). Такие приморские соленые озера часто образуются из бывших заливов моря и смотря по степени соединения с морем и притоку пресных вод имеют соленость повышенную сравнительно с морем то в меньшей то в большей степени. Фауна их в основе морская, но по мере увеличения ‰ количество морских форм все уменьшается.

Кроме морских в этих бассейнах встречаются виды солоноватоводные, некоторые выходцы из пресных вод и специально ультрагалинные организмы, как *Artemia salina* и *Dunaliella*.

Особенно наглядно можно проследить изменение населения в зависимости от повышения солености на соляных промыслах, где соль получается путем испарения в ряде бассейнов, через которые последовательно пропускается все более и более концентрированная морская вода. Таких бассейнов например во Франции, считая приводные каналы, различают до 5 типов.

Количество видов животных, как видно из прилагаемой таблицы, падает в них последовательно с 31 до 1, не считая простейших:

Тип бассейна	Граду-сы Бо-ме	Всего видов	Немер-тины	Дву-створ-чатые	Одно-створ-чатые	Рес-нич-ные черви	Коль-чатые черви	Artemia salina	Амфи-поды и взоподы	Крабы и креветки
Приводной канал	—	31	2	4	9	—	6	—	9	1
Подготовитель-ный бассейн . . .	—	21	—	3	7	3	6	—	—	2
Цистерны	7—8°	6	—	—	—	1	2	—	2	1
Испарительный бассейн	17—18°	2	—	—	—	1	1	—	—	—
Садочные бассейны	до 27°	1	—	—	—	—	—	1	—	—

В приводных каналах живет 31 вид—в большинстве все морские формы; в подготовительных 21, в цистернах уже только 6 видов; в испарительных бассейнах остается только два вида: та же *Nereis diversicolor* и живущий в пресной воде ресничный червь *Macrostoma hystrix*; в садочных бассейнах царят *Artemia salina* и жгутиковое *Dunaliella salina*; при определенной солености встречаются и личинки мухи *Ephydra*, массами живущей в континентальных соленых озерах.

Соленое озеро Круглой бухты в Черном море у Севастополя с соленостью около 75‰ (около 6—7°Б), детально исследованное, содержит в себе еще довольно богатую фауну из Protozoa, Turbellaria, Nematodes, Rotatoria, Phyllopora, Ostracoda, Copepoda и Insecta и много Cyanophyceae и Diatomeae; инфузорий в озере очень много—около 60 видов; из коловраток живет *Pedalion fennicum*, из ракообразных *Artemia salina* и в огромном количестве остракода *Eucypris inflata*, живущая в пресной воде; трупы умерших *Eucypris* образуют иногда по берегу целые отложения до 20 м длины, от 1 до 5 м шириной и до 9 см высотой; из Harpacticoida живет *Wolterstorffia blanchardii*, которая встречается и в материковых соленых озерах; ракообразных в озере так много, что дно озера покрыто на 2 см вышины легко взмучивающимся слоем их испражнений (фекалий). Как и в французских приморских озерах, население этого озера является в основе морским; так же, как и там, с увеличением концентрации воды количество морских видов падает и появляются формы ультрагаллинные, причем наряду с специфическими, как *Artemia salina*, выступают и некоторые виды, по своему происхождению пресноводные, например во Франции *Macrostoma*, у нас *Eucypris*.

Континентальные соленые озера. Всякое непроточное, лишнее стока, замкнутое озеро или другой аналогичный бассейн благодаря испарению воды, особенно в том случае, если он имеет постоянные притоки, должен в конце концов более или менее осолониться, так как испаряется чистая вода, а приносимые притоками растворенные в их воде соли остаются в бессточном озере.

Поэтому, говоря вообще, соленых озер очень много в засушливых зонах как северного, так и южного полушария, где имеет место очень сильное испарение (эти зоны нанесены на прилагаемой карте—рис. 104). Кроме того многие соленые материковые озера, как например наши Эльтон и Баскунчак в области волго-уральских пустынь, лежат в районе сильно соленосных пород и питаются солеными притоками и ключами. В бывшей Астраханской губернии насчитывалось до 700 соленых озер. Очень много соленых озер в лесостепной части Западной Сибири, в Туркестане. В США находится известное Большое соленое озеро, в Азии—Мертвое море, озера Ван и Урмия и т. д. Хорошо изучены соленые озера в Вестфалии (в Германии). Если мы имеем замкнутое бессточное озеро с пресной водой,

то говоря вообще это является по мнению географов «географическим парадоксом». Парадокс этот можно объяснить двумя путями: или тем, что бывшее до того проточное озеро в силу каких-либо причин недавно стало непроточным и не успело еще осолониться, или тем, что данное озеро в настоящее время является новым, молодым, котловина которого только недавно стала заполняться водой. Второе предположение конечно не исключает возможности того, что котловина озера существует давно, что в ней было оначала пресное, а затем соленое озеро, но соленое озеро могло все высохнуть, солевые осадки его могли быть занесены субаэральными отложениями, и современное вновь заполняемое озеро в настоящий момент является уже пресным. Такое объяснение приложимо например

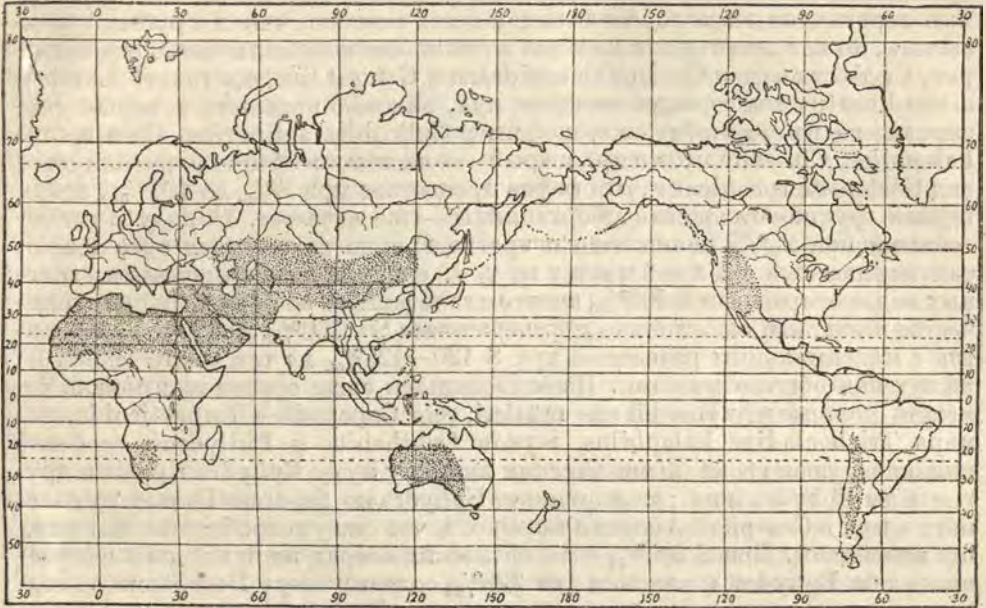


Рис. 104. Расположение засушливых зон на земном шаре (засушливые зоны обозначены точками).

к бессточному громадному озеру Балхаш, обладающему совершенно пресной водой. Этим же можно объяснить и наличие например в бывшем Актюбинском уезде Тургайской области 53 соленых замкнутых озер наряду с 67 замкнутыми пресноводными.

По всему вышесказанному понятно, что соленость материковых озер имеет очень широкий диапазон, а именно: от 0,5 г на литр и до 250—280 г для озер с преобладанием NaCl (Эльтон, Баскунчак). В озерах с глауберовой солью (Na_2SO_4), как Тамбуканское на Кавказе, соленость доходит до 347 (насыщенный раствор NaCl при $t^\circ 20^\circ$ —263,9%, насыщенный раствор Na_2SO_4 при $t^\circ 32,5^\circ$ —33,2%). Кроме того соленость ряда озер меняется еще в течение года; озеро, зимой едва солоноватое, летом при сильном испарении может стать пересолоненным.

Наиболее детально изучены соленые воды Вестфалии в Германии с соленостью от $30^\circ/_{00}$ и ниже и до $200^\circ/_{00}$. Всего в этих водах найдено теперь до 20 видов животных организмов. При увеличении солености выше $30^\circ/_{00}$ количество видов начинает уменьшаться; то же самое, как мы видели, имеет место в связанных с морем пересолоненных бассейнах. В Вестфалии живет: при солености до $30^\circ/_{00}$ —64 вида; от 30 до $100^\circ/_{00}$ —38 видов; от 100 до $160^\circ/_{00}$ —12 видов; от 160 до $200^\circ/_{00}$ —1 вид.

Биологически население как вестфальских озер, так и наших соленых бассейнов в районе Эльтона принято разбивать на три основных группы — галоксены, галофилы и галобионты. Г а л о к с е н ы, т. е. «гости» в соленых бассейнах, — это пресноводные организмы, случайно попадающие в соленую воду и могущие там жить. Эта группа включает в себе довольно большое количество видов, которые однако всегда встречаются в небольшом количестве экземпляров. Сюда относятся личинки многих мух, затем *Nera*, *Sialis*, *Chydorus*, *Simosephalus*, *Limnaea ovata* и др.; предельной соленостью для них является 100‰ ; обычная для них соленость не выше 25‰ . При этой же солености в 25‰ появляется и вторая группа солеводных организмов — именно г а л о ф и л ы, т. е. «любящие» соленую воду. Это организмы, выносящие очень широкий диапазон солености, так называемые эвригалинные; количество видов здесь меньше, чем в группе галоксенных, но появляются они нередко в очень большом количестве экземпляров. Сюда относятся *Cyclops bicuspidatus* и *C. bisetosus*, олигохета *Lumbricillus lineatus*, много видов личинок мух, видовые названия которых указывают на их местообитание, например *Culicoides salinarius*, *Chironomus halophilus*, *Ch. salinarius* и др., из рыб — колюшки, особенно эвригалинный вид *Gasterosteus aculeatus*. Эта фауна процветает при S° до 100‰ , когда первая группа — галоксенные организмы — уже исчезает. Наряду с галоксенными при 25‰ появляется и третья группа солеводных организмов, так называемые г а л о б и о н т ы, т. е. специфические организмы соленых вод, которая при $S 100\text{‰}$ вместе с галофилами живет в большом количестве и наконец одна только и выдерживает S в 160‰ и выше. Галобионтов с максимальным развитием при $S 120\text{—}125\text{‰}$ не так много видов, но живут они обычно массами. Из относящихся сюда организмов можно отметить коловратку *Brachionus mülleri*, ряд *Copepoda* — *Harpacticoida*, комара *Trichocladius halophilus*, жуков *Ochthebius* и *Philydrus*, особенно появляющуюся громадными массами личинку мухи *Ephydra riparia* и другие виды *Ephydra* и пр.; этой личинки *Ephydra* по берегам Большого соленого озера в Северной Америке так много, что она употребляется там в пищу индейцами. При $S 200\text{‰}$ в вестфальских озерах живут только одиночные особи *Ephydra*, и наконец при 220‰ соленые озера Вестфалии оказываются лишенными всякой жизни.

В этих озерах не встречается типичный, более южный галобионт *Artemia salina*, который массами живет в соленых бассейнах по берегам Средиземного и Черного морей и в соленых озерах около Эльтона. Сам Эльтон при S летом в $250\text{—}280\text{‰}$ заполнен только массами двух видов галобионтов: *Dunaliella salina* и *Asteromonas gracilis* из жгутиковых; в окружающих же его соленых бассейнах найдено всего до 72 видов организмов, в том числе 25 галоксенов, 18 галофилов и ряд галобиев; среди последних кроме вышеупомянутых *Artemia*, *Dunaliella* и *Asteromonas* еще рачок *Diaptomus salinus* и ряд *Harpacticoida* (*Wolterstorffia* и др.); кроме того моллюск *Hydrobia* и личинки *Ephydra*.

В группе галофилов крайне интересно массовое нахождение при S° $2\text{—}3^{\circ}\text{B}$ ($21,8\text{—}32,7\text{‰}$) пресноводных родов: *Notholca striata*, *N. acuminata*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Cyclops strenuus*, *C. viridis*. Несмотря на близость Каспийского моря каспийских форм, как *Popella*, *Heteroscore* и др., в окружающих Эльтон соленых бассейнах не оказалось.

Полного сопоставления населения соленых озер, связанных с морем, и материковых до сих пор еще не имеется. Несомненно однако, что эти бассейны имеют ряд общих форм и что здесь и там имеются выходцы из пресных вод; морских же форм в материковых соленых озерах повидимому очень мало.

Если судить по вестфальским озерам, то можно думать, что в жизни материковых соленых озер существенную роль играют три солевые группы

бассейнов: первая с повышением S до $25^0/_{00}$, — до этой границы живут преимущественно галоксены; другая граница от 25 и приблизительно до $100^0/_{00}$, при которой живет масса галофилов и галобий; наконец в водах с $S^0/_{00}$ выше $100^0/_{00}$ остаются в основе одни галобии.

Эти три группы бассейнов мы можем назвать мезогалинными, полигалинными и ультрагалинными, с приставкой «лимно»: лимномезо-лимнополи-и лимноультрагалинными, в отличие от соответствующих наименований бассейнов, связанных с устьями рек и морями.

Бассейны двойственной солености. Известно, что в большинстве бассейнов имеется определенная разница в распределении солености воды как по вертикали, так и по горизонтали. Эта разница может играть большую роль в жизни бассейна, но обычно она настолько невелика, что, даже и хорошо ее зная, мы без всякого колебания можем отнести бассейн к одному из описанных выше типов: морскому, пресноводному или какому-либо другому. Так, на поверхности мирового океана $S^0/_{00}$ воды колеблется в среднем от 32 до $38^0/_{00}$, так же невелика разница и по вертикали, причем в определенных условиях более соленая, но нагретая вода может лежать выше менее соленой, но охлажденной. Только в условиях полярных морей вследствие таяния льда в пределах верхнего 50-метрового слоя вода может иметь S от 5 до $30^0/_{00}$, в то время как вода с 1000 м и глубже имеет S более $35^0/_{00}$. Большая разница в $S^0/_{00}$ по вертикали имеется также в некоторых проливах, как например в Босфоре, где верхнее слабосоленое черноморское течение идет над более соленым мраморноморским. Такие бассейны в отношении $S^0/_{00}$ имеют как бы двойственный характер.

Исключительно редким и типичным образцом бассейна двойственной солености является Могильное озеро на острове Кильдине у берегов Мурманна.

Это озеро площадью в $103\ 776\ m^2$ и глубиной 17 м отделено от моря барьером, сложенным из валунов, песка и галек, шириной 60—70 м. Пресная вода поступает в озеро из болот и одного ручейка; как для этой пресной воды, так и для морской барьер допускает слабое просачивание. Могильное озеро в отношении солености определено является двухэтажным, двойственным. От поверхности до глубины 5—6 м имеется почти пресная или солоноватая вода с S от 3,69 $^0/_{00}$ с преимущественно пресноводной фауной; ниже 5—6 м идет морская вода. Самые нижние слои морской воды заражены H_2S и необитаемы, но верхний слой ее с глубины 5—6 м до 11—12 м населен настоящей морской фауной. Несмотря на незначительную толщу населенных слоев — около 5 м пресной и солоноватой воды и около 6 м морской — Могильное озеро содержит в себе значительное количество организмов. В его планктоне известно до 100 видов (60 видов растений + 40 видов животных) и в бентосе до 58 видов животных. Что касается распространения организмов, то в августе 1906 г. толща воды от 0 до 6 м глубины была заполнена обычной пресноводной *Daphnia pulex*, причем соленость сверху вниз поднималась с 3,46 до 12,72 $^0/_{00}$; нижние слои с 7 до 11 м глубины при S от 12,72 до 21,33 $^0/_{00}$ (книзу) содержали массу морских рачков *Pseudocalanus elongatus*, *Podon leuckartii*, личинок морских червей, брюхоногих и других организмов.

Производя в Могильном озере вертикальные ловы планктона, мы получаем в сетке смесь морских и пресноводных организмов — *Daphnia* и *Chydorus*, с одной стороны, вместе с морскими медузами, как *Margellium octopunctatum*, и морскими *Copepoda*, как *Pseudocalanus elongatus*, — с другой. Что касается бентических организмов, то в верхних слоях от 0 до 5 м процветают водоросли *Rivularia*, *Enteromorpha* и *Cladophora*, изопода *Jaera*, *Gammarus locusta*, а в слоях от 8 до 12—13 м — основная морская сублиторальная фауна Мурманна и масса красной водоросли *Phyllo-*

phora brodiaei; из рыб имеются два вида: треска *Gadus callarias kildinensis* и *Pholis gunellus*. Такая двойственность солености и населения Могильного озера не дает возможности полного развития ни морской ни пресноводной фауны. Морская фауна сдавлена между пресной водой и лежащими ниже зараженными H_2S слоями; пресноводная подвергается временами осолонению. Поэтому население тех и других слоев в Могильном озере беднее, чем соответствующее население прилегающих нормальных бассейнов. Часть животных, как *Gadus* и другие, подверглась существенным изменениям в окраске (появление сильной пятнистости), в росте (развитие карликовых форм, нанизм) и пр., о чем еще будет идти речь ниже.

Сводка терминологии бассейнов в зависимости от солености и соответствующего им населения. Все вышесказанное может быть представлено в виде следующей таблицы:

Разного рода бассейны, озера, реки, устья рек, моря и связанные с морем соленые озера

I	II	III	IV	V
Почти не соленые, почти ага- линные	Пресные, оли- гогалинные, малосоленые	Солоноватовод- ные, мезога- линные, средне- соленые	Морские, по- лигалинные, соленые	Пересолонен- ные, солено- озерные, ульт- трагалинные
с S‰	с S‰	с S‰	с S‰	с S‰
от 0 до < 0,2‰	от 0,2 до 0,5‰	от 0,5 до 16‰	от 16 до 47‰	от 47 до 300‰ и выше

Материковые соленые озера

I	II	III
Лимномезога- линные	Лимнополига- линные	Лимноультра- галинные
с S‰	с S‰	с S‰
более 0,5 до 25‰	от 25 до 100‰	от 100 до 300‰ и выше

Бассейны двойственной солености

Могильное озеро.

Вверху почти пресная вода и до 3,69 S‰
Внизу морская вода до 32,10 S‰

Терминология отношений организмов к солености бассейнов. Соответственно основному делению бассейнов на пресноводные, солоноватоводные, морские и пересолоненные (соленые озера) уже издавна существует деление организмов на пресноводных, солоноватоводных, морских и солоноозерных; однако уже из предыдущих данных мы могли убедиться в том, что далеко не все организмы строго распределены по бассейнам той или иной солености.

Поэтому в гидробиологии существует еще другое деление организмов по их отношению к солености, при котором учитывается главным образом нирота диапазона солености, которую выдерживает и в которой живет тот или иной организм; организмы, могущие жить только в морской, или толь-

ко в пресной, или только в солоноватой воде и вообще не выносящие колебания солености окружающей среды, являются узкосолевыми, стеногалинными организмами. Напротив, организмы, без вреда для себя могущие жить в бассейнах не одного типа солености, а двух и более, и вообще выносящие солевые колебания среды, называются широкосолеными, эвригалинными организмами.

Как эвригалинность, так и стеногалинность могут быть очень разных степеней и помещаться в самых разных пунктах всего солевого спектра, доступного водным организмам. Вообще говоря, стеногалинных организмов гораздо больше, чем эвригалинных.

В отношении солености, как и ряда других факторов, надо помнить то, что было сказано выше в главе о гетерогенности организмов и о недостаточной опытной проверке наших наблюдений, сделанных в живой природе.

Осетры, угри, определенные виды сигов, лососей и сельдей переходят без вреда для себя из пресной воды в морскую и обратно, и в этом отношении они являются эвригалинными. Беспозвоночных, которые совершали бы странствования, аналогичные передвижению этих рыб из моря в реки и обратно (анадромия и катадромия), повидимому не существует. Зато у некоторых беспозвоночных имеется необычайно широкий размах эвригалинности и вообще эвритопности; так, корненожка *Cyroderea ampulla* живет, питается и размножается в морской и пресной воде, в холодных горных озерах и в теплых прудах в долинах.

Значительное количество инфузорий может жить и живет безразлично как в морской, так и в пресной воде. В качестве примера можно привести *Pleuronema chrysalis* Schev. (Holotricha), *Euplotes charon* Ehrb. (Hypotricha) и *Condylostoma patens* St. (Holotricha), которые живут не только в море и в пресной воде, но и в соленых озерах, с соленостью нередко значительно превышающей соленость океана.

Ресничный червь *Macrostoma hystrix* живет безразлично в пресных, солоноватых и пересолоненных водах. Эвригалинными являются многие роды и даже виды водорослей, живущие в морской и солоноватой воде, например *Enteromorpha*, *Ulva*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Ectocarpus*, *Melosira*, о которых говорилось выше.

Эвригалинными являются морские организмы прибрежной, прибойной и приливо-отливной зон моря, как *Patella*, *Purpura*, *Cardium*, *Ostrea* и др., которые постоянно подвергаются прямому и опресняющему действию дождей.

Планктические морские организмы открытого моря, живущие вдали от берегов, являются обычно стеногалинными; от дождей многие из них уходят в более глубокие слои воды; в качестве типичных стеногалинных морских организмов можно привести например коралловых полипов и вообще представителей всех тех классов и отрядов животных, которые встречаются исключительно или в море, как радиолярии, иглокожие, брюхоногие и др., или в пресной воде, как *Unio*, *Anodonta*, о которых была речь выше.

В тех систематических группах, в которых имеются как морские, так и пресноводные представители, даже виды одного рода могут жить в разных условиях солености; так, *Sagitta hexaptera* боится разбавления морской воды, а *Sagitta bipunctata* может жить и в морской и в солоноватой.

Некоторые типично пресноводные организмы, как целый ряд пресноводных моллюсков (*Unio*, *Anodonta*, *Planorbis septemgyratus* и др.), или планктические пресноводные виды родов *Melosira*, *Tabellaria*, колывратки *Asplanchna priodonta*, *Notholca longispina*, а также *Diaptomus gracilis* и пр., почти не встречаются при S выше 2‰; они являются действительно узко-пресноводными — лимностеногалинными организмами. Другие, тоже типично пресноводные, не живущие в море и в этом смысле

стеногалинные организмы, как *Euglena viridis*, *Triarthra longiseta*, *Braichionus pala*, *Daphnia pulex* и др., если им представляется возможность, усиленно размножаются, даже сильнее, чем в пресной, в воде с соленостью 2—7‰ и даже более, т. е. по принятой терминологии в солоноватой; отсюда мы видим, что их стеногалинность совершенно иного порядка, чем у *Unio* и *Anodonta*.

Если мы имеем бассейн с изменчивыми (эвригалинными) условиями солености, то его население в смысле приспособления к этим условиям будет однороднее, чем население бассейнов с постоянной соленостью (стеногалинных). В бассейне первого типа могут жить только эвригалинные организмы, в бассейнах же второго типа—как стеногалинные, так и эвригалинные.

Собственно говоря мы должны были бы знать для каждого водного организма, в каких пределах солености в природе проходят его жизнь, питание и размножение и в каких пределах все это может проходить в условиях опыта, когда могут проявиться свойства организмов, в живой природе не проявляющиеся. В этом отношении мы знаем еще очень мало. Опытных данных по проверке солевых пределов жизни, оптимума и минимума S‰ для водных организмов у нас еще крайне недостаточно. Опыты над водорослями показали для многих из них наличие очень высокой эвригалинности; так, пресноводные диатомеи *Nitzschia palea* и *Navicula minuscula* в культурах выносили до 45‰ прибавки NaCl; морская диатомея *Nitzschia putrida*—от 10 до 50‰. В условиях опыта обнаружилась еще большая эвригалинность некоторых морских протококковых, именно от 10 до 60‰. Для фукусов оптимум прорастания зигот оказался около 23—35‰, а минимум 5‰, причем солевые границы оплодотворения оказались иными, чем границы прорастания зигот.

Многие водоросли выносят повышение S‰ только временно; так, *Enteromorpha* выдерживает до 130‰, но жить долго может лишь при 75‰; соответствующие цифры для *Ulva* оказываются 100‰ и 65‰ и т. д.

Что касается животных, то еще в 1816 г. Вёдан взял 15 видов морских и 15 пресноводных моллюсков и в течение 5 месяцев пресноводных переводил постепенно в морскую, а морских в пресную воду. Из опытных животных умерло 37%, а из контрольных 34%; из 15 пресноводных моллюсков не приспособились к морской воде три рода—*Unio*, *Anodonta* и *Cyclas*, а из 15 морских 6—*Fissurella*, *Pecten* и др. Особенно успешно приспособились к морской воде пресноводные *Physa fontinalis*, *Planorbis vortex*, *Ancylus lacustris* и *Paludina obtusa*, а из морских—к пресной *Turbo neritoides*, *Purpura lapillus* и особенно *Mytilus edulis*, ни один экземпляр которого не погиб при переходе в пресную воду. Как этот, так и другие аналогичные опыты показали, что наиболее легко выносят опреснение те морские организмы, которые живут в приливо-отливной полосе и в соответственных условиях могут подвергаться действию дождя и стекающих с берега пресных вод. Скоро погибают в пресной воде все морские формы с усиленным дыханием, как головоногие, десятиногие раки и полихеты. Затем оказалось, что пресная вода задерживает эмбриональное развитие морских форм.

В общем однако можно думать, что водоросли обладают гораздо более широким диапазоном приспособляемости к различного рода условиям, чем водные животные. Так, на прилагаемой ниже таблице, составленной Н. В. Морозовой-Водяницкой, можно видеть, что из средиземноморской флоры приспособилась к жизни в Черном море почти ровно половина всех средиземноморских родов и видов, в то самое время как из средиземноморской фауны перешло в Черное море менее 1/5 части, а именно 460 из 3305 видов (по подсчету В. К. Савинского для большинства групп животных):

Водоросли	Черное море ¹		Средиземное море ²	
	число родов	число видов	число родов	число видов
Chlorophyceae	21	48	27	63
Phaeophyceae	40	62	56	93
Rhodophyceae	43	101	126	267
Общее число	104	211	209	423

II. НЕПОСТОЯНСТВО СОЛЕННОСТИ ВОДНЫХ БАССЕЙНОВ

1. Изменение солёности пресноводных и морских бассейнов

Солёность каждого бассейна подвержена годовому, более или менее правильно из года в год повторяющемуся циклу изменений. В общем диапазон этого цикла кроме некоторых исключительных случаев сравнительно невелик, колеблясь около той или иной средней; однако и сама эта средняя, если взять более долгий отрезок времени, не остаётся постоянной.

Солёность мирового океана, как мы увидим ниже, непрерывно возрастает вследствие приноса солей реками и стока с суши. В кембрийскую эпоху солёность мирового океана была равна приблизительно 27‰ , в каменноугольную 32‰ , теперь 35‰ . Историческая геология доказала, что только на месте так называемых геосинклиналей, более легко прогибающихся и углубляющихся областей морского дна, в области глубоководья могли беспрерывно существовать моря в течение долгого периода—ряда геологических «веков» и даже эпох; в области же мелководья одни моря постоянно сменялись другими, море наступало на сушу (трансгрессия), оставляло её (регрессия), замкнутые моря получали сообщение с океаном и обратно; морские бассейны сменялись пресноводными, и такие кардинальные перемены совершались часто в течение очень короткого (геологически) периода времени.

На прилагаемых ниже схемах наглядно изображено колебание суши и моря в области Кавказа, Донецкого кряжа, Южнорусской впадины и Урала в силурийско-юрский и юрско-третичный периоды (рис. 105).

Из бесконечного количества примеров изменения солёности бассейнов за геологическое прошлое мы приведем вкратце лишь два, а именно: позднюю историю Балтийского моря и историю Понто-Каспийско-Аральской области с верхнетретичной эпохи; оба эти примера понадобятся нам еще дальше в связи с вопросом о происхождении пресноводной фауны и флоры.

В послеледниковое время в области Южной Швеции, Дании и Финляндии существовало так называемое Иольдиевое море, которое через область современных южношведских озер Венер, Веттер, Мелар и др. соединялось прямо со Скагерраком. Этим морем были покрыты современные озера Пейпус, Сайма и Ладожское, а через Онежское озеро оно соединялось с Ледовитым морем. Солёные воды этого моря были заселены морской и притом холодноводной фауной. Там в большом количестве жили двусторчатые моллюски *Yoldia arctica*, от которых море и получило свое название, *Arca borealis*, *Mya truncata*, тюлени, киты, нарвалы и пр. Затем суша стала с юга подыматься, сообщение с океаном прекратилось, и на месте Иольдиевого моря образовалось огромное Анцилово озеро или ряд озер площадью до $57\,000\text{ км}^2$. Благодаря притоку рек и таянию ледников озеро это было пресным, сохранив быть некоторую солёность только на самой глубине; в нем господствовала пресноводная фауна: брюхоногий

¹ По данным Н. Н. Воронихина и Е. С. Зиновой.

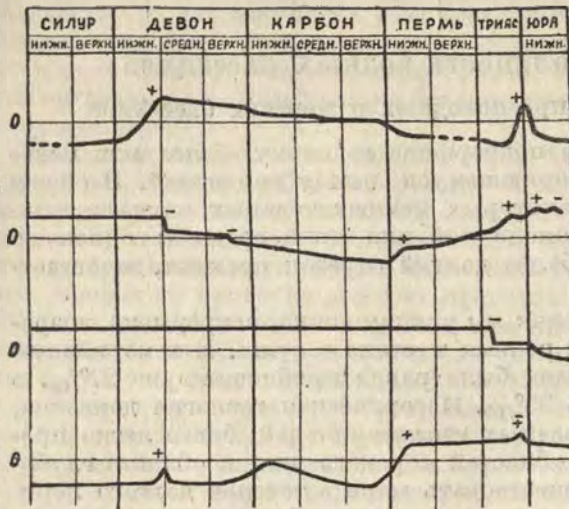
² По данным G. Junk.

моллюск *Ancylus fluviatilis*, от которого оно получило свое название, роды *Limnaea*, *Unio* и др. Затем юг стал опускаться, возникло снова соединение с морем, и на месте Анцилового озера образовалось Литториново море, по имени морского моллюска литторины (*Littorina littorea*), захватившее Мелар и Ладожское озеро, но не захватившее областей озер Венера, Веттера и Онежского. Кроме *Littorina* в нем жили *Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Tellina baltica*

и прочее население, отличное от обитателей как Анцилового озера, так и Иольдиевого моря. После Литторинового моря было Лимнеевое озеро, и наконец современное Балтийское.

Все эти изменения соленых морей на пресные озера и обратно совершались недавно, в послетретичную эпоху и частью даже в послеледниковое время, при существовании на земле человека, значительно подвинувшегося в своей культуре, причем всего, как видно из нижеследующей таблицы (см. стр. 173), за несколько тысячелетий до нашей эры.

Не менее интересна и поучительна история южнорусских морей, разыгравшаяся во второй половине третичной и в послетретичное время. По существу дела это история превращений одной геосинклинали, именно нижнетретичного средиземного моря Тетис. Это глубокое море покрывало Южную Европу, часть берегов Северной Африки, Альпы, Крым, Кавказ ишло дальше на восток за Каспийское море; на западе оно имело широкое сообщение с Атлантическим океаном. Оно было населено атлантической фауной и флорой. В западной его части были два острова — один на месте западной части современного Средиземного моря, другой в



2

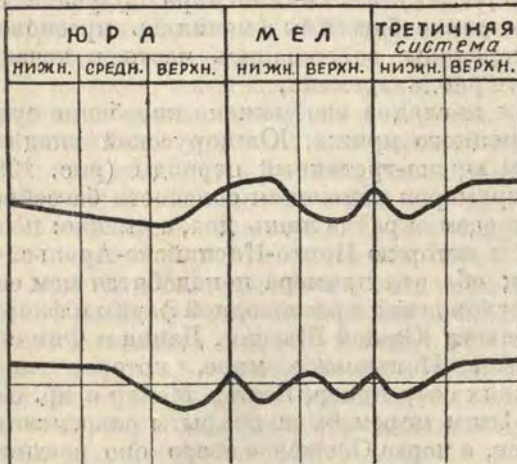


Рис. 105. Движения земной коры по отношению к уровню моря (нулевая горизонталь—0)

1—сверху вниз: Кавказ, Донецкий кряж, Южнорусская впадина, Урал; 2—Южнорусская и Восточнорусская впадины. По А. Д. Архангельскому.

центре современного Балканского полуострова.

К концу нижнетретичной эпохи все море, покрывавшее южную часть СССР, сначала сильно сокращается в своих размерах, а затем значительно расширяется (трансгрессия) со времени 2-го Средиземноморского века (яруса). Затем вплоть до нашего времени в области Черного и Каспийского морей идет непрерывная смена морей и озер разной солености, причем сначала оба эти бассейна живут одной нераздельной жизнью и только в плио-

Хронология	Эпохи	Балтийское море	Климаты
1 000 хр. э.	Историческая эпоха и железный век	Современное Балтийское море	Климат относительно холодный и сырой
0 хр. э.			
1 000 до хр. э.	Бронзовый век	Лимнеевое озеро	Теплый и сухой
2 000 »			
3 000 »			
4 000 »	Начало египетской культуры	Литториновое море	Теплый и менее сухой
5 000 »			
6 000 »		Анциловое озеро	Теплый и сухой
7 000 »			
8 000 »	Каменный век		
9 000 »		Иольдиевое море	Холодный и сырой (тундровый)

цене распадаются на два главнейших—Черноморский, или Эвксинский, и Каспийский,—которые затем развиваются уже самостоятельно, только временами вступая в соединение через Маньчский пролив.

Схематически и с рядом сокращений смена этих бассейнов может быть представлена в виде следующей таблицы (см. стр. 174).

Море, отложившее средиземноморские ярусы, покрывало Черное, Каспийское и Аральское моря на востоке, а на западе через Дунайскую низменность оно соединялось с океаном. Свое название оно получило по сходству фауны с современной настоящей морской фауной Средиземного моря. В следующую эпоху, в среднемiocеновое время, на его месте образовался внутренний, не морской, а солоноватоводный бассейн—Сарматское море, шедшее от Среднедунайской низменности до западных берегов Арала; его воды заливали Черное и Каспийское моря. В Сарматском море в силу его опреснения не могли жить ни кораллы, ни головоногие, ни морские ежи, но некоторые роды моллюсков, как *Trochus*, *Vuccinum*, *Cardium* и ряд других форм, унаследованных от времен Средиземноморского яруса, достигли в нем роскошного развития. Затем Сарматское море сокращается, вода сохраняется быть может только в крайне ограниченной области. Наступает господство суши. Из Азии и Африки в Крым, южную половину Европейской части СССР и Закавказье приходит богатая фауна наземных млекопитающих—носороги, трехпалые лошади, жираффы, гигантские свиньи и пр. Затем море снова расширяется и откладывает мезотический ярус с обедневшей фауной сарматского типа. В Среднедунайскую низменность это море уже не проникает, там образуется замкнутый бассейн с специфической фауной пластов конгерий, с населением, образовавшимся из солоноватоводной фауны Сармата и пресноводных организмов.

В следующую эпоху, уже в плиоцене, этот Среднедунайский бассейн вступает в соединение с новым Понтическим озером-морем, опресненным

		Современное Черное море	Современное Каспийское море	
Четвертичный период	Плейстоцен	Слабосоленое Черное море (древнее Черное море), 2-й Босфор		
		Слабосоленое Черное море (Новоэвксинское озеро-море)	Хвалынский горизонт	
		1-е Черное море с богатой фауной (Карангатское)	Ательский горизонт	
		(? Среднеэвксинское озеро-море)	Хозарские слои	
		1-й Босфор (Узункларский бассейн) Древнеэвксинское озеро-море	Сталинградские слои	
Третьичный период	Плиоцен	Слои Чауда	Бакинский ярус	
		Гурийские слои	Апшеронский ярус	
		Куяльницкие слои	Акчагыльские слои	
		Киммерийские слои	Балахонская толща	
	Понтический ярус			
	Миоцен	Мэотический ярус		
		Сарматский ярус		
		Конкские слои		
		Караганские слои		
		Чокракские слои		
1-й Средиземноморский ярус				

до солености современного Каспия, и сообщает ему элементы своей фауны конгерий. Понтический бассейн распадается затем на Черноморский, или Эвксинский, и Каспийский бассейны, соединенные только проливом на севере; от Черноморского отделяется Нижнедунайский (Дакийский) бассейн, который становится совершенно пресным и отлагает палиудиновые слои.

Дальнейшая история Эвксинского и Каспийского бассейнов представляется в следующем виде. Эвксинский бассейн в верхнем плиоцене дает киммерийские слои с роскошной фауной крупных дрейссензид и кардид, которая является верхом развития понтической фауны; объясняется это вероятно более теплым климатом, который господствовал в то время. За киммерийскими следуют куяльницкие слои — с бедной фауной и мелкими формами, свидетельствующими о наступлении холодного времени. Затем идут отложения чаудиных слоев. Наконец в среднечетвертичное время, вероятно в Шельскую эпоху, произошло соединение дотоле изолированного Эвксинского бассейна через Дарданеллы с Эгейским морем: соленые воды осолонили до того слабосоленое Эвксинское озеро и принесли с собой

новую фауну; остатки старой отступили в слабосоленые лиманы—Днепровско-Бугский и др. и в Таганрогский залив Азовского моря. В этот период фауна Черного моря в лице средиземноморских пришельцев была богаче, чем в настоящее время.

По новейшим данным дело оказывается еще более сложным. Можно думать, что в послетретичное время и после первого прорыва Дарданелл сообщение Черного моря с Средиземным более или менее прерывалось еще два раза, вводя за собой каждый раз новое опреснение и новое расширение области распространения старой понтической фауны, укрывавшейся в лиманы; это расширение сопровождалось каждый раз конечно полной или частичной гибелью средиземноморских переселенцев.

История развития Каспийского моря после отделения его от Черного представляется в следующем виде. В южной части современного Каспийского моря в понтическое время господствовала суша с полупустынным режимом, с пресноводными бассейнами, населенными пресноводными моллюсками и Chaга.

В следующую эпоху, соответствовавшую концу киммерийской, в Черном море, на месте Каспийского моря и даже далеко к северу до рек Камы и Белой мы имеем громадный Акчагыльский солоноватоводный бассейн с своеобразной фауной сарматского характера. Там жили представители родов *Mastra*, *Cerithium* и др., отсутствовавшие в мэотическом и понтическом бассейнах; поэтому происхождение акчагыльской фауны неясно. Акчагыльский бассейн через Маныч был в кратковременном соединении с Эвксинским бассейном и был сменен меньшим по размерам Апперонским бассейном, немного превышавшим современное Каспийское море. Плиоцен, а с ним и третичные слои в области Каспия закончились бакинскими слоями, аналогичными слоям Чауды Черноморского бассейна. В послетретичное время были еще вероятно две трансгрессии Каспийского моря, из которых одна доходила до широты Камышина или Саратова.

На этом можно закончить описание прошлой жизни Балтийского, Черного и Каспийского морей. Это прошлое при всей своей сложности является яркой иллюстрацией положения о сравнительно быстрой смене солености и других условий даже в таких крупных бассейнах и возникающем вследствие этого непостоянстве их населения. Соленость небольших бассейнов меняется еще быстрее; заполненные морской водой углубления, небольшие бассейны в приморских скалах первым дождем могут быть совершенно опреснены, а после долгой сухой погоды могут стать пересолоненными.

Об изменении солености пресноводных бассейнов и о превращении их в соленые озера при отсутствии стока все основное было уже сказано выше в главе о солоноватых, соленых и пересолоненных озерах, не связанных с морем.

2. Реликты адаптивные и консервативные и происхождение пресноводных организмов

Р е л и к т ы. При изменении солености бассейнов в ту или иную сторону население их конечно меняется в зависимости от степени своей эвригалинности. При смене пресной воды на соленую, морскую или обратно происходит, говоря вообще, полная гибель старого населения. Однако еще в 1860 г. шведский ученый Ловен обнаружил, что в больших шведских озерах Венере и Веттере, совершенно пресноводных, живут мизиды—настоящие морские организмы.

В настоящее время можно считать твердо установленным, что ряд организмов—рачок *Limnocalanus grimaldii macrurus*, мизида *Mysis oculata relicta*, морской таракан *Chiridothea entomon*, бычок *Myoxocephalus quad-*

ricornis, —будучи в высшей степени эвригалными организмами, жили в течение всего вышеописанного геологического прошлого Балтийского моря и переходили из морской воды в пресную и обратно, причем некоторые из них подвергались довольно существенным морфологическим изменениям. Большинство из них является формами северного, морского происхождения. Связь Ледовитого моря с Балтийским в иольдиевое время объясняет нам тот замечательный факт, что в настоящее время целый ряд этих форм живет в Ледовитом море, в пресных водах Фенно-Скандии и в Балтийском море, совершенно отсутствуя в Атлантическом океане у западных берегов Норвегии. Наиболее интересны изменения, которым подвергался *Limnocalanus grimaldii*. Как типичная форма, он живет в Ледовитом море от Восточной Гренландии до Новосибирских островов, в Ботническом и



Рис. 106. Ареал распространения *Mysis oculata*.

Финском заливах и в Каспийском море, а в Северном море и у берегов Норвегии, как мы говорили, он отсутствует. Аналогичное распределение имеют *Mysis oculata* и *relicta* (рис. 106).

Передний край головы *Limnocalanus grimaldii* вытянут и в профиль образует явный головной угол. Крайняя пресноводная форма *Limnocalanus macrurus*, живущая в пресных озерах Швеции, Норвегии, Финляндии, в Неве, в Великих озерах Америки, имеет цефалоторакс укороченный, в профиль без всякого лобного угла и со вдутым верхним краем (рис. 107, 6—11). Обе эти крайние формы, *Limnocalanus grimaldii* и *L. macrurus*, соединены между собой целым рядом постепенных переходов, причем обыкновенно в определенном озере все формы имеют только один, свойственный этому озеру, наружный вид. Если теперь мы расположим формы, найденные в 32 различных бассейнах Швеции в ряд, по мере постепенного перехода от *Limnocalanus grimaldii* к *L. macrurus*, то окажется, что соответствующие этим формам бассейны расположатся тоже в определенном порядке. Чем более форма уклоняется от *L. macrurus*, тем более древним в смысле пресноводности оказывается соответствующий ей бассейн; относительная древность бассейнов легко определяется из процентного отношения высоты данного озера над уровнем моря к высоте общего подъема данной местности; чем выше будет этот процент, тем раньше озеро вышло из-под моря

и тем более оно пребывает пресным. *Limnocalanus* неспособен ни к миграции, ни к заносу, так как не был найден ни в одном из пресных озер, лежащих выше 284 м над уровнем моря, т. е. в озерах, которые не заливались прежним Литториновым морем. Самые древние озера, в которых живет *Limnocalanus*, вышли из-под уровня моря около 9 000 лет назад;

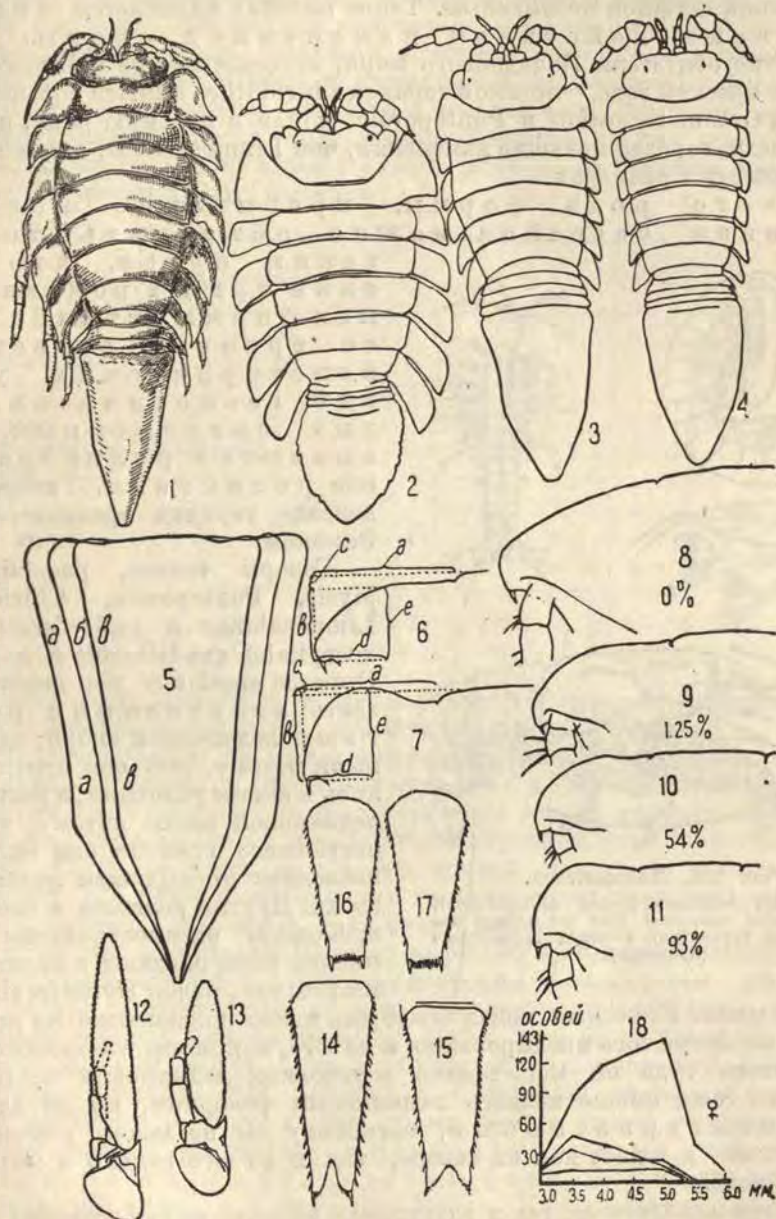


Рис. 107. Изменение животных под влиянием солености.

1—*Chiridothea sibirica*; 2, 3 и 4—молодые особи *Chiridothea*, вынутые из яйцевой камеры матери (2—*Ch. sibirica*, 3—*Ch. entomon*, 4—*Ch. entomon vatterensis*); 5—тельсон самцов одинакового роста (a—*Ch. sibirica*, б—*Ch. entomon*, в—*Ch. ent. vetterensis*); 6—передний конец телоторакса *Limnocalanus grimaldii*, 7—то же у *Limnocalanus macrurus* (8—из устьев Яны, 9—из оз. Мелар, 10—из оз. Delongen и 11—из оз. Orsjön; %—относительная древность пресноводного бассейна), 12—антеннальная чешуйка морской *Mysis oculata*; 13—то же у солоноватоводной и пресноводной *Mysis oculata relicta*; 14 и 15—соответствующие этим формам тельсоны; 16 и 17—тельсон *Metamysis strauchi* у морских (16) и пресноводных (17) форм; 18—величина самок *Corophium curvispinum* у Саратова (верхняя кривая), на нижней Волге, на Оке и верхней Волге (нижняя кривая).

а так как он дает одно поколение в год, то оказывается, что на превращение формы *L. grimaldii* в *L. macrurus* понадобилось около 9 000 поколений. Здесь мы имеем классический пример развития у организма определенной особенности, вызванной внешними условиями, именно опреснением, причем с течением времени это действие все повышается, хотя самый фактор опреснения остается неизменным. Такое явление называется аккумулятивным действием измененной среды.

Другие обитатели Иольдиевого моря, которые вместе с *Limnocalanus* живут в пресной воде, — морской таракан *Chiridothea sibirica entomon*, Amphipoda *Gammaracanthus* и *Pontoporeia*; попав в пресную воду, в общем претерпели гораздо меньшие изменения, чем *Limnocalanus*, однако все же уменьшились в размерах.

Такого рода формы, пребывание которых в данном бассейне можно объяснить только

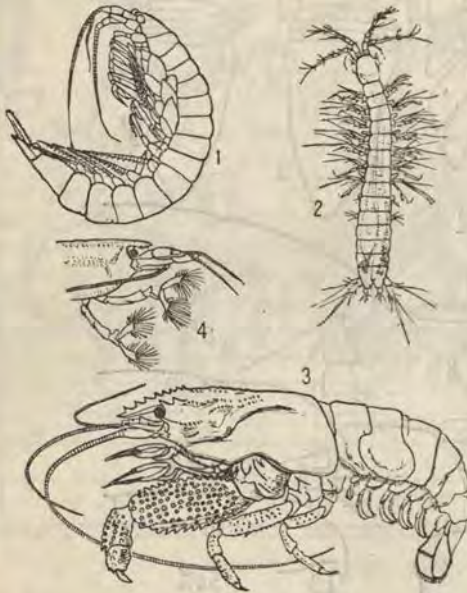


Рис. 108. Malacostraca.

1—*Anaspides tasmania* (отряд Anaspidacea);
2—*Bathynella charpui* (тот же отряд); 3—
Atya crassa (креветка); 4—*Atya moluccensis*
(креветка).

таким путем, что они сами или их родоначальная форма остались там со времени естественных исторических условий, геологически чуждых современному, называются реликтовыми, или реликтами. Таково определение термина «реликт», данное Эрманом.

Говоря точнее, ракообразных *Mysis*, *Pontoporeia*, *Chiridothea*, *Limnocalanus* и рыб — бычка *Myoxocephalus quadricornis* и корюшку *Osmerus eperlanus* мы должны назвать адаптивными реликтами ледниковой эпохи; адаптивными потому, что они приспособились к новым условиям, а реликтами ледниковой эпохи потому, что для настоящего времени они являются наследием предыдущей ледниковой эпохи. Другие реликты в своем современном распространении несомненно тоже связаны с ледниковой эпохой; так, рачок *Bythotrephes longimanus* живет в пресных водах более или менее повсеместно на крайнем севере, но кроме того изолированно и на юге, например в Боденском озере; попасть туда он мог только в условиях ледниковой эпохи; поэтому его тоже можно назвать ледниковым реликтом, но не адаптивным, а консервативным, поскольку он не менял условий существования и живет как на севере, так и на юге только в холодной, пресной воде.

Как консервативные, так и адаптивные реликты могут доходить до нас от очень разных эпох; поэтому к слову «реликт» следует добавлять: реликт такой-то эпохи. Все живущие в настоящее время организмы Черного моря за исключением средиземноморских переселенцев являются реликтами Сарматского, Понтического или другого моря, более позднего времени. В пресных водах Австралии живут 3 вида раков *Anaspides* (рис. 108), их ближайшие родичи — *Uronectes* и *Praeanaspides* известны только из пермской и каменноугольной эпох; с большой долей вероятности

мы можем говорить об *Anaspides* как о пермских реликтах в современной водной жизни Австралии.

Новые элементы данной фауны, появляющиеся при современных условиях, называются иммигрантами, переселенцами, активными или пассивными; так, в Черном море в настоящее время постоянно пытаются поселиться некоторые средиземноморские рыбы, как пелагида и др., и омар, живущий в Черном море около Босфора.

В силу такой способности к иммиграции эвригалинных форм далеко не все морские организмы, живущие в пресной воде, являются реликтами в вышеуказанном смысле этого термина; многие из них просто иммигранты. Действительно по одному из подсчетов из 76 морских организмов, живущих в пресной воде, имеется:

Животные	Количество видов	%
Млекопитающих	4	5,2
Рептилий	1	1,3
Рыб	27	35,5
Моллюсков	6	7,9
Ракообразных (без баланусов)	30	39,5
Баланусов	1	1,3
Червей	4	5,2
Кишечнополостных	2	2,6
Губок	1	1,3
Всего	76	99,8

Больше всего оказалось в пресной воде из морских организмов рыб и ракообразных—форм, наиболее активных и подвижных.

В противоположность иммигрантам основные, более древние обитатели данного бассейна называются автохтонами, или коренными обитателями; но конечно о них можно говорить, если принимать во внимание лишь сравнительно короткий геологический период времени. Если же взять достаточно долгий период, то в большинстве местностей, все виды окажутся или иммигрантами или реликтами или псевдореликтами, о которых речь будет ниже.

Укрывшееся в лиманах Черного моря его прежнее население является в противоположность средиземноморским иммигрантам, проникшим через Босфор, автохтонным, но в то же время эти автохтоны являются реликтами сармата или понтической эпохи, как было указано выше.

Переселенцами могут быть и реликты; так например каспийские реликтовые ракообразные, мизиды и *Corophium* очень высоко поднимаются по Волге и Казе; в этих новых местах своего пребывания они являются уже не реликтами, а псевдореликтами, или переселенцами из числа реликтовых форм, потому что реликтами они стали не здесь, а в низовьях Волги. Для реликтов современной эпохи характерно то, что они живут вне главной области своего современного распространения; поэтому Л. С. Берг дает реликтам следующее определение: «такие подвиды и виды, а конечно и более высокие таксономические единицы, которые сохранились в изолированных местах, вне главной области современного их распространения, причем относительно промежуточной области можно предположить, что здесь они когда-то жили, но затем вымерли,—называются реликтовыми, или реликтами, т. е. остатками прежней фауны или флоры».

От реликтов ледниковой эпохи необходимо отличать просто холодолюбивые, stenotherмные формы с широкой способностью к активному переселению или пассивному заносу. С реликтами ледниковой эпохи у них имеется ряд общих черт; и те и другие являются холодолюбивыми, stenotherмными формами: обе группы наиболее обильны на крайнем севере и в области горных кряжей Средней Европы, встречаясь в промежуточной области лишь в немногих отдельных, изолированных бассейнах; и те и другие живут в долинных озерах в глубине их, а в горных—в литорали. Для отличия более или менее решающим является способ распространения, а именно, более пассивный у реликтов; однако в общем мы еще плохо отличаем эти две группы.

Происхождение пресноводной фауны. Адаптивные к пресной воде морские реликты, как *Limnocalanus*, *Mysis*, *Муохосерфалус* и др., описанные выше, наглядно показывают во всяком случае один из путей, которым могло идти преобразование морских организмов в пресноводные. Повидимому не приходится сомневаться в том, что в основе все первичноводные пресноводные организмы образовались из морских. Едва ли было возможно возникновение водной жизни в пресной воде; пресная вода слишком бедна солями и, как увидим ниже, пресноводные низшие беспозвоночные организмы имеют приспособления к тому, чтобы поддерживать необходимое для их жизни повышенное (сравнительно с окружающей пресной водой) осмотическое давление соков их тела. В этом отношении даже простейшие пресноводные организмы, являются сложно устроенными. У морских беспозвоночных организмов давление соков их тела равно давлению окружающей среды, вследствие чего осмотические условия с этой стороны не являются препятствием для жизни и не требуют особых приспособлений.

Пресноводные организмы, будучи геологически моложе морских, в общем являются все же очень древними. Мы должны признать существование пресноводных организмов наряду с наземными еще в докембрийский период; однако фактически заведомо пресноводная фауна найдена в слоях гораздо более поздних; в силуре при наличии богато развитой мелководной морской фауны мы имеем лагунные отложения с крупными ракообразными *Gigantotraca*, но не знаем заведомо пресноводных; в девоне—лагунные отложения развиты очень сильно, они представляются в виде мелководных бассейнов с бедной фауной *Ostracodermi*, рыб, гигантостраков и двустворчатых, близких к *Upio*, типичному пресноводному организму; там же попадаются остатки наземной растительности. Все это заставляет думать о сильном опреснении некоторых лагун и о соседстве пресных вод. С девона, можно думать, появились в пресной воде *Estheridae* (из *Phyllopora*) и пресноводные креветки; расцвет всевозможных пресноводных отложений мы находим в каменноугольном периоде. Из каменноугольного периода известны отложения речные, озерные и наконец масса болотных, поскольку каменный уголь отлагается преимущественно в болотистых лесах, напоминающих современные болотистые леса с болотным кипарисом (*Taxodium distichum*) в Северной Америке.

В каменном угле (томите) пермской эпохи была найдена коловратка *Dogozoön brachionoides*, относящаяся к семейству *Brachionoidae* или другому, близкому к этому, семейству.

В юрских пресноводных отложениях Туркестана найдена А. В. Мартыновым богатейшая фауна прекрасно сохранившихся водных насекомых, жуков, стрекоз, двукрылых комаров и пр.

Пресноводные бассейны в истории земли не раз служили последним убежищем для вымирающих морских форм. Так, в пресной воде до сих пор живут ганойдные рыбы, в свое время распространенные в морях, а теперь почти оттуда исчезнувшие; трилобиты, которые представлены в силу-

рийских морях почти полутора тысячью видов, в пермскую эпоху имели только один вид и тот пресноводный. Можно думать, что в пресной воде с ее массой изолированных озер и рек они находили возможность укрыться от вновь явившихся врагов и конкурентов, спастись от которых было трудно в море, где изолированные участки встречаются сравнительно редко.

Какими же путями переходят морские организмы к пресноводному образу жизни?

Таких путей насчитывается в настоящее время, собственно говоря, три: путь пассивного заноса, путь активного переселения и путь невольной смены морского образа жизни на пресноводный. Первый путь едва ли мог играть существенную роль в заселении пресноводных бассейнов; прямой перенос из морской воды в пресную выдерживают лишь очень немногие морские организмы. Относительно роли двух других путей происходят споры. То, что третий путь—невольной смены морского образа жизни на пресноводный—фактически имел и имеет место в природе, мы видели уже на примере адаптивных реликтовых форм, например на *Limnocalanus grimaldii*. Участки моря были изолированы вследствие поднятия суши и превратились благодаря притоку пресных вод в пресноводные озера; бывшее в этих участках морское население частью погибло, частью же, как *Limnocalanus*, превратилось в пресноводное.

Участки моря могут стать пресными не только вследствие поднятия суши, как было указано выше, но и по другим причинам. Так например при наличии определенной конфигурации морских берегов речные наносы могут отрезать даже большие участки, которые при этом в силу большого притока пресных вод постепенно опресняются. В Индокитае, в 300 км от устья реки Меконга, имеется громадное пресное озеро Тонле-сан с разнообразной реликтовой, морской по происхождению фауной; вполне возможно, что Тонле-сан представляет собой бывший залив Южнокитайского моря, отрезанный от него и опресненный рекой Меконгом.

Путь активного переселения в пресную воду, казалось бы, широко открыт морским организмам через устья рек. И действительно, мы уже видели, что многие из морских организмов, особенно более подвижные, как рыбы и ракообразные, используют его в достаточной широкой степени. Однако среди тех же ракообразных имеются разительнейшие примеры таких случаев, которые с несомненностью указывают, что определенные виды морских организмов переходят к пресноводному образу жизни только принудительно, а активно на завоевание пресной воды не идут, хотя имеют в своем распоряжении широкий и открытый путь в виде устьев больших и многоводных рек. Так например амфиподы *Cogrophium volutator* и *Macropsis slabberi* живут в солоноватых низовьях реки Сены, но в самой Сене, в ее пресной воде, не встречаются; у нас же они живут в пресной воде р. Кальмиуса, впадающей в Азовское море, оставшись там со времени последнего понижения уровня Черного моря, когда солоноватые воды в Кальмиусе сменились пресными.

Можно думать, что амфиподы вообще не легко распространяются против течения; известно, что Байкал переполнен массой видов различных гаммарид; очень многие из них на несколько сот километров спускаются вниз по реке Ангаре, вытекающей из Байкала, а в Селенге, впадающей в Байкал, встречается лишь один вид *Brandtia fasciata*. В реках Волге и Каме найдено до 49 каспийских эндемических видов амфипод и мизид; большинство их живет в нижнем колене Волги, однако четыре вида доходят до Рыбинска и четыре вида—до Перми. Возникает вопрос, как они туда попали. Некоторые авторы, с которыми согласны и мы, утверждают, что каспийские ракообразные распространились в долине Волги преимущественно во время ачкагыльской трансгрессии, доходившей до Камы, и в

период других трансгрессий; затем по спаде Каспийского моря они стали невольными обитателями пресных вод Волги; за пределы трансгрессий эти ракообразные распространились уже после того, как невольно стали пресноводными организмами. Другие авторы кладут в основу активное продвижение ракообразных вверх по Волге.

Шесть видов каспийского типа ракообразных были найдены и в пресных озерах—Абрау, Палеостом и Инкит по восточному берегу Черного моря; нахождение их там объясняется частью прежним более высоким уровнем вод Черного моря, частью работой рек наподобие работы р. Меконга.

Таким образом из трех путей заселения пресных вод—пассивный занос, активное переселение, путь невольной смены морского образа жизни на пресноводный—основным мы признаем последний путь невольной смены.

Известны еще два, уже исключительно редких, пути заселения пресных вод: один идет через подземные ручьи, впадающие в море, другой—через соленые озера, по берегам моря.

Конечно все пути переселения облегчаются наличием опресненных районов океана. Одним из таких районов является часть Индийского океана и Южнокитайского моря, прилегающая к Индокитаю и Зондским островам. Соленость морской воды в этом районе на большом пространстве падает до 33‰ и ниже благодаря обилию рек и большому количеству выпадающих дождей; тем не менее мы имеем там богатую морскую тропическую фауну, выходцы которой обитают и в реках; из моллюсков насчитывается до 20 видов, есть речная актиния *Sagartia schilleriana*, речная поликлада *Schelfordia* и пресноводная полихета *Caobangia*; на острове Борнео живут в пресной воде такие морские по преимуществу роды рыб, как кузовки (*Tetradon*), морские пиры (*Pristis*) и скаты (*Trigon*); в этом же районе лежит и описанное выше озеро Тонле-сан.

III. ВЛИЯНИЕ НА ОРГАНИЗМЫ ПРОЦЕССОВ ОПРЕСНЕНИЯ И ОСОЛОНЕНИЯ

1. Наблюдения в природе

Мы уже видели в предыдущей главе, что морские адаптивные реликты в пресной воде уменьшаются в своих размерах и часто приобретают новый облик (см. выше стр. 176 о *Limnocalanus grimaldii* и *L. macrurus*).

В северном Ледовитом море у берегов Европы, Азии и Америки живет четырехрогий бычок *Muohocerphalus quadricornis* (рис. 109, 1), который отличается наличием четырех роговидных (грибовидных) выростов на голове. В анциловое время под влиянием опреснения этот бычок превратился в форму *relictus*, которая отличается полным или почти полным отсутствием всяких выростов на голове. В виде этой формы бычок до сих пор живет в озерах Венер, Веттер и Онежском, являясь реликтом анцилового времени. Но в Ладожском озере и в озере Мелар, около Стокгольма, живет форма промежуточная между *quadricornis* и *relictus* (*M. Iönbergi*) с ясно различимыми, хотя и слабо развитыми рогами. Объясняется это сравнительно недавним опреснением Мелара и Ладожского озер со времени их освобождения от Литторийного моря.

Chiridothea sibirica, из изопод, является формой, равномерно и массами заполняющей воды Северного Полярного моря на глубинах от 6 до 270 м. В устьях рек, впадающих в Полярное море, и в Балтийском море живет форма *Chiridothea entomon* и наконец в озере Веттер—*Chiridothea entomon vetterensis*. Несомненно, что мы имеем в сущности дело с тремя формами одного вида, из которых первая форма живет в соленой воде, вторая—в солоноватой и третья—в пресной. Размер этих форм уменьшается по линии *Ch. sibirica*—*entomon*—*vetterensis*. По той же линии идет и суже-

ние тельсона (рис. 107, 1—5). Замечательно, что мелкие особи, вынутые из зародышевых камер матерей, отличаются друг от друга гораздо больше, чем взрослые формы. Это является противоречием основному филогенетическому закону, по которому зародыши животных сходны между собой больше, чем взрослые. Это специфическое явление Экманн называет упрощенным онтогенезом и объясняет его тем, что в данном случае дело идет о прямом влиянии одного из внешних условий—солености, которая более решительно действует на молодых особей, чем на старых.

Некоторые мизиды также живут и в морских и в пресных водах. Морская форма *Mysis oculata*, живущая у нас на севере в солопатоватой и пресной воде, превращается в меньшую по размерам *Mysis relicta*. Разница в строении между этими модификациями показана на рис. 107. Достаточно малейшего опреснения водоема, чтобы *M. oculata* начала приобретать признаки

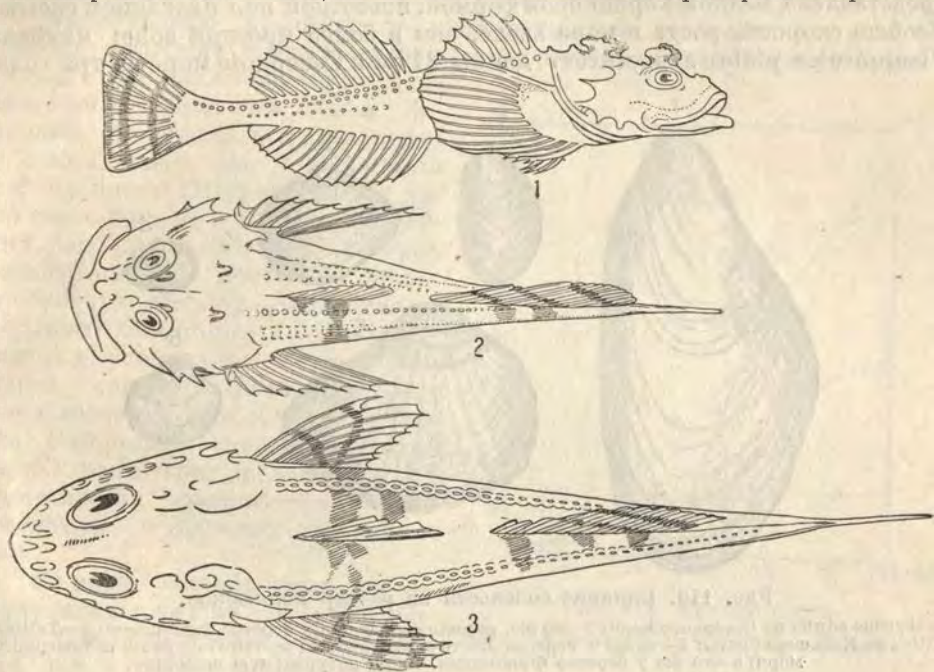


Рис. 109. Изменение бычков под влиянием солености.

1—*Myoxocephalus quadricornis*; 2—*Myoxocephalus lönbergi*; 3—*Myoxocephalus relictus*. По Бергу.

M. relicta. *M. relicta* не только меньше ростом, чем *M. oculata*, но и по ряду других признаков (однако не по всем) имеет сходство с молодыми особями *M. oculata*.

Разница в строении тельсона между морскими (Каспий) и пресноводными особями *Metamysis strauchi* изображена на рис. 107 (16—17).

Величина особей амфиподы *Corophium curvispinum*, выходя из Каспийского моря, живущей по всей Волге вплоть до Оки, тоже, как видно по рис. 107 (18), колеблется весьма значительно в разных районах ее пребывания.

Уменьшаются в своих размерах и обычные морские организмы, попадая в воду пониженной солености. Так, съедобная ракушка *Mytilus* из Ботнического залива во взрослом состоянии в 5 раз меньше особей из Кильской бухты (рис. 110). Другие организмы уменьшаются в меньшей пропорции, но уменьшение в подобных случаях происходит всегда, если не вмешиваются еще какие-либо другие факторы:

Животные	В Кильской бухте	В Финском заливе	В Ботническом заливе
	S 15 ⁰ / ₀₀	S 5—2 ⁰ / ₀₀	S 5—2 ⁰ / ₀₀
<i>Mytilus edulis</i>	110 мм	27 мм	21 мм
<i>Mya arenaria</i>	100 »	77—75 »	36,5 »
<i>Cardium edule</i>	44 »	22 »	18 »
<i>Tellina baltica</i>	23 »	17 »	15 »

Около устьев Роны морские ежи имеют размеры лишь в $\frac{1}{3}$ нормальных; корюшка *Osmerus eperlanus* достигает в Северном и Балтийском морях величины до 30 см, а в глубине Финского залива только 15 см; она же в пресных озерах, даже больших, имеет длину всего 6—10 см, т. е. представлена мелкой карликовой формой, известной под названием сметка. Вообще скорость роста в море выше, чем в более пресной воде; камбала *Pleuronectes platessa* достигает длины 21 см в Северном море за три года,

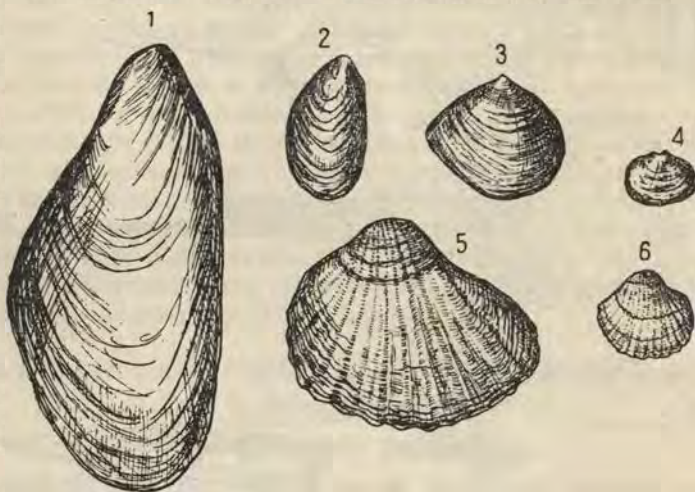


Рис. 110. Влияние солености на размер моллюсков.

1—*Mytilus edulis* из Северного моря; 2—то же, карликовая форма у берегов Финляндии; 3—*Tellina baltica* из Кильской бухты; 4—то же у берегов Восточной Пруссии; 5—*Cardium edule* из Северного моря; 6—то же у берегов Финляндии. Все в натуральную величину.

а в Балтийском за шесть. На рис. 111 наглядно изображена разница в скорости роста у рода *Salmo*. *Salmo fario*—форель, не покидающая пресных вод, растет гораздо медленнее, чем *Salmo trutta*—таймень и *S. salar*—лосось, кривая роста которых показывает ясный перелом кверху при переходе в море.

Многие морские рыбы, сохраняя способность жить в воде пониженной солености, не могут однако там размножаться; так например разные виды *Cottus*, *Gobius*, *Siphonostoma* и *Nerophis* хотя и живут в восточной части Балтийского моря, но там не размножаются. Жизнь в пресной воде вообще очень сильно сказывается на размножении; солоноватоводный гидроид *Cordylorhiza lacustris* не только сам уменьшается в размерах в пресной воде, но и в гонифорах несет 3—6 яиц вместо обычных 6—12 в солоноватой воде. Вообще у пресноводных организмов яиц меньше, но они больше размерами,—это наблюдается у моллюсков, ракообразных и др.; например пресноводный рак имеет 150 яиц около 3 мм диаметром каждое, а американский омар—4 800 яиц в 1,6 мм диаметром. Яйцам и кладкам пресноводных организмов свойственны в отличие от морских либо крепкие оболочки (гидра, речной рак), либо обилие слизи (кладки моллюсков, двукрылых

ручейников и амфибий). Личинки у пресноводных организмов, как правило, отсутствуют. Интересны случаи так называемой пецилогонии, т. е. вариаций в способе и продолжительности личиночного развития, которые однако ни в чем не сказываются на взрослых особях. Так, одна креветка *Palaemonetes varians* живет в окрестностях Неаполя и в Черногории в пресной воде и несет немного крупных яиц (20—25 штук в 1,3—1,4 мм диаметром); из таких яиц вылупляются молодые особи, очень мало отличающиеся от взрослых. Во Франции, Англии и других местах та же самая креветка живет в солоноватой и морской воде; она несет там много мелких яиц (100—450 в 0,7—0,8 мм диаметром), из которых вылупляются личинки Зоёа, претерпевающие ряд превращений, прежде чем перейти в окончательную форму. Взрослые же *Palaemonetes*, как пресноводные, так и морские, почти ничем не отличаются друг от друга.

Ракообразные каспийского происхождения (каспийские псевдоребрикты), живущие выше Саратова, подверглись ряду изменений сравнительно с экземплярами из Каспийского моря и низовьев Волги. Во-первых, изменились их размеры: у одних видов, как у *Corophium curvispinum* и *Dikerogammarus*, тело стало больше и сильнее; у других, как *Metamysis strauchii* и трех видов *Gammarus*, измененные пошло в обратную сторону. Хотя тело у верховых *Corophium* и *Dikerogammarus* и увеличилось в своих размерах, однако первая и вторая пара антенн у них ослабли; у тех же *Corophium* оказались более слабо развитыми и щетинки на конечностях сравнительно с их развитием у низовых экземпляров.

У ряда ракообразных по направлению с юга на север увеличивается относительное число самцов; вверх по течению увеличиваются вообще величина и возраст половозрелых самок и пр.

Все эти изменения в строении и биологии исследователи склонны объяснять именно влиянием опреснения; однако существуют интересные указания на то, что Amphipoda каспийского происхождения, живущие в самом Днепре, разнятся между собой в зависимости от биотопа. *Pontogammarus obesus* в глубинах Днепра представлен формой *caudatus* морского облика, а живущий в прибрежных районах Днепра — короткохвостой формой.

Где имеется влияние солёности, где влияние прибрежного или глубинного образа жизни, — решат дальнейшие опыты. Самый же факт изменения солоноватоводных каспийских ракообразных при переходе их к пресноводному образу жизни не подлежит сомнению.

2. Данные опытов

Выше были описаны изменения наружного вида *Limnocalanus*, *Chiridothea* и *Muohocerphalus*, происходящие под влиянием процессов осолонения природных бассейнов. Совершенно параллельным опытом, уже лабораторным, но постоянно повторяющимся и в природе, являются наблюдения и эксперименты над рачком *Artemia salina*. *Artemia* является

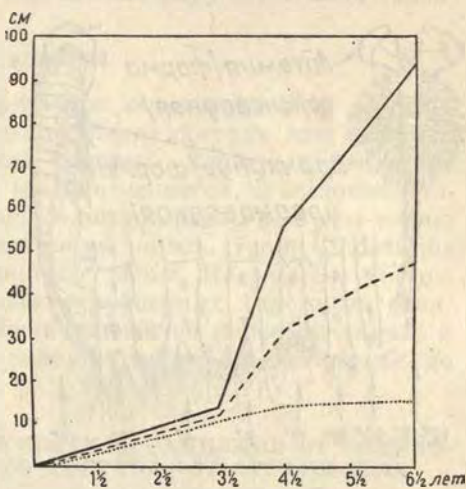


Рис. 111. Кривые роста.

1—*Salmo salar*, 2—*S. trutta* и 3—*S. fario*.

классическим примером влияния изменения солености на морфологическое строение организма.

Эта космополитическая форма живет в соленых озерах в пределах солености от 16 до 276‰. На юге СССР ее называют «соляной маткой», так как ее появление предшествует осаждению соли. В настоящее время можно считать твердо установленным, что определенной солености среды всегда соответствует своя определенная форма *Artemia* (рис. 112).

По мере увеличения солености уменьшается размер животных, доходя в пределе почти до трети первоначального. Так, в растворах около 20‰ *Artemia* имеет длину 24—30 мм, а при солености 122‰—около 10 мм. Наиболее разительным изменениям подвергаются плавательные лопасти постабдомена. В слабосоленой воде они имеют вид довольно широких пластинок, из которых каждая усажена по краям 25 щетинками. При повышенной солености пластинки превращаются в два небольших выро-

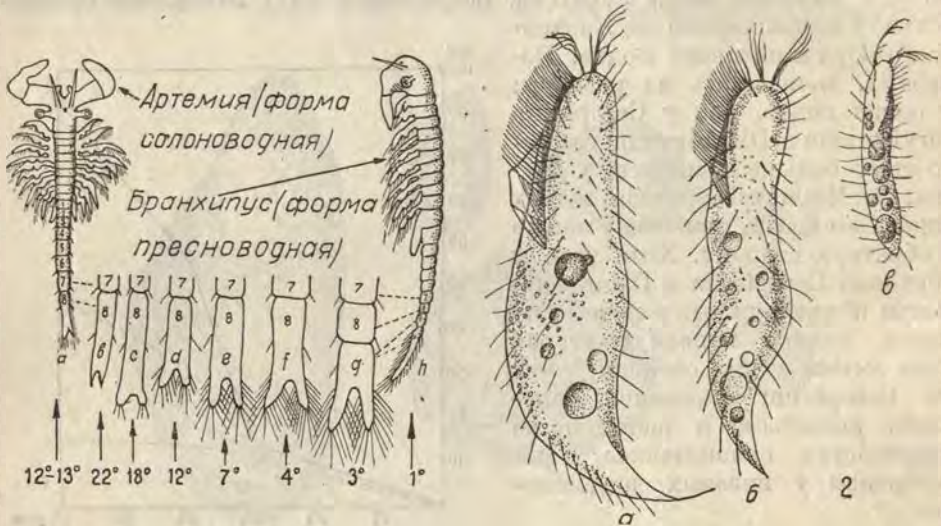


Рис. 112. Изменчивость организмов под влиянием солености.

1—изменение кончика брюшка *Artemia salina* в растворах разной солености, начиная с насыщенных (б) и доводя постепенно (с, d, e, f) до почти пресной воды (g); под каждой формой указана (в градусах Боме) соленость раствора, в котором данная форма живет; 2—*Cladotricha koltzowii*, три формы (при одинаковом увеличении), живущие в разных условиях солености (а при S 5‰, длина тела 94 м, ширина 24 м; б—при S 17‰, длина—78 м, ширина 16 м; в—при S 23‰, длина 35 м, ширина 5 м; все три с брюшной стороны).

ста с 1—2 щетинками каждый; при максимальной солености постабдомен кажется как бы обрубленным с небольшой насечкой посередине.

При слабой концентрации постабдомен более или менее ясно расчленяется на 9 сегментов; при повышенной солености таких сегментов оказывается только восемь. Жаберные пластинки при низкой концентрации овальные и соответствуют $\frac{1}{31}$ части длины всего тела; при высокой концентрации они более или менее округлы и почти вдвое больше. Изменяется также и вторая пара антенн у самцов.

В зависимости от концентрации раствора получается непрерывный ряд промежуточных признаков между вышеуказанными предельными изменениями. Однако все эти изменения, по крайней мере у большинства рас, являются чисто соматическими и сохраняются в ряду поколений лишь до тех пор, пока остается неизменной окружающая соленость. Но стоит яйцам или родительскому организму попасть в другие условия солености, как через 2—3 поколения разовьются особи с признаками, соответствующими этим новым условиям солености. Можно однако думать, что в тех озерах, в которых в силу каких-либо особых условий соленость изме-

няется мало, *Artemia* могут потерять и свою эвригалинность и способность к изменчивости. Так, в одном из французских озер *Artemia* живет в пределах только 20—25° Б, вне этих концентраций она умирает.

Один вид—*Artemia jelskii*—был найден в пресной воде в области Адриатики и в соленых водах в Перу; поэтому можно предположить, что *Artemia* является очень древней пресноводной формой, под влиянием борьбы за существование нашедшей себе убежище в пересолоненных водах.

Аналогичные наблюдения были сделаны над инфузорией *Cladotricha koltzowii*. *Cladotricha* живет в бассейнах с соленостью от 20 до 230‰; при увеличении S‰ размеры ее тела уменьшаются, как и у *Artemia*, форма тела упрощается, уменьшается или исчезает задний шип, а органы движения, помещающиеся спереди,—так называемые метелки (*paniculae*) увеличиваются; это объясняется трудностью гребли в плотных растворах. При изменении солености, а то и независимо от этого, *Cladotricha* дает большое количество повидимому мутаций—*var. lata, spiralis, gigas, pisciformis* и др.,—поражающих своим уклонением от наружного вида основной формы (рис. 112).

3. Солевой анабиоз

Вышеупомянутая *Cladotricha koltzowii* при повышении S‰ до 220—230‰ теряет свои водосборные (непульсирующие) вакуоли, что является признаком определенного высушивания плазмы, перестает двигаться и падает на дно; наружный вид ее при этом не меняется. В состоянии такого «солевого анабиоза» она лежит, пока соленость среды не будет уменьшена; тогда она снова начинает вести активную жизнь. Кроме *Cladotricha* солевой анабиоз наблюдается у веслоногого рачка *Naupacticus fulvus*, живущего в заполненных морской водой углублениях береговых скал. После долгой засухи вода этих бассейнов становится пересолоненной, и рачек впадает в солевую летаргию, которая может продолжаться до 17 дней, а быть может и далее.

IV. ДВУСТОРОННИЙ ПРОЦЕСС ЗАВИСИМОСТИ ОРГАНИЗМОВ ОТ СОЛЕВОГО СОСТАВА БАСЕЙНА И СОЛЕВОГО СОСТАВА—ОТ ОРГАНИЗМОВ

1. Солевой состав морских и пресных вод

По состоянию наших знаний в настоящий момент средний состав морской воды может быть представлен следующим образом (см. таблицу)¹.

Декады	Элементы	%
I декада (больше 10%)	O	85,80
	H	10,67
II декада (10—10 ⁰ %)	Cl	2,07
	Na	1,14
III декада (10 ⁰ —10 ⁻¹ %)	Mg	1,4 × 10 ⁻¹
IV декада (10 ⁻¹ —10 ⁻² %)	S	9 × 10 ⁻²
	Ca	5 × 10 ⁻²
	K	4 × 10 ⁻²
	C	3,5 × 10 ⁻³
	Br	2 × 10 ⁻³
V декада (10 ⁻² —10 ⁻³ %)	N	1,6 × 10 ⁻³
	Rb	1,5 × 10 ⁻³

¹ В таблице приведены важнейшие элементы, входящие в состав морской воды. Все элементы разбиты на группы—«декады». Первую декаду естественно образуют кислород и водород, по весу составляющие основную массу воды—96,47%; в последнюю декаду входит радий, концентрация которого в морской воде ничтожно мала—1,4 × 10⁻¹²%.

Декады	Элементы	%
VI декада (10^{-3} — 10^{-4} %)	Si	$n \times 10^{-4}$
	Te	$1,5 \times 10^{-4}$
	Ag	1×10^{-4}
	P	$n \times 10^{-4} - n \times 10^{-5}$
VII декада (10^{-4} — 10^{-5} %)	Ar	5×10^{-5}
	J	$n \times 10^{-5}$ ($n > 3$)
	F	3×10^{-5}
	B	$n \times 10^{-5}$ ($n > 2$)
	Cu	$n \times 10^{-5}$ ($n = 1-2$)
VIII декада (10^{-5} — 10^{-6} %)	Li	68×10^{-6}
	Au	$1,2 \times 10^{-6}$
	As	1×10^{-6}
	Pb	1×10^{-6}
IX декада (10^{-6} — 10^{-7} %)	Zn	$n \times 10^{-7}$ ($n > 1,2$)
	X декада (10^{-11} — 10^{-12} %)	Ra

Обычно предполагают, что в литре морской воды с соленостью $34,10/_{00}$ заключается (в г):

NaCl	26,8
MgCl ₂	3,2
MgSO ₄	2,2
KCl	0,5
CaSO ₄	1,3
Остальных, т. е. карбонатов и др., от 0,07 до	0,1
Всего	34,1

Из соединений, входящих в состав морской воды в незначительных количествах, но очень важных для развития организмов, отметим следующие: в литре морской воды Северного моря найдено:

SiO ₂	0,0002 — 0,0018 г
N ₂ O ₅ , NH ₃ и белкового NH ₃	0,00015—0,00064 »
P ₂ O ₅	0,00005—0,00022 »
CO ₂	0,040 — 0,050 »

В. И. Вернадский в своей работе 1929 г. «О классификации и химическом составе природных вод» различает:

Пресные воды с соленостью ниже 1 ‰	
Соленые воды » » »	1—5 ‰
Рассолы » » »	5—35—40 ‰

Эти границы разнятся от тех границ, которые были приведены выше нами на основании главным образом распределения гидробионтов. Тем не менее разница не настолько существенна, чтобы мы не могли воспользоваться приводимыми ниже данными В. И. Вернадского по валовому химическому составу пресной озерной и соленой озерной воды. Эти большие подгруппы природных вод В. И. Вернадский делит на классы в зависимости от их газового состава и на виды в зависимости от элементов, которые входят в данную природную воду в наибольшем количестве (не учитывая испаряемую воду).

I

Подгруппа: Пресная озерная вода
Класс: Углекисло-азотно-кислородная
Вид: O — Na — C — Cl

Остаток от выпаривания $6,0 \times 10^{-5} - 1,00 \times 10^{-1} \%$

	H ₂ O	99,90	—	99,99994 %
IV.	O	$6,4 \times 10^{-2}$	—	10×10^{-3}
	Na	$3,5 \times 10^{-2}$	—	10×10^{-3}
	C	$1,1 \times 10^{-2}$	—	$2,9 \times 10^{-3}$
	Cl	$1,0 \times 10^{-2}$	—	$1,1 \times 10^{-6}$
V.	Ca	$8,1 \times 10^{-3}$	—	$1,2 \times 10^{-5}$
	Mg	$6,6 \times 10^{-3}$	—	$3,2 \times 10^{-6}$
	S	$6,4 \times 10^{-3}$	—	$7,4 \times 10^{-7}$
	Si	$5,2 \times 10^{-3}$	—	$3,6 \times 10^{-6}$
	K	$3,4 \times 10^{-3}$	—	$3,8 \times 10^{-7}$
	N	$3,2 \times 10^{-3}$	—	$1,8 \times 10^{-3}$
VI.	Fe	$7,7 \times 10^{-4}$	—	$6,7 \times 10^{-8}$
	Al	$2,3 \times 10^{-4}$	—	$2,7 \times 10^{-5}$
	Sr	$1,4 \times 10^{-4}$		
VII.	Mn	$9,4 \times 10^{-5}$		
	P	$3,6 \times 10^{-5}$	—	$1,8 \times 10^{-7}$
VIII.	Ti	$9,1 \times 10^{-6}$		
	H	$9,0 \times 10^{-6}$		
	Rb	$5,4 \times 10^{-6}$		

II

Подгруппа: Соленая озерная вода
 Класс: Углекисло-азотно-кислородная
 Вид: Na — Cl

Остаток от выпаривания: $3,5 \times 10^{-1} - 4,6 \%$

	H ₂ O	99,65	—	95,40 %
II.	Cl	2,7	—	$1,4 \times 10^{-1}$
	Na	1,5	—	$1,2 \times 10^{-1}$
III.	O	$9,0 \times 10^{-1}$	—	$2,6 \times 10^{-2}$
	Mg	$2,0 \times 10^{-1}$	—	$1,8 \times 10^{-3}$
	C	$1,6 \times 10^{-1}$	—	$5,4 \times 10^{-3}$
	S	$1,2 \times 10^{-1}$	—	$1,9 \times 10^{-3}$
IV.	Ca	$6,4 \times 10^{-2}$	—	$5,2 \times 10^{-4}$
	K	$5,5 \times 10^{-2}$	—	$5,2 \times 10^{-3}$
	N	$1,4 \times 10^{-2}$	—	$1,7 \times 10^{-3}$
	Br	$1,2 \times 10^{-2}$		
	Si	$1,1 \times 10^{-2}$	—	$4,0 \times 10^{-4}$
V.	Al	$3,2 \times 10^{-3}$		
VI.	Fe	$7,2 \times 10^{-4}$	—	$1,1 \times 10^{-4}$
	B	$4,8 \times 10^{-4}$		
	P	$2,0 \times 10^{-4}$	—	$7,7 \times 10^{-5}$

Средний солевой остаток (в процентах) для пресной и морской воды может быть представлен в виде такой сравнительной таблицы:

	Пресная вода	Море
Органические вещества	11	0,01
CO ₂	31,29	0,21
SO ₄	10,81	7,66
Cl	0,7	55,27
NO ₃	0,81	<0,001
Ca	18,15	1,20
Mg	3,05	3,79
Na	5,15	30,59
K	1,90	1,1
Br	—	0,19
Fe, Al	2,44	—
SiO ₂	10,33	0,015
	100,00	100,03

По германским данным солевой спектр пресноводных бассейнов представляется в следующем виде при разделении по рубрикам малого, среднего и большого количества (олиго-, мезо-, политрофии).

Спектры солей пресноводных бассейнов

	Олиготрофия	Мезотрофия	Полиотрофия
	в мг на литр	в мг на литр	в мг на литр
CaO	0—25	25—100	100—300
Орг. веш. по $KMnO_4$	0—25	25—75	75—400
Железо Fe_2O_3	0,0—0,25	0,25—1,0	1,0—12,0 и до 50,0 (Успенский)
Аммиачные соли	0,0—0,3	0,3—2,0	2,0—15,0
Фосфаты	0,1—1,0	1,0—3,0	3,0—15,0
Хлориды	0,0—10,0	10,0—50,0	50—ок. 250
Нитраты	0,0—1,0	1,0—5,0	5,0—50,0
Нитриты	0,0—0,5	0,5—5,0	5,0—15,0
Сульфаты	0,0—10,0	10,0—50,0	50,0—ок. 100
Карбонаты	0,0—20,0	20,0—80,0	80,0—ок. 200
Марганец	0,0—0,1	0,1—0,5	0,5
Свободная CO_2	0,0—5,0	5—10	10—50
Кремнекислота SiO_2	0,0—5,0	5—25	25—50

2. Бассейны особого химического состава

В эту группу мы выделяем большую часть тех вод, которые в медицине называются минеральными; под минеральной водой понимаются воды с S обычно $>10/100$ и содержащие ионы, редко встречающиеся в пресных водах. «Пресные воды и воды океанов, морей и концентрированные рассолы некоторых озер к ним не причисляются».

Международное общество медицинской гидрологии предлагает следующую группировку этих вод, каковая в основе пригодна и для наших целей:

1. Хлоридные воды (хлористый натрий).
2. Серные воды (сероводород).
3. Сульфатные воды (магниева или натриевая соль).
4. Кислые воды (серная или соляная кислота).
5. Железные воды (бикарбонатные или сульфатные соединения).
6. Щелочные воды (сода).
7. Кальциевые воды (карбонатные или сульфатные или хлоридные соединения).
8. Воды, характеризуемые другими (активными) элементами (мышьяк, литий, магний, бром, иод и т. д.), в том числе и радиоактивные элементы.
9. Воды слабой минерализации.

Животный и растительный мир минеральных источников и водоемов в общем изучен, насколько нам известно, сравнительно очень слабо, и по видимому не имеется ни одной полной сводки по этому вопросу; поэтому ниже мы можем привести только ряд примеров населения части этих водоемов особого химического состава.

Население хлоридных вод—обычных слабосоленых озер—было уже описано выше. В главе о газах будет дано описание так называемого сероводородного брожения в Черном море; под термином «сероводородное брожение» понимается восстановление бактериями сернокислых соединений до сероводорода. Здесь мы будем говорить только о специально серных водах, об источниках, богатых H_2S . Такие источники имеются как в Союзе, например Мацеста на Кавказе, так и за границей, например в Галиции. Ядовитую для всей основной массы животных и растений, содержащую H_2S воду в аэробных условиях населяет не менее трех групп разных бактерий. H_2S для одних, сернистые соединения для других являются источником энергии, получаемой бактериями путем окисления этих соединений; при наличии H_2S бактерии сначала работают по формуле:

$2\text{H}_2\text{S} + \text{O}_2 = 2\text{H}_2\text{O} + \text{S}_2$; S_2 временно отлагается в теле бактерий в виде блестящих зернышек; затем по формуле: $\text{S}_2 + 3\text{O}_2 + 2\text{H}_2\text{O} = 2\text{H}_2\text{SO}_4$ серная кислота нейтрализуется двууглекислым Са, обычно присутствующим в этих водах. В серных источниках Галиции бактериальное население распадается на три зоны: первая зона с очень большим количеством H_2S населена пурпурными бактериями, во второй зоне с малым количеством (около 0,04 г на 1 кг воды) появляются *Beggiatoa*, и наконец в третьей зоне — с еще меньшим количеством H_2S пурпурные бактерии постепенно исчезают, а *Beggiatoa* развивается массами; залежи серы у нас в Дагестане и Алтайском хребте по всей видимости обязаны своим происхождением деятельности серобактерий, т. е. отложены, как говорится, «биохимическим путем в серных источниках».

Сульфатные воды. Огромный, поверхностью в 18 346 км² залив Каспийского моря — Карабугаз («Черная пасть») содержит раствор глауберовой соли Na_2SO_4 ; дно его покрыто слоем той же соли в виде кристаллов мирабилита, местами илом. Общие запасы Na_2SO_4 в Карабугазе определяют цифрой в 6 млрд. т. Карабугазский пролив населен очень богато разными организмами, в том числе и рыбами; но принесенные течением в самый Карабугаз рыбы, их икра, мальки и другие организмы быстро гибнут, всплывают, просаливаются и выбрасываются на берег, где ими пользуются чайки и хищные птицы; выброшенную рыбу собирают и употребляют в пищу и прибрежные жители; обрывков красных водорослей и листьев *Ruppia* приносится в Карабугаз ежечасно до 18 кг. Но воды самого Карабугаза заполнены только массами *Artemia salina*, питающейся плавающими водорослями; икра *Artemia* окрашивает воду местами в желтоватый цвет и массами выбрасывается на берег; дргаа приходит на борт судна набитой снежнобелыми кристаллами, среди них попадают только корочки гипса, покрытые синезелеными водорослями.

Тамбуканское озеро в окрестностях Пятигорска тоже представляет собой раствор глауберовой соли, иногда почти насыщенный (до 347‰); однако дно его покрыто темнокоричневым илом; толща воды заполнена той же *Artemia*, нитями *Rhizoclonium* (*Cladophoraceae*), синезелеными водорослями и жгутиковой *Carteria flos aquae*; мелкие представители зоопланктона пока еще не определены. Массами встречаются личинки типичной для всех соленых озер мухи *Ephydra*.

В сульфатном озере Кучук (Кулуиндинская степь в районе треугольника Омск — Новосибирск — Семипалатинск) Б. Л. Исаченко отмечает колоссальные запасы органического вещества в виде различных водорослей *Artemia* и массы насекомых, попадающих в озеро из окружающей степи и гибнущих здесь в рапе; за счет органического вещества, преимущественно в анаэробных условиях, работают десульфурierende бактерии, восстанавливающие сульфаты до H_2S , т. е. уменьшающие количество сульфатов в озере; наиболее усиленно эти бактерии работают при концентрации Na_2SO_4 в 6—8‰; кроме этих бактерий отмечены серные пурпурные и тионовокислые, окисляющие, наоборот, сернистые соединения до сульфатов.

Во французских салинах циановая водоросль *Microcoleus chthoplastes* образует на поверхности ила густой покров, благодаря которому получается возможность снимать самосадочную соль без всякого загрязнения ее илом. В условиях Кучука повидимому ту же роль может играть недавно описанная водоросль *Denzia*.

Железные воды. Типичными обитателями железистых источников являются железобактерии, которые обладают способностью отлагать гидрат окиси железа в своих влагилицах; сюда относятся роды *Leptothrix*, *Crenothrix*, *Gallionella* и др. Выделение железа неразрывно связано с жизнью этих бактерий. Холодный полагает, что железобактерии обла-

дают веществами, которые каталитически ускоряют окисление в теле бактерий железа до $\text{Fe}_2(\text{OH})_6$, потом выделяющееся. Процесс этот может быть выражен следующей формулой: $2\text{FeCO}_3 + 3\text{H}_2\text{O} + \text{O} = \text{Fe}_2(\text{OH})_6 + 2\text{CO}_2 + +29\,000$ калорий.

Железобактерии способны повидимому отлагать также и марганец. Живут они не только в железистых минеральных источниках, но и в соленых озерах и морях (железомарганцовые конкреции) и в водах канав, колодцев и пр. При массовом развитии причиняют бедствия в водопроводах; но, с другой стороны, их деятельности обязаны своим происхождением многие железные и марганцовые руды, у нас керченское железо, кавказский марганец. Железистые бактерии повидимому в основной своей массе являются холодолюбивыми, психрофильными.

Щелочные воды. В содовых озерах группы Танатаров в Кулундинской степи господствуют те же *Artemia* и синезеленые водоросли, как и в сульфатных и хлоридных водах. При богатстве органических веществ развивается масса бактерий; остается под вопросом, не выделяется ли и сода биогенным, бактериальным путем. Бактериальное происхождение многих отложений CaCO_3 в результате деятельности *Bacterium calcis* признается многими океанографами. В содовых озерах Венгрии описано всего до 75 видов организмов; из них 5 специальных видов, 16 предпочитающих эти воды, остальные пресноводные.

Eryhdra населяет и озеро Моно в Калифорнии, где кроме других солей имеется и бура.

У нас нет данных о населении других минеральных вод.

Нахождение в Кулундинской степи разнообразных по химическому составу озер при цепочкообразном их расположении А. В. Николаев объясняет зимней дифференциацией рап и весенним оттоком их в более низко расположенное звено цепочки. Последовательность: пресное (проточное)—содовое—сульфатное—хлоридное (конечное) озеро. Можно думать, что этими обстоятельствами объясняется и известная общность фауны этих разнообразных по своему химическому составу водоемов.

В заключение этой главы о бассейнах особого химического состава укажем еще, что в уксусе, полученном путем брожения из спирта, кроме дрожжевого грибка *Mycoderma aceti* живут еще нематода *Anguilla aceti* и личинки мушек *Drosophila funebris* и *fenestrarum*.

Личинки *Psilopa petrolei*, относящейся к семейству Ephydridae, были найдены в Калифорнии в нефтяных лужах.

Однако Мертвое море, площадью в 914 км² при солёности от 26‰ (около устья Иордана) до 350‰ совершенно лишено жизни (бактерий?), вероятно благодаря обилию бромистых и хлористых солей магнезии; соленые источники, окружающие Мертвое море, напротив того, населены рыбами *Syrinodon*, личинками мух и др.

Специальной жидкой средой являются многие местообитания внутренних паразитов. Мы оставляем этот вопрос в стороне. Необходимо отметить только, что согласно данным Лаутерборна инфузории желудка жвачных имеют форму, замечательно конвергирующую с формой ряда инфузорий, населяющих сапропелевые илы озер; в той и другой среде мы имеем массу растительных остатков.

3. Соли и организмы

Извлечение солей организмами

Водные растения непосредственно, а животные частью непосредственно, в основной же массе посредственно, через растительную пищу, строят свое тело из элементов, образующих то сложное (как мы видели из предыдущих таблиц) вещество, которое называется пресной и морской водой.

Действительно в морской воде имеются все 12 основных элементов, входящих в состав тела растений и животных:

C, H, O, N,
S, P, Cl,
K, Na, Ca, Mg, Fe

и целый ряд других элементов, необходимых для тех или иных водных организмов; так, J вероятно необходим для морских водорослей, Si для диатомовых и т. д.

Химический анализ морских организмов приводит нас к выводу, что водные организмы не только способны вообще извлекать тем или иным путем нужные им элементы из морской воды, но и могут концентрировать в своем теле в значительных количествах такие элементы, которые находятся в воде в очень слабых растворах. Несомненно, что целый ряд элементов концентрируется в теле гидробионтов в гораздо большей степени сравнительно с концентрацией их в морских и пресных водах.

Благодаря такому извлечению солей организмами солевой состав воды совершенно меняется.

Если взглянуть на вышеприведенные таблицы химического состава воды, то легко заметить, что в основной массе морей и пресных бассейнов мы имеем очень слабые солевые растворы. Даже для главной морской соли NaCl обычен раствор не более 3% против 26,4% насыщения (при 20°). Другие же морские соли разведены еще сильнее, так MgCl₂—0,41%, MgSO₄—0,18%, CaCO₃—0,01% и т. д.

Между тем в водных организмах концентрация целого ряда элементов оказывается в 10, 100 и даже в 1000 раз выше их концентрации в море:

S	минимум	в	100 раз	Cu	минимум	в	100 раз
P	»	»	1000 »	I	»	»	100 »
Si	»	»	1000 »	As	»	»	100 »
K	»	»	10 »	B	»	»	10 »
Fe	»	»	100 »	F	»	»	10 »
Zn	»	»	1000 »				

В отношении каждого элемента можно отличить следующие три группы организмов: 1) организмы данного элемента (например по Si—кремневые), если количество данного элемента в их теле значительно превышает среднее количество этого элемента в живом веществе; 2) организмы, богатые тем или другим элементом, когда количество его составляет около 1—2% сырого веса организма, и наконец 3) обычные организмы с количеством данного элемента, близким к среднему.

В воде особенно выделяются кремневые, кальциевые, железные, магниевые и др.; есть организмы, богатые теми же элементами, а кроме того организмы, богатые K, Na, Fe, Mn и P.

Кремневые организмы: диатомеи (до 19—20% сырого веса у Chaetoceras), радиолярии, кремневые губки (до 88% у Euplectella и 64% у Geodia); богаты Si хвощи, Zostera и другие, между тем как в морской воде мы имеем SiO₂ в количестве 0,0002—0,0018 г на 1 л.

Кальциевыми организмами, с содержанием Ca до 38% и более, являются бактерии (Bacterium calcis), целый ряд водорослей, как Cocolithophoridae, Corallinaeae (Lithothamnion и др.); из животных—корненожки, моллюски, брахиоподы, иглокожие, мшанки и кораллы. В кораллах Porites и Madrepora имеется CaO до 51% и 53% их сырого веса; у ряда моллюсков, как Pecten и др., количество CaO тоже более 50%.

Железные организмы, содержащие Fe более 20%; железобактерии, некоторые десмидиевые и конфервовые водоросли.

На богаты некоторые фукусы, Laminaria.

Mg богаты: некоторые из корненожек, мшанки, альционарии, но вообще в них содержится MgO обычно менее 5%; только в трубках некото-

рых червей и у известковых водорослей, как *Lithothamnion* и др., количество MgO колеблется от 5 до 10% сырого веса.

К богаты (до 3%) громадные водоросли *Nereocystis*.

В а н а д и й найден в крови асцидий.

М н м н о г о (до 1%) в морской траве *Zostera maritima* и в *Trapa natans*.

С и найдена в крови (гемоцианин) ракообразных и в так называемых зеленых устрицах.

Л б о г а т ы (до 1%) некоторые губки, кораллы *Gorgonia* и водоросли; черноморская филлофора содержит иода от 0,81 до 0,4% веса сухой водоросли.

В а о ч е н ь м н о г о в корненожках *Xenophyophoridae*, живущих у берегов Цейлона.

Этот список является только примерным; его можно было бы увеличить весьма значительно, так как в морских и пресноводных организмах были найдены все элементы первых трех рядов менделеевской системы, пока за исключением только Cr , Co , Ni . Воспринимая эти элементы осмотически (как растения, так частью и животные) или в составе пищи (как основная масса животных), организмы влияют на солевой состав моря, отнимают эти соли у моря, и без морских организмов соотношение солей в растворе морской воды и степень солености моря были бы совершенно другими. То же касается конечно и пресных вод. Этого кардинального факта нельзя забывать.

То обстоятельство, что водные организмы, особенно растительные, концентрируют в своем теле различные соли в количествах, в 100 и 1000 раз превышающих процентное содержание этих солей в воде, можно объяснить следующим образом. Соли, поступая в клетки организма, соединяются там, как указывает в своей «Физиологии растений» проф. Иванов, «с органическими веществами и переходят при этом в коллоидальную форму, при которой выйти из клетки в окружающую среду они уже не могут». В особенно больших количествах будут накапливаться в организме те соли, которые служат для его питания, построения скелета и пр. Показать этот процесс можно на такой модели: берем коллоидальный мешочек, заполненный раствором танина, и погружаем его в раствор хлорного железа; танин как коллоидальный раствор выйти из мешочка не может, а железо проникает внутрь мешочка и, соединяясь с танином, дает там чернила, «которые вследствие коллоидальности тоже не могут выйти из мешочка».

При достаточном количестве танина можно перевести внутрь мешочка все железо из окружающего раствора.

Отложения в морских и пресноводных бассейнах; основные типы озер и озерных отложений. Историческое прошлое озерных отложений. Прикладное значение сапропеля

Только часть умирающих в море и пресной воде организмов растворяется целиком. В море сильному разрушению подвергается плазма отмерших организмов; что же касается скелетных частей, то только часть их растворяется, основная же масса отлагается на дне океана, входя в состав прибрежных и пелагических отложений.

Пелагические отложения в виде илов—глобигеринового, птероподового, диатомового, радиоляриевго—и красная глина покрывают все дно мирового океана; их распределение видно на прилагаемой карте (рис. 113).

Г л о б и г е р и н о в ы й и л (рис. 114) содержит до 64% кальциевых организмов, причем на 53% состоит из известковых раковин пелагиче-









- | | | | | | |
|--|----------------------------|--|-------------------|--|------------------|
|  1 | Прибрежные и др. отложения |  3 | Глобигериновый ил |  5 | Радиолариевый ил |
|  2 | Птероподовый ил |  4 | Диатомовый ил |  6 | Красная глина |

Рис. 113. Распределение илов на дне мирового океана.

ских корневожек *Globigerina*, *Orbulina* и др.; он занимает большую часть (больше половины) Атлантического и Индийского океанов.

Птероподовый ил отличается наличием раковин крылоногих и килевогих моллюсков; Са-организмов в нем еще больше, чем в глобигериновом, именно до 79%, причем на долю пелагических корневожек приходится до 47%; занятые им площади незначительны.



Рис. 114. Глобигериновый ил из Индийского океана.

Диатомовый ил (рис. 115) состоит в большей своей части из кремневых раковин диатомей; кремневые организмы занимают в его составе 41%, известковые — только 22%; он лежит широкой полосой вдоль всех берегов Антарктики, на некотором расстоянии от них, и на севере Великого океана.

В красной глине остатков не так много, но в ее разновидности, в радиолариевом илу (рис. 116) кремневые скелеты радиоларий и диатомей составляют не менее 20%.

Громадная площадь, занятая диатомовыми и глобигериновыми илами, показывает, какие огромные массы кремния и кальция были извлечены морскими организмами из морской воды и почти уже не поступают снова в круговорот жизни мирового океана.

Вычислено, что почти все количество Са, приносимого ежегодно реками в море ($1,4 \times 10^9$ т и даже немного более), откладывается на дно; поэтому количество Са в море в настоящий момент развития земли остается более или менее постоянным. То же, можно думать, имеет место и для К; напротив количество Na и Mg в современных морях вероятно увеличивается, так как сейчас не имеется большого количества



Рис. 115. Диатомовый ил вблизи края антарктического льда.

организмов, в которых бы Na и Mg откладывались в очень больших количествах. После всего сказанного первостепенная зависимость солености моря от населяющих его организмов едва ли может подлежать какому-либо сомнению.

Что касается пресных вод, то зависимость их солености от их населения пока изучена еще очень мало. Частично это объясняется сложностью вопроса ввиду уже указанного большого разнообразия в качественном и количественном составе солености пресных вод. Что касается более изученных озер, то при современном уровне наших знаний мы делим их на три основные группы, на три типа: озера олиготрофные (oligos—малый, trofe—пища), эвтрофные (eu—хорошо) и наконец дистрофные (dys—не), иначе гумусные по преимуществу.

Трофность, или трофичность, понимается здесь главным образом в смысле наличия пищи (солей) и других условий, необходимых для автотрофных растений (строящих свое тело из солей и воды), особенно планктических.

В озерах олиготрофного типа, как Боденское и другие альпийские озера, при бедности солями (кроме Са), растительный планктон беден. В эвтрофных озерах, как Плёнское в Германии и Мендота в Северной Америке, при обилии солей, растительный планктон богат. Наконец в дистрофных озерах при общей бедности солями и специальной бедности Са, но обилии гумусных веществ—растительный планктон так же беден, как и в олиготрофных.

Все остальные характерные черты, различающие эти три типа озер, сведены в нижеслед. табл. (стр. 198—200).

К трем установленным Тинеманном на основании органической продуктивности типам озер—олиготрофному, эвтрофному и дистрофному, Науманн (1932 г.) считает необходимым присоединить еще четыре типа, а именно: алкалитрофные, отличающиеся избытком кальция, кислототрофные с очень кислой реакцией ($pH \leq 5,5$), сидеротрофные, отличающиеся обилием железа, и аргиллотрофные, характеризующиеся наличием глинистых взмученных частиц.

Алкалитрофные озера. Вода этих озер характеризуется обилием кальция: ≥ 100 мг СаО на литр. Это обилие кальция связывает, демобилизует находящиеся в воде фосфор и железо; поэтому продуктивность фитопланктона очень мала, хотя наличное количество Fe, N и P при отсутствии излишнего количества Са могло бы обусловить даже высокую продуктивность растительного планктона. Бедность растительного планктона сопровождается и бедностью зоопланктона. При прозрачной воде граница высшей растительности спускается очень глубоко, и сама растительность достигает значительного развития; при отмирании она образует илы, очень богатые органическими веществами. За счет этих веществ развиваются низшие животные, часто в очень большом количестве. Эти озера нередко изобилуют также и рыбой. Таким образом бедность животным и растительным планктоном в алкалитрофных озерах не сопровождается бедностью бентоса. С течением времени организмы извлекают излишнее количество Са, освобождают Fe, N и P, и алкалитрофные озера превращаются



Рис. 116. Радиоляриевый ил из Индийского океана.

Тип озера	Олиготрофный	Эвтрофный	Дистрофный
Морфологические условия озер	глубокие, с узкой литоральной областью; количество воды гипolimниона сравнительно с количеством воды эпилимниона велико	более мелкие озера с широкой литоральной областью; количество воды гипolimниона сравнительно с количеством воды эпилимниона мало	глубокие и мелкие, в болотистых местностях или в областях изверженных пород
Химизм воды:			
Питательных солей для растений	относительно мало	много	мало
Спектр (в граммах на литр)	олиго [$< 0,001$ г]	мезо [$> 0,001$ г]	олиго
Спектр O_2 : падение количества кислорода книзу			
а) летом	идет равномерно; гипolimнион богат O_2 (60—70% насыщения)	в более глубоких озерах этого типа имеется быстрое увеличение падения O_2 в области металимниона; гипolimнион беден O_2 или даже его лишен (до 0% и редко более 40% насыщения)	как в эвтрофных озерах (и как в олиготрофных); в глубине падает до 0%
б) зимой подо льдом	как и летом	в более глубоких озерах, как в олиготрофных; в мелких O_2 на глубине до 0%	всегда сильное исчезновение O_2 , обычно до 0%
Исчезновение O_2 обусловлено	—	летом разложением планктона и глубинного ила, зимой—глубинного ила	разложением аллохтонного детрита, как взвешенного, так и отложенного
Процессы гниения в глубинном илу	минимальные или вовсе не имеют места	сильные	—
Отношение количества O_2 всего гипolimниона к количеству O_2 всего эпилимниона (O_2 Н/Е)	более 1 (от 1,95 до 1,54)	менее 1 (от 0,45 до 0,08)	—
Спектр P (P_2O_5) (в грам. на литр)	олиго [$< 0,001$ г]	мезо [$> 0,001$ г]	олиго
Спектр Ca (в граммах на литр)	бывает: олиго [$< 0,025$ г], мезо [$> 0,025$ г] и поли [$> 0,1$ г]	то же, что и в олиготрофных; обычно поли и мезо, редко—олиго	олиго

Спектр гумуса	олиго и мезо
Реакция воды	Различная: кислая, нейтральная и щелочная; $pH \approx 7$
Взвешенный детрит	минимальное количество
Донный ил	органическими веществами беден, не гниет
Тип отложений	гиттия, при богатстве Са—известковая гиттия или озерный мергель
Прозрачность	большая
Цвет воды	голубой до зеленого
Литоральной растительности	мало
Планктон	количественно беден, имеется и в более глубоких слоях
Суточное вертикальное передвижение планктона	происходит в большом масштабе
Продукция фитопланктона	малая
Цветение	редко, зеленые водоросли (<i>Chlorophyceae</i>) господствует над незелеными (<i>Cyanophyceae</i>)

олиго и мезо

нейтральная или щелочная;
 $pH \geq 7$

планктогенный в большом количестве

богат автохтонным гниющим органическим веществом

гиттия (гниющий ил)

меньше, обычно очень малая
зеленый до желтого и бурозеленого

много

количественно богат; летом только в более поверхностных слоях

происходит в небольшом масштабе

большая

часто, синезеленые водоросли обычно господствуют над зелеными. В озерах СССР часто развитие протококковых не уступает развитию синезеленых водорослей

мезо и поли

кислая; $pH < 7$. В некоторых озерах $pH < 5$

аллохтонный (гумусные вещества) в большом количестве

беден автохтонными, богат аллохтонными гумусными веществами

смотря по количеству гумуса или дьи (при поли-гумуса) или дьигиттия (при мезо-гумуса)

как в эвтрофном типе
желтый до коричневого

мало, берега часто сложены из сфагнома

автотрофный растительный планктон количественно беден, обычно лишь в самых верхних слоях; зоопланктон бывает часто богат

малая

очень редко или отсутствует, зеленые, хризомонады (Chrysomonadineae), перидиниевые (Peridineae) и десмидиевые (Desmidiaceae) господствуют над синезелеными и протококковыми водорослями

Тип озера	Олиготрофный
<p>Разница между литоралью и профундалью</p> <p>Глубинная фауна</p> <p>а) качественно</p> <p>Chironomidae</p> <p>Corethra</p> <p>в) количественно</p> <p>Количество донной фауны с глубиной</p>	<p>выражена слабо, только прекращением донной растительности; сублитораль отсутствует</p> <p>богата видами, стенооксибионты</p> <p>Tanytarsus</p> <p>не живет</p> <p>относительно богата; обычно ниже 1 000, но более 300 животных на м² дна = 1—4 г не уменьшается</p>
<p>Прямое соотношение (корреляция) между количеством планктона и донной фауны</p>	<p>существует</p>
<p>Глубинные ситы</p>	<p>имеются</p>
<p>При зарастании переходят</p>	<p>в эвтрофные бассейны</p>
<p>Области распространения</p>	<p>в Альпах и предгорьях. Пример: Боденское озеро</p>

Эвтрофный	Дистрофный
выражена ясно и прежде всего изменением количества кислорода; сублитораль существует	как в эвтрофных, но сублиторали нет
бедна видами, эвриоксибионты	еще беднее видами, эвриоксибионты
Chironomus (в озерах, лишенных зимой O_2 ; только Ch. plumosus; в остальных кроме него еще Ch. Liebeli-bathophilus)	Chironomus (только Ch. plumosus; Ch. Liebeli-bathophilus повидимому совершенно отсутствует)
почти всегда имеется	как в эвтрофных озерах
богата; 2 000—10 000 экз. на m^2 = 20—100 г	бедна; самое большое 10—20 экз. на m^2 , часто даже 0
уменьшается	
не существует	донная фауна всегда бедна; растительный планктон тоже, животный—часто богат
только как исключение	в типичных дистрофных бассейнах почти всегда отсутствуют
в пруды, болота, луговые болота, в торфяные (выпуклые) болота	в торфяные (выпуклые) болота
в Балтийской низменности и в Альпах. Примеры: озера Плѣнское и Fügesee (озера слабо эвтрофные), Мендота в Сев. Америке (сильно эвтрофное)	в Скандинавии

постепенно в эвтрофные. Типичные алкалитрофные озера встречаются в известковых горах и детально описаны для южной Швеции и острова Готланда.

Ацидотрофные озера. Озера этого типа характеризуются очень кислой реакцией своей воды ($pH \leq 5,5$, в то время как в дистрофных озерах $pH \leq 6$, а в олиготрофных $pH \leq 7$). Эти озера могут иметь как бесцветную, так и бурю воду, что показывает на возможность комбинации ацидотрофии, с одной стороны, с олиготрофией, а с другой — с дистрофией, что и будет сопровождаться соответствующими комбинациями фито-, зоопланктона и бентоса. Для кислых вод характерно то обстоятельство, что густые заросли тростника (*Phragmites communis*) и камыша (*Scirpus lacustris*), процветающие в щелочных водах, в более кислых водах становятся все меньше и реже и в очень кислых водах совсем исчезают, а на месте их развиваются: осока (*Carex rostrata*), хвощ (*Equisetum limosum*) и манник (*Glyceria aquatica*). В ряде ацидотрофных озер ($pH < 5$), например в Петровских озерах Московской области, из высших растений встречаются лишь кувшинки (*Nuphar luteum*), — это явление весьма характерно.

Сидеротрофные озера. Сидеротрофия встречается обыкновенно вместе с олиготрофией или же в комбинации: олиго-, дис- и сидеротрофия. Основной характеристикой их является наличие большого количества железа (мезо- и поли-). Сюда относятся прежде всего бассейны, в которых отлагаются железные озерные руды. Вообще эти озера типичны для области изверженных пород Фенно-Скандии. У нас (рис. 122) они имеются в районе Онежского озера, где при Петре I были основаны железоплавильные заводы, работавшие на озерной руде (остатки заводов и извлеченной руды сохранились еще и до сих пор), в Уральских горах и у Припяти. Жесткая флора этих озер обыкновенно бедна, планктиническая жизнь незначительна, причем более развит зоопланктон; в донных отложениях господствуют диатомеи, особенно род *Pinnularia*. В крайних случаях сидеротрофии донные отложения представлены сплошь одной рудой, которая согласно данным Б. В. Перфильева есть результат деятельности окисляющих железо микробов — железобактерий.

Аргиллотрофные озера. Аргиллотрофия характеризуется наличием большого количества глинистых частиц, вследствие чего вода таких бассейнов часто бывает не прозрачной, а мутной, опалесцирующей. Аргиллотрофия встречается обыкновенно в комбинации с дис-, эв- или олиготрофией. Высшая растительность здесь нередко развита богато: типично развитие фитопланктона с господством (при наличии комбинации с эвтрофией) *Fragilaria crotonensis*, *Melosira italica*, *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis* и т. д.

На приведенной выше таблице, характеризующей эвтрофные, олиготрофные и дистрофные озера, указан исторический ход развития, старения озера от олиготрофного через эвтрофное в дистрофное. Однако эвтрофный тип, который в умеренной зоне является признаком во всяком случае зрелости, в условиях тропиков по последним работам экспедиции Тинеманна является первоначальной, юношеской стадией развития озера; в условиях Арктики первоначальной, юношеской стадией развития всех озера является наоборот олиготрофия.

Эвтрофия может быть создана и искусственным путем, как например в Цюрихском озере, благодаря спуску сточных и канализационных вод. Понятно конечно, что олиготрофное озеро может переварить и усвоить неизмеримо большее количество сточных вод, чем озеро, уже и без того достигшее стадии эвтрофии. Это необходимо иметь в виду при всякого рода соображениях относительно спуска канализационных вод в тот или иной бассейн. Эвтрофное озеро в противоположность олиготрофному при соот-

ветствующем количестве канализационных вод может быть быстро перетружено и превращено в клоаку.

Донные озерные отложения. На дне озер олиготрофного



Рис. 117. Глинистая гиттия.



Рис. 118. Водорослевая гиттия из Lyngby (видна задняя часть тела рачка *Lynceus*).

типа в зависимости от степени олиготрофии отлагается или озерный мергель или известковая гиттия, редко более обычные виды гиттии; озерный мергель состоит почти на 80% из CaCO_3 .

Известковая гиттия содержит кроме CaCO_3 , количество которого может падать до 10% и ниже, но который все же отличим невооруженным глазом, еще довольно значительную массу мелкого, органического, прозрачного под микроскопом детрита и часто отложения циановых, особенно Lyngbya.

Однако в общем отложения органического вещества на дне олиготрофных озер или почти отсутствуют или являются сравнительно незначительными.

Органического вещества в этих озерах производится сравнительно настолько мало, а кислорода во всех слоях настолько много, что все отмершие организмы почти целиком разлагаются на зольные элементы CO_2 , NH_3 и H_2O , которые снова вступают в круговорот жизни озера; образование органического вещества здесь почти целиком обратимый, реверсивный процесс.

В озерах эвтрофного типа отлагаются типичные гиттии; макроскопически Ca в них обычно

не отличим; основную массу отложения нередко составляют хорошо сохранившиеся мелкие водоросли, часто циановые; имеющийся детрит про-

зрачен—такова водорослевая гиттия; имеется еще целый ряд гиттиевых отложений. Все они содержат сравнительно большое количество органических соединений; отсюда мы должны заключить, что в эвтрофных озерах органического вещества образуется настолько много, что только часть его разлагается бактериями, чему способствует обычная бедность кислородом нижних слоев (гиполимниона) этих бассейнов; процесс образования органического вещества в них обратим, реверсибелен лишь отчасти.

Эти озерные гиттии эвтрофных озер в свежем виде представляют собой колоидальную, жирную и мягкую массу, которая в высохшем состоянии оказывается окрашенной в беловато-серый цвет разных оттенков (рис. 117—120). Именно к этим отложениям и было впервые применено шведами народное название гиттия, а немцами термин сапропель (от греч. *sapros*—гнилой и *pelos*—ил), а затем уже эти, одинаково теперь употребляющиеся в науке термины гиттия и сапропель—были перенесены и на другие озерные и аналогичные отложения, как например описанная выше известковая гиттия или известковый сапропель. В русской технической литературе господствуют термины сапропель и сапропелиты.

Кроме описанной выше водорослевой гиттии (водорослевого сапропеля) шведские ученые отличают еще мелкодетритную и крупнодетритную гиттию. Основной частью первой является тонкий

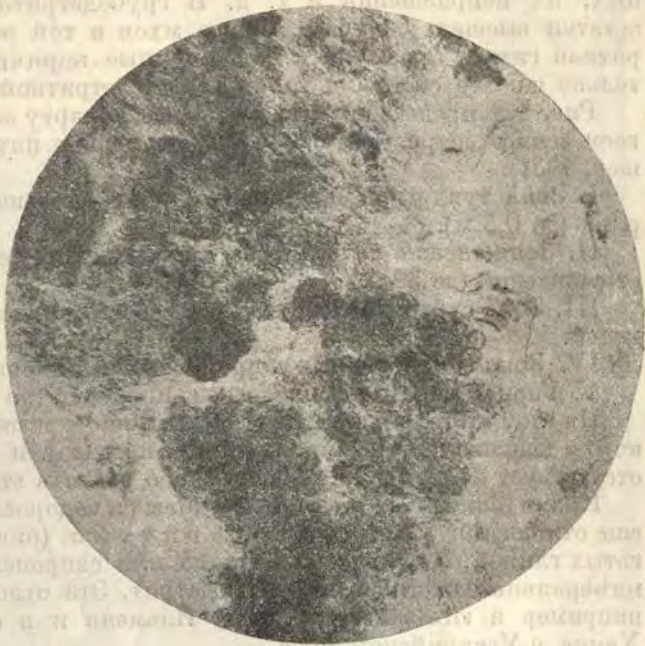


Рис. 119. Водорослевая гиттия из *Gomphosphaeria*.



Рис. 120. Диатомовая гиттия.

детрит, к которому примешиваются остатки диатомовых водорослей, зеленых водорослей, как *Cladophora*, остатки хитинных панцирей ракообразных, их испражнения и т. д. В грубодетритной гиттии преобладают остатки высших растений, иногда мхов и той же *Cladophora*. Грубодетритная гиттия окрашена в более темные коричневатые оттенки сравнительно с более светлыми тонами мелкодетритной гиттии.

Рис. 121 представляет схематическую карту зон озерных отложений на всем земном шаре. Там отмечены следующие пять основных зон (Алабышев, 1931):

I. Зона тундры с маломощными сапропелевыми пресноводными озерами (до 0,5 м).

II. Зона таежно-подзолистая мощных сапропелевых пресноводных месторождений (до 30 м).

III. Зона субтропических и тропических пресноводных озерных сапропелей.

IV. Зона солонководных сапропелитов и минеральных лечебных грязей.

V. Горная зона пресноводных сапропелей (до 10 м).

На этой карте обращает на себя внимание разница в отложениях северного и южного полушарий. В южном полушарии повидимому совершенно отсутствует первая зона и очень слабо развита вторая.

Кроме описанных выше известковых и водорослевых гиттий отличаются еще отложения глинистой гиттии (рис. 117) в местностях, богатых глиной. В глинистых гиттиях или сапропелях господствуют мелкие минеральные частицы и тонкий детрит. Эти отложения встречаются у нас, например в юго-западной части Ильменя и в одном из заливов озера Ханка в Уссурийском крае.

В кремнистых сапропелях отлагаются диатомеи (озеро Селигер) и кварцевый песок.

Наконец имеются железистые озерные отложения, так называемые озерные руды, содержащие железа от 20 до 60%. В свое время при Петре I чугуноплавильные заводы, работавшие на озерных рудах, были поставлены у нас в Петрозаводске и на Кончезере в современной Карельской республике.

Мы не можем входить в более детальное описание всех вышеуказанных типов сапропелей. Изучение сапропелей ввиду их большого прикладного значения, о котором будет сказано ниже, развилось теперь в самостоятельную отрасль, по которой имеются большие сводки как в русской, так и в иностранной литературе.

Наиболее существенными типами являются глинистые сапропели, известковые, водорослевые крупно- и мелкодетритные, гиттиевые дьи и железистые озерные отложения.

Распределение всех этих типов в пределах Европейской части Союза изображено на рис. 122 (Алабышев, 1931).

Многие авторы относят к сапропелям не только пресноводные, но и морские отложения, богатые органическими веществами. Сюда относится например кукерсит—морской сапропелит силурийской эпохи, образованный из планктической синезеленой водоросли *Gleocapsomorpha prisca*, близкой к современной *Gleocapsa*; уголь томит (от реки Томи) состоит из скопленных одной бурой водоросли *Himantaliopsis sniatkovii*, близкой к современной *Himantalia laevga*. Вероятно, что отложения, аналогичные сапропелям, принимали большое участие в образовании нефти; по крайней мере из сапропелита озера Балхаш (балхашит) была получена искусственно нефть, весьма сходная с химической точки зрения с натуральной нефтью.

Из обычных пресноводных сапропелей тоже, как увидим ниже, получают бензин, керосин и тяжелые масла.

Отложения дистрофных озер носят название «дья»; дьи отличаются



Рис. 122. Схематическая карта озерных отложений Европейской части СССР.

от гиттий большим количеством осажденных гумусных кислот бурого-черного цвета. К ним примешано много аллохтонных (приносных) веществ — отложения торфа и остатки высших водных растений; из остатков планктических организмов встречаются особенно диатомей и споры хризомонад. При большом количестве этих остатков получается гиттиевый дья. Отложения дья в сыром и высохшем виде имеют темную окраску в противоположность отложениям вышеописанных гиттий, которые при высыхании имеют белую и серую окраску.

Отложения дья почти сплошь состоят из остатков растительных организмов. В дистрофных озерах благодаря господствующей там кислой реакции отмершие организмы разлагаются очень мало и в основной массе падают на дно; образование органического вещества здесь процесс почти необратимый, почти ирреверсильный. В дистрофных озерах повышение дна и их зарастание идут очень быстро; они быстро созревают

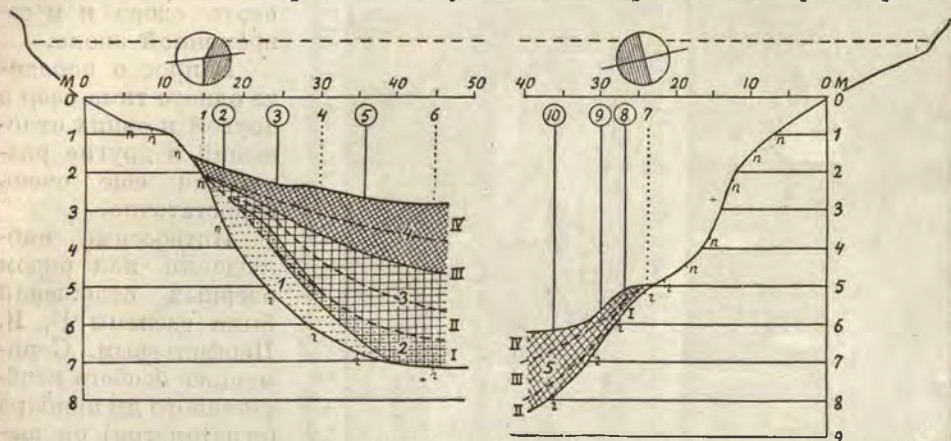


Рис. 123. Разрез донных отложений в озере Ojarn (Швеция) — слева у защищенного, справа у открытого берега.

Обозначения для материка: n — песок; г — глина; для отложений: 1 — озерный мел; 2 — намывные отложения (Trifteinlagerung); 3 — водорослевая гиттия; 4 — гиттия; 5 — грубодетритовая гиттия; I—IV — возраст отложений (зоны: I — Иольдиевое море и Анцилово озеро, II — от Анцилового озера к Литториновому морю, III — Литториновое море и Лимнеево озеро, IV — конец Лимнеево озера и современная эпоха); вертикальные линии 1—10 — буровые пробы.

и превращаются в выпуклое сфагновое болото; в эвтрофных озерах процесс зарастания идет медленнее, и еще медленнее происходит он в озерах олиготрофных, которые долгое время находятся в своего рода биологическом равновесии.

Наглядно как вышеуказанные, так и другие признаки, отличающие друг от друга озера олиготрофные, эвтрофные и дистрофные, представлены на вышеприведенной таблице (стр. 198—200).

Историческое прошлое озерных отложений. Если мы будем вырезать бурами колонки сапропелей со дна современных озер, то в большинстве случаев, при достаточной величине колонки, они будут состоять из отложений не одного типа, а нескольких, помещенных один над другим, причем конечно типы отложений, лежащие глубже, будут более древними. По этим разрезам мы можем проследить геологическую жизнь озера с самого начала его возникновения как олиготрофного бассейна, переход его в эвтрофный, затем в дистрофный, его заболачивание и наконец образование вместо бывшего озера выпуклого болота. Обычная схема разреза выпуклых болот изображена на рис. 35.

На рис. 123 даны разрез шведских озер, на которых кроме изображения отложений тех или иных сапропелей обозначены еще и четыре возрастные зоны, на протяжении которых они отлагались.

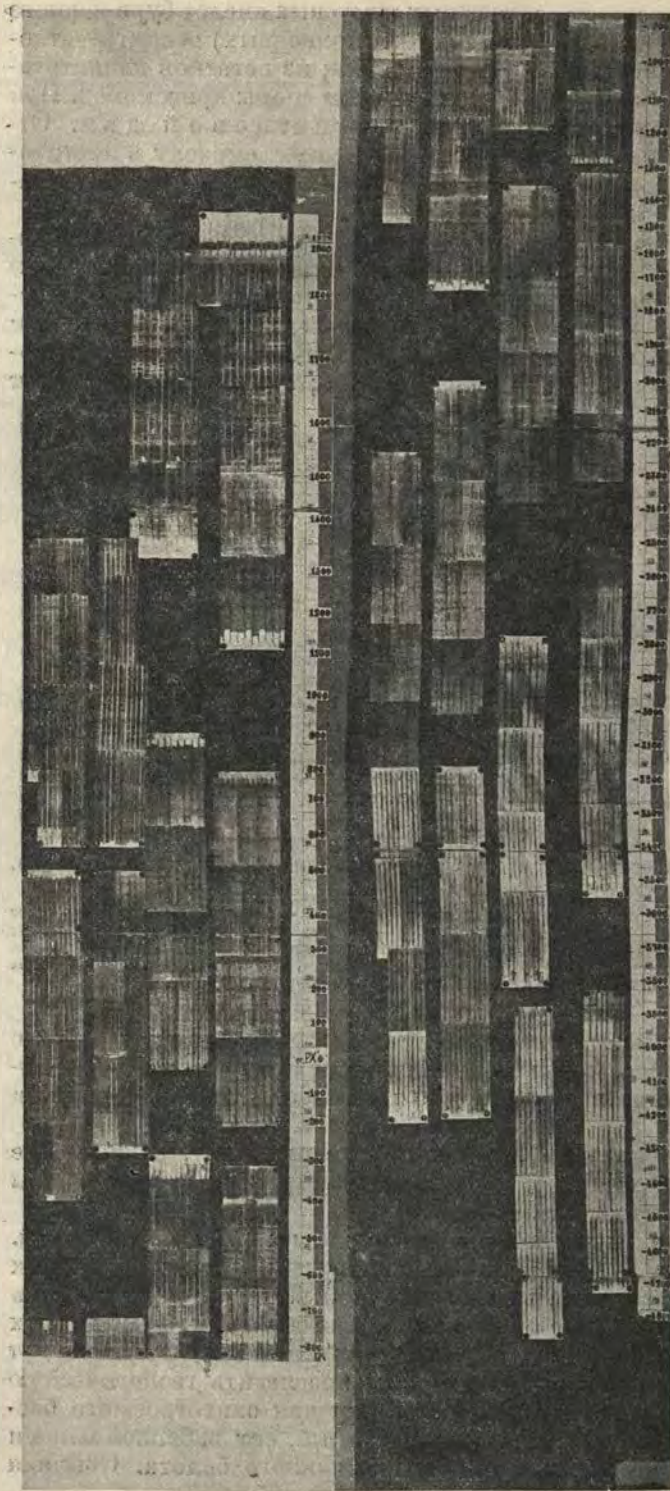


Рис. 124. Микрозоны Б. В. Перфильева—отложения в одном из озер Карелии с 4800 г. до хр. э. и по 1929 г. хр. э., всего за 6729 лет.

Первая зона относится ко времени существования Иольдиевого моря и Анцилового озера; вторая — к переходной эпохе между Анцилово-вым озером и Литториновым морем; третья — к эпохе Литторинового моря и Лимневого озера; четвертая — к концу существования Лимневого озера и к современной эпохе.

Вопрос о переходе одного типа озер в другой и одних отложений в другие разработан еще очень недостаточно.

Интересные наблюдения над рядом озерных отложений были сделаны Б. В. Перфильевым. С помощью особого изобретенного им прибора (стратометра) он вырезал со дна исследуемого им бассейна вертикальные колонки длиной до 1 м. На продольном разрезе этих колонок ясно выступают правильно чередующиеся годовичные отложения сапропеля, названные им микрозонами (рис. 124—125). К каждому году относятся две микрозоны; толщина их определяется несколькими долями миллиметра и не превышает толщины листа писчей бумаги. Благодаря присутствию в микрозонах различных минеральных частиц и массовому нахождению микроорганизмов они приобретают различ-

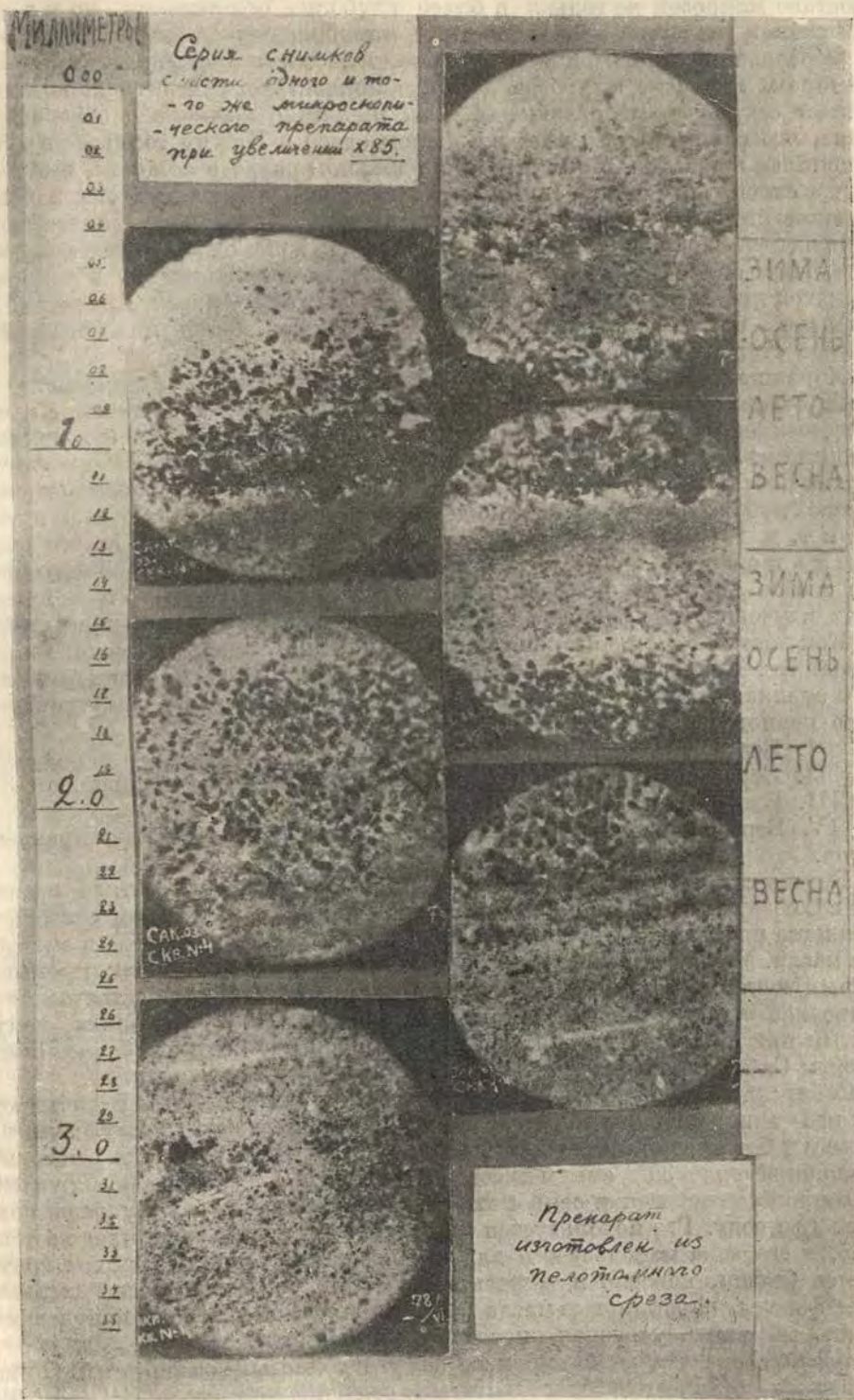


Рис. 125. Микрзоны Б. В. Перфильева при увеличении в 85 раз.

ную окраску. Микрохимический анализ подтвердил точно так же различие в составе микрозон не только в более глубоких отложениях, но и в так называемом пелогене—поверхностном илообразующем слое сапропеля.

Образование микрозон обязано биологическим и физико-химическим факторам. Изучение микрозон дает возможность определить характер и возраст сапропелевых отложений. Так например вычислено совершенно точно, что слой «черного ила» в Сакском озере в Крыму толщиной в 3 м отложился в течение 2400 лет. На продольном разрезе колонок, вынутых со дна слоев сапропеля, кроме мелких микрозон замечаются еще и более широкие цветовые изменения отложений (широкие полосы), захватывающие ряд лет. Это дает возможность сопоставить зоны одинакового возраста различных сапропелевых водоемов и позволяет проникнуть в историю климатов прошлых эпох, год за годом, так же точно, как это делается на основании изучения ленточных глин и годовых колец на поперечном разрезе старых деревьев.

Хорошие данные для определения климата, господствовавшего во время отложения тех или иных слоев сапропеля, дает качественное и количественное изучение пыльцы древесных растений, находящейся в донных отложениях. Относительно холодный и сырой климат характеризуется господством буков и елей, теплый и менее сухой климат—господством смешанных дубовых лесов; при охлаждении климата появляются березы и сосны, и т. д. На необходимость изучения пыльцы и выяснения своего рода «пыльцевого спектра» в отложениях водных бассейнов обратил особое внимание профессор фон Пост в 1916 г. По его методике было изучено очень большое количество отложений в целом ряде стран.

Как частный пример можно привести картину изменения флоры в окрестностях Косинских озер Московской области. На основании пыльцевого анализа отложений в Черном озере были установлены следующие четыре периода, начиная с более древнего:

- I. Березово-сосновый период.
- II. Березовый период с усилением широколиственных пород.
- III. Елово-ольховый период.
- IV. Березово-елово-сосновый период с угасанием широколиственных пород.

Прикладное значение сапропеля. Быстрое развитие в Союзе авиации, автомобильного транспорта, механизации сельского хозяйства предъявляют огромные требования на жидкое топливо и смазочные масла. Между тем отдаленность нефтяных районов от многих промышленных центров Союза привела к необходимости заменить естественное, природное жидкое топливо (нефть и ее продукты) искусственным, получаемым при сухой перегонке сланцев и сапропелей. Это особенно относится к Сибири, в частности к Урало-Кузнецкому комбинату.

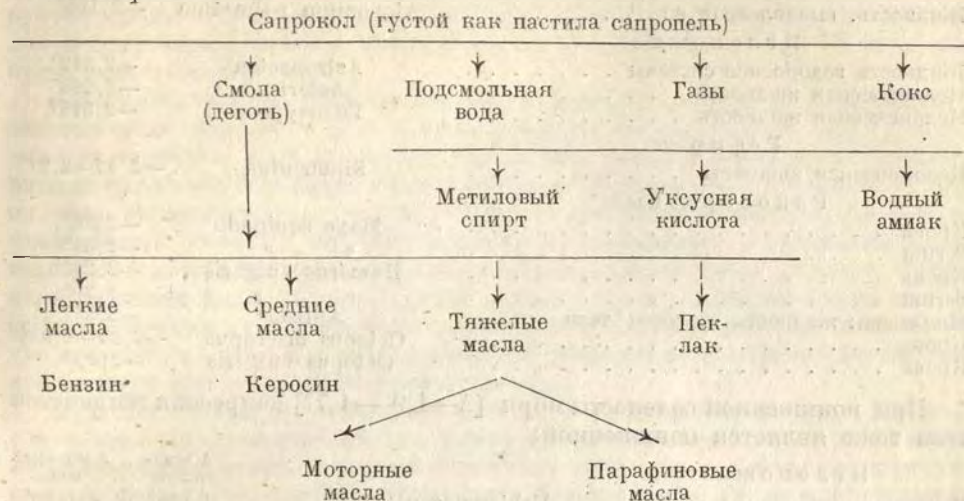
Сибирские сапропелиты являются особенно рентабельным источником для получения жидкого топлива; из них первое место по своему качеству занимают барзасские сапропели (в районе р. Томи, приток р. Оби), которые дают например до 35% смолы вместо обычных 10—12% для газовых углей.

В процессе перегонки сапропель разлагается на кокс, смолу, газ и подсмольную воду. Газ используется как горючее в топке; кокс идет на топливо, а его зола используется для строительного дела. Из смолы получают бензин, керосин и тяжелые масла. Из тяжелых масел выделяются фенолы, парафиновые масла и пр. Из подсмольной воды получают метиловый спирт, уксусная кислота, водный аммиак.

Помимо значительного количества углеродистых соединений (75%) сапропели отличаются более богатым содержанием азота ($1\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$ %) сравнительно с торфом и сланцами; при сухой перегонке вместе с поташом и железом сапропель дает цианистые соединения — $K_4F(CN)_6$ —«жел-

тую кровяную соль», в большом количестве используемую красочными и красильными заводами.

Следующая таблица представляет собой схему результатов сухой перегонки сапропелли:



Полученные из сапропеля бензин и керосин обеспечивают возможность иметь богатый источник жидкого топлива при оскудении природных запасов нефти, поскольку, как полагают в настоящее время, наличных мировых запасов ее хватит только на 150 лет.

Немаловажную роль могут играть сапропели при изготовлении бумажной массы; здесь сапропель с успехом конкурирует с торфом.

Помимо указанного выше технического и промышленного значения большое место отводится сапропелю и в деле здравоохранения. Лечебное действие минеральных грязей общеизвестно, и десятки тысяч больных при хронических заболеваниях суставов, хроническом ревматизме, ряде болезней нервной системы, грудной и брюшной полости, при подагре и пр. направляются на лиманы и в грязелечебницы.

Грязевые месторождения имеются в СССР как на севере (Старая Русса, Сольвычегодск, Сестрорецк), так особенно на юге вдоль побережья Черного моря, на Северном Кавказе, в Прикаспийской низменности, за Каспийским морем, в Западной и Восточной Сибири.

Наиболее известны Одесские лиманы, Сакское озеро в Крыму, Бердянское озеро, Славянские озера, Липецкие грязи, озеро Карачи в Западной Сибири и Шира в Восточной Сибири.

Осмотическая связь с наружной средой морских, пресноводных и соленозерных организмов

Если мы будем сравнивать осмотическое давление крови и соков тела водных животных с осмотическим давлением окружающей их воды, то оказывается, что всех животных можно разбить на три основных группы.

Первую группу образуют так называемые пойкилоосмотические (гализотонические) животные. Подобно тому как у пойкилотермных животных температура тела равна и следует за температурой окружающей среды, у пойкилоосмотических животных давление крови и соков их тела равно и следует за осмотическим давлением окружающей воды. К пойкилоосмотическим организмам относятся все морские беспозвоночные.

Одним из способов вычисления осмотического давления является определение понижения точки замерзания (Δ , депрессия). При морской воде,

Δ которой равнялась $-2,29^{\circ}$, Δ целомических жидкостей и крови целого ряда животных выражается цифрами, очень близкими к $-2,29^{\circ}$ и колеблющимися, как видно из нижеследующей таблицы, между $-2,196^{\circ}$ и $-2,36^{\circ}$.

Кишечнополостные			
Жидкость, выдавленная из	<i>Alcyonium palmatum</i>		$-2,196^{\circ}$
Иглокожие			
Жидкость водоносной системы	<i>Astropecten</i>		$-2,312^{\circ}$
Целомическая жидкость	<i>Asterias</i>		$-2,295^{\circ}$
Целомическая жидкость	Голотурии		$-2,315^{\circ}$
Гефирей			
Целомическая жидкость	<i>Sipunculus</i>		$-2,27-2,31^{\circ}$
Ракообразные			
Кровь	<i>Maya squinado</i>		$-2,36^{\circ}$
Serum	» »		$-2,34^{\circ}$
Кровь	<i>Homarus vulgaris</i>		$-2,292^{\circ}$
Serum	» »		$-2,29^{\circ}$
Моллюски: жидкость полости тела	<i>Aplisia</i>		$-2,34^{\circ}$
Кровь	<i>Octopus macropus</i>		$-2,24-2,314^{\circ}$
Кровь	<i>Octopus vulgaris</i>		$-2,29^{\circ}$

При пониженной солености моря [$\Delta -1,9 -1,7^{\circ}$] депрессия жидкостей тела тоже является пониженной:

Иглокожие			Δ жид-	Δ морской
			кости	воды
Целомическая жидкость	<i>Echinus esculentus</i>		$-1,860^{\circ}$	$-1,90^{\circ}$
Целомическая жидкость	<i>Cucumaria frondosa</i>		$-1,726^{\circ}$	$-1,731^{\circ}$
Моллюски				
Кровь	<i>Pecten maximus</i>		$-1,905^{\circ}$	$-1,910^{\circ}$
Ракообразные				
Serum	<i>Homarus americanus</i>		$-1,78^{\circ}$	$-1,76^{\circ}$

Соленость крови одного и того же животного, помещенного в среды разной солености, изменяется параллельно этой солености; так, соленость крови краба *Carcinus maenas* меняется следующим образом при соответствующем изменении солености воды:

Кровь	Вода
%	%
1,48	Пресная вода
1,65	0,9
1,56	1,3
1,99	1,9
3,001	3,40
3,097	3,40

Соки тела морских беспозвоночных и морская вода сходны между собой не только по величине осмотического давления, что мы видели выше, но и по химическому составу. Внутренние жидкости иглокожих, моллюсков, кольчатых червей, гефирей и ракообразных содержат в среднем $32,43^{\circ}/_{\infty}$ хлоридов (в переводе на NaCl), а морская вода, в которой они живут, в среднем $33,13^{\circ}/_{\infty}$. Если мы возьмем процентное отношение Ca, K и Mg к Na в морской воде, в соках медузы *Aurelia* и в крови омара, то получим следующие цифры:

Жидкость	Na	Ca	K	Mg
Морская вода	100	3,84	3,66	11,99
Соки <i>Aurelia flavidula</i>	100	4,13	5,18	11,43
Кровь омара (<i>Homarus</i>)	100	8,03	7,12	2,88
Серум крови собаки	100	2,52	6,86	0,81
Раствор Рингера	100	3,34	5,86	—

Отсюда видно, что процентные отношения Са, К и Mg в морской воде, в соках тела медузы и омара сходны между собой. Еще более замечательно, что такое же сходство наблюдается между морской водой, сывороткой (серумом) крови собаки и физиологическим раствором Рингера, служащим для поддержания работы изолированного сердца лягушки; об этом мы будем еще говорить ниже.

Целый ряд опытов доказывает, что морские беспозвоночные животные, анатомически закрытые для окружающей их морской воды, осмотически для нее открыты. При пересадке иглокожих (ежей и голотурий), ракообразных (крабов), моллюсков (аплизий) в разбавленную морскую воду вес их тела увеличивается, при пересадке в концентрированную, наоборот, уменьшается. В обоих случаях происходит выравнивание солености соков тела и морской воды, происходящее в основе, как это легко доказать, путем передвижения воды через оболочки тела в сторону большей солености: в первом случае из разбавленной морской воды в животное (вес животного увеличивается), при концентрированной морской воде обратно из животного в воду (вес животного уменьшается).

При помещении растительной клетки, например водоросли, в раствор с повышенным осмотическим давлением (гипертонический) протопласт клетки отходит от ее стенок и получает сначала зубчатую, а затем округленную сжатую форму. Это явление называется плазмолизом. То же происходит и с животными клетками.

Прежде предполагали, что плазматические оболочки в условиях измененного осмотического давления окружающей среды действительно пропускают через себя в ту или иную сторону только воду, а не соли и другие вещества; таким оболочкам было присвоено название полупроницаемых. Однако уже из того факта, что растительные клетки несомненно получают часть своих пищевых материалов в виде неорганических солей из окружающей среды через плазматические оболочки, необходимо заключить, что по крайней мере растительные оболочки пропускают через себя не только воду, но и соли, причем даже из уравновешенных, эквивилиброванных растворов. Солевая проницаемость установлена в настоящее время и для оболочек животных.

При помещении солнечника *Actinosphaerium* в раствор одновалентной соли наблюдается помутнение его протоплазмы, что является результатом проникновения соли. Помутнение в растворах щелочных хлоридов происходит гораздо легче, чем в CaCl_2 ; помутнение усиливается по направлению $\text{Li} < \text{Na} < \text{K}$.

Опытами над амёбой установлено, что NaCl и KCl разжижают частично оболочку плазмы и проникают в нее, а MgCl_2 и CaCl_2 , наоборот, уплотняют поверхность амёбы и внутрь ее не проникают. Если же впрыскивать MgCl_2 и CaCl_2 внутрь амёбы, то они оказывают гораздо более ядовитое действие, чем впрыскивание NaCl и KCl .

При наблюдении над плазмолизом яиц морских ежей (причем плазмолизом считалось образование в гипертонических растворах зубчатой поверхности) были получены такие выводы: в отношении анионов окружающей среды плазмолиз падает по ряду $\text{SCN} > \text{J} > \text{Cl} > \text{SO}_4$, а в отношении катионов по ряду $\text{K} > \text{Na}$, $\text{Li} > \text{Mg} > \text{Ca}$. Наблюдалось проникновение Na окружающей среды в кровь *Carcinus*, Li, Na и K в кровь личинок *Arenicola* и пр. Кроме того животные клетки, как и растительные, оказались весьма проницаемыми для NH_3 и CO_2 , но почти непроницаемыми для сильных минеральных кислот и щелочей.

При помещении эвригалинного червя *Fabricia*, живущего обыкновенно при солености около 10‰, в гипертонические растворы в 45—100‰, он теряет большое количество воды, заключавшееся в его теле (до 20—60% своего веса); от этой потери воды его возбудимость исчезает, он подвергает-

ся так называемому «осмотическому окоченению». Однако, если гипертонический раствор был не выше 58‰ , то через 15—30 минут осмотическое отнятие воды заканчивается и начинается, судя по увеличению веса животного, обратное вхождение воды в тело *Fabricsia*, вызванное очевидно проникновением солей из окружающей воды в тело животного. Этот обратный процесс продолжается часами и даже днями, и животное совершенно оправляется и приспосабливается к новой среде.

Наблюдалось, что у стеногалинных животных потеря воды и обратное повышение веса тела имеют менее значительную амплитуду и быстрее сглаживаются; очевидно у стеногалинных животных проницаемость оболочек для солей гораздо выше, чем у эвригалинных.

Средняя соленость соков тела беспозвоночных северной части менее соленого Атлантического океана стоит ниже, чем соленость соков тела беспозвоночных более соленого Средиземного моря (рис. 126).

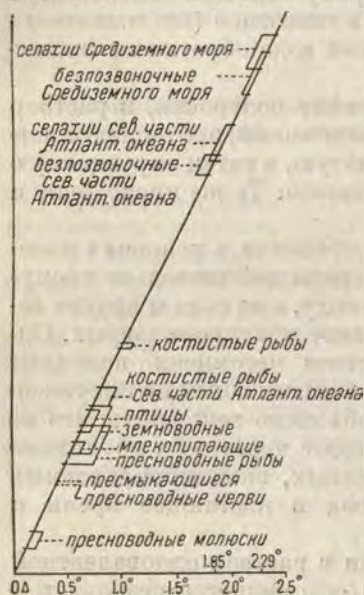


Рис. 126. Депрессия (Δ) соков тела различных животных.

Для пресноводных беспозвоночных Δ равна: для моллюска *Anodonta*— $0,10^\circ$, для речного рака *Astacus*— $0,80^\circ$, для плавунца *Dytiscus*— $0,57^\circ$.

Часть идеотонических организмов совершенно не зависит от окружающей водной среды и является осмотически вполне самостоятельной, как например водные млекопитающие и некоторые рыбы. Соленость крови других рыб, как например камбал, угрей и лососей, изменяется соответственно при переходе их из соленой воды в пресную и обратно.

Амфибии и все пресноводные беспозвоночные имеют полупроницаемые перепонки, и при большей солености соков их тела окружающая вода все время входит внутрь этих организмов, и они должны были бы раздуться, если бы не непрерывная работа почек и других выделительных органов, которые эту воду удаляют. Если лягушку несколько подсушить, заткнуть ей клоаку и посадить ее в пресную воду, не давая пить, то вся клоака и даже кишечный канал заполнятся у нее (через кожу) почти чистой водой; с другой стороны, посаженная в морскую воду лягушка теряет более $\frac{1}{5}$ части своего веса путем своеобразного дренажа воды тела через кожу в окружающую среду, что отзывается конечно на ней крайне губи-

тельно. Известно, что в море лягушки и другие амфибии совершенно отсутствуют.

В полной гармонии с необходимостью непрерывного выделения воды из организма стоит мощное развитие выделительных органов у пресноводных беспозвоночных, у которых они развиты гораздо сильнее, чем у их ближайших морских сородичей.

У пресноводных простейших вода выделяется с помощью так называемых сократительных вакуолей, которые у морских простейших обычно отсутствуют. У пресноводной амёбы, приученной к разведенной вдвое морской воде, сократительная вакуоль почти совершенно перестает работать; если же амёбу постепенно перевести обратно в пресную воду, то работа вакуоли снова возобновляется:

Амёба в воде с NaCl	0%	0,25%	0,5%	0,75%	1,0%
Ритм вакуолей в секундах	6,2	9,3	18,4	24,8	163,0
Выделяется за час воды (в объемах тела)	4,8	2,82	1,38	1,08	0,16

Личинки паразитических сосальщиков, церкарии, живут в печени моллюсков. Пока церкария лежит в крови моллюска, ее выделительный пузырь, имеющий форму буквы «игрек», почти незаметен; в пресной же воде, соленость которой ниже солености крови, пузырь раздувается и становится ясно видимым.

Слизь, покрывающая тело рыб, моллюсков и многих водных растений, несомненно представляет собой и осмотическую защиту. Соленость крови угря, очищенного от слизи, при переносе его из пресной воды в морскую или обратно изменяется гораздо быстрее, чем при наличии слизи.

Надо полагать, что не все типы морских беспозвоночных смогли вырабатывать эти приспособления для сохранения своего осмотического давления, чем и объясняется общая качественная бедность пресноводной фауны.

Давление крови у солоноозерной артемии значительно ниже давления окружающей ее среды. При солености озера 4° Боме (32 атмосферы) давление крови соответствует 1,2% NaCl (8,5 атмосфер). При солености озера 8,5° Боме (60 атмосфер) соленость крови артемии увеличивается совершенно незначительно.

К идеотоническим организмам относятся и все водные растения. Их внутреннее осмотическое давление, тургор, всегда бывает выше окружающей среды. У водорослей он изменяется соответственно изменению солености окружающей среды; только у водоросли *Valonia*, из сифоней, внутреннее давление оказалось ниже окружающей среды.

Осмотическое давление у различных водорослей, живущих в одном море, может быть различно. Давление у тех же самых водорослей, живущих в менее соленом море, будет меньше, причем у всех видов меньше почти на одинаковую величину, равную разнице давления воды того и другого моря.

Водоросли	В Северном море	В Балтийском море	Разница
<i>Geranium rubrum</i>	1,45 моля	0,96 моля	0,49 моля
<i>Polysiphonia violacea</i>	1,8 »	1,35 »	0,45 »
<i>Ectocarpus siliculosus</i>	1,53 »	1,03 »	0,50 »

Соленость Северного моря 35⁰/₀₀, Балтийского 18⁰/₀₀, разница осмотического давления определяется в 0,49 моля.

При переносе водорослей в более соленую воду их осмотическое давление быстро и значительно повышается. Нормальное давление у *Enteromorpha* 18 (по другим данным 6—7) атмосфер, у *Spirogyra* 4, у *Melosira* 5 атмосфер; при переносе в 30⁰/₀₀ раствор NaCl оно повысилось на 15 атмосфер; в 50⁰/₀₀ растворе NaCl давление у *Melosira* дошло до 52 атмосфер. Устано-

влено прохождение через оболочки водорослей в обе стороны NaCl и ряда других солей. В экземплярах ламинарий, живших в более осолоненных районах, золь оказался больше, чем в экземплярах, живших в менее осолоненных водах.

Проникновение катионов и анионов идет по ряду: $K > Na > Ca > Mg$ и $NO_3 > Cl > SO_4$. Ряды эти сходны с рядами, указанными выше для животных оболочек. Так же как у животных, всего скорее проникают CO_2 и NH_3 .

В общем можно сказать, что чем выше стоят водные организмы в ходе эволюции животного мира, тем более развита их химическая осмотическая независимость от окружающей среды; то же имеет место, как мы увидим ниже, и в отношении температуры воды (термическая независимость).

Роль отдельных элементов солености. Защитное действие ионов

В настоящей главе мы сначала попытаемся изложить значение для гидробионтов растворов Na, K, Ca, Mg. Мы рассматриваем их в первую очередь, потому что раствор солей этих четырех элементов, взятых в определенных количественных отношениях, образует так называемый раствор Вант-Гоффа, в котором многие гидробионты могут жить очень долго и который следовательно во многих отношениях представляет собой настоящую морскую воду, только созданную искусственным путем. Однако раствор Вант-Гоффа не может заменить собой целиком все другие элементы солености, которые, как мы видели, имеются в естественных водоемах и с которыми водная жизнь тоже связана неразрывно. Поэтому в дальнейшем мы перейдем к изложению значения фосфатов и соединений азота (нитратов, амиака и нитритов). Как фосфаты, так и соединения азота очень часто, в целом ряде бассейнов, бывают в минимуме и обуславливают своим исчезновением из бассейна гибель и исчезание ряда организмов, а своим отсутствием вообще—невозможность их развития.

Затем мы рассмотрим роль сульфатов, силикатов и других элементов, находящихся в бассейнах вообще в минимальных количествах. Наконец в заключение будут даны некоторые сведения о роли растворенных в воде органических веществ в соответствии с теорией Пюттера, доказывающей, что многие водные организмы осмотически питаются этими растворенными органическими веществами.

Н а т р и й (Na). Мы видели выше, что в солевом составе морской воды NaCl занимает первенствующее место. В литре морской воды $S\ 34,1^{\circ}/_{00}$ заключается 26,8 г NaCl. Такому количеству Na в море совершенно не соответствует его количество в водных организмах; только у некоторых фукусов и *Laminaria* он образует до 1—2% их сырого веса. Столь же богатых натрием животных повидимому не имеется, хотя вообще в тканях животных Na преобладает над K, а у растений обратно K над Na. Всем животным Na необходим для возможности нормальной возбудимости мышц и как составная часть жидкостей, омывающих клетки. Если составить морскую воду без Ca, то натрий уничтожает связь между клетками дробления яиц у морских ежей, разделяет клетки в головках гидроидов тубулярий, в эпителии личинок асцидий, не дает возможности развиваться вообще необычайно выносливым личинкам рыбки *Fundulus* и т. д.

Для наземных растений Na не нужен, хотя например у галофитов, как *Salicornia*, живущих на солончаках, он накапливается в виде NaCl в громадных количествах. Лишь для развития морских диатомей натрий в виде NaCl или $NaNO_3$ совершенно необходим, хотя и не выяснено точно, какую роль он при этом играет. Поскольку натрий присутствует в теле животных и растений в незначительных количествах, каких-либо отложений Na биогенного происхождения на дне океана мы не находим, и можно заключить, что в силу непрерывного приноса реками хлористого натрия

в океан общее количество его в океане все увеличивается, и океаны предыдущих геологических эпох в общем обладали меньшей соленостью, чем современные (рис. 127).

К а л и й (К). Мы уже говорили выше, что в противоположность животным в теле растений калий преобладает над натрием. Некоторые водоросли, как *Nereocystis*, очень богаты калием, содержа его в количестве до 3% сырого веса. Во время мировой войны калий массами добывался у берегов Америки из громадной водоросли *Macrocystis* (рис. 133). В растениях К всего более в молодых, растущих и жизнедеятельных частях и органах. Он связан с передвижением и образованием углеводов; без К развитие высших и низших растений совершенно невозможно.

Животным К также необходим для нормальной деятельности клеток. На мышцы он действует угнетающим образом, но от наличия К зависит поступление воды в клетки. Яйца морских ежей, развивавшиеся в морской воде без К, давали мелкие мутные непрозрачные личинки благодаря недостаточному поступлению в клетки воды (рис. 128).

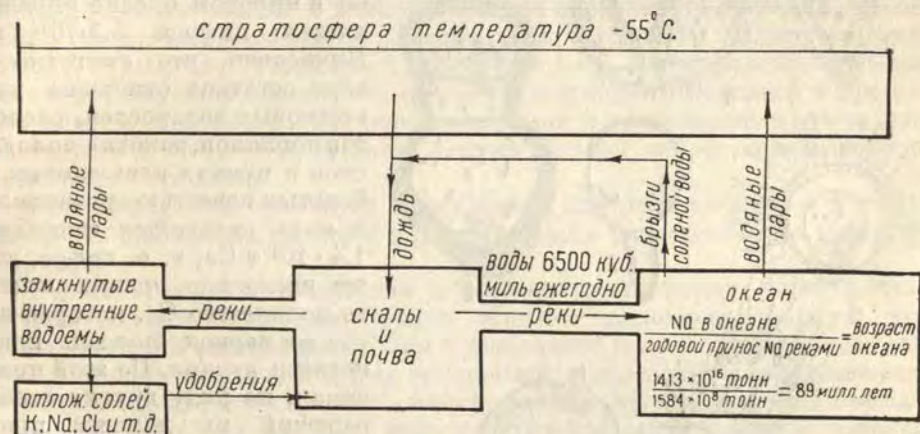


Рис. 127. Накопление натрия в океане (схема).

Мышца *gastrocnemius* лягушки в растворе KCl за 18 часов принимает воды около 45,7% своего веса, а в эквимолекулярном растворе $NaCl$ — только 6%.

К а л ь ц и й (Ca). В нормальной морской воде соленостью в 35‰ Ca составляет около $5,10^{-2}$ весовых процентов, или около 0,4184 г на литр морской воды; этот Ca распределен между ионами Cl , SO_4 и CO_3 .

В пресной озерной воде кальция от $8,1 \cdot 10^{-3}$ до $1,2 \cdot 10^{-50}$ ‰. Растворимость $CaCO_3$ и $Ca(HCO_3)_2$ в воде значительно увеличивается от присутствия в ней сильно диссоциированных нейтральных солей, что видно из следующей таблицы:

$NaCl$	$CaCO_3$	$Ca(HCO_3)_2$
0,00 г на литр	64,6 мг на литр	104,6 мг на литр
30,03 » » »	132,9 » » »	215,2 » » »
	(карбонаты)	(бикарбонаты)

Такова растворимость при наличии над водой воздуха с тремя десяти-миллионными CO_2 . Последний, растворяясь в воде, превращает часть карбонатов в бикарбонаты и увеличивает общее количество растворенных солей Ca. При отсутствии CO_2 в литре воды растворяется только 13 мг $CaCO_3$, а при наличии CO_2 , как мы видели, 64,6 мг $CaCO_3$.

Количество химически растворенного в воде Ca конечно не остается постоянным. Не говоря уже о потреблении его организмами (см. ниже), необходимо помнить, что всякое повышение температуры (вследствие уменьшения количества CO_2), всякое уменьшение кислотности среды (увеличение

pH, —см. ниже), всякое уменьшение S^{0}_{00} вызывает осаждение кальция; охлаждение, увеличение кислотности среды, увеличение S^{0}_{00} вызывает его растворение.

Мёррей и другие полагают, что NH_4 и CO_2 , выделяемые морскими организмами в процессе обмена веществ, соединяясь, образуют углекислый амоний, который, реагируя с $CaSO_4$, растворенным в морской воде, выделяет $CaCO_3$ по формуле: $(NH_4)_2CO_3 + CaSO_4 = CaCO_3 + (NH_4)_2SO_4$.

Однако совершенно несомненно, что химические пути отложения $CaCO_3$ в водных бассейнах совершенно незначительны сравнительно с биологическими.

Реки приносят ежегодно в мировой океан до $5,5 \cdot 10^8$ т кальция. Общее количество Ca в мировом океане определяется цифрой $5,5 \cdot 10^{14}$ т. Вычислено, что ежегодно в виде остатков отмерших известковых водорослей, скелетов кораллов, раковин моллюсков и прочих известковых и богатых известью организмов в море отлагается ежегодно $1,4 \cdot 10^9$ т Ca, т. е. цифра, даже несколько превышающая то количество Ca, которое за тот же период времени приносится реками. По этой причине и по ряду других соображений мы должны признать, что ежегодно из морской воды уносится живущими в океане организмами столько же Ca, сколько его приносится впадающими в океан реками.

Кальциевые организмы, заключающие в своем теле кальций в количестве до 38,50% и более своего сырого



Рис. 128. Влияние солевого состава морской воды и температуры на развитие морского ежа.

1—нормальная личинка (*Pluteus*), развившаяся в нормальной морской воде; 2—в воде без K; 3—без Na; 4—без сульфатов; 5—без Ca; 6—с прибавлением Li; 7—*Ectogastriula* при повышенной температуре; 8—молодая известковая губочка *Lysanora setosa*; 9—то же в воде без карбонатов.

веса, были перечислены выше. Сюда относится прежде всего ряд денитрифицирующих бактерий, как известковая бактерия (*Bacterium calcis*) и др., которые особенно распространены в тропических морях и обладают способностью выделять кальциевые соли из морской воды. Их работе обязаны своим происхождением известковые отложения (*boies calcaires*) около Багамских островов и полуострова Флориды (Северная Америка).

Чрезвычайно мелкие кокколитофориды (*Coccolithophoridae*) входят в состав наннопланктона и были уже описаны выше. Несмотря на свои мельчайшие размеры они живут в море такими массами, что их известковыми скелетами, так называемыми кокколитами, переполнен целый ряд горных пород, начиная с кембрийского периода, например известняки *Leitha* венского бассейна, пишущий мел и др.

Выяснено, что в течение суток треть всего населения кокколитофорид отмирает и заменяется новыми особями. Отсюда понятно, что количество

Са, вывораемого ими из морской воды, даже за короткий промежуток времени, будет выражаться во всяком случае сотнями тысяч тонн этого элемента.

Высшие водоросли и водные цветковые растения тоже в значительной степени обуславливают отложение CaCO_3 (углекислого кальция) в водных бассейнах. Происходит это двумя путями. Во-первых, когда CaCO_3 отлагается в большом количестве в самих тканях водорослей. Так называемые известковые водоросли *Corallinaceae* (*Corallina*, *Lithothamnion*, *Melobesia*) и некоторые *Siphonales* настолько пропитаны известью, что наощупь кажутся совершенно твердыми и незнающими лицами часто принимаются за камни или скелеты кораллов. Кроме CaCO_3 литотамнии содержат большое количество MgCO_3 и, как теперь полагают, принимают большое участие в образовании доломитов—горной породы, состоящей из CaCO_3 и богатой Mg. Большое количество извести содержат в себе и некоторые *Characeae*—харовые водоросли в пресной воде.

Второй путь—это инкрустация, отложение углекислого кальция в виде более или менее тонкой и ломкой корки на поверхности растений, что особенно часто наблюдается в пресноводных бассейнах. Инкрустируются *Elodea*, *Stratiotes*, *Potamogeton*, виды *Rivularia*, вышеприведенные *Characeae* и др. Обуславливается это способностью водных растений в процессе фотосинтеза превращать двууглекислые соли в углекислые, причем плохо растворимый в воде CaCO_3 легко оседает коркой на растениях, либо падает на дно бассейна.

Кальций вообще участвует в построении клеточных оболочек и так называемых срединных пластинок, соединяющих растительные клетки друг с другом.

Большие скопления кальция в теле кокколитофорид, известковых и других водорослей играют главным образом скелетную, опорную роль; но кальций совершенно необходим и для самого процесса жизни всех зеленых растений, красных и бурых водорослей; только некоторые зеленые водоросли, как протоккоккус и др., могут повидимому существовать без кальция. Полагают, что основная роль кальция состоит в том, что он нейтрализует щавелевую кислоту, которая выделяется при образовании белков за счет сахара и является довольно сильным ядом для живой протоплазмы. С кальцием щавелевая кислота дает нерастворимый безвредный щавелево-кислый кальций.

Уже давно известно деление растений на кальцифобные, не выносящие более 0,02—0,03% CaCO_3 , куда относятся осоки, *Sphagnum* и десмидиевые водоросли, и кальцифильные, как-то: *Spirogyra*, *Cladophora*, *Vaucheria*, *Characeae*, *Elodea*. Недавно Holl, изучая *Peridoneae* Германии, установил, что 13 видов живут только в воде с низким содержанием Са и кислой реакцией, 25 видов только в воде с высоким содержанием Са и щелочной реакцией, и только для 10 видов количество Са в обитаемом ими бассейне оказалось безразличным.

Что касается содержания Са в животных, то в дополнение к кратким сведениям о кальциевых организмах, приведенных выше, мы даем здесь (стр. 220—221) некоторые данные из работы Кларка, касающейся анализа 300 видов животных. Кроме Са приводятся данные о Si, Mg и о потере при сжигании органического вещества, воды и CO_2 . Все цифры представляют собой процент к сырому весу консервированных животных.

CaCO_3 образует у вышеуказанных животных основную массу их скелетов, раковин и панцирей, причем он отлагается в двух кристаллографических формах, как альцит и как арагонит; какой-либо биологической закономерности в образовании той или иной формы не подмечено. Например в *Lithothamnion* образуется кальцит, а в *Halimeda* арагонит; раковина

Животные	Потеря при сжигании	SiO ₂	MgO	CaO
Foraminifera				
Глубинные				
Pulvinulina menardii	38,12	14,7(?)	1,68	41,36
Мелководные				
Quinqueloculina auberiana	45,54	0,54	4,32	49,02
Spongiae				
Кремневые				
Euplectella speciosa	10,26	88,56	0,1	0,22
Halichondria panica	12,11	74,52	1,43	2,33
Suberites suberea	22,21	72,92	0,55	0,33
Geodia mesotriaena	31,73	64,96	0,38	0,29
Роговые				
Euspongia officinalis	89,75	1,31	0,43	7,58
Hippospongia aquina	96,98	—	—	—
Известковые				
Grantia ciliata	50,31	8,45	1,77	38,39
Madreporaria				
Madrepora polifera	44,50	0,19	0,06	53,48
Porites astreoides	44,98	0,02	0,18	53,84
Alcionaria				
Corallium elatior	46,01	0,00	5,44	48,65
Gorgonia sufruticosa	71,46	0,26	3,03	22,32
Hydrocorallinae.				
Millepora alcornis	44,77	0,23	0,43	52,50
Annelides (трубки)				
Protula tabularia	45,99	0,75	0,14	50,89
Hyalinoecia artifex	61,41	0,24	8,17	5,24
Crinoidea (скелеты)				
Ptilocrinus pinnatus	51,45	1,64	3,08	40,65
Echinoidea				
Strongylocentrotus dröbachiensis	48,53	0,12	2,58	47,34
Clypeaster testudinarius	45,47	0,15	3,90	49,73
Asteroidea				
Asterias vulgaris	60,18	0,45	2,59	35,71
Ctenodiscus procurator	64,15	следы	3,18	29,32
Ophiuroidea				
Gorgonocephalus arcticus	55,72	1,77	3,36	36,13
Ophiomusium lumani	46,05	0,00	3,04	50,09
Holothurioidea				
Holothuria floridana	69,93	0,08	3,48	29,19
Cucumaria frondosa	95,71	0,27	0,41	1,10
Bryozoa				
Schizoporella unicornis	45,64	1,65	0,28	50,90
Cellopora incrassata	46,03	0,19	2,74	49,46
Brachiopoda				
Rhynchonella psittacea	44,81	0,14	0,23	53,76

Животные	Потеря при сжигании	SiO ₂	MgO	CaO
<i>Lamellibranchiata</i> (раковины)				
<i>Astarte crenata</i>	44,79	0,25	0,00	53,92
<i>Macoma sabulosa</i>	44,62	0,29	0,00	43,77
<i>Cardium substriatum</i>	44,85	0,11	следы	53,99
<i>Gastropoda</i> (раковины)				
<i>Purpura lapillus</i>	45,33	0,14	0,19	53,34
<i>Buccinum undatum</i>	44,49	0,94	0,12	52,77
<i>Nassa californiana</i>	44,84	0,27	0,17	53,20
<i>Cephalopoda</i>				
<i>Nautilus pompilius</i>	46,65	0,18	0,07	52,44
<i>Argonauta argo</i>	49,16	0,08	2,58	46,78
<i>Crustacea</i>				
<i>Lepas anatifera</i>	44,50	0,04	1,14	52,33
<i>Homarus americanus</i>	61,82	0,00	2,35	31,35
<i>Eriphia sebana</i>	53,92	следы	1,19	34,20
<i>Temora longicornis</i>	96,05	—	—	—

Ostrea и *Pecten* из кальцита, а у *Pinna* и *Mytilus*—внутренний слой из арагонита, а внешний из кальцита.

Что касается количества Са, то из вышеприведенной таблицы видно, 1) что далеко нередки случаи, когда Са отлагается в количестве более половины сырого веса животного и 2) что количество отлагаемого Са не связано с крупными систематическими единицами животного мира, с типами и классами. У губок мы имеем виды и с 0,22 и с 38,39% Са; в трубках аннелид 50,89 и 5,24%, у голотурий 29,19 и 1,10%.

Самый процесс получения и отложения Са организмами почти совершенно не изучен. Гистологи сообщают только, что в эктодерме кораллов, моллюсков, ракообразных и др. имеются клетки вроде слизистых (*cellules d'aspect muqueux*), которые выделяют сначала аморфный коллоидальный СаСО₃, который потом кристаллизуется. Удивительна должна быть работа этих клеток в период линьки ракообразных, когда в несколько дней затвердевает панцирь, вес которого, например у омара, составляет до 57% веса всего тела.

Какие громадные количества воды так или иначе, т. е. через пищу или прямо осмотически, используют организмы для получения необходимого количества Са, можно видеть из следующих примеров. Сухая раковина очень старых устриц весит от 250 до 320 г; вес в 100 г—обычный; дальневосточный вид *Ostrea laperousii* в 15 см длиной весит 244 г. Раковина на 96% состоит из СаСО₃. Это количество Са устрица может получить из 768 л морской воды, т. е. из такого ее количества, которое весит в 2509 раз больше самой раковины.

Мёррей, определяя количество Са в поверхностном планктоне тропических морей, вычислил, что при определенных условиях планктические организмы, населяющие объем воды площадью 2,6 км² и глубиной 70 м, заключали бы в себе не менее 16 т СаСО₃.

Были сделаны наблюдения, что у берегов Гренландии раковины отличаются двумя противоположными свойствами: они или очень тонки и ломки сравнительно с обычными или, наоборот, очень толсты. То и другое можно считать результатом борьбы животных с большим количеством СО₂, которое наблюдается в районе их обитания.

Формы тепловодные отлагают в своем теле гораздо большие количества Са, чем формы, населяющие более холодные воды. Подробнее об этом будет сказано ниже, в главе VIII.

Са и в более слабой степени Mg в противоположность Na действуют на клетки успокаивающим образом. В воде без Са нормальное дробление яиц морских ежей прекращается, так как шары дробления расходятся; если шары разошлись не слишком далеко, то при прибавлении Са они снова склеиваются.

Основные материалы по вопросу о взаимоотношениях между углекислотой, карбонатами и бикарбонатами водных бассейнов и населяющими эти бассейны организмами приводятся ниже в главе VII, где говорится об активной реакции (рН) воды.

Магний (Mg). Магниевыми и богатыми магнием организмами в море являются из растений известковые водоросли, относящиеся к родам *Lithothamnion*, *Lithophyllum*, *Goniolithon* и др., в которых количество Mg



Рис. 129. Горы устричных раковин на консервном заводе в Америке.

доходит до $>7-8$ и 10% . У ряда корненожек количество Mg доходит до 5% . Кремневые губки и мадрепоры бедны Mg (при богатстве Са); та же картина наблюдается и у моллюсков. Только у иглокожих и альционарий при избытке кальция и магний встречается в значительном количестве ($2-3\%$ и больше). В трубках некоторых полихет количество Mg доходит до $>8\%$. Среднее количество магния в морской воде $1,4 \cdot 10^{-1}\%$ ее

валового состава. В солевом составе как пресных, так и морских вод количество Mg почти одинаково — около 3% .

В физиологическом отношении Mg вместе с Са являются антагонистами Na, но специфическое действие их на организмы не тождественно. По опытам над позвоночными большое количество магниевых солей, вводимое с пищей, мешает отложению кальция; Mg действует угнетающим образом на нервы (магниевый наркоз); Са это угнетающее действие устраняет. По опытам Гербста над развитием морских ежей в воде без Mg магний оказался необходимым для расчленения кишечника и для работы мерцательных ресниц; последняя роль магния подтверждается и рядом других опытов.

Очень важную роль играет магний в жизни растений, поскольку он является единственным минеральным веществом, входящим в состав хлорофилла. Ряд авторов полагает, что магний играет роль синтезирующего фактора в процессе ассимиляции. Поэтому понятно, что в состав всех водных растворов, служащих для выращивания как низших растений (растворы Ролена), так и высших (растворы Кюпа, Кроне) входит Mg в виде $MgSO_4$. В том же виде магний входит и в состав раствора Вант-Гоффа, который в очень большом количестве случаев может вполне заменить собой естественную морскую воду.

Мы уже говорили о близости солевого состава моря и крови теплокровных животных. Вспомним формулировку Лотце, что «внутренние жидкости животных представляют собой взятую внутрь часть внешнего мира (моря)», и еще более определенные слова Гёбера, что «органы позвоночных животных омываются своего рода морской водой». Поэтому казалось

бы, что магний должен входить в состав растворов как Рингера, так и Локка, которые служат для поддержания жизни изолированного сердца млекопитающих, подобно тому как в состав этих жидкостей входят другие соли морской воды. Это предположение оказывается однако неверным, и в состав растворов Рингера и Локка магний не входит. При дальнейшем исследовании выяснилось, что в то время как в крови серума собаки на 100 частей Na приходится 0,81 Mg, в морской воде его приходится 11,99, а в соках *Aurelia* 11,43.

Мак Каллум, обращая внимание на то обстоятельство, что количество Mg в море постоянно увеличивается, считает вполне понятным наличие большого количества магния в жидкостях тела животных (как *Aurelia*), постепенно приспособившихся к увеличению солености моря в отношении магния. Что же касается млекопитающих, то он полагает, что их предки оставили море еще при незначительном количестве в нем Mg, и потому магний и не входит в состав растворов Рингера и Локка.

Как удобрение для рыбоводных прудов магний повидимому не играет никакой роли при обычно большом содержании магния в почвах, на которых закладываются пруды. Существуют однако указания, что магний подобно фосфору стимулирует развитие азотсобирающих бактерий.

Ж е л е з о (Fe). Как оказывается по последним работам (Е. Е. Успенский, 1925), железо является могущественным фактором в распределении водорослей—фактором, сравнительно с которым отступают на второй план Mn, O₂ и другие химические ингредиенты.

Для большого ряда водорослей оптимальные пределы Fe₂O₃ лежат в границах 0,2—2 мг на литр; увеличенное в 2—3 раза количество Fe₂O₃ является для многих водорослей уже ядом.

Между тем в естественных бассейнах, как мы видели, количество Fe₂O₃ колеблется от 0 до 12 и даже до 50 мг на литр, т. е. может значительно превосходить оптимальные для водорослей пределы.

Кислотность воды (поскольку она обуславливает ту или иную растворимость Fe) является в большинстве случаев не прямым, а косвенным фактором.

Cladophora, которую считают известковым щелочным организмом, предпочитает щелочные воды потому, что в них она не находит вредного для нее избытка железа. Фактически *Cladophora* селится везде, где этого избытка нет.

Наоборот, требующие для своего развития большого количества Fe так называемые кислотные водоросли (*Vaucheria*, *Conferva*, *Desmidiaceae*) находят его в кислых водоемах.

Весьма интересна смена водорослей вниз по течению ручья, вода которого при выходе на поверхность земли содержит большое количество как двууглекислого Ca, так и двууглекислого закисного железа. Вначале эти соли не являются антагонистами; но далее CO₂ частью потребляется растениями, частью улетучивается, вследствие этого вода становится щелочнее (вместо 6,9—7,3 имеем pH около 8,3, см. ниже).

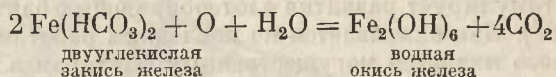
Железо начинает оседать, оно переходит из закиси в окись, и вода ручья в дальнейшем течении содержит только большое количество Ca и очень мало железа (10—7 мг Fe при pH ≈ около 7 переходит в 0,5 мг). Поэтому такие ручьи содержат в начале истока только железистую бактерию *Gallionella ferruginea* и никаких водорослей; при падении Fe до 2—3 мг (pH 7,3—7,6) появляются диатомей *Pinnularia*, *Pleurostauron*, *Synedra* и др.; ниже идут *Vaucheria uncinata* и *Conferva bombicina*. Когда количество Fe₂O₃ спускается до 1 мг, выступает масса *Microspira amoena*. При дальнейшем падении Fe до 0,5—0,6 мг микроспиру постепенно сменяют *Cladophora fracta* и *Oedogonium capillare*, которые становятся господствующими при Fe₂O₃ менее 0,5 мг.

При наличии большого количества органических веществ все границы сдвигаются в сторону больших концентраций Fe. Поэтому при определении в естественных бассейнах Fe совершенно необходимо учитывать и количество органических веществ, хотя бы по окисляемости.

«Железо, связанное органическим комплексом, не только труднее само выпадает, но и слабее действует на организмы». Так, при окисляемости 40—60 мг O₂ на литр *Cladophora fracta* может выносить Fe до 1,5—2 мг, т. е. значительно большее количество сравнительно с обычными для *Cladophora* 0,5—0,6 мг Fe₂O₃.

Небольшое количество Fe, всего 1,5 мг на литр, уже придает воде неприятный для человека чернильный вкус. При наличии в водопроводной воде Fe в ней развиваются железобактерии—*Crenothrix*, *Chlamydothrix* и *Gallionella*, притом иногда в таком количестве, что вместе с осадками окиси железа закупоривают водопроводные трубы. Рыбы вообще говоря тоже не выносят бассейнов с окисью железа, которая осаждается на их жабрах и глазах.

Окись железа образуется в воде из закиси путем окисления ее кислородом, растворенным в воде:



А з о т (N). Азот значит буквально «неподдерживающий жизнь», как бы «безжизненный газ». Это верно, поскольку в азотной атмосфере не совершаются процессы дыхания и горения, но совершенно неверно, поскольку дело идет о жизни вообще.

Известно, что белки, образующие живую массу тела животных и растений, всегда содержат в своем составе азот (от 15,0 до 17, 6%), которого нет в составе углеводов (сахары, клетчатка) и жиров. Животное получает свои белки готовыми в виде растительной пищи; растениям, как говорят физиологи, «азот достается путем тяжелой борьбы за существование; каждая крупница этого ценнейшего элемента бережно сохраняется и используется в растительных клетках» (С. Костычев).

Соответствующими опытами легко убедиться, что растения всю основную массу необходимого им азота получают из почвы или воды, т. е. из окружающей среды, а азотный запас их семян совершенно незначителен.

Источником азотного питания растений служат азотнокислые (нитратные) и амачные соли почвы и воды. Молекулярный азот в виде газа вообще говоря растениями не усваивается; его усваивают только некоторые грибы, клубеньковые бактерии бобовых растений и свободно живущие бактерии родов *Clostridium* (*Cl. pasteurianum*), *Azotobacter* и немногих других.

Azotobacter нередко живет в симбиозе с циановыми водорослями: водоросль дает микробу сахар и получает от него азотистые соединения; в этом случае и азотистые и безазотистые вещества готовятся из газов. Имеются наблюдения, доказывающие, что к прямому усвоению молекулярного азота способны и одноклеточные зеленые водоросли типа *Chlorella*, что однако другими авторами отрицается.

Azotobacter очень распространен как в морских, так и в пресных бассейнах; он живет не только в илу, но входит и в состав планктона. Смотря по условиям количество азота, усвояемого как им, так и *Clostridium*, бывает различно, но роль их как организмов, вводящих газовый азот среды в состав живого белка, при важности этого процесса для жизни бассейнов громадна.

Clostridium является анаэробным организмом, а *Azotobacter*, наоборот, аэробным. Однако в природе они все же встречаются вместе, поскольку *Azotobacter*, поглощая кислород, дает возможность существовать и *Clo-*

stridium. Azotobacter как источником энергии пользуется кроме сахаров продуктами распада клетчатки. Он необычайно чувствителен к недостатку фосфора. Эти его особенности надо иметь в виду в дальнейшем при обсуждении вопроса об азотном и фосфорном удобрении прудов.

Схематически работа бактерий, усваивающих азот, может быть представлена таким образом: $N \rightarrow NH_2$, т. е. связывание элементарного азота в амидную группу белка.

Все живые организмы, растения, животные и бактерии, в том числе и только что указанные, фиксирующие свободный азот Clostridium и Azotobacter, после смерти подвергаются бактериальному разложению обычно с выделением амиака, дающего в окружающей среде амиачные соли. Однако амиачные соли в смысле пригодности их для питания растений уступают азотнокислым солям, потому что соли амиака, образованные сильными кислотами, после усвоения амиака растениями дают в среде кислую реакцию, которая, как мы увидим ниже (в главе VII), является совершенно непригодной для целого ряда как растений, так и животных.

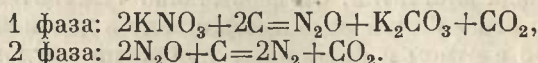
Это неблагоприятное для развития жизни обстоятельство обычно в той или иной степени устраняется наличием в воде и почве так называемых нитрифицирующих бактерий: нитритных Nitrosomolax и нитратных Nitrobacter; первые доводят ампак до азотистой кислоты, вторые окисляют азотистую кислоту в азотную. Таким образом амиачные соли, получившиеся в результате гниения организмов, переводятся в азотнокислые, нитратные соли среды, легко усваиваемые растениями; в результате смерти снова возникает жизнь. Для нитритных бактерий питательные органические вещества, сахара и др. являются ядом. Их избирательная среда, в которой они роскошно развиваются, это раствор 1 г сернокислого аммония и 1 г фосфорнокислого калия на литр воды и ничего больше, кроме воздуха и 5—10 г углекислого магния, который прибавляется, чтобы нейтрализовать образуемую нитрифицирующими бактериями азотную кислоту.

Нитратные бактерии менее чувствительны к органическим веществам, чем нитритные. Работа нитритных бактерий протекает по формуле: $2NH_3 + 3O_2 = 2NO_2H + 2H_2O$, а работа нитратных по формуле: $2NO_2H + O_2 = 2NO_3H$. Схематически работу нитрифицирующих бактерий можно изобразить таким образом: $NH_3 \rightarrow H_2O_3 \rightarrow H_2O_5$.

Кроме бактерий, усваивающих свободный азот, и нитрифицирующих бактерий, в высшей степени важных для количественного процветания органической жизни, очень большую роль в жизни бассейна играют бактерии, в той или иной степени восстанавливающие необходимые для высших растений азотнокислые соединения и тем самым, поскольку дело идет о высших организмах, понижающие их количество в водоемах. Именно усиленным развитием денитрифицирующих бактерий под тропиками Брандт думал объяснить недостаточное количественное развитие планктической жизни в теплых водах сравнительно с мощным ее развитием в более высоких широтах.

Различные бактерии восстанавливают азотнокислые соединения до различных пределов. Так, одни работают по схеме $N_2O_5 \rightarrow N_2O_3$, другие по схеме $N_2O_5 \rightarrow N_2O_3 \rightarrow HNO_3$, третьи— $N_2O_5 \rightarrow NH_4$, четвертые— $N_2O_2 \rightarrow N_5$. Эти последние бактерии, дающие из азотнокислых соединений молекулярный азот, и называются специально денитрифицирующими. Таких бактерий очень много. Кислород нитратов служит им вероятно для дыхания. Наиболее благоприятными условиями для развития денитрифицирующих бактерий являются температура около 25—28°, наличие гниющих растений и отсутствие кислорода, что вынуждает их пользоваться кислородом азотнокислых соединений. При обилии воздуха восстановление идет обычно лишь до азотистой кислоты. Воспрепятствовать развитию денитрифицирующих бактерий является одной из задач правильного рыбного хозяйства.

По Бейернику работа денитрифицирующих бактерий протекает в две фазы:



Поскольку азот среды является одним из главнейших источников жизни, понятен тот интерес, который за последнее время был проявлен к изучению распределения азота и его соединений в водных бассейнах (рис. 130). Уже первые работы показали, что по крайней мере в Северном море азот наравне с фосфором в определенные месяцы года бывает в минимуме и ставит предел развитию планктических водорослей—одного из первоисточников пищи для целого ряда животных.

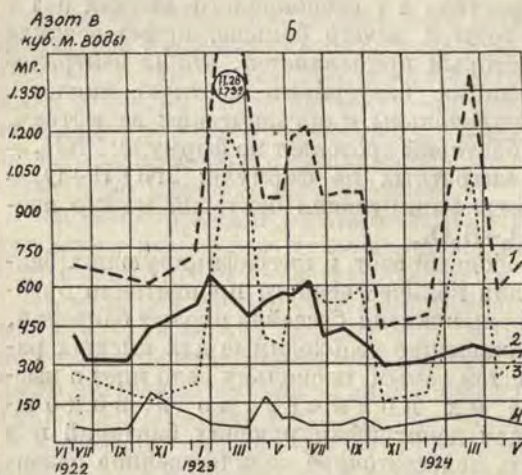
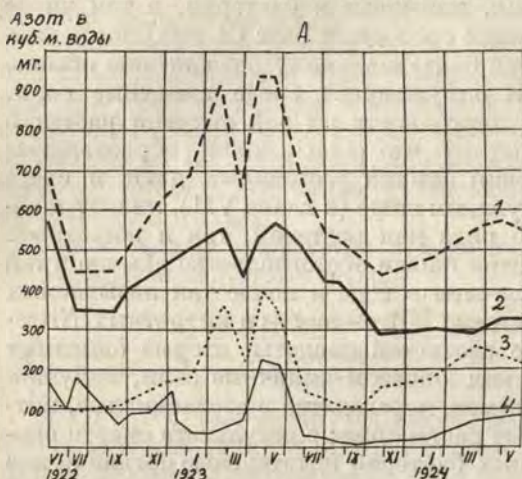


Рис. 130. Азот в водных бассейнах.
 А—соединения азота в поверхностных слоях воды озера Мендота;
 Б—соединения азота в глубинных слоях озера Мендота.

1—весь растворимый азот, 2—органический азот, 3—неорганический азот, 4—азот планктона.

слоях, а на глубинах в 1500—2000 м —от 70 до 130 мг. На соответствующих глубинах Черного моря мы имеем совершенно исключительные, специфические для Черного моря, большие величины от 1100 до 1460 мг. Повидимому большая часть амиака в глубинных слоях Черного моря образуется за счет распада органических веществ, попадающих из верхних населенных слоев; только небольшое количество образуется за счет восстановления нитратов сероводородом в момент его образования,

учению распределения азота и его соединений в водных бассейнах (рис. 130). Уже первые работы показали, что по крайней мере в Северном море азот наравне с фосфором в определенные месяцы года бывает в минимуме и ставит предел развитию планктических водорослей—одного из первоисточников пищи для целого ряда животных.

Как в море, так и в пресной воде нитратов содержится гораздо больше, чем нитритов. По германским данным для пресных бассейнов в условиях мезо- и политрофии имеется азота нитратов от 1 000 до 5 000 и 50 000 мг на 1 м³, а нитритов от 500 до 5 000 и 15 000 мг на 1 м³; по американским данным количество нитратов колеблется от 12 до 196 мг на 1 м³, и только в некоторых источниках оно достигает 2 858 мг на 1 м³.

В морях азота нитратов имеется от 80 до 600—700 мг, а нитритов по данным для Плимута только от 2,5 до 9 мг на 1 м³. В Черном море среднее количество нитратов 90, а нитритов до 2,5 мг на 1 м³.

Количество аммиачного азота по американским данным для озерных вод колеблется от 10 до 1295 мг на 1 м³, в общем значительно превосходя количество азота нитратов.

В морях количество аммиачного азота колеблется от 20 до 120 мг на 1 м³ в поверхностных

т. е. чисто химическим путем. Таким образом аммиак накапливается в глубинных слоях Черного моря путем, обратным тому, какой наблюдается для сероводорода: вся основная масса сероводорода образуется путем чисто химического восстановления сернистых солей и лишь ничтожное количество путем распада органических веществ.

По последним работам Крепса и Вержбинской арктические воды в Баренцовом море богаче нитратами и фосфатами, чем атлантические, а прибрежные воды, наоборот, беднее.

О годичном колебании нитратов будет сказано ниже, при описании годичной смены фосфатов.

Отдельные зольные элементы поступают из окружающей среды в водные растения осмотическим путем через корни, где таковые имеются, и поверхность тела; у животных—через пищу. Однако у целого ряда беспозвоночных животных мы должны также принять и осмотическое поступление ряда зольных элементов через поверхность их тела. Каждый элемент играет в жизни организма свою специфическую роль и не может быть заменен другим, хотя бы и родственным ему элементом.

Фосфор (рис. 131, 132). Фосфор наряду с серой необходим для построения белков и лецитинов¹.

Количество фосфора в морской воде крайне незначительно, — в среднем десятки, редко сотни миллиграммов P_2O_5 на 1 м^3 . Поэтому понятно, что фосфаты подобно нитратам в периоды массового развития планктических диатомей исчерпываются почти нацело, оказываются в минимуме и приостанавливают дальнейшее развитие диатомей. Так, в Ламанше море содержит в марте 36 мг P_2O_5 на 1 м^3 , а в июле—0 мг. Опыты с водными культурами показали, что действительно с развитием водорослей фосфор из воды исчезает, входя в организмы, причем он ускоряет развитие половых продуктов в противоположность азоту, повышающему вегетативный рост (Pentanelli, Legendre).

В пресных водах, где количество фосфатов колеблется от 100 мг на 1 м^3 при олиготрофии до 15 000 мг при политрофии (см. таблицу на стр. 198), фосфорный голод самое обычное явление, и фосфорное удобрение в рыбноводных прудах является «преимущественным удобрением», особенно в виде суперфосфата $[Ca(H_2PO_4)_2]$.

В пресных водах, где количество фосфатов колеблется от 100 мг на 1 м^3 при олиготрофии до 15 000 мг при политрофии (см. таблицу на стр. 198), фосфорный голод самое обычное явление, и фосфорное удобрение в рыбноводных прудах является «преимущественным удобрением», особенно в виде суперфосфата $[Ca(H_2PO_4)_2]$.

¹ Лецитины относятся к так называемым фосфатидам—веществам, близким к жирам; молекула лецитина построена из глицерина, фосфорной кислоты, холина и жирных кислот. Лецитины играют большую роль в вопросах проницаемости.

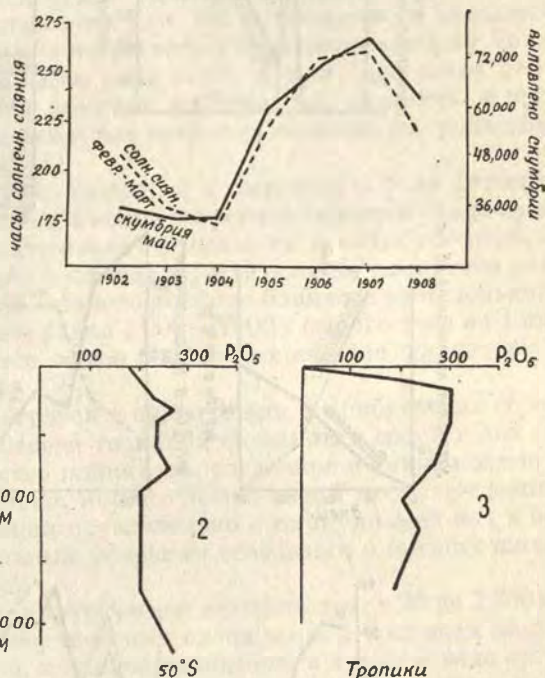


Рис. 131. 1—солнечное сияние в феврале и марте (1902—1908 г.) в Плимуте, Фальмуте и Сцилли и среднее количество скумбрий на дрейфтерное судно в мае; 2 и 3—вертикальное распределение фосфатов (в миллиграммах P_2O_5 на 1 м^3) в Антарктике и тропической части южного полушария.

В Северном море наименьшее количество фосфатов, 60—85 мг на 1 м³, бывает в мае—июне, а затем в октябре (118), минимальное количество нитратов—в более поздние сроки, именно в июле—августе (60—85) и в ноябре (89).

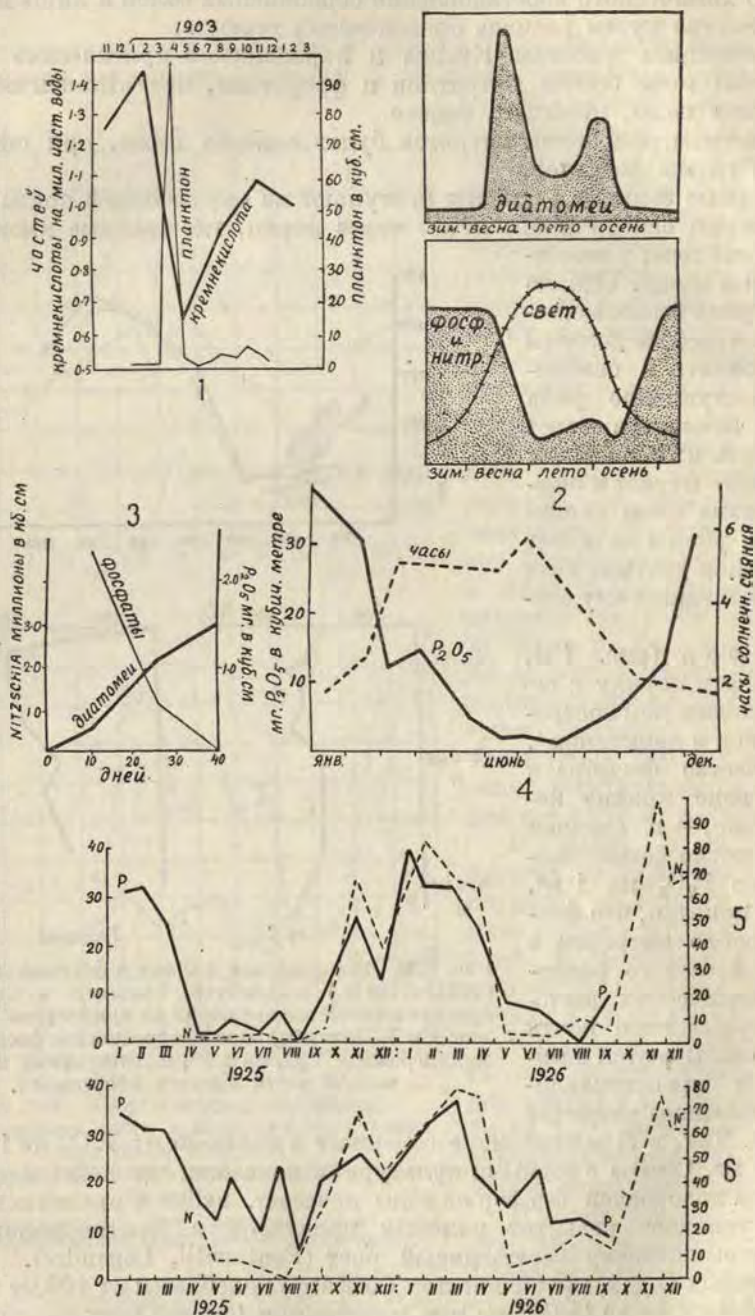


Рис. 132. 1—отношения планктона и кремнекислоты в Кильской бухте; 2—отношения диатомей, света, фосфатов и нитратов в течение года в умеренных морях; 3—отношения количества диатомей и фосфатов в культуре *Nitschia* sp.; 4—отношения фосфатов и часов солнечного сияния в Ламанше; 5—сезонные колебания фосфатов и нитратов в водах Ламанша (в верхних 5 м); 6—то же на глубине 70 м. Для рис. 5 и 6 левые масштабы (0—40)—миллиграммы P_2O_5 на 1 м³; правые масштабы (0—80—90)—нитратный азот в миллиграммах на 1 м³.

Несомненно, что с этими двумя минимумами связаны два периода максимального развития диатомей родов *Chaetoceras*, *Skeletonema* и *Rhizosolenia*. Эти два максимума, весенний и осенний, общие для всех умеренных вод, как морских, так и пресных, повидимому всего северного полушария (рис. 132) и для Средиземного моря. Весенний и осенний максимумы отделяются один от другого летним минимумом. Для некоторых планктонических организмов как *Ceratium tripos* в Северном море имеется один минимум, период март—май, и один максимум в октябре. Если мы выразим в процентах прирост *Ceratium* от одного месяца к другому, то получим одновершинную кривую с максимумом в июне—июле. Эта кривая почти целиком совпадает с кривыми годового хода температуры и света. Отсюда можно сделать тот вывод, что развитие *Ceratium* в основе зависит от температуры и света, а не от солевого состава, к которому *Ceratium* является менее чувствительным. Кильская бухта расположена таким образом, что северные и восточные ветры являются для нее нагонными, а западный и юго-западный—сгонными. Эти сгонные ветры поднимают кверху богатые фосфатами и нитратами нижние слои воды, и при господстве этих ветров в Кильской бухте осенью массами развиваются диатомей, в противном случае—при господстве нагонных ветров—*Ceratium* (см. роль движения воды, стр. 138).

В Баренцовом море количество фосфатов и нитратов в зоне фотосинтеза (0—25 м) в августе падает до 0. В конце августа начинается увеличение их количества, которое достигает своего максимума в октябре—ноябре.

Если считать, что содержание фосфатов в растительном планктоне равно 0,15%, то по количеству потребленного фосфора биомасса растительного планктона Баренцова моря будет равна 3 000—5 000 т сырого веса на 1 км² в год. Эта величина оказывается вдвое больше количества планктона в Английском канале (1 400 т).

Годовой цикл фосфатов и нитратов в арктических и прибрежных водах Баренцова моря идет всегда впереди годичной смены этих солей в его атлантических водах. Это богатство планктона, связанное в конце концов и с рыбными богатствами Баренцова моря, обязано своим происхождением лучшей вертикальной циркуляции сравнительно с циркуляцией вод в более умеренных зонах и специальным условиям освещения в высших широтах (о чем см. в главе о свете).

Иод (I). В морской воде иод встречается в количестве от 20 до 2 800 мг на 1 м³. При нахождении в поверхностных слоях моря 2,4 мг иода на 1 л оказалось, что 0,6 мг заключено в живом планктоне, а 1,8 мг в виде органических соединений иода в продуктах распада того же планктона, т. е. иод был извлечен организмами почти нацело.

До 1% содержат, т. е. являются богатыми иодом организмами, некоторые губки, кораллы *Gorgonia* и водоросли. Известна способность морских прикрепленных водорослей концентрировать в себе иод. Одной из наиболее богатых иодом водорослей является бурая *Laminaria digitata*, зола которой содержит 3,62% иодистого натрия. *Laminaria* с Дальнего Востока содержит от 0,18 до 0,20% иода на сухую водоросль. Черноморская *Phyllophora*, заполняющая в северо-западном углу Черного моря так называемое филлофорное море, содержит 0,18—0,4% на сухую водоросль, в золе—0,8—1,5% иода, а соли, извлеченные из зола, содержат 3—3,45% иода. На рис. 133 изображены водоросли *Macrocystis* и *Phyllophora* и способы их добывания для получения иода и других продуктов у берегов Америки и в Черном море.

Защитное действие ионов. Мы говорили выше о той роли, которую играют K, Na, Ca, Mg водной среды каждый в отдельности в жизни водных организмов. При более глубоком изучении этого вопроса оказалось однако, что чистые растворы тех же солей в большинстве случаев

являются для водных организмов настоящими ядами даже и тогда, когда берутся растворы изоосмотичные с морской или пресной водой. Таким ядом почти для всех организмов оказался чистый раствор хлористого натрия—основной по количеству соли морской воды. Для инфузо-

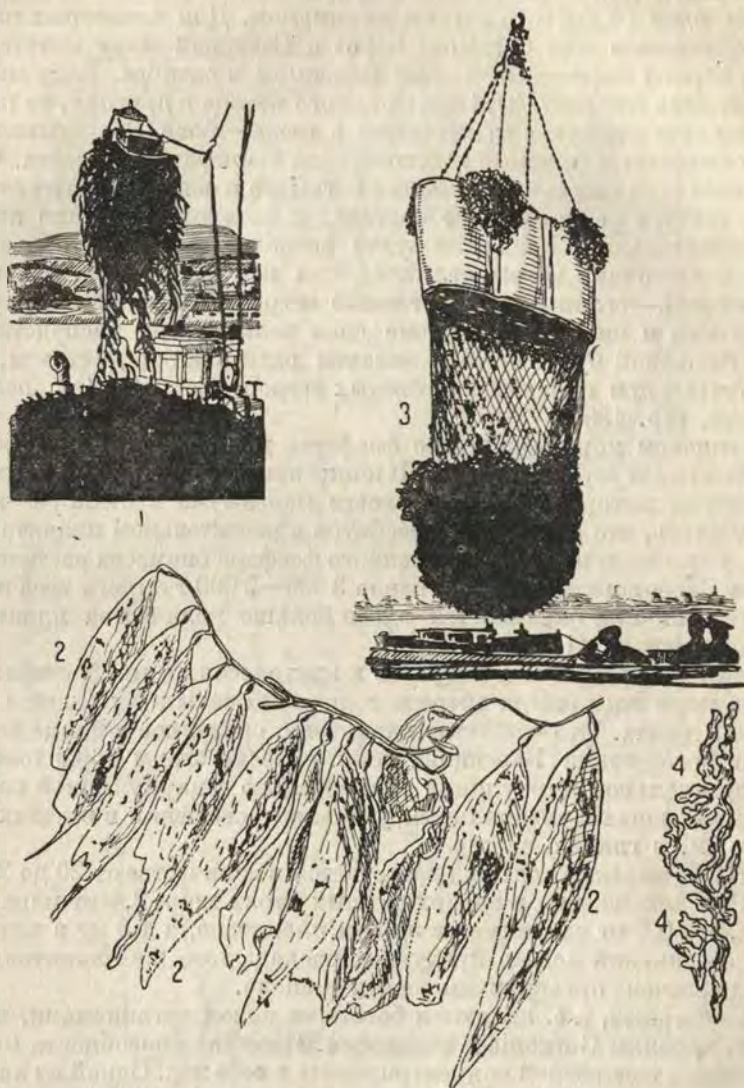


Рис. 133. 1—сборание водоросли *Macrocystis pyrifera* у берегов Америки; 2—сама *Macrocystis*; 3—сборание *Phyllophora nervosa* в Черном море; 4—сама *Phyllophora*.

рии *Zoothamnion* таким же ядом, как хлористый натрий, является раствор хлористого калия и т. д.

Это наблюдение принадлежит Лёбу. Он же установил и то обстоятельство, что можно нейтрализовать ядовитое действие данного раствора путем прибавления к нему раствора другой соли. Это свойство солей Лёб назвал защитным действием ионов. В предельном случае дело представляется таким образом, что при надлежащем подборе солей действие солевого раствора будет равняться действию чистой воды.

Ниже мы приводим результаты классического опыта Лёба над развитием яиц рыбки *Fundulus* в чистом растворе хлористого натрия и в том же растворе с прибавлением различного количества CaSO_4 (таблица из книги Д. Л. Рубинштейна).

Состав раствора		Процент яиц, дающих зародыши
100 см ³	$\frac{5}{8}$ m NaCl	0
100 »	$\frac{5}{8}$ » » + $\frac{1}{2}$ см ³ $\frac{1}{64}$ m CaSO_4	3
100 »	$\frac{5}{8}$ » » + 1 » $\frac{1}{64}$ » »	3
100 »	$\frac{5}{8}$ » » + 2 » $\frac{1}{64}$ » »	20
100 »	$\frac{5}{8}$ » » + 4 » $\frac{1}{64}$ » »	75
100 »	$\frac{5}{8}$ » » + 8 » $\frac{1}{64}$ » »	70

Растворы, в которых находятся защитные антагонистические соли, называются эквilibрированными (в той или иной степени). Антагонистом ядовитой соли, как хлористый натрий, может быть не только сравнительно безвредный раствор CaSO_4 , о котором говорилось выше, но и очень ядовитые сами по себе соли, как ZnSO_4 .

В опыте с развитием яиц *Fundulus* оказалось достаточным прибавить к 100 см³ $\frac{5}{8}$ m NaCl всего от 2 до 8 см³ $\frac{1}{64}$ m CaSO_4 для того, чтобы яйца начали развиваться. В растворе чистого CaSO_4 , так же как в растворе NaCl, яйца *Fundulus* совершенно не развиваются. В данном случае один ион Ca оказался способным обезвредить 1000 молекул NaCl. В вышеприведенном случае два ядовитых сами по себе раствора в смеси оказываются мало ядовитыми. Тут мы имеем так сказать взаимную нейтрализацию однородных эффектов. Однако имеются случаи другого рода, когда уравнивается действие растворов, имеющих противоположное, полярное влияние. Так например при изучении клеточной проницаемости было установлено, что соли Na ее повышают, а соли Ca понижают; в смеси же обоих растворов проницаемость остается нормальной. Первый тип антагонизма называется аполярным, последний—полярным. Имеется ли между двумя солями антагонистическое действие или нет, можно решить по тому, что для достижения антагонистического эффекта при увеличении количества одной соли надо увеличить и количество другой, ее антагониста. Если же действие двух каких-либо солей в растворе просто слагается, то для достижения того же эффекта при увеличении количества одной соли надо брать уменьшенное количество другой.

Нижеследующая таблица показывает, какое количество кубических сантиметров $\frac{1}{16}$ m CaCl_2 надо прибавить к 50 см³ раствора NaCl различной крепости для того, чтобы достигнуть развития 50% яиц *Fundulus*:

NaCl	CaCl_2	NaCl	CaCl_2
$\frac{3}{8}$ m	0,1 см ³	$\frac{9}{8}$ m	1,8—2,0 см ³
$\frac{6}{8}$ »	0,6 »	$\frac{12}{8}$ »	3,0—3,5 »

Антагонистическое действие солей сводится к антагонистическому действию катионов (K, Na, Ca); влияние анионов (Cl , SO_4 , CO_3) незначительно.

Для развития *Fundulus* KCl так же ядовит, как и эквивалентный раствор K_2SO_4 . Антагонистами могут быть и NaCl и Na_2SO_4 .

Было изучено действие на морских и пресноводных Amphipoda растворов основных солей, которые имеются в морской воде, именно NaCl, KCl, CaCl_2 , MgCl_2 и MgSO_4 . В дистиллированной воде Amphipoda умирали от задушения через $\frac{1}{2}$ часа. Что дело здесь не в изменении осмотического давления, явствует из того, что в растворе тростникового сахара, изосмотическом морской воде, те же Amphipoda умирали еще скорее, чем в дистиллированной воде. Быстро умирали они и в растворе хлористого натрия и в растворах всех остальных солей без NaCl; в двойных комбинациях солей, как NaCl и CaCl_2 или NaCl и KCl, они жили сравнительно долго;

в растворах трех солей Na, K и Ca—еще дольше, и наконец почти совершенно безвредным и равным действию морской воды оказался так называемый раствор Вант-Гоффа следующего состава:

NaCl	100 молекул
KCl	2,2
CaCl ₂	2,3 (или около 1,0)
MgCl ₂	7,8
MgSO ₄	3,8

Для пресноводных Amphipoda наиболее ядовитым оказался раствор одного NaCl, а наименее ядовитым—раствор Вант-Гоффа.

Ниже приведен состав пяти растворов, в порядке уменьшения их ядовитости для пресноводных Amphipoda:

1. NaCl
2. NaCl + KCl
3. NaCl + KCl + CaCl₂
4. NaCl + KCl + CaCl₂ + MgSO₄
5. NaCl + KCl + CaCl₂ + MgSO₄ + MgCl₂ (раствор Вант-Гоффа).

В том же порядке комбинации растворов увеличивалась по нашим наблюдениям и продолжительность жизни черноморских Protodrilus от нескольких часов в первом растворе до нескольких дней в пятом.

Таким образом раствор Вант-Гоффа, аналогичный морской воде, сравнительно с чистыми растворами одного NaCl или NaCl+KCl и др. является наименее ядовитым ввиду своей эквilibriumированности не только для морских, но и для пресноводных животных.

Согласно указанию Вант-Гоффа предложена следующая рецептура изготовления искусственной морской воды:

NaCl	23,75
KCl	0,75
MgCl ₂	3,42
CaCl ₂	0,51
MgSO ₄	2,1
Вода (бидестилят) ¹	966,47
<hr/>	
Итого	1 000,00

Сюда прибавляется еще для подщелачивания 2,4 см³ Na₂CO₃ m/2. Однако для жизни более нежных организмов требуется более сложная рецептура, как например предложенная Мак Клендоном в 1916 г.:

CaCl ₂	22,07 см ³ m/2
MgCl ₂	50,21 » m/2
MgSO ₄	57,09 » m/2
KCl	10,23 » m
NaCl	483,66 » m
NaBr	0,80 » m
NaHCO ₃	2,40 » m
Вода	373,63 »
<hr/>	
	1 000,00 см ³

Улучшенная рецептура того же автора является еще более сложной, в нее входит кроме воды еще 14 различных веществ.

В главе об осмотической связи водных организмов с окружающей средой мы уже указывали на сходство солевого состава морской воды, соков медузы, крови омара, серума крови собаки и раствора Рингера, служащего для поддержания работы изолированного сердца лягушки. Крайне ин-

¹ Вода-бидестилят—перегнанная вторично с прибавлением марганцовокислого калия для разрушения органического вещества и щелочи для связывания углекислоты.

интересная попытка объяснить все эти сходства была сделана Мак Каллумом. Он считает несомненным, что жизнь возникла в воде, поскольку каждый организм состоит из клеток, окруженных жидкостью, поскольку почти все организмы проходят стадии развития бластулы, гастролы и др., явно приспособленные к водному образу жизни, и поскольку все способы дыхания сводятся в конце концов к водному дыханию. Несомненно также, что жизнь возникла именно в морской, а не в пресной воде. Пресная вода и теперь занимает малую часть земной поверхности, а в эпоху возникновения жизни занимала еще меньше. В море в противоположность пресной воде живут представители всех основных групп животного мира. Низшие, более древние представители каждой группы живут в море, а не в пресных водоемах. В истории развития земли морские представители группы появляются раньше пресноводных. Когда возникла первая плазма, она химически обособилась от морской воды; однако основные элементы солевого состава морской воды Са, К, Mg, Na продолжают играть в жизни плазмы существенную роль.

С дальнейшим развитием животного мира химический состав отдельных плазм продолжал все более и более дифференцироваться, и например состав мышц какого-нибудь наземного позвоночного имеет уже мало отношения к составу морской воды.

Иную картину мы имеем в отношении крови и других соков тела всего животного мира от низших до высших его представителей. Мы имеем в море на 100 г соли 84 г хлора и натрия, 14 г серы, магния, калия и кальция и 2 г остальных 23 элементов. В 100 г солей жидкости тел высших наземных животных заключается 90 г хлора и натрия, 8 г калия, кальция, магния, и серы и 2 г остальных 23 элементов. Сходство конечно поразительное, и объяснить его можно только историей развития животного мира. Первичные морские организмы несомненно походили на бластулы, гастролы и трохофорные личинки современных морских животных. Полость тела первых морских организмов заключала в себе целомическую жидкость, которая в основе была не чем иным, как морской водой, окружающей эти первые организмы. Эта первичная полостная жидкость так и сохранилась в мало измененном составе в виде жидкостей тела (крови и др.) вплоть до самых высших представителей животного мира, как водных, так и наземных. Поэтому с полным правом Лотце говорит, что внутренние жидкости животных представляют собой взятую внутрь часть внешнего (водного) мира. Ту же мысль высказывает и Гебер, говоря, что органы позвоночных животных всегда омываются при жизни своего рода морской водой. Понятно и утверждение Quinton о том, что морская вода есть органическая среда.

Однако солевой состав моря в то время, когда возникла жизнь, несомненно был иной, чем в настоящее время.

Благодаря развитию кальциевых животных, поглощению калия на суше растениями и образованию в море нерастворимых калиевых соединений количество кальция и калия в море остается стационарным: сколько кальция и калия приносится в океан реками, столько же его и отлагается на дне океана.

Иное дело с натрием и магнием. Нет организмов, которые отлагали бы в себе большие количества натрия и магния и нет нерастворимых минералов, которые заключали бы в себе большое количество натрия. Поэтому количество натрия и магния в морской воде все увеличивается.

Если мы присмотримся к приведенной выше таблице (стр. 212) состава крови собаки, раствора Рингера, соков медузы и морской воды, то увидим, что в то время как в морской воде и у медузы на 100 частей натрия приходится около 11 частей магния, а в крови омара около 3, в сыворотке крови собаки имеется только 0,8, а в раствор Рингера

магний совсем не входит. Эта разница станет совершенно понятной, если мы представим себе, что наземные позвоночные оставили мировой океан в ту эпоху, когда количество магниевых солей в океане было сравнительно незначительным, и часть этого океана с пониженным содержанием магния они и унесли с собой на сушу в виде соков своего тела. Оставшиеся в океане организмы, как медузы и другие, продолжали приспособляться к увеличивающемуся в море количеству магния, которое в настоящее время и дошло у них до 11 частей магния на 100 частей натрия.

Удобрение рыбных прудов

Приблизительно с 1914 г. в Германии началось планомерное изучение вопроса о влиянии удобрения рыбных прудов неорганическими солями и органическими веществами на рыбную производительность прудов. В 1925 г. вышел учебник Демолля, подводящий итоги работы в этом направлении за истекший период времени.

Вопрос об удобрении сельскохозяйственных угодий изучается с 60-х годов прошлого столетия, и поэтому понятно, что он разработан гораздо глубже, чем вопрос об удобрении рыбных прудов.

Основным удобрением прудов являются те же суперфосфаты (P), сульфат аммония (N), калинит (K) и пр., которыми удобряются и сельскохозяйственные угодья. Но действовать этим удобрением приходится в ус-

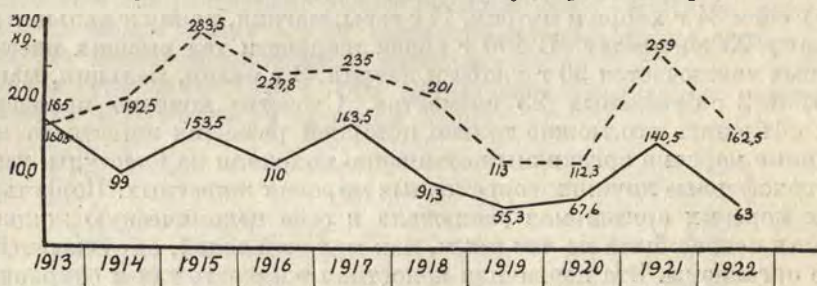


Рис. 134. Прирост рыбы в прудах, удобренных суперфосфатом и калием (прерывистая линия), сравнительно с прудами, давно не удобрявшимися (сплошная линия).

ловиях, совершенно отличных от условий суши, — в толще воды, с одной стороны, и в прудовом илу, сильно отличном от наземных почв — с другой. Однако общий конечный результат получается тот же, что и на суше, — увеличение производительности, в данном случае увеличение количества прироста рыбы в удобренных прудах сравнительно с неудобренными.

Как видно из рис. 134 (Германия, Вилленбах), прирост рыбы в прудах, удобренных суперфосфатом и калием, по наблюдениям за 10 лет всегда бывает чуть не вдвое выше прироста рыбы в прудах неудобренных. Это в среднем. В отдельных же случаях прирост увеличивается до 10 раз. Так, мергелевый пруд № 79 в 1914 г. давал 36 кг на га прироста, а после удобрения дал в 1919 г. прирост в 356 кг на 1 га.

В конце концов прирост рыбы есть результат взаимодействия системы: вода — дно (ил пруда) — водные организмы. Отсюда понятна вся сложность вопроса об удобрении прудов.

Кроме удобрения в тесном смысле слова приходится обращать очень большое внимание на реакцию прудовой воды и прудового ила и физические свойства последнего.

Пруды устраиваются первоначально на разного рода почвах: глинистых, песчаных и т. д., но с течением времени дно пруда покрывается специфическим прудовым илом, и первоначальная разница в почвах, послуживших ложем пруда, более или менее исчезает.

Прудовый ил обладает рядом свойств, сильно отличающих его от наземных почв. Числа, отражающие содержание коллоидов (по восстановлению перекиси водорода), будут: для песчаных почв 1—4, для пахотных 7—12 и для прудового ила 30—40. Огромное количество коллоидов в прудовом илу выступает еще яснее в отношении способности абсорбировать красящие вещества. Песчаные почвы оставляют неабсорбированными от $\frac{1}{7}$ до $\frac{1}{8}$ части, пашня от $\frac{1}{40}$ до $\frac{1}{140}$, а прудовый ил только от $\frac{1}{1000}$ до $\frac{1}{4000}$. Поэтому ясно, что прудовый ил, обладающий особыми коллоидально-химическими свойствами, будет относиться к удобрениям в целом ряде случаев совершенно иначе, чем пахотная почва, а тем более песчаная. По целому ряду свойств ил удобренных прудов еще более отличается (в том же направлении) от пахотных и песчаных почв. Получается ряд: ил прудов удобренных—ил прудов неудобренных—пахотные почвы—песчаные почвы, причем иногда ил прудов неудобренных становится по своим свойствам ближе к пахотным почвам, чем к илу удобренных прудов.

Ассимилирующие азот бактерии живут главным образом в прудовом илу, не встречаются в свободной воде и лишь в небольшом количестве — на листьях водных растений. В илу удобренных прудов этих бактерий гораздо больше, и проникают они на гораздо большую глубину, чем в неудобренных прудах или на пахотных почвах. Этим и объясняется избыток азота в илу удобренных прудов.

Azotobacter проникает в удобренных прудах до 30 см глубины, а в неудобренных только до 8—10 см; соответствующие цифры для *Vas. amylobacter*: в удобренных 35—40 см, в неудобренных 18—20 см.

Глубина проникновения бактерий отграничивает тот слой придонного ила, который Демолль называет «биологическим слоем». В верхних его ярусах работают черви, моллюски, личинки насекомых и наконец рыбы. Он задерживает удобрительные соли, количество которых уменьшается по мере углубления.

Поскольку глубоко проникающие бактерии являются аэробными, можно думать, что в илу удобренных прудов нет недостатка в кислороде. Усиленно развивающиеся процессы брожения кроме разрыхления ила содействуют и его проветриванию.

Ил пруда для низшей и высшей растительности кроме жесткой флоры не является прямым источником питания, как пашня для хлебов. Многие водные растения основные питательные вещества получают из воды, куда эти вещества поступают из ила. При таких различиях между ролью и свойствами пахотной земли и прудового ила можно понять, что глубокая вспашка ила не повышает, как на суше, а понижает производительность пруда; точно так же остается без результатов и работа культиваторов, машин, разрыхляющих почву. Прудовый ил достаточно разрыхляется благодаря зимнему спуску воды. В более тяжелых случаях, при так называемом утомлении, аналогичном свекольному и другим утомлениям почвы, помогает спуску прудов на лето и в других случаях засев.

Глубокая вспашка прудового ила быть может повысит производительность прудов, если они были заложены на очень плодородных, богатых фосфатами и калием почвах, но этого как раз обычно и не бывает.

Переходим к изучению роли кальция, калия, фосфора и других элементов, которые вводятся в пруд с целью улучшения его природных свойств.

К а л ь ц и й. Не менее важным условием работы удобрений после только что описанных физических свойств прудового ила является определенная реакция воды. «Ни в коем случае вода не должна иметь кислой реакции; умеренная щелочная реакция воды и ила есть условие богатого развития организмов». Поддержанию нейтральной и щелочной реакции содействует наличие в воде кальциевых солей, и поэтому в кислых

и нейтральных водах прибавление кальция в виде жженой извести, известняка или мергеля является совершенно необходимым. В водах, богатых кальцием, при высокой щелочности вопрос может идти даже о декальцинации, для чего устраиваются специальные входные пруды (Vogteiche) с богатой растительностью. Кальций содействует разрушению органических веществ и работе нитрифицирующих и азотсобирающих бактерий, которые боятся гумусных кислот. В кислой воде торфяных болот огромнейшие запасы органического вещества (торф и пр.) остаются законсервированными, не вступают снова в круговорот жизни. Разрушая пентозаны¹, которыми питаются денитрифицирующие бактерии, кальций содействует еще и сохранению азота.

Ослабляя коллоидальное состояние тяжелых почв и прудового ила и разрыхляя их, кальций, с одной стороны, содействует аэрации почвы, с другой—пускает в ход связанные и бездействующие до того запасы азота, углерода, калия и пр. Он не столько является прямым удобрением, сколько рычагом для пуска в ход уже имеющихся удобрений.

Большое непрерывное применение кальция может истощить прудовый ил, особенно там, где слои этого ила недостаточно мощны. Немецкая сельскохозяйственная поговорка, что кальций делает богатыми отцов и бедными детей, применима и здесь: и в прудовом хозяйстве, как и в сельском, «за телегой с мергелем доляжна идти и телега с удобрением». Если калия мало, то кальций подавляет прием калия растениями и вообще вытесняет калий из почвы и приводит ее к обеднению калием.

Биологические показатели отсутствия или бедности кальция вполне определены: это появление сфагнумов, осок, камышей и хвощей; наоборот, элодея и харовые развиваются только при богатстве кальция. В воде, бедной кальцием, плохо или совсем не развиваются моллюски и ракообразные. Только *Margaritana* (из двустворчатых) обладает способностью, живя в бедных известью водах, образовывать толстую раковину.

К а л и й. Если кальций является скорее косвенным удобрением, преимущественно изменяющим реакцию среды и как бы пускающим в работу другие соли, без движения «заклученные» в иловом пруду, то калий в основе является прямым удобрением. На пахотной почве калийные удобрения идут в третью очередь после азота и фосфора, в прудовом хозяйстве основную роль играет комбинация калийных и фосфорных удобрений; азота в прудовом хозяйстве обычно оказывается достаточно и без специальных удобрений.

Калийными удобрениями в прудовом хозяйстве, как и в сельском хозяйстве, являются либо естественные калиевые соли, как каинит, карналлит и др., содержащие много хлора и являющиеся физиологически кислыми удобрениями, либо искусственные фабрикаты, как 30 и 40% калийная соль, щавелевокислый калий и др. Калийные удобрения, как и на суше, оказывают особенное действие на прудах, заложенных среди болотистых и песчаных почв, вообще бедных калием. Одни калиевые соли повышают производительность прудов на 24—35%. Особенно большой прирост калиевые удобрения дают в мальковых прудах. В один и тот же год при одинаковом удобрении и в одинаковых прудах прирост мальков оказывается выше, чем прирост более старших возрастов. Объясняется это вероятно тем, что калиевые удобрения особенно содействуют развитию планктона, который является основной пищей мальков и сеголеток в отличие от пищи более взрослых рыб.

Биологическим показателем богатства воды калием является развитие элодеи, стрелолиста и частухи (*Alisma*); противоположным показателем

¹ Пентозаны принадлежат к группе полисахаридов, куда относятся крахмал, клетчатка, растительный клей и пр.

телем—развитие хвощей. Несомненно, что калий содействует развитию нашей водной флоры, которая содержит его в количестве до 3% сухого вещества. По мере развития мягкой флоры в неудобренных прудах количество калия в воде постепенно уменьшается, а осенью, при отмирании мягкой флоры, увеличивается.

Прудовым илом калиевые соли наравне с фосфором усиленно абсорбируются в течение 2—3 недель.

Комбинация природных калиевых солей с фосфорными удобрениями дает наиболее плодотворные результаты. В годы, когда прирост в прудах, удобренных одним фосфором, равнялся 147 кг, в прудах, удобренных калием и фосфором, он равнялся 190 кг. Однако прибавление к фосфорному удобрению искусственных 40% калиевых солей оказывалось совершенно безрезультатным сравнительно с одним фосфорным удобрением, хотя удобрение одним 40% калием, как мы видели выше, повышает прирост весьма значительно.

Объяснить это различное действие фосфора и естественных калиевых солей, с одной стороны, и фосфора и искусственных 40% солей—с другой, можно повидимому следующим образом: естественные калиевые соли, будучи физиологически кислыми, действуют на фосфорнокислые соли прудового ила, пуская их в круговорот жизни пруда. Искусственные калиевые соли работают лишь с наличным количеством фосфора, заключающегося в воде. Этот фосфор настолько способствует увеличению количества организмов, что прирост остается одинаковым, в силу ли того, что калий прибавляется путем удобрения, или потому, что его больше беретса из прудового ила. Конечно через большое количество лет разница в прудах, удобренных 40% калием и неудобренных, должна будет сказаться. По вопросу о взаимоотношениях между калием и кальцием надо сказать еще раз, что при малом количестве калия прибавление кальция уменьшает потребление калия и имеет для растения печальные последствия. Однако прибавление калия восстанавливает нормальный его прием, так что вообще слабое удобрение калием надо сопровождать слабым же удобрением кальцием и, обратно, слабое удобрение кальцием—слабым удобрением калием.

Для выяснения роли кальциевых и калиевых солей д-р Шеффелт произвел следующие опыты: в окоренке, вместимостью 40 л, была налита вода из выпуклого болота и к ней прибавлена чайная ложка порошка гашеной извести и 20 г хлористого калия. До опыта в крайне бедном планктоне господствовала десмидиевая водоросль *Closterium*, типичная для болотных вод; через 10 дней после прибавления удобрения *Closterium* почти совершенно исчезла, зато в большом количестве развились *Chlamydomonas* и *Euglena*, а через месяц появились инфузории, солнечники и коловратки, которых до удобрения совершенно не было. Все это ясно указывает, что вода стала гораздо более эвтрофной.

В прудах, заложенных на болотистой почве, удобрение шавелевокислым калием привело к необычайному развитию нитчаток, спириогр и кладофор, чего не наблюдалось в контрольных неудобренных прудах. Это показывает, что калиевое удобрение быстро изменяет определенные элементы прудового населения, хотя в данном случае в нежелательную сторону, поскольку чрезмерное развитие нитчаток, с одной стороны, затеняет пруд, а с другой стороны—при отмирании водорослей может привести к загниванию воды.

Ф о с ф о р. Уже первые опыты с удобрением рыбоводных прудов фосфором выявили исключительное значение этого удобрения. Все имеющиеся данные говорят за то, что нет таких прудов и такого прудового ила, где бы фосфорное удобрение оказалось ненужным. Особенно бедны фосфором, как и другими элементами, песчаные и болотистые почвы. Фосфор усиленно абсорбируется прудовым илом и в большом количе-

стве находится в слоях воды, непосредственно лежащих над ним. При количестве фосфора в прудовой воде от 0,03 до 0,16 мг на литр в слоях воды, непосредственно лежащих над илом, фосфор оказался в количестве до 0,23 мг. В высушенном прудовом илу фосфор составлял 0,188%, а в илу удобренных фосфором прудов—до 0,266%.

Основным фосфорнокислым удобрением являются те же соли, которые служат для удобрения полей, именно суперфосфат, томасов шлак, костяная мука и пр. Суперфосфат $[\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2]$ представляет собой размолотые фосфориты $[\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2]$, обработанные серной кислотой, и содержит 14% фосфорной кислоты. Томасов шлак $[\text{Ca}_4\text{P}_2\text{O}_9]$ получается при переработке чугуна на железо и сталь и является отбросом металлургического производства; он содержит 14% фосфорной кислоты и 50% извести.

Результаты различных фосфорных удобрений не отличаются существенно друг от друга. В среднем фосфорное удобрение увеличивает производительность почти вдвое, точнее, по опытам в Вилленбахе, за 9 лет—на 96%. По отдельным годам увеличение производительности было следующее:

Годы	Повышение в %	Годы	Повышение в %
1914	94	1919	104,5
1915	84,5	1920	66,5
1916	107	1921	84,5
1917	43,5	1922	158,5
1918	120,5		

Несколько лет тому назад в Ленинградской области были произведены опыты по удобрению рыбоводных прудов фосфатами из хибинских апатитов¹. Было обнаружено, что в удобренных прудах карповые мальки весили в два раза больше, чем в неудобренных, т. е. получились те же самые результаты, что и в Вилленбахе.

Фосфорное удобрение действует тремя путями. Первый путь—это предоставление фосфора всем нуждающимся в нем организмам, поскольку как в илу, так и в воде фосфор часто оказывается в минимуме. Второй и основной путь—это усиление деятельности азотусвояющих бактерий, которые в удобренных прудах развиваются в илу в гораздо большем количестве, чем в неудобренных (ср. стр. 235). Существует указание, что на 1 г ангидрида фосфорной кислоты азотсобирающие бактерии ассимилируют 2—2,3 г элементарного азота. Таким образом фосфорное удобрение является в то же время и азотным. Третий путь проявляется в том, что фосфорные удобрения ослабляют бурные весенние процессы брожений в прудовом илу и заставляют их идти более равномерно и в течение более длительного периода времени.

В отношении микрофлоры нельзя заметить никакой разницы между удобренными и неудобренными фосфором прудами в противоположность тому, что указывается для калиевых удобрений. В удобренных фосфором прудах уменьшается прозрачность воды, что указывает на усиленное развитие планктических организмов. Существуют данные, показывающие, что при наличии фосфора усиленно развиваются Tubificidae.

Поскольку фосфорные удобрения усиленно абсорбируются прудовым илом, наблюдается последствие этих удобрений на второй и третий год после удобрения. Это последствие бывает почти равно основному действию, доходя нередко до 80% последнего.

А з о т. В то время как количество фосфора, калия и кальция в данном пруде ограничено наличием этих солей в воде и илу пруда и его при-

¹ Химический состав минерала апатита $\text{Ca}_5(\text{ClF})(\text{PO}_4)_3$.

токов, количество азота, так или иначе потребленного в пруде, может быть пополнено из бесконечного резервуара атмосферы, воздушного океана. Азотусвояющие бактерии, о которых говорилось выше (см. стр. 224), потребляют растворенный в воде молекулярный азот, который нацело возмещается поступлением из воздуха. Поэтому Демолль совершенно прав, говоря, что «пруд с созревшим илом, с наличием фосфора, со способной к брожению целулозой, с благоприятными физическими свойствами, т. е. со всеми условиями, благоприятствующими развитию азотусвояющих бактерий, является не только в самой себе замкнутой, самой себя поддерживающей биологической системой благодаря самоснабжению азотом, но чем-то большим: это производитель азота, это фабрика, в которой больше экспорта, чем импорта».

Однако при наличии молодого прудового ила, как в Саксенгаузене, удобрение аммиачным азотом наряду с суперфосфатом и калием является наиболее действительным. Служащий азотным удобрением сернокислый аммиак [сульфат-амоний $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$] до использования его растениями должен окислиться до нитритов и нитратов, на что требуется время. Это является выгодным сравнительно с азотнокислыми удобрениями [чилийская селитра NaNO_3 и норвежская селитра $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$], которые непосредственно могут быть использованы денитрифицирующими бактериями, и таким образом все удобрение будет сейчас же сведено на-нет. Но, с другой стороны, аммиачные удобрения сравнительно с азотнокислыми абсорбируются илом сильнее, а в верхних слоях этого ила как раз и процветают денитрифицирующие бактерии; поэтому в зрелых прудах разницы между аммиачными и азотнокислыми удобрениями не наблюдается; в молодых же прудах, в прудах с песчаными почвами, где нет зрелого ила, аммиачные удобрения действуют лучше, чем азотнокислые.

При хороших почвенных условиях и без азотных удобрений получается высокая производительность. Однако азотные неорганические удобрения несомненно повышают эту производительность и сами по себе являются действующим удобрением. Так, по одной серии опытов прирост в неудобренных прудах был равен 70 кг; в удобренных сульфат-аммонием в среднем 96,9 кг, а при наличии последействия фосфата тот же сульфат-амоний дал в среднем 125,8 кг; в удобренных же суперфосфатом прирост был 132,4. Однако в отдельных прудах сульфат-амоний при последействии фосфора дал даже больше, чем суперфосфат, именно в среднем 155,9 против 132,4.

По другой серии опытов за три года средний прирост был (в кг на 1 г):

В неудобренных прудах	91,2
В удобренных суперфосфатом	178,3
В удобренных неорганическим азотом	171,7
В удобренных неорганическим азотом и суперфосфатом	202,3

Органические удобрения. Удобрения углеводами, безазотистыми органическими веществами, клетчаткой, сахарами и др. могут играть роль только в прудах с бедным илом. В прудах с зрелым илом недостатка в углеводах как правило не наблюдается.

Об удобрении прудов азотистыми органическими веществами было сказано выше в главе об органических веществах воды.

Интересны опыты удобрения прудов испражнениями живущих на нем водных птиц. При наличии на пруду площадью в 600 м² 6—7 старых уток и одного гусенка, которых кормили три раза в день, прирост рыбы оказался равным 103 кг на га против 30 в контрольном пруду, где уток не было.

Полезными органическими удобрениями являются скошенные водные растения, которые разлагаются постепенно, плаывая на поверхности воды.

Однако и это удобрение, если его будет так много, что оно начнет затенять пруд, может оказаться вредным. С этим удобрением необходимо комбинировать фосфор, чтобы помешать развитию денитрифицирующих бактерий.

Вопрос о зеленом удобрении, т. е. о засеве спущенных прудов кормовыми и другими растениями, мало изучен. Можно или прямо залить водой достаточно развитые всходы, или скосить их на сено, или пасти скот. Результатом зеленого удобрения являются: 1) увеличение углеводов (но в зрелых прудах, как мы уже указывали, недостатка в углеводах обычно не наблюдается), 2) увеличение белков при условии конечно, что поглощение кислорода гниющими белками не повлечет за собой вреда для данных бактерий и данной фауны, и 3) самым главным результатом является разрыхление старого прудового ила, структура которого со временем становится неблагоприятной. Однако еще недостаточно выяснено, нужно ли засеивать специально бобовыми растениями, как вики и пр., которые имеют клубеньки с бактериями, питающимися молекулярным азотом, или же растениями, отличающимися особо длинными корнями.

Большую пользу приносит, к сожалению мало изученное, летование — спуск прудов на лето, когда изменение структуры прудового ила происходит иначе, чем при спуске прудов на зиму.

Точные количественные данные по изменению населения прудов мы имеем в трудах Саксенгаузенской станции, откуда и взяты рисунки 135—137. Первые два рисунка касаются годового количества основных групп планктических организмов: *Volvox*, *Diatomeae*, *Rotatoria*, *Cladocera* и *Copepoda* в верхней (рис. 135) и нижней (рис. 136) третях прудов. Верхняя треть прудов имеет большую циркуляцию воды, но меньшую однородность других условий. Нижняя треть, наоборот, отличается большей однородностью условий. Наблюдались случаи, когда разница между верхней и нижней третями одного и того же пруда была больше разницы двух различных прудов. Если мы разделим исследованные пруды Саксенгаузена на три группы: неудобренные, частично удобренные (P+K) и вполне удобренные (P+K+N) и примем неудобренные пруды за единицу, то получим такую пропорцию:

Организмы	Верхняя треть	Нижняя треть
<i>Volvox</i>	1 : 1,16 : 17,38	1 : 189,4 : 243,8
<i>Diatomeae</i>	1 : 0,4 : 0,7	1 : 2,8 : 1,2
<i>Rotatoria</i>	1 : 8,08 : 1,38	1 : 1,8 : 1,5
<i>Cladocera</i>	1 : 1,5 : 1,5	1 : 1,2 : 1,7
<i>Copepoda</i>	1 : 2,9 : 9,7	1 : 1,16 : 1,9

Отсюда и из рис. 135 и 136 видно, что кроме диатомей верхней трети прудов количество всех остальных организмов при удобрении увеличивается, причем грандиозное увеличение в 189 и 243 раза получается только для *Volvox*; увеличение остальных организмов гораздо меньше, причем в верхней трети пропорции растут менее равномерно, чем в нижней.

На рис. 137 представлены результаты действия удобрений на прибрежную донную фауну для двух групп прудов: первой с худшими естественными условиями и второй с лучшими. По рисунку видно, что такие важные для рыбного хозяйства группы, как *Tendipedidae*, *Epheméridae* и *Molluska*, в результате удобрения прудов значительно увеличиваются в своем количестве.

Однако удобрение не только увеличивает количество особей данного вида, но и вызывает определенные изменения и самого вида. Оказалось, что многие диатомовые водоросли в удобренных прудах достигают гораздо

Большого размера, чем обычные экземпляры. Так, *Amphora ovalis*, *Socconeis placentula* и др. в Саксенгаузенских удобренных прудах были вдвое большего размера сравнительно с экземплярами, когда-либо найденными в Германии. Эти гигантские формы сходны с представителями данных видов, найденными гораздо южнее.

Приходится признать, что удобрение поднимает производительность рыбоводных прудов путем не только увеличения количества особей, входящих в пищевые цепи, но частично и увеличением размеров самих особей.

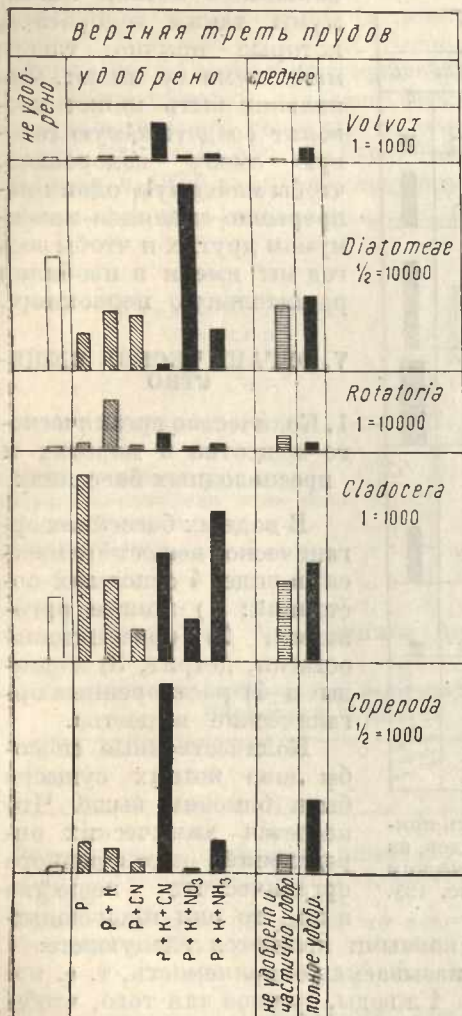


Рис. 135. Средняя годовая производительность (1915) важнейших форм планктона в верхней трети прудов. Нештрихованные столбцы — производительность не удобренных прудов; столбцы с косой штриховкой — частичное удобрение; черная заливка — полное удобрение, горизонтальная штриховка — среднее для не удобренных и частично удобренных. Под верхней, средней и нижней третью пруда разумеются части его по направлению от входа воды в пруд до выхода ее из пруда.

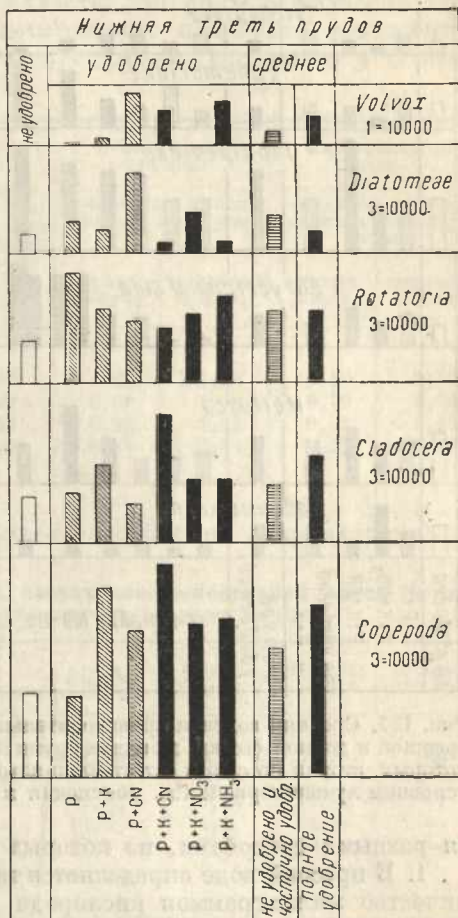


Рис. 136. Средняя годовая производительность (1915) важнейших форм планктона в нижней трети прудов. См. пояснения к рис. 135.

Необходимо однако отметить, что этот вопрос является в достаточной степени сложным: с одной стороны, гигантами становятся не все особи (наряду с гигантами встречаются и обычные), а, с другой стороны, гиганты были найдены не только в удобренных, но и в не удобренных рыбоводных прудах. Последнее показывает только, что в данных не удобрен-

ных прудах данным особям были предоставлены в силу ряда причин те же оптимальные условия, что и в удобренных прудах. Что же касается первого вопроса, то дело идет быть может о специальных наследственных линиях, которые с дальнейшим развитием прудового хозяйства придется пожалуй специально выделить и культивировать в интересах рыбохозяйственного дела. Интересно отметить еще, что в удобренных прудах



Рис. 137. Средняя годовая производительность прибрежной и донной фауны для двух групп прудов, из которых вторая по своим естественно-историческим условиям лучше первой. См. пояснения к рис. 135.

появились летние максимумы таких водорослей, которые обычно такого максимума не имеют. Это явление быть может позволит создать такую годовую смену водорослей, чтобы максимум одних непрерывно сменялся максимумом других и чтобы весь год мы имели в изобилии растительную первопищу.

V. ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО

1. Количество органического вещества в морских и пресноводных бассейнах

В водных бассейнах органическое вещество имеется в виде 4 основных состояний: 1) живые организмы, 2) органические остатки, детрит, 3) коллоиды и 4) растворенные органические вещества.

Количественные способы лова живых существ были описаны выше. Что касается химических определений растворенного органического вещества и пр., то они производятся

разными способами, из которых основными являются следующие:

1. В пресной воде определяется так называемая окисляемость, т. е. количество миллиграммов кислорода на 1 л воды, нужное для того, чтобы путем прибавления марганцовокалиевой соли ($KMnO_4$ — хамелеон), которая легко отдает свой кислород, окислить все органические вещества. Поскольку кроме органического вещества окисляется и N_2O_3 в N_2O_5 , H_2S в $H_2O + S$ и FeO в Fe_2O_3 , то там, где последних веществ много, этот способ неприменим. Особые способы приходится применять и при определении окисляемости морской воды; само определение окисляемости производится либо в кислой либо в щелочной среде.

2. Определяется органический углерод C; количество органического вещества равно количеству углерода, умноженному на 2,1 или 2,2.

3. Определяется органический азот N; количество сырого белка приблизительно в 6,25 раза больше количества органического азота.

4. Определяется альбуминоидный белковый амиак NH_3 , или, как говорят, альбуминоидный азот и т. д. При изучении озера Мендота было

сделано до 12 разных определений азота в связи с нахождением его в 12 разного типа соединениях в воде этого озера.

Количество органического вещества. Петерсен на основании драгажей и опытов с мечением рыб пришел к выводу, что органическое вещество в виде животных и их остатков составляет от 0,00004 до 0,0001 части всей океанической массы, т. е. 10^{13} или 10^{14} т. Если содержание С в органическом веществе моря принять за 5%, то всего органического углерода (углерода животного происхождения) в море будет $5 \cdot 10^{11}$ или $5 \cdot 10^{12}$ т. Вычислено, что фитопланктон верхних 100 м дает во всех океанах ежегодно около $6,10^{10}$ т органического углерода.

Таким образом в общем можно сказать, что на возобновление всей массы животного вещества за счет растительного планктона понадобится около 10 лет ($5 \cdot 10^{11} : 6 \cdot 10^{10}$). Точные определения, сделанные у берегов Англии в 1921 г., дали следующее:

Вода у берегов Англии	Количество миллиграммов белкового NH_3 в м ³	Нефильтрованная вода		Фильтрованная вода	
		количество миллиграммов кислорода на литр		количество миллиграммов кислорода на литр	
		кислый KMnO_4	щелочный KMnO_4	кислый KMnO_4	щелочный KMnO_4
Вода эстуариев	180	1,00	1,28	0,80	1,10
Приливо-отливная зона реки	160	0,98	1,15	0,76	0,96
Берега Эссекса	150	0,92	1,05	0,73	0,92
Берега Кента	140	0,74	0,85	0,55	0,64

Для пресной воды данные наиболее разработаны американцами:

Количество органического вещества в озерах северо-восточной части штата Висконсин (США) в миллиграммах на литр воды

	Среднее	Минимальное	Максимальное	Количество озер
Растворенное органическое вещество	12,8	2,9	39,6	84
Органическое вещество центрифужного планктона	2,02	0,44	10,88	81
Общее количество органического вещества	14,6	4,1	41,8	—
Отношение С/Ν	12,3	7,4	27	—

Органические вещества озера Мендота

	Планктон		Раствор		Сумма	
	миллиграммов на литр	%	миллиграммов на литр	%	миллиграммов на литр	%
Азотистые вещества, вычисленные как белок	0,88	44,5	2,76	21,9	3,64	25,0
Жиры	0,15	7,5	0,56	4,4	0,71	4,8
Углеводы	0,95	48,0	9,27	73,7	10,22	70,2
Сумма	1,98	100,0	12,59	100,0	14,57	100,0

По германским данным, уже приведенным выше, спектр органического вещества в воде идет от 0 до 400 мг на литр, причем в условиях олиготрофии от 0 до 25 мг на литр, в условиях мезотрофии—от 25 до 100 мг на литр и в условиях политрофии—от 100 до 400 мг на литр.

Органические вещества играют большую роль в современных морских и пресноводных отложениях; об этом мы уже говорили выше. О роли органических веществ в образовании нефти, поскольку это образование происходит в бассейнах, зараженных сероводородом, речь будет идти ниже (в главе VI).

Питание водных животных растворенными органическими веществами (теория Пюттера) будет изложено в главе X—о пищевых взаимоотношениях.

2. Загрязнение вод и показательные организмы

Самоочищение рек и деление организмов по сапробности: поли-, мезо-, олигосапробы. Условия политрофии для растворенных органических веществ, если не принимать во внимание очень мелких по объему бассейнов, как лужи и пр., встречаются только в водоемах, которые, как говорится, «загрязнены» отбросами человеческих жилищ и помещений домашних животных, канализацией городов и спусками фабрик, имеющих дело с переработкой органических веществ.

Сильно загрязненная вода становится совершенно непригодной для питья и целого ряда производств, не говоря уже о передаче через загрязненную воду множества болезней, как холера, брюшной тиф и др.

Поэтому нет ничего удивительного в том, что биологическая сторона вопроса о загрязнении вод, об их искусственной очистке и естественном самоочищении выделилась теперь в самостоятельную отрасль знания с очень большой литературой и самостоятельными научно-исследовательскими учреждениями как у нас, так и за границей. Здесь мы можем коснуться этих вопросов лишь в самых основных и общих чертах, тем более что имеются специальные сводки и на русском языке (см. указатель литературы).

Для биолога здесь наиболее интересен вопрос о так называемых показателях загрязнения, т. е. о тех организмах, наличие которых часто показывает степень органического загрязнения с наименьшей точностью, чем физико-химический анализ воды.

Еще в первой главе (см. стр. 18) мы говорили, что все бассейны по степени их органического загрязнения можно разделить на 4 группы: поли-, мезо-, олигосапробные и четвертая—бассейны с совершенно чистой водой, населенные группой организмов, объединяемых термином «катаробии» и живущих в холодной воде с большим количеством кислорода.

Текущие водоемы реки особенно обладают способностью к так называемому самоочищению. Сильное органическое загрязнение, полученное рекой в каком-либо пункте, обыкновенно в городах, через определенное количество километров совершенно исчезает, и тогда на определенных отсеках реки мы получаем переходящие одна в другую вышеуказанные зоны: поли-, мезо- и олигосапробную.

В настоящее время принято мезосапробную зону разделять на две: α (альфа)-мезосапробную с большим количеством органического вещества и β (бета)-мезосапробную—с меньшим.

Таким образом получают 4 основные зоны загрязнения: полисапробная, α - и β -мезосапробные и олигосапробная (терминология Кольквитца и Марсона). Схематически основное различие всех этих зон представляется в следующем виде:

Признаки	Зона полиса-пробная	Зона α -мезо-сапробная	Зона β -мезо-сапробная	Зона олигоса-пробная
1. Химический состав	белковые вещества, полипептиды, углеводы	амиак, аминокислоты, амиды, аминокислоты	NH_3 , N_2O_3 , N_2O_5 , амачные соединения жирных кислот	N_2O_5
2. Кислородные условия	анаэробные	полуанаэробные	аэробные	аэробные
3. Характер биохимических процессов	восстановительные	восстановительно-окислительные	окислительные	окислительные
4. Угольная кислота	много	порядочно	немного	мало
5. Сероводород	много	порядочно	мало	нет
6. Форма соединений железа	FeS	$\text{FeS} + \text{Fe}_2\text{O}_3$	Fe_2O_3	Fe_2O_3
7. Проба на загниваемость	загнивает	загнивает	не загнивает	не загнивает
8. Источники кислорода	диффузия	диффузия	диффузия и ассимиляция CO_2	диффузия и ассимиляция CO_2
9. Содержание бактерий	сотни тысяч—миллионы	сотни тысяч	десятки тысяч	сотни—десятки
10. Интенсивность развития отдельных форм	обычно высокая	очень высокая	значительная	нередко высокая
11. Разнообразие видов	очень малое	небольшое	значительное	очень большое
12. Преобладание отдельных видов	очень сильное	сильное	слабое	обычное
13. Смена сообществ	часто катастрофическая	часто катастрофическая	довольно медленная	довольно медленная
14. Продуценты	нет	мало	немного	много
15. Консументы	очень много	много	много	немного
16. Пожиратели бактерий	масса	много	немного	очень мало
17. Пожиратели растений	нет	редки	нередки	часты
18. Пожиратели животных	почти нет	есть	много	очень много
19. Водные цветковые растения	нет	нет—мало	немного	много
20. Главные группы организмов	бактерии, бесцветные жгутиковые, серные бактерии, инфузории	грибы, бактерии, синезеленые водоросли, зеленые жгутиковые, инфузории, черви, коллатки, личинки мух	синезеленые, диатомовые и зеленые водоросли, зеленые жгутиковые, инфузории, губки, коллатки, моллюски, ракообразные, рыбы	зеленые, диатомовые водоросли, перидинии, хризомонады, коллатки, мшанки, губки, моллюски, ракообразные, рыбы
21. Потребность организмов в кислороде	ничтожная	слабая	большая	очень большая
22. Обрастания и наросты	преимущественно хлопьевидно-слизистые		землистовойлочные	

Имеется список сапробных организмов, проверенный по отношению к водам Союза (см. литературу к этой главе). В этот список вошел 941 вид животных и растений, из которых 103 вида являются наиболее типичными. Мы укажем здесь только некоторых.

Полисапробами являются: из бактерий—*Sphaerotilus natans*, *Zoogloea ramigera* и серобактерии (виды *Beggiatoa*); из Protococcales—*Polytoma uvella*; из животных—жгутиковая *Oicomonas mutabilis*, инфузории *Paramecium putrinum* и *Vorticella putrina* и червь *Tubifex tubifex*, если он развит массами. Из многих насекомых только крыска (*Eristalis tenax*).

К α -мезосапробам относятся: из грибов—*Mucor* sp. и *Leptomitus* (*Apodya*) *lacteus*; из синезеленых водорослей—разные виды *Oscillatoria*; зеленая нитчатка *Stigeoclonium tenue*, которая заходит и в более чистые зоны; зеленая жгутиковая *Euglena viridis* при высокой продукции; большое количество видов неокрашенных жгутиковых, как разные виды *Vodo* и др.; много видов ресничных инфузорий, из которых типичным представителем этой зоны является *Stentor coeruleus*, много видов червей и коловраток; из моллюсков—*Sphaerium corneum*, который заходит и в β -мезосапробную зону; из рачков—*Asellus aquaticus*, если живет в большом количестве; личинки ряда мух, особенно мотыля (*Chironomus plumosus*) и личинки бабочек *Psychoda*. Обилие видов инфузорий, червей, коловраток и других форм существенно отличает α -мезосапробную зону от полисапробной. Коловраток там совсем нет, а из червей и *Diptera* только по одному виду.

β -мезосапробными являются: из синезеленых водорослей—*Oscillatoria limosa* и обыкновенная, обуславливающая цветение вод, *Aphanizomenon flos aquae*, но только при массовом развитии, а при других условиях она является олигосапробной; из диатомовых, которые в значительном количестве впервые появляются только в условиях мезосапробии, выделяется *Melosira varians*, ряд видов *Diatoma*, *Navicula* и др.; из зеленых водорослей типична *Cladophora*, много видов Protococcales и *Conjugatae*; впервые при самоочищении загрязненных вод появляется цветковое растение—роголист (*Ceratophyllum demersum*), как и все роголистные, лишенный корней. Много видов корненожек, солнечных, жгутиковых, ресничных инфузорий, коловраток (*Brachionus*) и червей. Впервые в условиях самоочищения появляются губки, мшанки, основная масса моллюсков (*Limnaea auricularia*, *Valvata*, *Vivipara*); много ракообразных (циклопы и дафнии); наконец рыбы (вьюн, карась, линь, карп, взрослые угри, колюшки, верховка, уклейка и голец) и лягушки.

Чистые, незагрязненные бассейны заселены олигосапробной фауной и флорой. Здесь отметим только немногих ее представителей: из диатомовых—*Melosira italica*; из коловраток—*Notholca longispina*; из моллюсков—*Dreissensia polymorpha*; из ракообразных—*Daphnia longispina*, *Bythotrephes longimanus*; личинки стрекоз и однодневки, которые здесь впервые появляются; из рыб—стерлядь, форель, голянь, *Rhoxinus*; из амфибий—тритоны.

В лабораторных условиях воды разной сапробности могут быть получены следующим образом. Полисапробной является вода с большим количеством гниющих органических остатков (сильный настой); α -мезосапробной—вода, стоявшая некоторое время с сеном или гниющими хлопьями нитчатых водорослей (слабый настой); β -мезосапробной—вода, покрывающая тонким слоем нормальный ил.

Нормальные процессы самоочищения нарушаются вторичным загрязнением, самозагрязнением и разливом рек. Вторичное загрязнение состоит в том, что хлопьевидные и слизистые обрастания полисапробной зоны отрываются, уносятся течением и отлагаются в более чистых зонах,

уже подвергшихся самоочищению. Самозагрязнение водоемов происходит путем отложения трупов умерших животных и растений как бентоса, так и планктона; особенно много отлагается отмершей растительности осенью. В период разлива все нормальные отношения между различными областями жизни совершенно нарушаются: в реку поступает масса продуктов с суши; в толще воды вместе с планктическими организмами не-

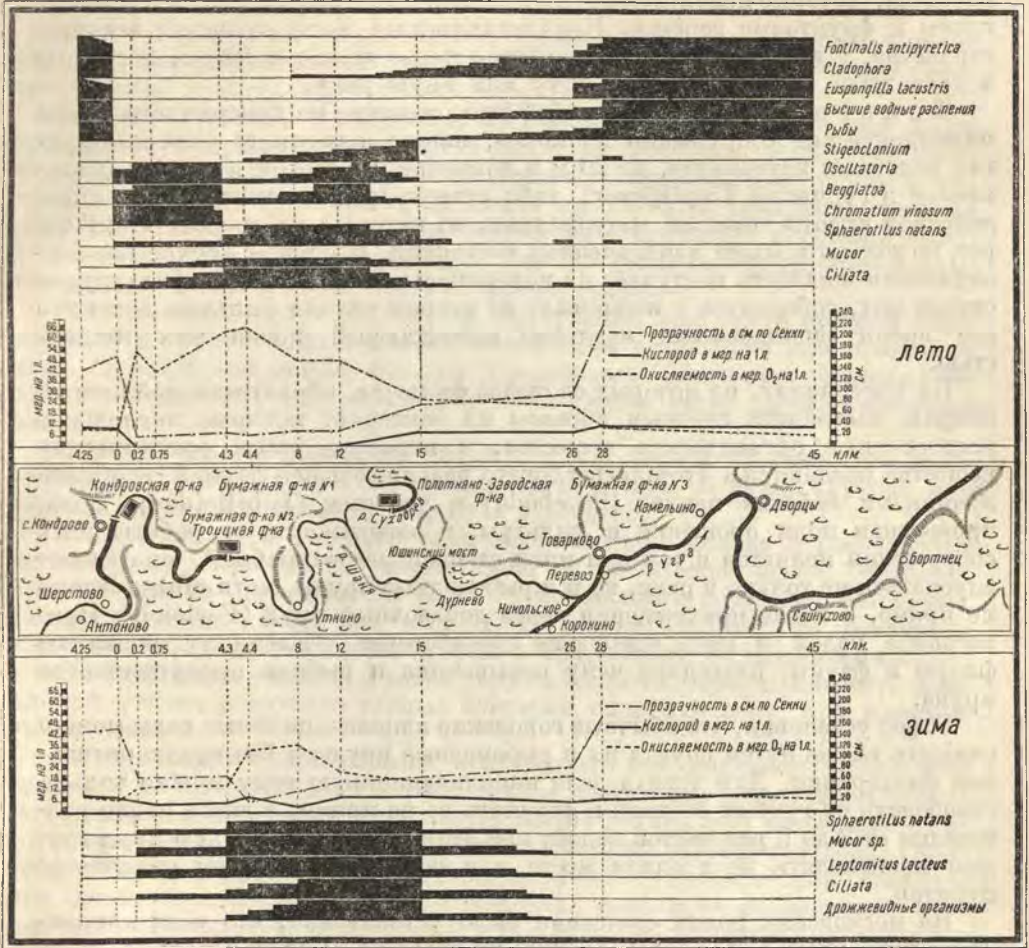


Рис. 138. Относительное развитие наиболее важных показательных организмов по течению рек Шани и Угры. Средние данные за 1923—1924 гг.

сется много бентических форм, и вообще на первый план выступают факторы движения.

Пример самоочищения реки, появление и исчезновение типичных форм изображены на рис. 138.

Биологическая очистка сточных вод. Как ни сильна способность рек к самоочищению, однако если бы спускать городскую и фабричную канализацию прямо в них, без предварительного очищения, то вероятно многие реки превратились бы в грязные каналы наподобие Темзы в старые времена, когда ее воду нельзя было употреблять даже на мытье судов. Предварительное очищение производится разными способами. Прежде всего устраиваются разного рода осадочные бассейны и специальные септики танки (бассейны гниения), представляющие собой резервуары, в которых поступающая канализационная или

другая загрязненная жидкость оставляет приносимый ею более грубый материал, одна часть которого оседает на дно, другая всплывает на поверхность и образует там корку. Освобожденная от осевших веществ и всплывшей корки жидкость поступает на так или иначе устроенные биологические фильтры или поля орошения.

Поля орошения представляют собой обычно очень большие площади, которые используются обыкновенно под травы, овощи, ягодные кусты и фруктовые деревья. Канализационные воды орошают эти пространства, а излишек воды фильтруется через землю и песок, поступает в дренажные трубы, а из них в ту или иную реку.

Фильтры представляют собой либо стоящие на поверхности земли цилиндрические сооружения из кокса, шлака, каменного угля или других подобных материалов, до 20 м в диаметре и высотой до 2½ м (называемые в Германии Tropfkörper), либо резервуары, заполненные до определенной высоты теми же материалами, из которых построены Tropfkörper, но только в более измельченном состоянии. В первом случае канализационная жидкость поступает на поверхность Tropfkörper и, фильтруясь сквозь них, собирается у подножья; во втором случае фильтры остаются все время заполненными медленно протекающей сквозь них жидкостью.

На материалах, из которых сложены фильтры, образуется войлочный покров, состоящий главным образом из бактерий, которые поглощают растворенные органические вещества, а нерастворенные органические вещества поедаются в Tropfkörper богато развивающейся фауной, особенно личинками бабочек психод (Psychoda) и червями (Tubificidae). Вода, прошедшая поля орошения и фильтры, в зависимости от работы этих сооружений является в той или иной степени мезосапробной, она может спускаться не только в реки, но и в рыбоводные пруды, хотя обыкновенно не прямо, а после прохождения через добавочный пруд (Forteich). Принесенное водой в пруд удобрение способствует усиленному развитию флоры и фауны, благодаря чему повышается и рыбная продуктивность пруда.

Гофер установил, что обычные городские канализационные воды можно очищать также путем спуска их в рыбоводные пруды и без предварительной фильтрации. Для успеха дела канализационную воду нужно только освободить от грубых осадков и спускать ее не прямо, а лишь после разведения от 2 до 5 раз чистой водой; при этом спуск таких вод в пруд должен происходить не в одном месте, а в возможно большем количестве пунктов.

На московских полях орошения было установлено, что если канализационные воды и без разбавления пропускать последовательно через 4 пруда, расположенные лестницей, то уже в четвертом можно с большим успехом выращивать карпов, которые питаются мотылями, в громадном количестве (до 90 тыс. штук на 1 м²) развивающимися на четвертом пруде.

В 1911 г. были произведены первые опыты очищения канализационных вод путем продувания их воздухом. В 1914 г. было установлено, что ил, выделяющийся из сточных вод при продолжительном их продувании, обладает способностью очищать сточные воды. Этот ил получил название активного ила (актилл). У нас впервые опыты по очистке городских сточных вод аэрацией с активным илом были поставлены С. Н. Строгановым.

Очистка сточных вод с помощью активного ила производится в бассейнах, называемых аэротанками, воздушными бассейнами, в противоположность септиктанкам, бассейнам гниения. Аэротанки бывают глубиной до 2—4 м. На дне их имеются дырчатые трубы или пористые пластинки, через которые подается воздух. Аэротанки заполняются

активным илом до $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{5}$ объема; остальное заливается сточной жидкостью. Через несколько часов (4—6—12 и более) пропускания воздуха (причем ил перебалтывается с жидкостью) и спокойного отстаивания ($\frac{1}{2}$ —1 час) хлопья активного ила опускаются на дно, а над илом оказывается прозрачный слой очищенной жидкости—очищенной во всяком случае не хуже, а нередко и лучше, чем это происходит на фильтрах и полях орошения.

Вместо аэротанков устраиваются аэрофильтры, т. е. обычные шлаковые фильтры, где навстречу поступающим канализационным водам вводится снизу воздух, проходящий через все тело фильтра.

Работа аэротанка распадается на две фазы: в течение первой фазы происходят сорпционные и коагуляционные процессы, выделение взвешенных и коллоидальных веществ, причем окисляемость жидкости понижается на 25—50%, а белковый аммиак на 18—27% (например сточные воды кожевенных заводов). Вся первая фаза протекает в течение всего 5—10 минут. Во вторую фазу идут уже процессы окислительные и бактериальные с окислением азота и сероводорода.

Активный ил получается путем продувания или самой сточной жидкости, что требует много времени, или осадков с фильтров или прудового ила. Черный прудовый ил при продувании становится бурым, вместо маслянистой липкой массы образуются легко отстаивающиеся хлопья.

Первоначальное население активного ила бывает то бедно, то сравнительно богато смотря по происхождению ила. В иных случаях оно состоит только из мелких *Flagellata* и *Ciliata*.

В аэротанках со сточными водами кожевенного завода в работающем активном илу при окисляемости выше 90 мг имеется масса бактерий; при понижении окисляемости ниже 90 мг бактерии исчезают. Из серных бактерий живут *Beggiatoa alba* и *B. leptomitiformis*. Эти бактерии, как известно, окисляют сероводород в серу, которая отлагается в их теле в виде блестящих капелек, а затем серу окисляют в серную кислоту. При плохой работе аэротанка серные бактерии выделяют серу, при хорошей она исчезает.

Из инфузорий постоянными обитателями ила являются *Opercularia coarctata* и *Vorticella microstoma*; другие инфузории встречаются редко. В нормальном состоянии *Opercularia* живет только при нормальной работе аэротанка; когда в нитях серных бактерий появляется сера, *Opercularia* инцистируется. При малом количестве органических веществ, при окисляемости около 20 мг, *Opercularia* вообще не развивается. Бесцветные жгутиковые (*Flagellata*) в большом количестве развиваются обычно при плохой работе аэротанка.

Все эти наблюдения доказывают полную возможность следить за работой аэротанков по составу и состоянию их живого населения, не прибегая к химическому анализу.

Население аэротанков с канализационными городскими водами гораздо богаче, чем описанные выше для вод с кожевенных заводов.

Жизнь в аэрофильтрах довольно разнообразна и представлена инфузориями, колдовратками и червями. Вследствие лучшей аэрации она почти всегда богаче, чем в обыкновенных биофильтрах.

Загрязнение морских вод. Загрязнению вследствие деятельности человека подвергаются не только пресноводные замкнутые бассейны и реки, но даже берега морей и океанов, особенно в тех случаях, когда сточные воды спускаются в более или менее замкнутые заливы и бухты. Наличие крутых и обрывистых берегов или постоянных более сильных течений ослабляет загрязнение.

Одним из главнейших показателей загрязнения моря является необы-

чайное развитие ульвы, которая, например в бухте Бельфаста в Ирландии, при отмирании и гниении заражает не только воду, но и воздух на далеком расстоянии. В бухте Гельсингфорса показателем загрязнения является энтероморфа. В Неаполитанском заливе в загрязненных его частях в большом количестве живут: из червей—разные виды *Arenicola*, *Capitella capitata*, *Spirographis spаланзани* и др.; из иглокожих—*Asterias tenuispina*; из моллюсков—*Tapes aureus*, *Doris verrucosa* и пр.; из мшанок—разные виды *Bugula*; из ракообразных—*Nebalia galathea*; из оболочников—колониальные *Botryllus* и *Cione intestinalis*.

Arenicola и *Capitella capitata* являются типичными показателями загрязнения и в Черном море у Севастополя. В 1914 г. в этом городе была выпущена в море канализация. За 15 лет своего действия она сделала богатый и разнообразно населенный устричник, расположенный недалеко от ее выхода, совершенно бедным и жалким.

Так же как и в пресной воде, тифозные, холерные и сибиреязвенные бактерии сохраняют свою жизнедеятельность и в морской. Имеются данные, которые указывают, что эти бактерии в стерилизованной морской воде находят себе достаточно хорошие условия существования и только медленно уменьшаются в числе. В нестерилизованной воде вследствие борьбы с другими бактериями они погибают скорее, но все же могут жить достаточно долго, например холерные бактерии до 43 дней.

Доказано, что мидии и устрицы являются переносчиками тифозных бактерий, и употребление в пищу таких зараженных моллюсков вызывает целые эпидемии. Нельзя забывать, что в целом ряде стран, как Италия, Англия, Америка, устрицы и мидии являются обычной пищей. У нас мидии употребляются в большом количестве в пищу жителями побережий Черного моря.

Те же моллюски, особенно мидии, способны без вреда для себя поглощать даже настоящие яды, как стрихнин и др., если эти яды попадают в обитаемые ими районы. При выдержке в чистой воде моллюски освобождаются от бактерий и ядов и становятся безвредными при употреблении в пищу.

На многих промысловых животных загрязнение их мест обитания действует крайне неблагоприятно. Так например по данным для северной части Адриатического моря у Ровиньо сильно уменьшилось количество омаров и крабов, *Maia squinado*; перестали размножаться вкусные сепии; из рыб уменьшились в количестве султанки—*Mullus*, *Pagellus* и *Dentex*, меньше стало ловиться даже *Box salpa*—рыбы, в общем типичной для загрязненных мест и питающейся ульвой.

ГЛАВА ШЕСТАЯ

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ И РАСТВОРЕННЫХ В ВОДЕ ГАЗОВ

1. КОЛИЧЕСТВО И ПРОПОРЦИИ РАСТВОРЕННЫХ В ВОДЕ ГАЗОВ

Главнейшими газами, растворенными в воде, являются кислород, азот, углекислота и в известных случаях сероводород и метан. Основная масса этих газов, кроме двух последних и отчасти CO_2 , абсорбируется поверхностными слоями воды из атмосферы и затем уже течениями разносится по всей толще водоемов, в частности—в океанах вплоть до самых больших глубин. Простая диффузия газов сверху вниз, при полном покое воды, в силу своей медленности практически в жизни водоемов не играет никакой роли. Значительно меньшая часть основных газов поступает в воду в результате процессов жизни и посмертного разложения гидробионтов.

Производителями кислорода в самой толще воды являются растения, как планктические, так и донные, выделяющие на свету днём O_2 в процессе фотосинтеза: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} = \text{HCOH} + \text{O}_2$ (формальдегид и O_2). По одной из теорий хлорофил сам вступает в соединение с CO_2 ; это соединение под влиянием поглощенной солнечной энергии дает первый продукт ассимиляции—формальдегид и отщепляет O_2 .

Некоторая часть растений живет и ниже собственно ассимиляционной зоны бассейнов, верхних слоев их эпилимниона, и выделяет O_2 и в более глубокие слои воды.

Углекислоту выделяют в воду все гидробионты в процессе дыхания. Другая часть углекислоты, а также сероводород и метан получаются в процессе гниения и разложения водных организмов. Часть свободного азота дают денитрифицирующие бактерии.

В то время как наземные организмы окружены воздушной газовой средой из N_2 и O_2 с небольшой примесью водяных паров, гидробионты окружены водой с небольшим количеством воздуха; действительно мы имеем: воздуха ($\text{O}_2 + \text{N}_2$) в литре воды при хороших условиях аэрации около 20—25 cm^3 , а в литре атмосферы 1000 cm^3 и только 0—40 cm^3 водяных паров. Количество газа, растворенного в литре воды, определяется формулой:

$$V = \frac{1000 \cdot \alpha_t \cdot p}{760}$$

В этой формуле α_t есть коэффициент абсорбции при температуре t , а p —давление газа (в миллиметрах ртутного столба).

Кислород и азот. Коэффициент абсорбции для разных газов различен. Этим объясняется тот факт, что количественные отношения между O_2 и N_2 , растворенными в воде, иные, чем между O_2 и N_2 в атмосфере, а именно:

в воде $\text{O}_2 : \text{N}_2 = 34 : 66$, приблизительно 1 : 2
в воздухе $\text{O}_2 : \text{N}_2 = 21 : 79$, приблизительно 1 : 4

т. е. в воздухе воды кислорода сравнительно больше, а азота меньше, чем в атмосферном воздухе.

Если мы сравним количества O_2 и N_2 , растворенных в воде, при разных условиях температуры и $S^0/_{00}$, то получим следующие данные:

Количество растворенных в воде атмосферных газов (1 см³ на литр)

При $S^0/_{00}$	Кислород				Азот			
	0	10	20	35	0	10	20	35
При $t^\circ -2^\circ$	10,88	10,18	9,50	8,47	19,45	18,18	16,90	15,00
» 0°	10,29	9,65	9,01	8,03	18,56	17,37	16,18	14,40
» $+10^\circ$	8,02	7,56	7,10	6,40	14,97	14,13	13,27	12,00
» $+20^\circ$	6,57	6,22	5,88	5,35	12,54	11,93	11,32	10,40

Иначе говоря, количество растворенных в воде газов уменьшается как при увеличении $S^0/_{00}$, так и при повышении температуры. Большое количество газов мы имеем, с одной стороны, в водах менее соленых, с другой — в водах более холодных. Разница может быть весьма значительной; например количество O_2 при $S 35^0/_{00}$ и при температуре $+20^\circ$ вдвое менее количества O_2 при $S 0^0/_{00}$ и при температуре -2° .

Среднее количество O_2 и N_2 при средней температуре в различного рода водах выражается приблизительно следующими данными:

В 1 л речной воды	6—8	см ³ O_2 и 13—17	см ³ N_2
» 1 » прудовой »	7,9	» O_2 и 15	» N_2
» 1 » морской »	4,8—6,8	» O_2 и 12,5—14,1	» N_2

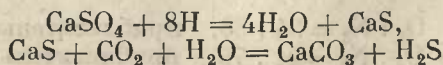
Наибольшее количество O_2 и N_2 в море, а именно 23,58 см³, было обнаружено «Челленджером» в холодном Антарктическом океане, наименьшее — 11,85 см³ в западно-тропической части Атлантического океана.

Из пресных вод наибольшим количеством O_2 отличаются быстротекущие холодные ручьи, а пересыщенностью — водоемы в периоды цветения.

У г л е к и с л о т а. Чистая вода поглощает CO_2 из воздуха в количестве 0,3—0,5 см³ на литр; то же количество CO_2 , около 0,3 см³, заключается в литре воздуха, т. е. коэффициент абсорбции углекислоты водой при средних температурах почти равен единице. Однако фактически вода в природе поглощает углекислоты во много раз более благодаря тому, что поступающая в воду CO_2 связывается в нейтральные и кислые карбонаты, в $CaSO_3$ и $Ca(HCO_3)_2$. Так например морская вода с щелочностью 26 и активной реакцией $pH=8,1$ (объяснение этих терминов см. ниже, глава VII) содержит на литр до 48 см³ CO_2 , из этого количества около 0,5 см³ приходится на HCO_3 и растворенную CO_2 ; остальные же 47,5 см³ связаны с щелочами.

Для животных CO_2 является ядом. Для большинства растений наличие CO_2 — необходимое условие существования. Общий круговорот CO_2 в природе изображен на рис. 139.

С е р о в о д о р о д образуется в водоемах при гниении белков на больших глубинах при слабом проветривании или при восстановлении сульфатов бактериями, особенно родом *Microspira* (сульфатредуцирующие бактерии), причем сульфаты переводятся в карбонаты. Происходит это вероятно согласно формулам:



В глубинных слоях даже нормальных озер количество H_2S доходит до $0,5 \text{ см}^3$ на литр. В Черном море на глубинах 300—500 м имеется 4 см^3 H_2S , а в придонных—даже $6,5 \text{ см}^3$; при этом кислород отсутствует, и никакая жизнь кроме бактериальной там невозможна. В Хеммельсдорфском озере около Любека количество H_2S доходит до 304 мг (3 см^3) на литр. H_2S , растворенный в воде даже в небольших количествах, является сильным ядом для большинства животных и растений; в нем гибнут и сернистые бактерии, если они не могут получить кислорода для окисления.

Однако некоторые водоросли, как *Oscillatoria coelurescens*, коловратка *Brachionus pala*, *Cyclops strenuus*, *Coleps hirtus* и ряд других Ciliata, вероятно и *Asellus aquaticus*, способны существовать некоторое время в воде, зараженной сероводородом.

Метан, или болотный газ (CH_4), образуется в довольно значительном количестве летом на глубине некоторых озер, главным

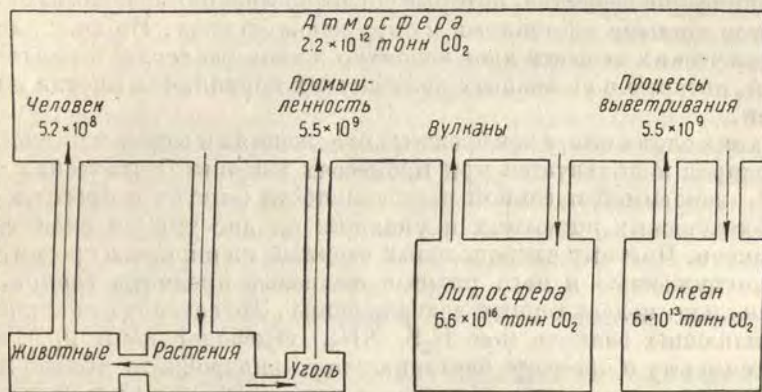


Рис. 139. Общий круговорот CO_2 в природе; цифры со словом «тонн» указывают наличное количество CO_2 ; цифры без этого слова—годовое количество.

образом за счет разложения клетчатки. Количество метана может доходить до $38,5 \text{ см}^3$ на литр. В сентябре в озере Мендота придонные слои содержат до $6,1 \text{ см}^3$ CH_4 . Повышение количества CH_4 в воде сопровождается быстрым падением кислорода. Для животных CH_4 ядовит.

II. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОРГАНИЗМОВ И РАСТВОРЕННЫХ В ВОДЕ ГАЗОВ

1. Газы и организмы

К газовому составу воды, точно так же как и к солевому, разные гидробионты относятся по-разному; поэтому общий газовый режим бассейна является фактором специального отбора, и население например сапробных гниющих бассейнов с малым количеством O_2 будет совершенно другим сравнительно хотя бы с населением небольшого водоема, но заполненного летом водными растениями, с водой, пересыщенной O_2 . И в одном и том же бассейне, поскольку имеется разница в вертикальном распределении газов, население различных слоев по вертикали будет различным. Но не только распределение организмов зависит от газового состава воды. Сами организмы меняют газовый состав среды, и в ряде случаев например вертикальное распределение газов не столько зависит от физико-химических причин, сколько от живых организмов или их трупов.

Производство и потребление O_2 в водоемах. Мы уже говорили выше о растениях как производителях O_2 в самой толще воды. В периоды цветения количество выделяемого растениями O_2 нередко оказывается настолько значительным, что при благоприятных условиях, тихой погоде и пр., на-

ступает перенасыщение воды этим газом сравнительно с нормой при данной температуре. Для американских озер описаны случаи перенасыщения, доходившего до 364%.

Потребителями O_2 в процессе дыхания являются все гидробионты как животные, так и растения. Однако общее количество O_2 , выделяемого растениями в воду бассейна, и общее количество O_2 , поглощаемого гидробионтами в процессе дыхания, установлены пока для немногих водоемов.

При процессах гниения гидробионтов тоже поглощаются значительные количества O_2 . Для трупов растений оно равно приблизительно тому количеству O_2 , которое было в свое время выделено ими в процессе фотосинтеза.

В толще воды процессам гниения могут подвергаться не только трупы, но и растворенные в воде органические вещества (продукты распада трупов) и те органические вещества, которые согласно мнению некоторых авторов выделяются живыми растениями в окружающую воду. На счет растворенных органических веществ идет вероятно жизнь бактерий, криптонад и хромулин, которые в громадных количествах появляются иногда в области пелагиали.

В верхних слоях ила, в прибрежных отложениях и в самых нижних слоях воды кислород используется при процессах гниения бентических водных растений, заносимой наземной растительности (листья в пресных водах), трупов бентических животных и упавших на дно трупов планктических гидробионтов. Поэтому сапропелевый озерный ил является средой, лишенной O_2 ; погруженные в него ржавые железные предметы (якоря, ведра) через несколько недель теряют всю ржавчину. Это зависит от наличия в илу восстанавливающих веществ (как H_2S , NH_3 , углеводороды и пр.), которые образуются в илу в процессе бактериального анаэробного обмена веществ. По этой же причине ил для живущих в нем тубифицид не может служить дыхательной средой, он доставляет им только убежище и пищу. Необходимость, с одной стороны, иметь чистую воду для дыхания, с другой стороны — ил как пищу и убежище обуславливает специфическое распределение тубифицид у поверхности ила.

Самый верхний слой ила часто имеет коричневую, ржавую окраску в противоположность более глубоким, часто совсем черным (вследствие присутствия сернистого железа) слоям; самые верхние слои ила являются своего рода решеткой, не пускающей O_2 в более глубокие слои. В этих верхних слоях процветает специфическое население из серобактерий (*Veggiatoa*) и пурпурных бактерий, которые нуждаются в сероводороде для дыхания кислородом; последнее протекает у них в две фазы: 1) $2H_2S + O_2 = 2H_2O + S_2$, причем сера отлагается в теле бактерий в виде полужидких капель, а затем она окисляется: 2) $S_2 + 2H_2O + SO_2 = 2H_2SO_4$. При соответствующих условиях в родниках, в термах, в мелких спокойных морских заливах, особенно в лиманах, пурпурные бактерии развиваются в таком количестве, что вода нередко на больших пространствах кажется окрашенной в красный цвет.

Кипяченая вода содержит, как известно, очень мало O_2 , и для водных организмов, очень нуждающихся в кислороде, она является ядом. Мелкие виды веснянок (*Plecoptera*) через несколько минут после помещения в такую воду впадают в оцепенение, а через два часа пребывания в ней умирают.

Наконец кислород идет и на чисто химическое восстановление выделяющегося в бассейне H_2S .

Морские бассейны. Сероводородное брожение в Черном море. В наиболее изученном Атлантическом океане распределение O_2 в связи с широтами и глубинами в схеме представляется в следующем виде (1 см³ на литр):

Широта	0—500 м глубины	500—1 000 м глубины	1 000—5000 м глубины
60—30° сев. шир.	4—7	3—6	4—6
30—0° » »	1—5	1—4	2—5
0—30° юж. шир.	1—6	1—5	3—5
30—60° » »	4—8	4—6	4—5

Отсюда видно, что O_2 в довольно значительном количестве доходит и до больших глубин, что обуславливает возможность существования глубинной жизни. Наименьшее количество кислорода имеется в области экватора, на расстоянии 30° к северу и к югу от него. При этом наибольший дефицит O_2 сравнительно с насыщением оказался не в глубинных слоях Атлантики, а в слоях около 500 м глубины, приблизительно у 10° северной и 10° южной широты; в этих двух пунктах дефицит доходит до 5—6 см³. Даже в поверхностных слоях дефицит все же бывает от 0 до 1 см³ (рис. 140, 1, 2). Жизнь была найдена на всех до сих пор исследованных глубинах мирового океана. Правда на глубинах свыше 4 500 м жизнь крайне бедна, однако не вследствие отсутствия здесь кислорода. Необходимо заметить, что хотя свободный кислород и является непременным условием существования высшей жизни, однако для богатого развития водной жизни вовсе не требуется обязательно максимальных количеств кислорода. Дело в том, что кровяные пигменты, как гемоглобин, так и гемоцианин, могут связывать до 80% того количества O_2 , которое они вообще способны взять, даже при падении давления этого газа в окружающей среде до 30 мм.

Водоросли могут использовать O_2 окружающей их воды вплоть до полного его исчезновения. Этим и можно объяснить те случаи, когда богатая морская жизнь оказывается в районах с малым количеством O_2 , что имеет место например в Панамском заливе. Там при горизонтальном лове в слоях воды на глубине 25 м при 95% насыщения O_2 было поймано 100 см³ планктона, а на глубине 300 м всего при 2% насыщения было поймано планктона в 10 раз более—1 000 см³. В Караибском море, на другой стороне Панамского перешейка, большему количеству кислорода соответствует и большее количество планктона.

Разительным примером влияния газов на распределение гидробионтов является так называемое сероводородное брожение в Черном море. Благодаря заражению нижних слоев воды H_2S растительное и животное население этого моря не может спускаться в среднем ниже глубин в 100—200 с небольшим метров; вся же остальная громадная толща воды этого моря при средней его глубине в 1 200 м и при максимальной в 2 244 м остается населенной только бактериями. Там господствует выделяющая H_2S сульфатредуцирующая бактерия *Microspira*; бактерии же, разлагающие белки с образованием H_2S , отступают совершенно на задний план; из общего количества H_2S в Черном море на их долю приходится 0,4—0,6%, все остальное—на долю *Microspira*. Верхняя граница H_2S определяется пределами вертикальной циркуляции вод Черного моря; при наличии циркуляции H_2S окисляется по формуле: $2H_2S + O_2 = 2H_2O_2 + S_2 + 122 \text{ кал.}$ Эта верхняя граница H_2S , являющаяся вместе с тем в основе и нижней границей животной и растительной жизни, не представляет собой горизонтальной поверхности. Дело в том, что в Черном море имеются два круговых течения: одно в восточной, другое в западной его половине, из которых каждое заключает в себе галостатическую область. В центрах этих областей H_2S поднимается выше, к краям опускается; поэтому нижняя граница животной и растительной жизни в Черном

море имеет форму двух куполов. Максимальная глубинная граница животной жизни в Черном море у берегов Кавказа 175—200 м, у южных берегов Крыма 150—175 м, наименьшая глубина—100—125 м;

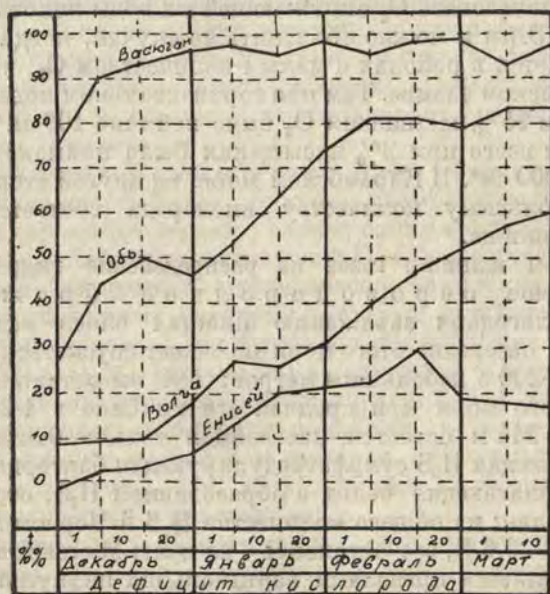
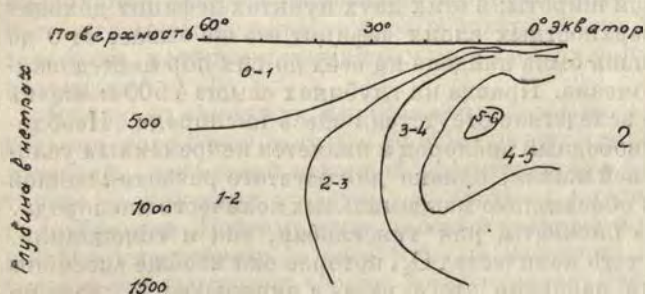
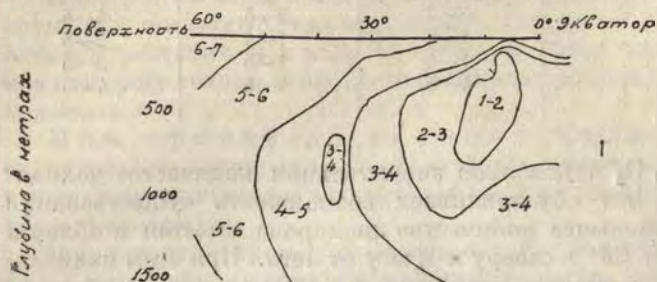


Рис. 140. Кислород в водных бассейнах.

1—количество O_2 (в cm^3), растворенного в литре воды, в северной части Атлантического океана; 2—дефицит O_2 (в cm^3 на литр, там же); 3—зимний дефицит O_2 в реках: Енисее, Волге, Оби и Васюгане (приток Оби).

планктон спускается в Среднем Каспии до 600 м, а в Южном—до 800 м.

Заражение сероводородом глубин Черного моря не связано с прорывом Босфора в четвертичную эпоху, как думали еще недавно, а представля-

граница прибрежно-го планктона часто лежит ниже границ прибрежной донной жизни.

При сопоставлении факторов, сопровождающих исчезновение животной и растительной жизни, оказалось следующее: количество кислорода на границе этой жизни бывает обычно менее 0,5 cm^3 на литр, часто менее 0,3 cm^3 и доходит даже до <0,1 cm^3 .

Там, где граница жизни лежит глубже, мы имеем повышенные температуры и $S^{0/00}$ сравнительно с температурой и $S^{0/00}$ тех же глубин соседних станций.

С наличием какого-либо определенного количества H_2S граница жизни не совпадает. Тонкий слой с последними следами животной жизни может лежать и целиком вне сероводородной области и отчасти или целиком в верхних ее пределах.

Сероводородное брожение имеется и в Каспийском море, но там пределы жизни другие; нижняя граница бентоса идет по глубинам около 400 м, иногда глубже, приблизительно до 460 м; граница зоопланктона от 400 м и до 600 м; нано-

ет собой гораздо более древнее явление; в части олигоцена и в течение почти всего миоцена сероводородное заражение глубинных частей бассейнов в Крымско-Кавказской области уже существовало. В настоящее время А. Д. Архангельский защищает тот взгляд, что нефть на Северном Кавказе, а вероятно и в ряде других бассейнов, возникла «за счет органического вещества, накопившегося в зараженных H_2S бассейнах и изменявшегося под влиянием жизнедеятельности каких-то, пока нам неизвестных бактерий...». Нефтеносные породы представляют всегда отложения морских или солоноватоводных бассейнов. Действительно в отложениях мидиевого и фазеолинового илов в Черном море мы имеем органического углерода до 3,41% (при отношении $C/N = 4-4,5$); в глубоководной серой глине того же моря—до 3,5% углерода (при отношении $C/N = 6-8$); наконец в глубоководной черной глине—до 13% углерода и более (при отношении $C/N = 11, 5-14,2$). В химических анализах морского планктона (по Брандту) величина C/N колеблется как раз от 6,1 до 13, 4. По таким же анализам грунтов пресноводных бассейнов СССР, произведенным Гильзенем, отношение C/N колеблется от 6,7 до 10,6. Таким образом почти не остается сомнений по вопросу о происхождении нефти от планктических организмов. По Кэлицкому нефть возникла в результате гниения зарослей zostеры.

Сероводородное заражение было найдено в ряде фиордов по берегам Норвегии; эти фиорды отделены от моря более или менее высокими барьерами, препятствующими полному обмену воды фиорда с океаном. Например в Мофиорде около Бергена O_2 почти нет, начиная с 60 м и до предельной глубины фиорда в 200 м, а имеется H_2S . В верхних прогретых и опресненных слоях воды этих фиордов с успехом разводят устриц. Однако бывают такие случаи, когда H_2S поднимается выше обычного, и тогда устрицы гибнут. Временное исчезновение O_2 приводит к так называемым «з а м о р а м», имеющим место сравнительно редко в морях и более часто в пресноводных озерах и прудах, особенно зимой, и даже в реках, как Обь (см. ниже). Так, при тихой погоде в Азовском море, при максимальной глубине его всего в 12 м, количество O_2 в нижних слоях воды благодаря отсутствию циркуляции падает до нескольких долей кубических сантиметров на литр. O_2 расходуется там в особенно большом количестве на гниение массы органического вещества, которое скопляется на дне Азовского моря. Во время одного такого замора трал принес мертвых и полумертвых придонных бычков и массу *Cardium*, из которых до 60% тоже оказались мертвыми и разлагающимися. Иногда замор захватывает в некоторых пунктах Азовского моря и более поверхностные слои воды; тогда к берегу подходит множество рыбы, преимущественно мелкой, при этом происходит массовая гибель рыбы; трупы выбрасываются волнами на берег, где образуют слой толщиной в несколько дециметров.

Пресноводные бассейны. Стоячие воды; типы озер и количество кислорода. Количество органического вещества, которое отлагается в илу пресноводных водоемов, бывает громадным. Не говоря уже о дистрофных бассейнах с торфяными отложениями, органическая часть ила в озерах ряда олиготрофных бассейнов определяется в 10—12%, а в эвтрофных— в 42—58%.

Поскольку эти органические вещества гниют, сам гниющий ил и непосредственно прилегающие к нему самые нижние слои воды по вышеуказанным причинам бывают часто совершенно лишены кислорода; этому явлению дано название «м и к р о с л о и с т о с т ь к и с л о р о д а». Микрослоистость играет особенно большую роль в эвтрофных озерах. Микрослоистость следует за контурами дна водоема (рис. 141, 3), а потому при взятии проб воды может привести к ошибочным выводам. Например, определяя количество O_2 на горизонтали *hh*, мы не имеем права ограничиваться опреде-

лениями только по вертикали *a*, но должны произвести наблюдения по вертикали *b*. Антитезой микростратификации является макростратификация. Под термином макростратификация кислорода понимается наблюдае-

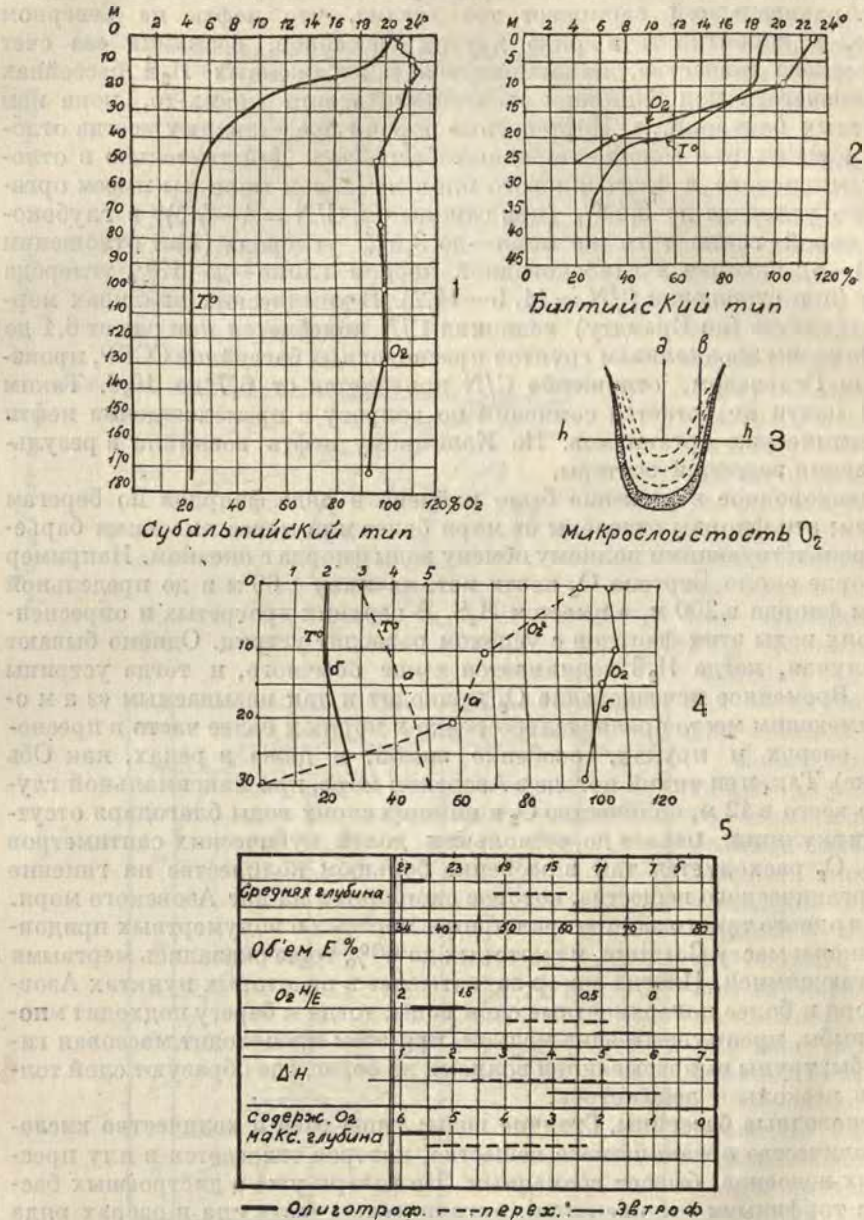


Рис. 141. Распределение температур, кислорода и других факторов в озерах. 1—летнее распределение (по вертикали) температур и кислорода в озерах субальпийского типа; 2—то же в озерах балтийского типа; 3—микростратификация кислорода в эвтрофном озере, заполненном илом (точечная тушевка); 4—зимнее распределение температур и кислорода в озерах балтийского типа (сплошные линии—для более глубоких, незамерзающих каждый год; пунктир—для менее глубоких и замерзающих ежегодно); 5—распределение кислорода и других факторов в озерах олиготрофного, переходного и эвтрофного типа.

мое в ряде озер различие в содержании O₂, связанное с вертикальным делением всей толщи воды на три слоя—эпилимнион, металимнион и гипolimнион, которые, как было указано раньше, зависят от вертикального распределения температуры летом. Фактически вертикаль-

ное распределение O_2 в более глубоких пресноводных водоемах оказывается весьма различным как в различных типах озер и других водоемов, так и в одном и том же водоеме в разные периоды его жизни и годового цикла существования.

В период весенней и осенней полной циркуляции воды (см. главу VIII) O_2 распределяется в озерах по вертикали почти равномерно, сверху донизу. В периоды же летней стагнации наблюдается большая разница между озерами эвтрофного (балтийского) и олиготрофного (субальпийского) типа (рис. 141, 1, 2, 3 и 142, 1, 2).

В озерах последнего типа (Женевское, Боденское) и в периоды стагнации, как летней, так и зимней, количество O_2 остается значительным вплоть до самого дна, не падая, даже в гипolimнионе, ниже 4—5 cm^3 на литр (50—60% насыщения).

В озерах первого типа — эвтрофных — картина представляется совершенно иной. Количество O_2 падает там от 4 и до 0 cm^3 . При этом в одних случаях параллельно скачку (быстрому падению) температуры в слоях металимниона в тех же слоях быстро уменьшается и количество O_2 , причем дальнейшее уменьшение с глубиной идет медленно, и минимум O_2 приходится у дна; в других же случаях минимум приходится не у дна, не внизу гипolimниона, а выше — в слоях металимниона.

Скачок кислорода можно объяснить следующим образом: если бы в бассейне не было течений, то в слоях эпилимниона, в пределах ассимиля-

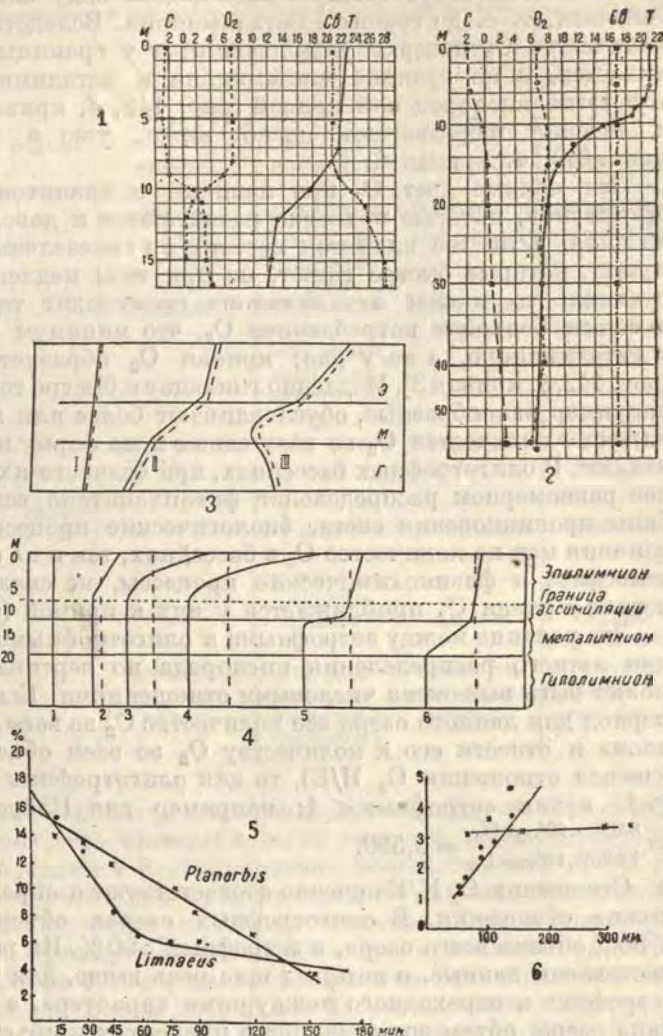


Рис. 142. 1—вертикальное распределение свободной углекислоты (С), кислорода (O_2), полусвязанной углекислоты (Сb) и температуры (Т) в озерах балтийского типа; 2—то же в озерах субальпийского типа; 3—влияние гниющего зоопланктона на кривую кислорода в олиготрофных (I) и в эвтрофных (II, III) озерах (Э—эпилимнион, М—металимнион, Г—гиполимнион); 4—образование нормальной кривой кислорода в эвтрофных озерах; 5—содержание кислорода в легких у *Planorbis* и *Limnaea* в зависимости от продолжительности пребывания их под водой; 6—кривая поглощения кислорода при увеличении давления кислорода (крестики—у краба, черные точки—у актинии).

ционной зоны, мы имели бы постепенное увеличение количества O_2 кверху вследствие наличия планктической растительности и поглощения кислорода из атмосферы (рис. 142, 4, кривые 1—4). Однако ежедневные конвекционные токи несут богатую кислородом воду вниз, до пределов своего действия, т. е. до границы металимниона. Вследствие работы этих токов количество O_2 наверху уменьшается, а у границы металимниона увеличивается, и на границе эпилимниона и металимниона получается крутой загиб кислородной кривой (рис. 142, 4, кривая 5). Ветровые волны и течения передвигают изгиб ниже, уже в область металимниона (рис. 142, 4, кривая 6).

Эти кривые дает O_2 при наличии в планктоне диатомей и других организмов, которые медленно разлагаются и довольно скоро опускаются вниз. Если же планктон состоит из синезеленых водорослей и флагаеллат, которые быстро гниют, но при этом медленно или вовсе не опускаются, то в слое металимниона происходит такое сильное гниение, с таким большим потреблением O_2 , что минимум O_2 получается именно в металимнионе, а не у дна; кривая O_2 образует в этом слое петлю (рис. 142, 3, кривая 3). Медленно гниющие и быстро тонущие организмы, как например ракообразные, обуславливают более или менее равномерное понижение количества O_2 во всех слоях и на форму кислородной кривой не влияют. В олиготрофных бассейнах, при бедности их планктоном и при более равномерном распределении фитопланктона вследствие большей глубины проникновения света, биологические процессы оказывают меньшее влияние как на количество O_2 в бассейнах, так и на его распределение, чем атмосфера и физикохимические процессы, не связанные с организмами; летняя кривая O_2 приближается у них к прямой (рис. 142, 3, кривая 1).

Эта разница между эвтрофными и олиготрофными бассейнами в отношении летнего распределения кислорода по вертикали, как оказывается, может быть выражена числовыми отношениями. Если вычислить в летний период для данного озера все количество O_2 во всем объеме воды гиполимниона и отнести его к количеству O_2 во всем объеме воды эпилимниона (символ отношения O_2 Н/Е), то для олиготрофных озер получится число > 1 , а для эвтрофных < 1 ; например для Плёнского озера O_2 Н/Е = $\frac{8\ 076 \cdot 10^8 \text{ см}^3 O_2}{13\ 900 \cdot 10^8 \text{ см}^3 O_2} = 0,580$.

Отношению O_2 Н/Е конечно соответствуют и определенные морфометрические отношения. В олиготрофных озерах объем эпилимниона будет $< 50\%$ объема всего озера, в эвтрофных $> 50\%$. На рис. 141, 5 наглядно сопоставлены данные, о которых шла речь выше, для озер эвтрофных, олиготрофных и переходного между ними характера, а именно: средняя глубина озера, объем эпилимниона в процентах к объему всего озера (объем Е%); описанное выше отношение O_2 Н/Е, затем дефицит кислорода в слое гиполимниона (в см^3 на литр, символ ΔH); и наконец содержание кислорода в максимальных глубинах; из этого рисунка ясно видно, что если перекрытие и существует, то только для озер переходного типа.

Что касается зимнего распределения O_2 по вертикали, то в олиготрофных бассейнах оно мало отличается от летнего; в озерах же эвтрофных общий дефицит O_2 в зависимости от степени эвтрофии может быть или очень большим, или небольшим или даже, наоборот, сменяться перенасыщением вследствие усиленного развития планктона, как бывает например в Плёнском озере.

Наблюдаемые отличия относительно влияния биологических процессов на кислородный режим (летом и зимой) в озерах олиготрофного, слабо и сильно эвтрофного типов сопоставлены в следующей таблице (см. стр. 260).

Реки и ключи. Известно, что в реках кроме продольного движения воды имеются еще движения, направленные поперек, вверх и в некоторых

	Олиготрофное озеро тропического типа	Эвтрофные умеренные озера		
		слабо эвтрофные		сильно эвтрофные
Озера	Боденское	Б. Плёнское	Фуре	Мендота
O_2 Н/Е	>1	<1	<1	<1
Влияние температуры на режим O_2	прямое	косвенное	косвенное	косвенное
Влияние биологических процессов на режим O_2	малое	решающее	решающее	решающее
Особенно на поглощение O_2	малое	летом преобладающее	решающее	решающее
Особенно на получение O_2	малое	очень сильное, в холодное время года преобладающее	имеется, но слабое	имеется, но слабое
Зимний режим O_2	не замерзает	подо льдом	подо льдом	подо льдом
$\Delta H + E$ (т. е. дефицит гипolimниона и эпилимниона)	—	отрицательный, т. е. имеет продукцию	небольшой	большой
Падение O_2 по вертикали	—	слабое	слабое	сильно выраженное
Возмещение O_2	преимущ. из атмосферы	большое влияние биогенных процессов	преимущ. из атмосферы	преимущественно из атмосферы

случаях винтообразные. На поворотах происходит перекручивание струй. Все это приводит к тому, что частицы воды из условий, неблагоприятных для насыщения O_2 , попадают в благоприятные. Вообще в реках кроме отдельных случаев, о которых будет сказано ниже, не наблюдается того недостатка O_2 , который так часто ощущается в озерах. Так, в Волге, под Саратовом, количество O_2 в верхних и нижних слоях колеблется в течение года в пределах от 3,93 до 9,15 см³ на л, т. е. вполне благоприятных для жизни. Только в затонах Волги под льдом в суровые зимы образуется H_2S и количество O_2 падает до нуля. В среднем же течении Волги количество кислорода у дна в среднем даже превышает количество кислорода в поверхностных слоях. В Москва-реке летом наблюдается перенасыщение кислородом, достигающее до 130% в береговой зоне и до 115% в середине реки. Количество кислорода в родниках, при выходе их на поверхность земли, незначительно; по данным для Германии оно колеблется от 0,28 до 3,52 см³ на литр, но при дальнейшем течении, как вообще в текучей воде, значительно увеличивается.

Замор в ряде водоемов и на реке Оби. Выше уже был описан замор на Азовском море. В пресноводных бассейнах термин «замор» прилагается особенно в рыбном хозяйстве к случаям массовой гибели рыб под влиянием тех или иных причин. Заморы происходят в бассейнах разного типа, в реках и озерах, как на севере, так и на юге; они могут быть явлением случайным для данного бассейна или же, наоборот, правильно повторяться из года в год. Описаны как летние заморы, так и зимние. Летние заморы имеют место ночью, «молниеносно», в период максимального развития

цветения, и, можно думать, происходят от недостатка кислорода, почти целиком в данных условиях расходуемого на дыхание массы планктонических растений,—так по крайней мере полагают рыбоводы. Основная причина зимних заморов—потребление O_2 на разложение органических остатков, покоящихся на дне бассейна. В рыбных прудах при наличии зимнего замора первыми подходят к прорубям водяные клопы; сначала идет *Corixa*, за ним через несколько дней следуют водяные скорпионы (*Nepa*), позже гладыши (*Notonecta*). Лишь после них появляется рыба; выносливее рыбы оказываются жуки-плавунцы (*Dytiscus*), и позже всех, уже при сильном гниении воды, подходят жуки-зодолубы (*Hydrophilus*). Все эти организмы, кроме рыбы, не могут пользоваться воздухом из воды, а берут атмосферный; вероятно во время замора уничтожаются и все подледные скопления воздуха.

Грандиозным примером замора является известный ежегодный замор рыбы на реке Оби. Ежегодно с конца декабря или начала января в верхнем течении Оби, километров за 200 к северу от Томска, вода под льдом начинает постепенно приобретать затхлый запах («дух») и ржавый вкус; затем на нижней стороне льда появляется бурая окраска («насад»), а вскоре и вся вода окрашивается в бурый цвет, который со временем все усиливается от наличия «ржавца»—мельчайших частиц, напоминающих ржавчину, которые оседают на всех подводных предметах. На рыбном населении все эти изменения в качественном составе воды проявляются катастрофически: застигнутые сильным замором рыбы погибают. Но обычно в начале замора прежде всего мальки, а затем и взрослые особи рыб устремляются все в большем количестве к «живцам»—незамерзающим местам реки, к родникам и к прорубям; однако скоро и этих средств для спасения становится недостаточно, и рыбы оказываются вынужденными спускаться вниз по реке, в районы, куда замор еще не успевает дойти. Особи, не успевшие уйти, смотря по степени замора либо засыпают, либо становятся «томными», полусонными и проявляют лишь слабые активные движения.

Замор опускается по реке очень быстро, по 30—40 км в сутки; в течение 1,5—2 месяцев он проходит громадный путь в 1 800 км до низовой Оби, где и появляется в феврале или в начале марта; кончается замор смотря по местности в мае или в начале июня, при поступлении внешней воды, незадолго до полного вскрытия реки. Всего хуже выносят замор сиговые и нельма, лучше—черная рыба (язь, сорога и др.), мало страдают от замора пескарь и карась. Замора обские рыбаки с нетерпением ждут; на нем основан их очень прибыльный «духовой» промысел. Перегораживая реку, они вылавливают очень много бегущей от замора рыбы, как взрослой, так и мальков, и этим усугубляют и без того вредное действие замора.

Несмотря на всю грандиозность протяжения обского замора до сих пор еще не хватает точных научных данных для его объяснения; однако едва ли можно сомневаться в том, что рыба гибнет от удушья, не имея достаточного количества кислорода для дыхания,—об этом свидетельствуют раскрытый до последней степени рот и бледные жабры у погибших особей, устремление еще живых рыб к живцам и вниз по Оби и нечувствительность к замору таких видов, как карась, часто живущий в заиленных бассейнах, где и обычно бывает мало кислорода. Относительно же того, какими причинами обуславливается недостаток кислорода, пока возможны лишь предположения. Можно думать, что притоки Оби в том районе, откуда начинается замор, из области непроходимых болот Васюганна, несут очень много закисных соединений Fe, которые, превращаясь в окислы, берут у Оби ее кислород,—окисляться могут углекислые, хлористые и сернокислые соединения железа (по формуле $2FeCO_3 + O + 3H_2O =$

$=2\text{Fe}(\text{OH})_3 + 2\text{CO}_2$ и другим). В результате будет всегда получаться гидроокись железа $\text{Fe}(\text{OH})_3$. Малая вода, толстый лед, глубокий снег— все это факторы, уменьшающие количество кислорода в воде и тем самым увеличивающие силу замора.

Однако в более новых исследованиях по этому вопросу (1928 г.) ряд авторов указывает, что «ржавец» $\text{Fe}(\text{OH})_3$ есть явление, сопутствующее замору, а не его причина. Дело в том, что питание Оби идет из заболоченных пространств, бедных кислородом и богатых закисными соединениями. Притоки Оби— Васюган, Кеть, Тымь—несут огромные количества гуминовых веществ. В присутствии соединений железа, как окисных, так и закисных, окисление гуминовых веществ идет особенно энергично; это окисление гуминовых веществ и есть вероятно основная причина замора. Дефицит O_2 в Оби и Васюгане (рис. 140, 3) в период январь—март громаден, доходя до 97,93%, что намного превышает зимний дефицит Волги и Енисея. Относительно количества гибнущей от замора рыбы, не принимая во внимание деятельности человека, мнения расходятся. По данным одних наблюдателей невозможно представить себе всю эту массу мертвой рыбы, которая плывет под льдом вниз по течению; по данным других такая картина преувеличена. Ввиду того, что замору подвергается преимущественно туводная рыба, а большинство сиговых ко времени замора уходит в море, можно согласиться со вторыми; однако необходимо помнить, что год на год может не приходиться и что в отдельные годы печальные результаты замора могут быть действительно грандиозны, особенно если и хозяйственная деятельность человека проводится неумело.

В некоторых притоках реки Оби замора не бывает совершенно, в других он развивается самостоятельно. Относительно судьбы других гидробионтов во время обского замора еще ничего неизвестно.

2. Процессы дыхания у гидробионтов; ассимиляция CO_2

Сравнение процессов дыхания в воде, в атмосфере и в разных условиях солености

С растворенными в воде газами, особенно с кислородом и углекислотой, водные организмы неразрывно связаны процессами своего дыхания, состоящими в основе, как и у наземных организмов, в поглощении O_2 и выделении CO_2 . Поглощенный O_2 сжигает часть органических веществ данного животного или растения, и полученная энергия идет на те или иные процессы их жизни. Одним из продуктов этого сжигания является CO_2 , которая организму более ненужна и действует на него как яд, а потому должна быть из него удалена, что и имеет место в действительности. Действующими силами в этом процессе дыхания являются сравнительно простые силы диффузии; только при наличии диффузии O_2 из окружающей среды в организм возможно получение организмом кислорода, только при наличии обратно направленной диффузии углекислоты из организма в окружающую среду возможно удаление из тела углекислоты. В этом отношении нет разницы между водно- и воздушнодышащими организмами: и те и другие в отношении дыхания и выдыхания одинаково подчиняются законам диффузии. Дело однако в том, что самая диффузия в водной и воздушной среде протекает далеко не одинаково, что является причиной ряда различий в построении дыхательных органов водно- и воздушнодышащих организмов. При сравнении условий дыхания на воздухе и в воде прежде всего бросается в глаза разница в количестве кислорода, имеющегося в распоряжении воздушных и водных организмов. В литре воздуха заключается 210 см³ кислорода, а в литре воды около—7 см³, т. е. в 30 раз меньше. Следовательно по абсолютной величине количе-

ства заключенного в ней кислорода вода является крайне неблагоприятной средой; это неблагоприятие ни в какой мере не улучшается тем обстоятельством, что сам растворенный в воде воздух вследствие большей абсорбции водой кислорода сравнительно с азотом имеет больше кислорода, чем атмосферный воздух, так как взаимоотношения O_2 и N_2 не играют никакой роли в процессах дыхания.

Большую роль в этих процессах играет скорость диффузии. Скорость диффузии газов в воде прямо пропорциональна коэффициенту абсорбции и разнице давлений и обратно пропорциональна корню квадратному из плотности или молекулярного веса абсорбируемого вещества. Поэтому для углекислоты она будет почти в 25 раз больше, чем для кислорода. Давление газа P , или напряжение газа в жидкости, выражается формулой $P = \frac{V \cdot 760}{1000 \cdot \alpha_2}$ мм ртутного столба; оно обратно пропорционально коэффициенту абсорбции; поэтому при одинаковом количестве O_2 и CO_2 в данном объеме воды давление CO_2 (согласно вышеприведенному коэффициенту абсорбции) будет в 30 раз меньше давления O_2 . Кроме того CO_2 поглощается в воде кальциевыми солями, поэтому очень часто ее давление в воде бывает равно почти нулю, что в силу законов диффузии существенным образом облегчает отдачу организмами выдыхаемой ими CO_2 в воду.

Как бы ни был подвижен воздух вокруг наземных организмов, самые процессы их дыхания совершаются в более или менее замкнутых полостях—легких, трахеях и т. д., где выделенная CO_2 скопляется и затрудняет дальнейшую диффузию, чего у первичноводных организмов при нормальных условиях никогда не наблюдается.

Таким образом оказывается, что в отношении двух основных явлений, из которых складывается процесс дыхания, принятие кислорода и удаление углекислоты,—вода и воздух диаметрально противоположны: восприятие кислорода легче и выгоднее в воздухе, а отдача углекислоты в воде. Этим легко объясняется и тот факт, что живущая в воде лягушка воспринимает кислород легкими, а отдает углекислоту через кожу в воду. С другой стороны, именно недостатком в воде кислорода, столь необходимого для высшей, более интенсивной жизни, можно объяснить и то явление, что эволюция водной жизни не пошла дальше рыб и все дальнейшие высшие организмы являются уже наземными, дышащими прямо атмосферным воздухом. Ни одно из млекопитающих, ставших даже всесторонне приспособленным вторичноводным организмом, не выработало жабр, все они остались при воздушном дыхании, как ни затруднительно оно для них. Дельфин например в деятельном состоянии должен высовывать из воды свое дыхало каждые три минуты.

Насколько в общем низок газовый обмен у первичноводных животных, показывает количество углекислоты, выделяемой животными в течение часа на грамм их собственного веса; у наземных животных это количество оказывается в 10, 100 и более раз выше, чем у водных, например у устрицы 0,02 мг, у рака 0,06 мг, у акулы 0,09, у гольяна 0,22 мг против 6,48—у человека, 14—у кролика и 22—у петуха.

Лишенное кислорода млекопитающее умирает почти моментально, амёба при тех же условиях прекращает свои движения и погибает только через 24 часа.

Процессы дыхания в пресной воде являются более затруднительными сравнительно с дыханием в более соленых водах. Это может быть объяснено тем, что отдача углекислоты происходит легче в соленой воде, где имеется больше монокарбонатов, которые химически связывают выделяемую организмами углекислоту. Количество поглощаемого кислорода у эвригалинного *Balanus crenatus* при солености 12—35‰ практически

не зависит от солености окружающей среды; но при солености 0—10‰ оно находится в полной зависимости от нее. Минимум поглощаемого кислорода приходится на пресную воду и на соленость до 6‰, при солености 7—8—9‰ газовый обмен на 15—30% превосходит минимальный. В среднем при солености ниже 10‰ количество поглощаемого баланусами кислорода в 3—4 раза меньше, чем при солености выше 12‰.

Отношение газов, потребляемых и выделяемых водными животными. Анаэробизм. Роль газов в распределении водных животных

При общем малом газовом обмене различные водные животные обладают однако различной интенсивностью дыхания. Ее можно выяснить, если имеющиеся величины отдельных наблюдений привести к количеству поглощаемого в течение одного часа кислорода (в см³), приходящегося на 1 кг сырого веса данного организма. Но так как нередко энергия у животных получается не только за счет поглощенного кислорода, но и за счет других процессов, дающих в конце концов тоже СО₂, как и процессы обычного дыхания, то для получения более полной картины газового хозяйства среды, поскольку оно зависит от животных, надо принять во внимание и количество выделяемой ими СО₂. Тогда можно вычислить так называемый дыхательный коэффициент, именно отношение $\frac{CO_2}{O_2}$. Наблюдения подобного рода очень сложны, обобщений еще очень мало, и можно привести лишь в качестве самой общей ориентировки выборку ряда следующих цифр:

Животные	O ₂ в см ³	$\frac{CO_2}{O_2}$	Животные	O ₂ в см ³	$\frac{CO_2}{O_2}$
Губка (Suberites)	6,5	6,5	Креветка (Palaemon) . .	125,0	0,83
Ктенофора (Cestus)	2,6	0,79	Омар (Homarus)	68,0	0,8
» (Ceroë)	5,0	0,84	Сальпа (Salpa)	8,1	1,12
Медуза (Rhizostoma) . . .	7,2	0,9	Ланцетник (Amphioxus)	35,7	0,96
Морская звезда (Asteracanthion)	32,0	0,79	Карп (Cyprinus) при 8°	25,0	0,72
Гологурия (Cucumaria)	13,3	3,0	» при 24°	104,5	0,83
Пиявка (Hirudo)	22,98	0,69	Камбала (Pleuronectes)	80,0	0,6
Устрица (Ostrea)	13,4	0,79	Султанка (Mullus)	171,0	0,86
Мидия (Mytilus)	12,2	0,76	Морской петух (Trigla)	94,5	0,71
Восьминог (Octopus)	44,1	0,86	Гольян (Phoxinus)	140,0	0,86
Рак (Astacus)	38,0	0,86	Форель (Salmo) при 10°	100,0	—
Бокоплав (Gammarus) . . .	132,0	0,72	» при 15°	220,0	—

На основании этой таблицы прежде всего выделяются Suberites, Cucumaria и Salpa, у которых дыхательный коэффициент более единицы, т. е. они выделяют СО₂ больше, чем поглощают кислорода; они способны, вероятно как и анаэробы, живущие в бескислородной среде, к так называемому интрамолекулярному дыханию, о котором будет сказано ниже. У прочих отношение меньше единицы, но нигде не спускается ниже 0,6. Что касается абсолютной величины объема поглощаемого кислорода, то она колеблется в необычайно широких пределах—от 29,6 до 220 см³ на килограмм сырого веса. Эти колебания тем более замечательны, что дело идет об организмах, живущих в воде с одинаково нормальным содержанием кислорода. Особенно низкие цифры поглощаемого кислорода наблюдаются у планктических организмов: у ктенофор, медуз и сальп; известно то необычайно большое количество воды, которое они в себе заключают,

и возникает вопрос, насколько правильно при сравнении количества O_2 , поглощаемого разными животными, брать их сырой вес, а не вес органического сухого вещества, исключая, с одной стороны, воду, а с другой—и тяжелые, но почти сплошь неорганические образования, как раковины моллюсков и пр. Тогда цифры, выражающие количество поглощаемого кислорода у планктических организмов, повысятся, и разница между планктическими и непланктическими организмами несколько сгладится. Как и следовало ожидать, количество O_2 , поглощаемого подвижными организмами, как креветки и бокоплавцы, как рыбы султанки и гольяны, весьма значительно и далеко превосходит количество O_2 , поглощаемого даже их ближайшими, но менее подвижными сородичами, как омар, камбала и карп (у последнего при низких и средних температурах). Поэтому понятно, что в вопросах рыборазведения большую роль играет количество O_2 , растворенного в воде. Карп может прекрасно жить в такой воде, где форель погибает через несколько часов.

Об увеличении количества поглощаемого организмами O_2 при повышении температуры будет сказано ниже в главе, посвященной роли и влиянию этого фактора. Здесь же мы должны указать на следующее весьма важное обстоятельство. Если для данного организма, положим при 15° , оптимальное количество O_2 есть 10 мг/л, то при повышении температуры на 10° эта оптимальная потребность по закону Вант-Гоффа увеличивается вдвое; конечно ее можно вычислить и для всех промежуточных и других температур. Ее отношение в процентах к фактическому количеству кислорода в бассейне называется по предложению Руттнера «дыхательным значением кислорода». Слои с наибольшим дыхательным значением кислорода могут и не совпадать с теми слоями, в которых имеется наибольшее абсолютное количество O_2 . Так например в Kellersee 16 августа 1916 г. наибольшее количество кислорода было у поверхности (121,6% насыщения), а наибольшее дыхательное значение—на глубине 5 м (при 114,8% насыщения). В других случаях разница в слоях еще разительнее: наибольший процент насыщения O_2 в поверхностных слоях, а наибольшее дыхательное значение—на глубине 80 м (при 86,4% насыщения).

К увеличению кислородного давления гидробионты относятся различно. Планктические организмы с малым количеством сухого органического вещества и все организмы, снабженные хорошо развитыми органами дыхания и кровообращения, как крабы, рыбы и др., при увеличении давления O_2 не увеличивают его потребления. Напротив организмы с несовершенными органами дыхания и кровообращения и с большим количеством сухого органического вещества, как например актинии, увеличивают в таких случаях его потребление (рис. 142, б).

Однако далеко не все организмы дышат путем физиологического сжигания органических веществ своего тела. Имеются большие и очень распространенные в воде группы бактерий, как например серо- и железобактерии, дыхательный акт которых состоит в окислении минеральных соединений (например у нитратных бактерий—по формуле $2HNO_2 + O_2 = 2HNO_3$).

Необходимую для обмена веществ энергию организмы получают не только путем описанного выше обычного кислородного дыхания, путем окисбиоза. Очень многие организмы живут без кислорода за счет процессов анаоксибиоза (анаэроббиоза) или так называемого интрамолекулярного дыхания.

Анаоксибиоз может быть принудительным и факультативным, поэтому нет резкой разницы между аэробными и анаэробными организмами.

Хорошо изученная аскарида, паразит кишечника позвоночных, живущий в анаэробных условиях, расщепляет с помощью ферментов свой животный крахмал, гликоген, на углекислоту и низшие жирные кислоты, особенно валериановую. Такой способ получения энергии крайне неэкономен: при окислении кислородом тех же веществ энергии получилось бы гораздо больше, но при избылии пищи организм может этим обстоятельством и пренебречь.

В условиях водной придонной жизни имеется очень много сходства с условиями жизни кишечных паразитов: и здесь и там обилие пищи и отсутствие кислорода. Поэтому неудивительно, что некоторые инфузории, живущие в илу, имеют форму тела, сходную с формой тела инфузорий, паразитирующих в кишечном канале жвачных животных.

Примером смешанного типа дыхания, факультативного анаэробноза, являются некоторые организмы, живущие в приливо-отливной, литоральной зоне моря. Во время прилива они дышат кислородом, растворенным в воде, но во время отлива все двустворчатые моллюски, брахиоподы и баланусы забирают свои раковины и живут в таком виде иногда целыми днями. Небольшое количество кислорода в воде между створками быстро исчерпывается, но они продолжают жить за счет процессов аноксидоза и в крови их накапливается очень большое количество углекислоты.

Наконец имеется группа анаэробных бактерий, которые получают энергию тоже не путем кислородного дыхания, а путем расщепления веществ, содержащих большой запас энергии, как например усвояющая свободный азот *Clostridium pasteurianum*, распространенная в морской и пресной воде, и *Bacterium amylobacter*. Последняя благодаря своей способности жить и анаэробно проникает в толщу прудового ила до глубины в 35—40 см. Анаэробным бактериям свободный кислород совершенно не нужен.

Cyclops cuspidatus живет в воде, содержащей 0,1 см³ кислорода на литр. По выходе из цисты он способен еще несколько часов пробыть живым в воде, совершенно лишенной кислорода. То же можно сказать и относительно некоторых остракод. Ветвистоусые раки чувствительнее веслоногих и ракушковых. *Daphnia longispina* и *D. pulex* требуют кислорода по меньшей мере 0,2—0,25 см³ на литр, а другие виды рода *Daphnia* и *Bosmina* не менее 0,5 см³ на литр.

Благодаря наличию анаэробов с интрамолекулярным дыханием оказываются населенными те воды, газовый состав которых совершенно уклоняется от обычных. Так, в нижних слоях североамериканского озера Мендота, где в течение трех летних месяцев совершенно нет кислорода и имеется до 7—15 см³ углекислоты, 6—8 см³ метана и следы окиси углерода и сероводорода, было найдено много разнообразных простейших, относящихся к 10 родам, затем три рода малоцетинковых червей, два рода коловраток, ракообразное *Candona* и моллюск *Corneoscyclus*.

У полихет большую роль играет кишечное дыхание, которое состоит в том, что через заднепроходное отверстие ресницы, выстилающие внутренность кишки, гонят воду в кишке вперед. Однако некоторые формы, как *Owenia fusiformis*, живущие в илистом песке, являются факультативными аноксидантами и, как установлено опытами, могут жить без кислорода до трех недель.

В лужах и водоемах, которые образуются в угольных коях, при минимальном количестве O₂ в воде, зараженной метаном и сероводородом, при наличии машинного масла, угольных частиц и разлагающихся органических веществ, экскрементов и других отбросов, в полной темноте, — все же были найдены три вида рода *Cyclops*.

При понижении количества кислорода в воде до 0,2 см³ на литр основная масса организмов, если не может перебраться в слой более бога-

тые кислородом, отмирает, и остаются только те, которые могут довольствоваться крайне пониженным содержанием кислорода или обходиться совершенно без него. Личинка двукрылого *Corethra* может жить в совершенно бескислородных слоях, и лишь ночью она поднимается ближе к поверхности. Во многих прудах у нас обычен зимний замор под льдом в течение 0,5—1 месяцев, когда в воде исчезают долгие других держатся веслоногие и остаются только простейшие.

Наименьшие количества кислорода в окружающей среде, при которых организмы еще могут жить, очень различны для различных животных:

Наименьшее количество O_2 (в см³ на литр), необходимое для существования:

* <i>Tanytarsus</i>	4	* <i>Chironomus bathophilus</i>	2
* <i>Lauterbornia</i>	4	<i>Tubifex tubifex</i> и <i>T. hammoniensis</i>	<1
<i>Mysis relicta</i>	} немного менее	<i>Chironomus plumosus</i>	<1
<i>Tubifex barbatus</i>		4	<i>Corethra</i>
<i>Pisidium</i>	3		
* <i>Tanipus</i>	немного менее		

В этой таблице приведено несколько хирономид, отмеченных звездочкой. Их кислородный режим изучен в связи с тем, что отдельные роды хирономид являются типичными для озер определенного типа. Именно озера олиготрофного типа являются в то же время «т а н и т а р з у с н ы м и о з е р а м и», поскольку в них господствуют хирономиды группы *Tanytarsus* (особенно род *Lauterbornia*), которые нуждаются в сравнительно большом количестве O_2 . В этих озерах, в тех же придонных условиях, живут *Tubifex velutinosus* и *T. barbatus*; из нематод *Ironus ignatus*; затем реликты—*Mysis relicta*, *Pontoporeia affinis* и *Pallasea quadrispinosa*. Кроме *Lauterbornia* здесь живут еще хирономиды: *Monodiamesa*, *Sergentia* и *Didiamesa*.

Придонное население эвтрофных озер, с малым количеством O_2 в придонных слоях, совершенно иное. Эвтрофные озера являются «х и р о н о м у с н ы м и о з е р а м и», поскольку в них господствуют два вида рода *Chironomus*: *Ch. plumosus* и *Ch. liebeli-bathophilus*. Далее характерными формами являются *Tubifex tubifex* и *T. hammoniensis*, другие виды олигохет сравнительно с олиготрофными озерами, затем нематоды *Trilobus* и *Chromadora*, из моллюсков *Pisidium*. В этих озерах живет *Corethra plumicornis*, отсутствующая в олиготрофных озерах. Этот состав глубинной фауны эвтрофных озер очень приближается к составу фауны сточных, загрязненных вод, где O_2 уже бывает постоянно в минимуме или совсем отсутствует.

Что касается углекислоты, то для большинства животных она является сильнейшим ядом. По имеющимся наблюдениям над пресноводными простейшими, ракообразными и личинками *Diptera* смерть в воде, насыщенной CO_2 (при комнатной температуре—около 0,2 весовых процентов) наступает для:

<i>Chilodon uncinatus</i>	через 4—6 секунд
<i>Diaptemus coerules</i>	» 12 »
<i>Daphnia longispina</i>	» 10—15 »
<i>Corethra plumicornis</i>	» 30 »
<i>Carch sium lachmanni</i>	» 1—2 минуты
<i>Chironomus plumosus</i>	» 1 »
<i>Cer: topogon sp.</i>	» 1 »
<i>Cyclidium glaucoma</i>	» 15 »
<i>Paramecium putrinum</i>	» 20 часов
<i>Polytoma uvella</i>	» 68 »

Таким образом сопротивляемость организма углекислоте весьма различна, измеряется и секундами и часами, причем она наиболее велика у полисапробных организмов, как *Paramaesium* и *Polytoma*.

В противоположность животным для растений CO_2 является, как известно, непременным условием их существования и источником получения углерода (ассимиляция CO_2).

Родники, пересыщенные CO_2 , лишены животной жизни. Морские виды, как изопода *Idothea*, краб *Portunus* и отшельник *Diogenes*, в морской воде, почти насыщенной CO_2 , через 2—3 минуты приходили в состояние полной неподвижности и через 5—6 часов пребывания в такой воде умирали, только изопода *Sphaeroma* и краб *Xantho* выдерживали пребывание в насыщенной CO_2 морской воде в течение 20—24 часов, а актиния *Actinia equina* не погибала даже и после 70-часового пребывания.

Приблизительно столько же часов (50—60) выдерживают и личинки морских червей при напряжении CO_2 , выражаемом $\text{pH}=5,8$ (см. главу VII); однако большинство морских планктических организмов, как *Copepoda*, *Cladocera* и *Sagitta*, выдерживают в такой среде не более 30—40 минут, а затем погибают; неподвижное состояние наступает у них через 2—3 минуты.

По опытам, произведенным над 70 видами черноморских простейших в условиях насыщения CO_2 ($\text{pH}=5,20$), предел жизни последних колебался от 40 секунд для *Tintinnoidea* и до 9 дней для *Metopus sigmoides*.

Заросли цистозиры заполнены большим населением из *Caprellidae*, других *Amphipoda*, червей, немуртин и пр. Выбирать их оттуда очень трудно; но если цистозиру положить в сосуд и оставить гнить, то образовавшаяся CO_2 выгоняет из цистозиры в углы и к стенкам сосуда на поверхность воды все население. При искусственном пропускании CO_2 *Caprellidae* выходят почти моментально.

Ряд авторов полагает, что рыбы более чувствительны к избытку CO_2 , чем к недостатку кислорода. Только некоторые двусторчатые моллюски и *Balanus* способны бороться с увеличением напряжения CO_2 в среде путем растворения в своей целомической жидкости карбоната кальция своих раковин.

Все эти данные показывают, что количество CO_2 в окружающей среде наряду с количеством O_2 играет одну из решающих ролей в вопросе распределения водных организмов.

Вообще условия дыхания наряду с составом грунта являются одним из факторов, обуславливающих тот или иной состав данного биоценоза. Так, в Черном море в гниющем устричном грунте под корнями zostеры 7 видов червей и моллюсков (*Pectinaria neapolitana*, *Syndesmia ovata* и др.), образующих биоценоз zostеры, живут в опытных условиях от 4 до 7 дней в среде без кислорода (определяемого по Винклеру) и при наличии следов H_2S . Взятые из черного гниющего ила одной бухты у Севастополя черви, как *Nereis diversicolor*, немуртины и др., живут без кислорода от 7 до 10 дней и от 3 до 6 дней при наличии сероводорода в количестве до 7,5—8,2 см³ на литр, червь *Capitella capitata* выдерживает даже 8 дней при количестве H_2S до 20,4 см³ на литр. Наоборот, ряд организмов, как черви *Nereis zonata*, *Phyllodoce tuberculata* и др., входящие в состав биоценоза устричных банок, омываемых чистой водой, не выносят более дня без кислорода и совершенно не выдерживают даже следов H_2S . Однако сама черноморская устрица *Ostrea taurica* выдерживает до 5 дней без кислорода и до 5 дней при наличии H_2S в количестве от 0 до 5,6 см³ на литр. В общем конечно к анаэробным условиям наиболее приспособлены неподвижные сидячие и прикрепленные организмы, не могущие уйти от неблагоприятных условий.

В более глубоких слоях Черного моря на границе жизни кислород имеется в количестве 0,10—0,30 см³ на литр. Эти районы населены всего шестью видами зоопланктона: личинками полихет и несколькими видами *Copepoda*; при опытной проверке оказалось, что пределом их жизни является 0,17—0,30 см³ кислорода на литр.

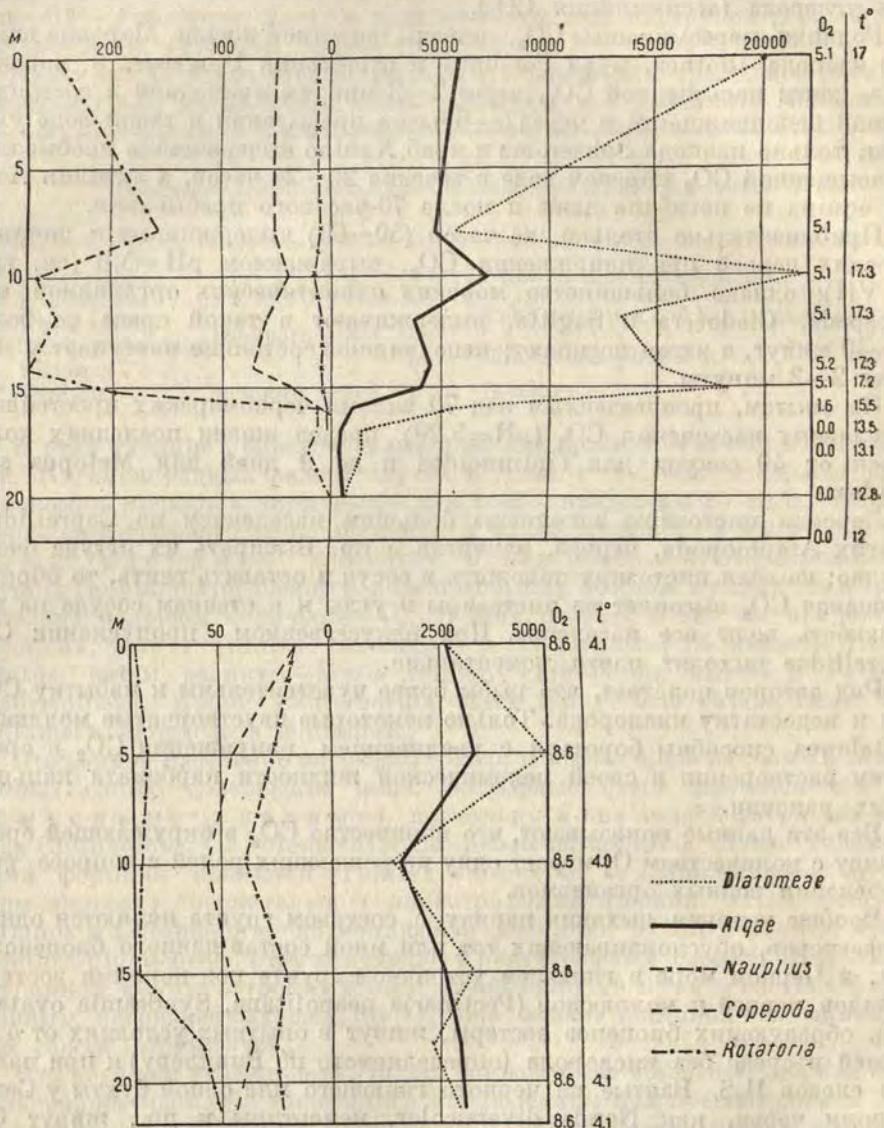


Рис. 143. Вертикальное распределение планктона, кислорода и температуры в озере Мендота весной и осенью.

Влияние количества O₂ на вертикальное распределение организмов ясно выступает на приводимых выше графиках для озера Мендота (рис. 143). Разница между графиками всего пять дней. Первый график относится к моменту до наступления осенней полной циркуляции; разница в температуре верхних и нижних слоев невелика (17,4° и 12,8°), но кислород в придонных слоях, начиная с 17 м глубины, отсутствует, и мы видим, что весь планктон, состоявший в основе из *Coelosphaerium*, *Melosira*, *Anurea cochlearis* и *Cyclops*, ниже 17 м не опускается; все кри-

вые сходятся на глубине 17 м к нулевой вертикали. Вторым график—через пять дней, но уже после полной осенней циркуляции; температура почти одинакова снизу доверху; O_2 на поверхности—4,9 см³, на глубине—даже 5,3 см³, и почти все организмы оказываются распределенными равномерно, а диатомеи дают даже максимум у самого дна.

Другим, тоже весьма поучительным, примером могут служить материалы, полученные при изучении вертикального распределения планктона зимой в одном пруду под Ленинградом. В составе планктона господствовала инфузория *Loxodes*. Как видно из приводимой ниже таблицы, при наличии O_2 во всех слоях максимум планктона приходился на нижние слои; при обеднении нижних слоев кислородом максимум планктона оказался в верхних слоях. Эти наблюдения были произведены при наличии строгого равенства всех прочих основных условий.

С л о и	% населения	O_2 в % насыщения	H_2S
19/XI 1921 г.	0—1 м	1,1	64,7
	1—2 »	42,9	52,0
	2 м—дно	56,0	38 и 16,2 у дна
4/I 1922 г.	0—1 м	43,3	11
	1—2 »	38,0	15
	2 м—дно	18,7	следы
			нет следы 0,3—0,6‰

Необходимо отметить, что в прудах, где ежегодно зимой ил и придонные слои воды содержат большое количество H_2S , в илу без всякого вреда для себя сохраняются в течение нескольких месяцев и при наступлении более благоприятных условий развиваются покоящиеся яйца целого ряда планктических организмов, как *Asplanchna priodonta*, несколько их видов *Brachionus*, *Anurea aculeata* и других коловраток, затем *Bosmina longirostris* и *Diatomus coeruleus*.

Отношение газов, потребляемых и выделяемых водорослями

Дыхание водорослей не представляет никаких принципиальных отличий сравнительно с дыханием высших растений. Количество поглощаемого O_2 для ряда мясистых водорослей, как *Laminaria*, *Furcellaria*, ниже 1 мг (0,4—0,6); у ряда других водорослей—около 1—3 мг и только у *Ulva* и *Enteromorpha* доходит до 4—6 мг O_2 на 1 г сухого вещества за 5 часов. Дыхательный коэффициент CO_2/O_2 приблизительно равен 1; у *Fucus serratus* 0,881—1,012, у *Ulva lactuca* 0,946. Водоросли с плотным, мясистым слоевищем, как *Fucaceae*, *Laminariae* и часть *Florideae*, потребляют O_2 меньше, чем водоросли с сильно рассеченным слоевищем. Водоросли способны брать из воды кислород вплоть до полного его исчерпания; даже и после этого они способны выделять еще значительные количества CO_2 . Несомненно, что при недостатке O_2 многие из них переходят к интрамолекулярному дыханию. Этим можно объяснить например то явление, что при определенных условиях дыхательный коэффициент у богатой крахмалом *Ulva* оказался равным 6,09, а у бедной им—1,22. Некоторые водоросли, как *Characeae*, затем *Cystococcum* (из *Protococcaceae*) и другие, способны жить в темноте без кислорода целыми месяцами.

Что касается ассимиляции углекислоты, то водоросли берут в среднем 5,3—22,5 мг CO_2 на 100 см² поверхности за 5 часов. Наземные растения и водные цветковые берут соответственно: 80 мг—*Agum*, 185,2 мг—

Nymphaea и 212 мг—*Prunus laurocerasus*, т. е. во много раз более. Количество поглощаемого O_2 у наземных и водных цветковых тоже выше: $>4-7$ мг против $>1-3$ у водорослей.

Отсюда необходимо заключить, что у водорослей как ассимиляция CO_2 , так и процессы дыхания идут гораздо менее интенсивно, чем у наземных и водных цветковых.

Целый ряд водорослей имеет внутри всего своего тела газовые полости, например *Enteromorpha*, *Chorda* и др. У других газовые полости не занимают всего тела, а существуют в виде лишь специальных местных вздутий, так называемых «плавательных пузырей», например у ряда *Fucaceae* и *Laminariae* (см. стр. 90). Невольно напрашивается сравнение этих газовых вместилищ с воздушными ходами, столь типичными для высших болотных и водных растений, где они несомненно служат и для дыхания. Газовые вместилища водорослей, занимающие полость всего слоевища, конечно могут служить для проведения воздуха, но едва ли могут служить для этого воздушные пузыри, основная задача которых, как вероятно и других газовых полостей,—поддержка водорослей в толще воды. В общем O_2 и N_2 содержатся в этих вместилищах в той же пропорции, как и в воде, но например в пузырях *Nereocystis* заключается 87% N_2 и только 13% O_2 . Весь этот вопрос еще далеко не разработан. Необычно высокая проницаемость оболочек, известная например для *Ulva*, и медленность процессов дыхания вообще у водорослей быть может и дают возможность ряду водорослей существовать без специальных воздушных ходов.

Терминология отношений гидробионтов к кислороду окружающей среды

По имеющейся в настоящее время терминологии, предложенной Фельманом, организмы в отношении к кислороду окружающей среды разделяются на две группы: 1) эвриоксибионты—организмы, выносящие широкое колебание в количестве O_2 и живущие в пределах большого размаха в диапазоне O_2 окружающей среды. Примером эвриоксибионтов может служить например *Cyclops strenuus*, живущий в воде как с большим количеством O_2 , так и при наличии его всего 0,1 см³ на литр; 2) стенооксибионты, выносящие только небольшие колебания в количестве O_2 и живущие в пределах небольшого размаха в диапазоне O_2 окружающей среды. В эту группу входят, с одной стороны, организмы, нуждающиеся в большом количестве O_2 , более 4 см³ на литр, как *Planaria alpina*, *Bythotrephes*, вообще полиоксибионты, а с другой стороны—анооксибионты, живущие без O_2 , анаэробы.

Эта терминология не созвучна со всей остальной терминологией, принятой для обозначения отношений между организмами и факторами окружающей среды. Поэтому мы предлагаем другие термины: вместо «эвриоксибионты»—«эвриоксигенные» («ширококислородные»), а вместо «стенооксибионты»—«стенооксигенные» («узкокислородные»); эти новые термины составлены однозвучно со всеми другими терминами, как эври- и стеногалинные, эври- и стенотермные и др. (см. стр. 45).

3. Общий очерк органов дыхания у гидробионтов

Приспособления водных животных к дыханию кислородом, растворенным в воде

Дыхание совершается у гидробионтов двумя основными путями: либо поверхностью тела без наличия особых органов дыхания, либо с помощью специальных органов дыхания. Нередки случаи, когда мы имеем и комбинацию обоих способов.

Диффузное дыхание поверхностью тела—очень медленный процесс, и он имеет место в тех случаях, когда организм в силу тех или иных условий не нуждается в быстром и усиленном притоке кислорода. Это дыхание можно сравнить с вентиляцией наших домов, происходящей через их стены.

Кислород потребляется всей массой тела организма, но получается в таких случаях только его поверхностью. Поэтому говоря вообще к такому дыханию способны лишь организмы с большой удельной поверхностью, т. е. организмы небольшого размера или сильно рассеченные, о которых шла речь выше в главе о пловучести (стр. 88); только у них на единицу массы приходится сравнительно большая площадь поверхности. Поверхностью тела дышат все простейшие, кишечнополостные, губки, ресничные черви, часть кольчатых червей, некоторые голожаберные моллюски и мелкие клещи.

Пульсирующие вакуоли пресноводных простейших не только поддерживают повышенное осмотическое давление соков тела у этих животных, но служат и для удаления ненужных организму продуктов его жизнедеятельности, в том числе и углекислоты. У кишечнополостных для целей дыхания используется не только вода, окружающая их тело, но и та, которая входит в их гастроваскулярную полость.

При недостатке O_2 некоторые актинии выставляют часть своего тела наружу и усиленно воспринимают кислород из воздуха; они делают это, часто далеко еще не использовав тех запасов воздуха, которые они используют, если их лишит возможности высываться из воды. Дыхание только поверхностью тела является одной из характерных особенностей водных животных.

На суше лишены специальных органов дыхания только некоторые черви и клещи, некоторые многоножки и ряд низших насекомых. Из наземных позвоночных не имеют легких только два рода саламандр (*Spelerpes* и *Salamandrina*).

Специальные органы дыхания у водных животных в большинстве случаев представляют собой торчащие наружу выросты тела (типа наружных жабр). У наземных мы имеем совершенно обратное явление: их органы дыхания помещаются внутри полости тела. Это понятно, поскольку дыхательные органы являются вообще нежными, тонкостенными образованиями, которые не должны высыхать.

У водных животных специальные органы дыхания часто образуются за счет различных частей совершенно других органов, например за счет конечностей у ракообразных, за счет задней кишки у личинок стрекоз и голотурий, за счет кишечного канала у ряда червей, низших ракообразных и рыб; вьюн *Cobitis fossilis* высывает свой рот на поверхность воды и захватывает воздух, который выходит затем через заднепроходное отверстие, потеряв около половины своего кислорода. За счет выростов тела дышат иглокожие, черви и др. (рис. 144, 145 и 146).

Поэтому органы дыхания и помещаются у разных водных животных на самых разных местах тела—на переднем и заднем конце, на спине, на брюхе, и по бокам, и на одном боку, и по всему телу, и в передней и в задней кишке.

У закапывающихся животных имеется много приспособлений для того, чтобы получать для дыхания более чистую воду. Сюда относятся приспособления для очистки хода у закапывающихся иглокожих (рис. 89), дыхательные сифоны одностворчатых моллюсков и др. У крабов *Calappa* и *Matuta* (рис. 145, 7) вода, прежде чем попасть в дыхательную полость, проходит через своего рода фильтр, состоящий из большого количества волосков, которые тянутся от глаз до входного отверстия в жаберную полость при основании клещей. У краба *Corystes*, когда он закапывается

в песок, вдыхаемая вода входит через трубу, образованную двумя сложенными вместе антеннами второй пары (рис. 145, 8, 9). Когда краб находится в свободной воде, не закопавшись, та же труба работает в обратном направлении, пропуская выдыхаемый ток воды.

Здесь мы совершенно не можем входить в описание всей бесконечной массы и разнообразия дыхательных органов. Мы ограничимся только выяс-

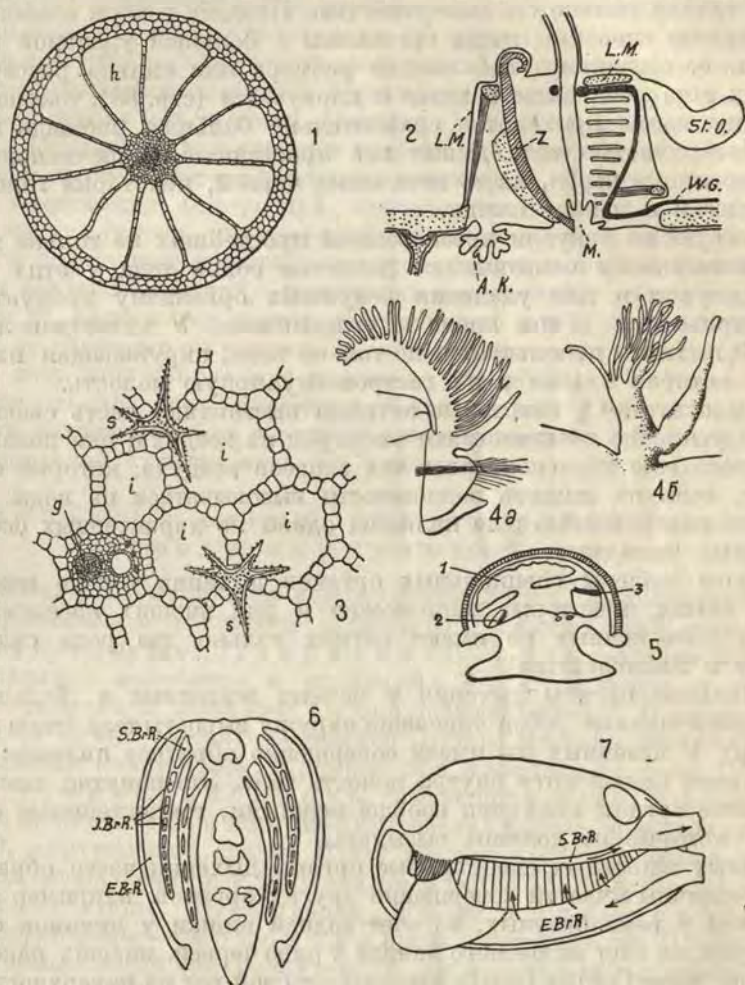


Рис. 144. Органы дыхания.

1—поперечный разрез стебля *Elatine alinastrum* (*h*—большие воздушные ходы); 2—продольный разрез ротовой области морского ежа (*A. K.*—наружные жабры; *St. O.*—внутренние жабры, так наз. органы Стюарта); 3—*Nuphar advena*, поперечный разрез через листовую черешок (*g*—сосудистый пучок, *i*—воздухоносные ходы, *s*—звездчатые волоски); 4а—параподия с жаброй многощетинкового червя *Eunice arhoditois*, 4б—верхняя часть параподия червя *Diopatra amboinensis* с жаброй; 5—поперечный разрез моллюска *Amphullaria* (1—легочная полость, 2—*osphradium*, 3—жабра); 6—7—дыхательный механизм двустворчатых моллюсков; стрелки показывают токи воды, которые вызывает работа мерцательного эпителия жабр (*E. Br. R.*—экстрабрахиальная полость; *J. Br. R.*—инфрабрахиальная полость; *S. Br. R.*—супрабрахиальная полость).

нением основных принципов их строения и приведением главнейших примеров.

Само передвижение животных, поскольку оно дает им возможность отыскивать места с лучшими условиями для дыхания, играет в этом процессе конечно весьма существенную роль. Не менее важно и то движение воды, которое при этом происходит.

Действительно очень многие водные организмы для целей дыхания производят движения и вихри в окружающей их среде; они работают по

принципу вентиляторов наподобие всем известных ротационных электрических вентиляторов с крыльями.

Такой принцип в устройстве и работе органов дыхания свойственен исключительно водным животным; на земле с ним можно сравнить пожалуй только работу пчел, которые взмахами крыльев вентилируют свои жилища.

Приводят в движение окружающую воду все ресничные инфузории, ресничные черви, все ктенофоры, губки, коловратки, мшанки, брахиоподы, трохофорные личинки, личинки иглокожих и все другие личинки с ресничным покровом или ресничными поясами. Гонят воду все моллюски, имеющие жабры (ктенидии), покрытые мерцательным эпителием. У двустворчатых вода поступает через дыхательный (нижний) сифон, омывает жабры, проходит в их межламеллярные пространства, а оттуда через клоакальный (верхний) сифон выходит наружу (рис. 144, 6,7). Оболочки не могут дышать поверхностью тела, которая покрыта у них мощно развитой целлюлозной туникой; поэтому они имеют часто сильно развитую жаберную полость, стенки которой пронизаны большим количеством отверстий; число этих отверстий доходит до многих сотен тысяч; покрывающие этот жаберный аппарат ресницы гонят поступающую через рот воду далее сквозь жаберные щели в атриальную полость, окружающую жаберную полость, и затем наружу через атриальный сифон.

В постоянном движении находятся и конечности с дыхательными приспособлениями у ряда ракообразных—у Cladocera, Amphipoda и Isopoda; у Decapoda (рис. 145, 10) жабры прикрыты щитом головогруды; этот щит открыт однако сзади и снизу; на основании 2-й максиллы имеется пластинка, которая находится в постоянном движении и гонит воду вперед; если, подрезав мускулы, прекратить движение пластинки, то под головогрудью получается застой воды, и рак умирает от задушения.

При движении животного приходят в движение и жабры, связанные с его ходильными конечностями. Совершенно своеобразное приспособление к водному дыханию у вторичноводных животных представляют собой замкнутая трахейная система и так называемые трахейные жабры у ряда личинок водных насекомых. В то время как обычная трахейная система у водных и воздушных насекомых сообщается с воздухом посредством специальных отверстий—стигм, у целого ряда водных насекомых она является совершенно замкнутой. Такая система имеется у личинок ручейников, у личинок водных перепончатокрылых, у некоторых личинок двукрылых и жуков, у гусениц, водной бабочки Hydrogampra и наконец у личинок и у некоторых взрослых водных клещей. У личинок однодневок, веснянок, ручейников, ряда двукрылых, стрекоз имеются трахейные жабры, т. е. более или менее цилиндрические или чаще, как у однодневок, тонкие, в виде пластинок, выросты тела, покрытые очень тонким хитином. У большей части—это наружные выросты тела (рис. 145, 1, 2, 3), у других, как у личинок стрекоз,—это внутренние выросты прямой кишки. Трахейные жабры богато снабжены трахеями, откуда и их название. Трахеи внутри жабр усиленно ветвятся на все более тонкие трубочки и у одних видов заканчиваются слепо, а у других, разветвившись постепенно, затем вновь сливаются в более толстые ветви совершенно аналогично капиллярным кровеносным сосудам. В начале развития такие трахеи лишены воздуха, и он появляется в них позднее, вероятно путем секреции. Специальных дыхательных движений, которые у насекомых с открытой трахейной системой изменяют объем ряда сегментов, здесь не имеется. Но другие движения как всего тела, так и жабр,—благодаря чему возобновляется окружающая их вода,—представляется здесь самым обычным явлением: почти непрерывно извиваются волнообразно в своих домиках ручейники и почти в постоянном

колебательном движении находятся трахейные жабры однодневок. Качаются и извиваются также и организмы, лишенные специальных органов дыхания, как например *Tubifex*; они массами, один около другого, живут в илу, и их задние концы, торчащие из ила, волнуются, точно хлеб-

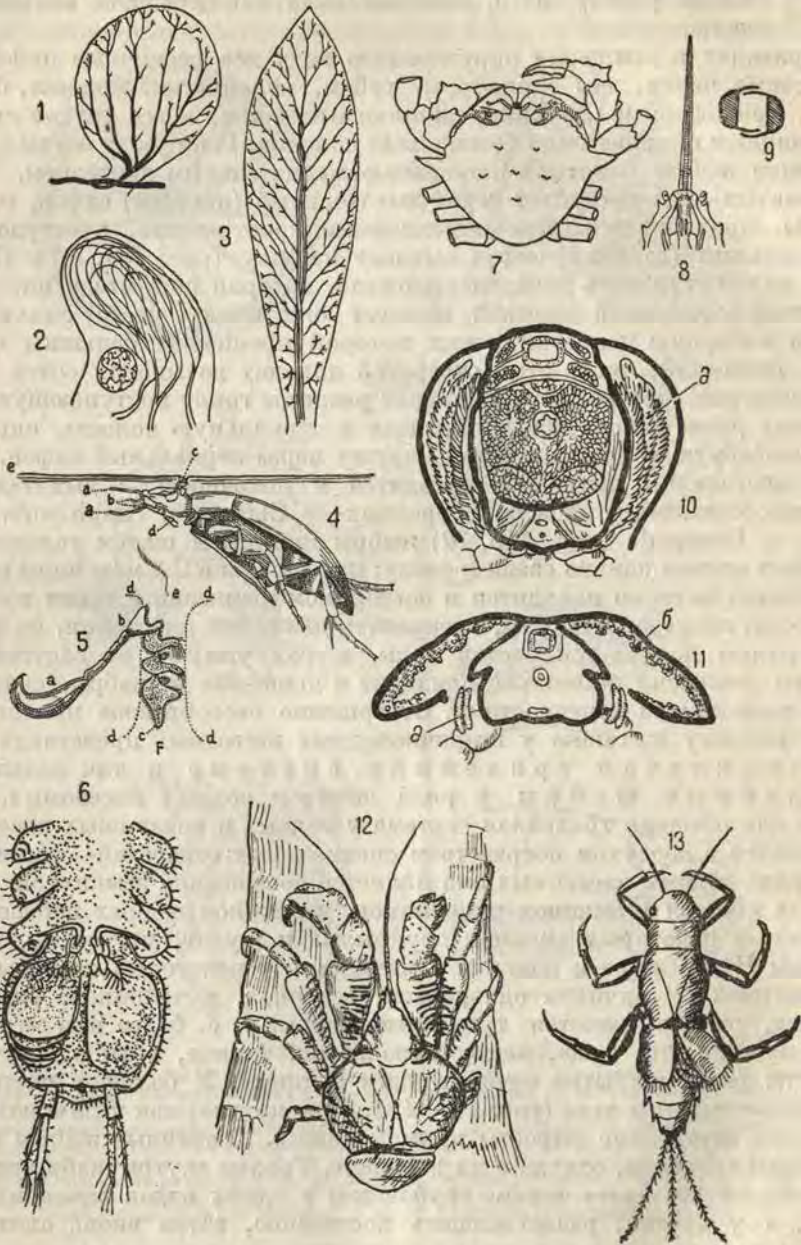


Рис. 145. Органы дыхания.

1—трахейная жабра Ephemeroptera (однодневки); 2—то же у *Aeschna* (стрекозы); 3—то же у личинок Agrammidae (стрекозы); 4—водолюб (*Hydrophilus piceus*), дышит с помощью левого шупальца на поверхности воды; 5—увеличенное шупальце водолюбa в том положении, которое оно имеет при дыхании (d, d, d.—стенки воды, образующие трубу; e—ток воздуха); 6—брюшко водяного ослика (*Asellus*) с органами дыхания; 7, 8, 9—фильтровальные приспособления у живущих в песке крабов (7—*Matuta pecta*, фильтрующие волоски справа и слева от глаз; 8—*Corystes cassivelaanus*, длинная выходящая из песка дыхательная труба, образованная вторыми антеннами; 9—поперечный разрез антенны); 10—поперечный разрез тела речного рака (a—жабры); 11—то же у пальмового вора *Bergus latro* (a—жабры, b—кожные складки жаберной полости); 12—пальмовый вор, *Bergus latro*, взбирающийся на пальму; 13—дыхательный аппарат—жабры у однодневки *Caenidius*, конвергентное образование с аппаратом у изопод (см. 6, *Asellus*).

ные поля, когда по ним пробегает ветер. Пиявки *Nephele* прикрепляются задней присоской к подводным предметам, а все тело приводят в волнообразное движение, чем и вызывают вокруг себя некоторое возобновление воды.

Жабры рыб тоже обслуживаются проточной водой; этот ток воды производится однако работой аппарата, отличного от описанных выше аппаратов, работающих подобно ротационным вентиляторам. Дыхательный аппарат рыб построен по принципу работы мехов. Ротовая полость всасывает воду (вдыхание) и затем выбрасывает ее (выдыхание) через жаберные щели. У костистых рыб при вдыхании (рис. 75) открывается рот, дно ротовой полости опускается вниз, жаберные крышки поднимаются, — вся ротовая полость расширяется и заполняется водой, брахиостегальные клапаны прикрывают часть жаберного отверстия. При выдыхании вся полость сжимается благодаря сближению жаберных крышек; вода ищет себе выхода; она не может выйти через рот; этому мешают ротовые складки, и она устремляется через открывающиеся брахиостегальные клапаны.

По степени развития брахиостегального аппарата (который может и совершенно отсутствовать) и по другим признакам различают всего до 5 разных типов дыхательных движений у костистых рыб. У придонных малоподвижных форм, как *Scorpaena*, *Trachinus* и *Lophius*, брахиостегальный аппарат развит мощно; напротив, у рыб, ведущих планктический образ жизни, основную роль в дыхании играют жаберные крышки; при этом обмен воды является менее интенсивным, но он компенсируется постоянной сменой окружающей воды при плавании этих форм.

Симбиоз водорослей и животных

Многие из простейших, как то амёбы, солнечники, радиолярии и др., многие из кишечнополостных, как зеленая гидра, многие полипы, актинии, некоторые черви, как зеленая *Convoluta roscoffensis*, заключают в своих клетках так называемых симбионтов в виде живых желто-коричневых зооксантелл (жгутиковая *Cryptomonas*) и зеленых зоохлорелл (из водорослей *Chlorella* и зеленых жгутиковых *Carteria*). Эти симбионты часто заполняют обитаемый ими животный организм сплошь и дают ему окраску желто-коричневую или зеленую. Они способны усваивать CO_2 , и выделяемый ими кислород утилизируется тем организмом, в котором они живут, значительно облегчая его дыхание, что доказывается прямыми опытами.

Приспособления водных животных к дыханию атмосферным кислородом

Отношение водных животных к непосредственному соприкосновению с атмосферой весьма различно. Литоральные организмы в области сильных отливов каждый день два раза, без всякого вреда для себя, остаются без воды; напротив, многие сельди, вынутые из воды, умирают почти моментально.

Только у части вторичноводных животных, именно у ряда личинок водных насекомых, выработались описанные выше трахейные жабры, и эти личинки получили возможность дышать, не сообщаясь с атмосферой; все же остальные вторичноводные животные оказались не в состоянии перейти к водному образу дыхания. Для массы личинок и взрослых водных насекомых возможность иметь соприкосновение с атмосферой — вопрос жизни и смерти; лишенные возможности общаться с поверхностью бассейна, они умирают. То же самое относится и к водным легоч-

ным моллюскам кроме некоторых глубинных видов, к водным рептилиям, птицам и млекопитающим, даже столь высоко приспособленным к водному образу жизни, как китообразные.

Что касается насекомых и их личинок, то одни из них дышат непосредственно кислородом атмосферы, другие уносят запасы воздуха с собой в воду; виды, дышащие непосредственно кислородом атмосферы, имеют обыкновенно сильно развитые задние пары стигм, которые и выставляются из воды на воздух; о целом ряде приспособлений для подвешивания насекомых к поверхности воды, основанных на смачивании тех или иных частей аппарата, было сказано выше в главе о роли поверхностной пленки. Задние пары стигм часто сидят на более или менее длинных дыхательных трубках; очень большие трубки, «хвосты», имеются у водяных клопов и у личинок мух рода *Eristalis*, более короткие у личинок комаров рода *Culex*, которые держатся при дыхании под углом к поверхности воды, и совсем короткие у *Anopheles*, которые лежат горизонтально у самой поверхности воды (рис. 80).

У некоторых, как у крыски (*Eristalis*), получившей свое название за личинку с длинным «крысыим хвостом», хвост—дыхательная трубка обладает способностью складываться и вытягиваться наподобие старинных зрительных труб. Личинка в 2 см длиной может вытянуть свою трубку до 5 см, что конечно облегчает возможность этой личинке жить в самых полисапробных условиях. У куколок комаров дыхательные трубки, «рожки», помещаются на голове.

Легочные моллюски (*Pulmonata*) живут на суше и дышат атмосферным воздухом, но часть их, как обычные пресноводные *Limnaeidae*, является вторичноводными организмами. Однако подобно водным млекопитающим они не приобрели жабр, а остались при прежнем дыхании атмосферным воздухом и вынуждены для пополнения его запасов в полости легкого периодически подниматься на самую поверхность воды; только глубинные виды *Limnaeidae*, как *L. abyssicola*, живущие в Женевском и других глубоких альпийских озерах, уже не поднимаются на поверхность, и легочная полость заполнена у них водой. Однако это приспособление не является глубоким: попав на мелкие глубины, они снова начинают дышать атмосферным воздухом; такая легкость в изменении способа дыхания коренится по всей видимости и в том обстоятельстве, что у всех молодых *Limnaeidae* полость легко бывает заполнена водой, а не воздухом.

Одностворчатый моллюск *Ampullaria* живет обыкновенно в пресноводных бассейнах, но нередко выходит и на сушу; его жаберная полость (рис. 144, 5) разделена на две части, из которых верхняя является легким для наземного дыхания, а нижняя снабжена жаброй для дыхания в воде.

Так называемый пальмовый вор (*Birgus latro*) из раков отшельников (рис. 145, 11, 12), который действительно забирается на пальмы и питается кокосовыми орехами, тоже имеет двойной дыхательный аппарат. Верхняя часть его дыхательной полости превращена в легкое, но внизу сохранились жабры с жаберными сосудами.

Лабиринтовые рыбы (*Labirinthici*), к которым принадлежат хорошо известные любителям аквариумов макроподы и гурами, а также живущий в индийской области *Anabas scandens*, лазящий на деревья, имеют кроме жабер специальный лабиринтовый аппарат, дающий им возможность дышать атмосферным воздухом. Этот аппарат представляет собой парное (одно справа, другое слева) расширение жаберной полости вроде кармана, внутри которого поднимаются выросты жаберной дуги в виде ряда извитых костных пластинок, покрытых, как и внутренняя стенка каждого кармана, кожей, богато снабженной кровеносными сосудами. *Anabas* настолько нуждается в атмосферном воздухе, что он умирает даже

в богатой кислородом воде, если с помощью натянутой сетки ему прекратить доступ к атмосфере. *Anabas* находили на суше в $1/4$ часа расстояния от ближайшего болота.

Двоякодышащие (земноводные) рыбы (*Dipnoi*), некоторые черты жизни которых (способность переносить высыхание водоемов и пр.) были уже описаны выше, наряду с жабрами дышат и легкими, похожими на легкие некоторых амфибий и представляющими собой видоизмененный плавательный пузырь.

И другие рыбы, как например окунь (*Percas*), *Labridae* и пр., пользуются кислородом плавательного пузыря при недостатке кислорода в окружающей воде. Обычно в плавательном пузыре окуна содержится 19—25% кислорода, остальное в основе—азот. При указанных выше благоприятных условиях количество кислорода в пузыре падает до 5 и даже до 0%.

Особенности дыхания водных млекопитающих. Все водные млекопитающие являются вторичноводными организмами; их ближайшие предки жили на суше, имели конечности для передвижения по земле и дышали атмосферным воздухом; став водными организмами, многие из них до неузнаваемости изменили свой наружный вид, получили чисто рыбий облик и ряд других рыбьих особенностей, но не смогли приобрести ничего, хотя бы отдаленно похожего на жабры, и остались при прежнем легочном дыхании атмосферным воздухом. Однако у них остался неизменным только самый принцип дыхания. Необходимость нырять для добывания пищи или спасения от врагов вызывает временный перерыв дыхания, который обусловил выработку целого ряда специально водных приспособлений для дыхания у водных млекопитающих.

Удлинение тела, возможное приближение его к форме торпеды, обусловленное потребностями плавания, сопровождается удлинением грудной полости, особенно со стороны спины, и косым положением грудобрюшной преграды. У обычных наземных хищников брюшная длина грудной полости относится к спинной, как 1 : 1,2; но у водных хищников, как выдра (*Lutra*), камчатский бобр (*Enchydrys*) и тюлень, длина спины значительно увеличивается; у таких же исключительно водных организмов, как дельфины (*Phocaena*), это отношение достигает 1 : 2,35, т. е. грудобрюшная преграда ложится совершенно косо, легкие становятся более объемистыми и благодаря значительному развитию эластичных волокон гораздо эластичнее, чем легкие у наземных. Сама грудная клетка у водных млекопитающих гораздо подвижнее, чем у сухопутных. Это достигается либо более свободным сочленением ребер на их концах, либо уменьшением количества ребер, соединяющихся с грудиной. Так, у ламантина (*Manatus*) доходят до грудины только 3 ребра, а у беззубых китов (*Mystaceti*) всего только одно, в связи с чем от всей грудины у них остается лишь одна рукоятка (*manubrium*), передние конечности либо вовсе не поддерживают тяжести тела, либо делают это лишь отчасти, как у тюленей; поэтому дыхательная мускулатура, не стесняемая двигательной, может достигать здесь мощного развития, что и наблюдается в действительности.

Укорочение шеи, вызванное возникновением все того же рыбьего облика, определяемого условиями плавания и доходящего, как известно, у беззубых китов до слияния шейных позвонков в одну общую массу, конечно находилось бы в полном противоречии с потребностью высовывать нос и конец морды из воды, чтобы дышать. Эта дилемма у китов разрешена таким образом, что носовые отверстия передвинулись далеко назад от края морды и поднялись почти до уровня лба; при этом у китов, тюленей, нильского гишпопотама они открываются вверх, а не вперед и дают возможность животным спокойно забирать атмосферный воздух,

не высовывая из воды всей морды. У крокодилов точно так же носовые отверстия лежат на верхнем конце морды, на специальном возвышении. Путем давления воды на особые клапаны, как у зубатых китов, или благодаря эластичности стенок носовых отверстий, как у тюленей, выдр, бобров и др., носовые отверстия запираются пассивно и не могут быть залиты водой при нырянии; открываются они лишь активной работой специальных мышц. Все эти приспособления, облегчающие водным млекопитающим захват атмосферного воздуха, однако не обеспечивают его дальнейшего продвижения в легкие через полость рта, которая часто, как например у китов, бывает заполнена водой. Этим и объясняется полное обособление у китов пищевых путей от путей дыхательных: надгортанник и черпаловидные хрящи разрослись вверх, образуя своего рода трубу, которая направляется вверх, пересекает полость рта, оставляя в ней для передвижения пищи два прохода—правый и левый, и плотно вдвигается в кольцевой валик нижней части мягкого неба. Воздух поступает в носовые отверстия, затем через носовые ходы в эту трубку и далее через бронхи в легкие; таким образом рот может совершенно не участвовать в дыхании, и ротовая полость может заполняться вся сплошь водой без всякой опасности для дыхания организма. Вследствие необходимости нырять как для добывания пищи, так и для спасения от врагов водные млекопитающие, как например киты, дышат лишь периодически, в момент выхода на поверхность воды. Обычно животное, вынырнув, делает усиленное выдыхание, затем несколько нормальных вдыханий и выдыханий, которые заканчиваются усиленным вдыханием перед моментом погружения. Выдыхаемый китом воздух поднимается вверх в виде так называемого «фонтана», достигающего у больших экземпляров гренландского кита высоты 15 м. «Фонтан» становится видимым благодаря конденсации паров воды в холодном воздухе. Однако многие категорически утверждают, что «фонтан» заключает в себе и воду, увлекаемую вверх выдыхаемым воздухом, если процесс выдыхания начинается прежде, нежели ноздри достигнут поверхности воды. Вопрос о составе «фонтана» окончательно еще не выяснен; решение его затрудняется как недостатком наблюдений, так и тем фактом, что, с одной стороны, у многих китов «фонтана» обычно не видно, а с другой—«фонтаны» видны и в тропиках при высокой температуре воздуха. Под водой некоторые китообразные могут оставаться чрезвычайно долго; например кашалот после 60—70 вдыханий ныряет под воду и плавает там в течение 1 часа 20 минут, охотясь за глубоко живущими головоногими; раненый гарпуном он остается под водой еще дольше—до 1 часа 45 мин. Беззубые киты в общем выдерживают под водой меньше зубатых: так, гренландский—до 20 минут, синий—до 30 минут, другие—до 50 минут; однако дельфины, как *Tursiops*, остаются под водой тоже недолго, до 15 минут, а обыкновенный дельфин (*Delphinus*) в нормальных условиях еще того меньше.

Глубина погружения, поскольку можно судить на основании состава пищи и длины вытравленного троса от гарпуна, доходит до 1 000 м у крупных зубатых китов и до 60—100 м у дельфинов; однако некоторые авторы считают погружение на 1 000 м вследствие чрезвычайного увеличения давления невероятным и полагают, что вообще все китообразные едва ли погружаются в воду глубже 100 м. Сиреновые, как дюгоны, выходят на поверхность через каждые 1—2 минуты и погружаются неглубоко, приблизительно до 6 м. Тюлени остаются под водой не более 8 минут, и 15 минут являются для них пределом. Зимой путем постоянного ныряния они вынуждены поддерживать одну или несколько прорубей. Подобные же проруби устраивают и мелкие киты; крупные же виды либо уходят на зиму в более теплые районы, либо пользуются наличными полыньями; некоторые, как полосатик (*Balaenoptera borealis*), способны

при выходе на поверхность пробивать головой лед толщиной до 8 см. Своеобразный способ дыхания под льдом мускусной крысы, ондатры, будет описан ниже.

Использование водными животными подводных и подледных скоплений воздуха

Часть водных животных, как ряд водных клопов, жуков и водяные пауки, обладает способностью уносить с собой запасы воздуха из атмосферы под воду и там их использовать. Другие водные животные используют запасы воздуха, имеющиеся в межклетных ходах водных растений, или непосредственно кислород, выделяемый подводными растениями. Наконец третьи дышат подледными скоплениями кислорода, которые образуются в бассейнах зимой.

Плавунец (*Dytiscus marginalis*) высовывает из воды задний конец своего тела, вдавливая спинную поверхность брюшка и таким образом насасывает воздух в пространство между надкрыльями и спинкой брюшка, по краям которого расположены стигмы. У плавающего *Dytiscus* нетрудно видеть часть его воздушного запаса в виде блестящей оторочки на заднем конце тела (рис. 146, 1, 2). Если плавунцу отрезать надкрылья, то лишенный способности забирать с собой воздух он в воде задохнется. Нормально ему приходится выплывать для дыхания каждые 8 минут. Род *Acilius* продельвает это каждые 3 минуты; вспомним, что тюлени остаются под водой в общем тоже около 8 минут.

Водолюб (*Hydrophilus*) забирает воздух не задним концом тела, как плавунец, а передним, с помощью одной из антенн. Антенна изгибается коленом таким образом, что ее передний, несмачивающийся конец образует как бы трубу, через которую жук накачивает воздух с помощью движения крыльев и спины abdomen; серебристый воздушный покров наблюдается у *Hydrophilus* на шейном щитке и на груди (рис. 145, 4, 5; рис. 146, 3).

Notonecta захватывает воздушные запасы с помощью несмачивающихся волосков на брюшке abdomen, выставляя задний конец брюшка из воды на воздух (рис. 146, 7, 8). Водяной паук (*Argyroneta*) имеет несмачивающиеся волоски по всему abdomen и на брюшной стороне головогруды и захватывает воздух, выставляя abdomen наружу из воды. Известно, что эти пауки устраивают под водой «воздушные замки» — скопления воздуха, которым мешает подняться вверх из воды специальное паутиное сплетение (рис. 146, 4, 5).

По существу дела все вышеописанные способы уносить воздух с собой под воду являются аналогом наших водолазных костюмов, а «воздушный замок» *Argyroneta* — аналог водолазного воздушного колокола. Молодые *Argyroneta* часто заполняют воздухом пустые раковины брюхоногих; тогда сходство с водолажным колоколом получается еще более полным.

Молодые личинки водных бабочек *Hydrocampidae* и *Acentropidae* часто минируют плавающие листья, а более зрелые личинки живут в подвижных или неподвижных домиках из живых листьев и пользуются для дыхания отчасти тем кислородом, который выделяют живые стенки их домиков, отчасти же тем, который выходит из повреждаемых ими при питании межклетных ходов листьев.

Воздухом межклетных ходов пользуются и личинки жуков *Donacia*, которые сидят на корневищах и стеблях *Nymphaeaceae* и других водных растений, воткнув в них крючки, помещающиеся на заднем конце их тела; газ из поврежденных крючками воздушных ходов всасывается по видимому стигмами, находящимися при основании крючков.

Личинки комара *Mansonia*—рода, который и у нас и под тропиками местами является настоящим бедствием,—тоже получают кислород непосредственно из воздушных ходов подводных растений.



Рис. 146. Дыхание низших водных животных.

1—плавунец (*Dytiscus marginalis*), забирающий атмосферный воздух; 2—он же с забранным воздухом на конце брюшка, поймавший личинку *Pera*; 3—водолюб (*Hydrophilus piceus*), забирающий атмосферный воздух с помощью антенны; 4—водяной паук (*Argyroneta aquatica*) с брюшком, окруженным воздухом; 5—воздушный колокол водяного паука; 6—лужанка (*Limnaea stagnalis*), плавающая у поверхности воды и забирающая воздух; 7—гладыш (*Notonecta glauca*), забирающий воздух; 8—он же с брюшком, окруженным воздухом; 9—водяной скорпион (*Nepa cinerea*) с длинной дыхательной трубкой, забирающей воздух; 10—водяной ослик (*Asellus aquaticus*); 11—личинка стрекозы *Salopteryx* с тремя трахейными жабрами на конце брюшка; 12—однодневка с трахейными жабрами по бокам тела; 13—одностворчатый моллюск *Valvata piscinalis* с выставленной жаброй; 14—личинка мухи *Stratiomys*, забирающая атмосферный воздух; 15—колония червей *Tubifex tubifex*; 16—ресничный червь *Planaria gonosephala*; 17—тритон с жабрами.

Своеобразные условия для дыхания насекомых и других водных животных представляют наши бассейны зимой, когда они покрываются льдом.

Для насекомых, имеющих замкнутую трахейную систему, это пребывание под льдом не представляет конечно особых затруднений, поскольку вообще подледная вода имеет кислород. Совершенно одинаково как летом, так и зимой они не имеют никакой надобности сообщаться с атмосферным воздухом.

Совершенно иное мы видим у водных насекомых, имеющих открытую трахейную систему как жуки *Dytiscidae*, *Hydrophilidae* и другие, как клопы *Aphelocheirus*, *Nepa*, *Notonecta*, *Corixa*; летом они постоянно поднимаются к поверхности воды, чтобы тем или иным путем унести с собой в глубину часть атмосферного воздуха; оказывается, что хотя зимой в силу низкой температуры дыхание у них и понижено, они все же время от времени продолжают подниматься к нижней поверхности льда, но, не встречая атмосферного воздуха, вынуждены довольствоваться собиранием пузырьков кислорода, выделяемого под льдом. Установлено, что по крайней мере в Дании даже высшие водные растения в малоснежные зимы продолжают вегетировать под льдом еще в январе, и выделенный ими кислород в виде пузырьков различной величины скопляется под льдом. Недостаточно выяснено, что делают насекомые позднее, когда растения перестают совершенно вегетировать и со дна бассейна начинают подниматься пузырьки метана и углекислоты. Удалось пока только установить, что личинки различных видов *Dytiscidae* распадаются на две группы: личинки летние (*Dytiscus*, *Acilius*) и личинки осенние (*Jlybius*, *Agabus*). Первые являются легкими организмами; они плавают преимущественно около поверхности воды и, будучи отрезаны от сообщения с атмосферным воздухом, умирают через несколько минут. Вторые более тяжелые организмы плавают плохо и зимой до 14 дней могут оставаться живыми без всякого сообщения с атмосферным воздухом.

Последними скоплениями воздуха пользуется и североамериканская мускусная крыса, или ондатра (*Fiber zibethicus*). Пузырьки выдыхаемого ею воздуха отмечают пути ее плавания под льдом, на перекрестках путей пузырьки собираются в большом количестве и частью сливаются, частью сама ондатра ловкими движениями умеет соединять мелкие пузырьки в большие. Эти большие пузырьки и служат ондатре снова для дыхания, поскольку состав воздуха в них улучшается путем газового обмена с прилегающими к воздушному пузырю слоями воды. Если нарочно разбить такие большие пузыри на мелкие, ондатра погибает от задушения.

П р и с п о с о б л е н и я к г а з о о б м е н у у в ы с ш и х в о д н ы х р а с т е н и й

Известно, что газообмен у наземных растений как для целей питания (ассимиляция CO_2), так и для дыхания (поглощение O_2 и выделение CO_2) в основной своей массе совершается листьями через посредство особых отверстий—так называемых «устьиц», «шневматод», которые сообщаются с системой межклетных ходов, лакун, пронизывающих все растение и образующих его внутреннюю атмосферу; в среднем эти ходы занимают до $\frac{1}{4}$ всего объема растения. Кроме межклетных ходов газообмену содействует и непосредственный обмен газами от клетки к клетке.

Листья растений, совершенно погруженных в воду, подобно корням наземных растений лишены устьиц; зато покрывающая такие листья кожа оказывается чрезвычайно проницаемой для газов, именно раз в 5—20 более, чем у наземных, и весь газообмен идет через эту кожу, для которой предлагалось даже особое название «мукоза».

При абсолютной количественной бедности газов в воде и при восприятии газов всей поверхностью листьев для последних конечно крайне выгодно возможно большее увеличение их поверхности. Последнее дости-

гается утончением и рассечением листьев, которое является общим признаком всех высших водных растений; такую же рассеченную форму имеют и очень многие водоросли. Здесь мы видим тот же принцип строения, по которому организованы и жабры водных животных. Эти основные формы водных растений были уже описаны выше, в главе четвертой.

Кроме проницаемости оболочек и сильного рассечения листьев подводных высших растений имеют еще одну особенность, именно чрезвычайное развитие межклетных воздушных ходов. При отсутствии устьиц эти ходы представляют собой как бы тонко разветвленный замкнутый воздушный пузырь наподобие замкнутой трахейной системы у однодневок с их трахейными жабрами; как здесь, так и там вместилища газов снабжены крепкими неспадающими стенками.

Плавающие листья водных растений, соприкасающихся с воздухом, снабжены устьицами, как и листья наземных растений. Однако у наземных растений устьица помещаются либо с обеих сторон, либо преимущественно на нижней стороне, как у кожистых листьев; напротив, у плавающих листьев водных растений устьица помещаются исключительно на верхней, обращенной к воздуху, стороне. Количество устьиц у водных растений значительно увеличивается сравнительно с сухопутными; у последних имеется в среднем 100—300 устьиц на 1 мм², между тем у белой кувшинки (*Nymphaea alba*) количество устьиц доходит до 400, у рогоза (*Typha latifolia*) их насчитывается до 1326 на 1 мм².

Поверхность плавающих листьев часто бывает покрыта воскообразным налетом и специально изогнута так, что при волнении и в других случаях вода с них скатывается и не забивает устьиц; для этой же цели служат и загнутые по краям наподобие плавающих сковородок листья *Victoria alba*.

Сильно развитая система межклетных воздухоносных ходов у водных и болотных высших растений (рис. 144, 1, 3) служит им как для дыхания, так и для поддержки стебля и листьев в воде. У плавающей тропической *Pistia*, похожей на гигантскую ряску, эти ходы занимают 71,3% всего объема, в то время как например у одной из сухопутных (*Begonia*)—всего только 3,5%. Особая богатая воздухом ткань—аэренхима, свойственная многим водным болотным растениям, является кроме того повидимому еще резервуаром, сберегающим выделенный в процессе ассимиляции кислород. У *Lythrum salicaria* воздух аэренхимы содержит до 30% кислорода. В мангровых болотах тропических морей, где корням в вязком иле не хватает воздуха, у растений, как *Rhizophora*, образуются так называемые воздушные корни; они имеют вид дугообразных подпорок, со всех сторон окружающих дерево снизу; у других мангровых, как *Sonneratia*, имеются особые дыхательные корни, которые под прямым углом отходят вверх от обычных корней и поднимаются над илом в виде массы «кольев», точно натканых на очень большой площади вокруг ствола.

ГЛАВА СЕДЬМАЯ

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ И АКТИВНОЙ РЕАКЦИИ (рН) ВОДЫ

1. ОБЩЕЕ ПОНЯТИЕ ОБ АКТИВНОЙ РЕАКЦИИ (рН)

1. Активная реакция, титрируемая кислотность и щелочность, или щелочной резерв

Мы уж видели выше (глава V), что вода всех естественных бассейнов содержит в растворенном состоянии в том или ином количестве целый ряд солей, кислот и щелочей.

Согласно господствующим в настоящее время в физической химии взглядам при растворении в воде вышеуказанных веществ часть молекул этих веществ подвергается диссоциации, распаденю на атомы или группы атомов, несущие электрический заряд определенного знака и называемые ионами (так называемая электролитическая диссоциация).

Так, при растворении соли NaCl большая часть молекул NaCl распадается, диссоциирует на положительно заряженные ионы (катионы) Na и отрицательно заряженные ионы (анионы) Cl; схематически это изображается следующим образом: $\text{NaCl} = \text{Na}^+ + \text{Cl}^-$, или $\text{NaCl} = \text{Na}' + \text{Cl}'$.

Кислота HCl диссоциирует на кислотный ион H^+ (водород-ион) и на анион Cl, иначе $\text{HCl} = \text{H}^+ + \text{Cl}^-$ или $\text{HCl} = \text{H}' + \text{Cl}'$. Щелочь как NaOH дает: $\text{NaOH} = \text{Na}' + \text{OH}'$. Щелочной ион OH' или OH^- носит название гидроксил-иона или гидроксила.

Благодаря наличию ионов, несущих электрические заряды, растворы солей, кислот и оснований способны проводить электрический ток, при этом катионы движутся к отрицательному полюсу, а анионы к положительному, сами же соли, кислоты и основания получили название электролитов, т. е. веществ, растворы которых проводят электричество. Основные свойства кислот зависят именно от наличия в них водород-иона H^+ (водород-иона), а основные свойства щелочей—от наличия в них гидроксил-иона OH' .

Активной реакцией данной жидкости, или концентрацией водородных ионов, называется то число грамм-атомов водорода в форме ионов (водород-ионов), которое содержится в единице объема (в литре) этой жидкости, т. е. иначе в виде молярной концентрации ионов.

Так, в 0,1n HCl 91% молекул подвергается электролитической диссоциации; поэтому концентрация водородных ионов будет:

$$0,091n = 9,1 \times 10^{-2} = 10^{-1,04} \text{ (так как } 9,1 = 10^{0,96}\text{)}.$$

Активная реакция жидкости есть нечто совершенно другое, чем титрируемая щелочность или титрируемая кислотность, т. е. щелочность или кислотность, определяемые путем титрования (нейтрализации) кислоты или щелочи. Титрируемые данные дают нам только сведения о потенциальном резерве, а не об активном количестве кислотных или щелочных свойств раствора. Это различие ясно видно из следующего примера: для нейтра-

лизаии 10 см³ 0,01n раствора уксусной кислоты или того же количества и такой же степени разведения HCl надо в обоих случаях употребить 10 см³ 0,01-нормального раствора NaOH; напротив, активная реакция такой же уксусной кислоты выражается цифрой 10^{-3,37n}, а такой же соляной кислоты — 10^{-2,02n}.

В настоящее время в гидрологии под термином «щелочность» или «щелочной резерв» понимается количество кубических сантиметров 0,01n раствора HCl (0,01n HCl), которые должны быть прибавлены к 100 см³ данной воды для полного разложения ее карбонатов.

2. Диссоциация воды и способы обозначения активной реакции

Оказывается, что и молекулы химически чистой воды, правда в очень небольшой своей части, диссоциированы на H⁺ и OH⁻ ионы, т. е. H₂O ⇌ H⁺ + OH⁻, и проводят электричество. Нейтральная, не содержащая ни кислот ни щелочей, вода содержит одинаковое количество как H⁺ (кислотных), так и OH⁻ (щелочных) ионов.

Эта диссоциация воды, весьма незначительна, в среднем она равна 1/100000000 части (или 1 · 10⁻⁷) числа молекул воды. Поэтому в 1 л дистиллированной воды в среднем подвергается ионизации 18 · 10⁻⁷ г воды, причем получается 17 · 10⁻⁷ г ионов OH⁻ и 1 · 10⁻⁷ ионов H⁺.

Константой диссоциации воды, или ионным произведением воды (K_{aq}), называется произведение H⁺ на OH⁻, т. е. K_{aq} = H⁺ × OH⁻ = постоянная величина. Эта величина на основании предыдущих данных равна 10⁻⁷ × 10⁻⁷ = 10⁻¹⁴. Она зависит от температуры; по точным данным при температуре в 18° K_{aq} = 0,74 × 10⁻¹⁴; при температуре в 38° K_{aq} = 3,35 × 10⁻¹⁴.

Прибавление к воде кислот или щелочей увеличивает соответственно количества H⁺ или OH⁻; однако произведение всех H⁺ на все OH⁻, т. е. K_{aq}, как всегда при данной температуре есть величина постоянная.

Если вода имеет кислую активную реакцию, количество H⁺ в ней больше количества OH⁻, при щелочной реакции OH⁻ больше H⁺. Поэтому активную, ионную реакцию воды, как кислотой, так нейтральной и щелочной, принято выражать только соответствующим числом одних H⁺ ионов, иначе водородным числом (символ [H] или h), которое, как мы видели выше, выражается обычно в виде 10 с отрицательным показателем; [H⁺] нейтральной воды = 10⁻⁷.

В настоящее время концентрацию водородных ионов выражают обычно не водородным числом, а только его показателем без знака минус (иначе говоря берут только отрицательный логарифм водородного числа).

Этот символ изображается буквами pH или Ph. При [H⁺] = 10⁻⁷ pH или Ph = 7.

В нейтральной воде pH = 7, в кислой воде pH < 7, в щелочной воде pH > 7, т. е. чем кислее вода, тем ее pH будет все меньше семи, а чем щелочнее, тем все более семи.

Концентрация водородных ионов в грамм-ионах H⁺ на литр и соответствующий данному раствору pH показаны на следующей таблице:

Концентрация H ⁺	pH	Концентрация H ⁺	pH
1 · 10 ⁻¹	1	1 · 10 ⁻⁷	7
1 · 10 ⁻²	2	1 · 10 ⁻⁹	9
1 · 10 ⁻⁴	4	1 · 10 ⁻¹³	13

Различные величины рН и соответствующие им количества Н' в десяти тысячных долях миллиграмма на литр (серенсеновские единицы) представляются в следующем виде:

Активная реакция	Кислая						Нейтральная			Щелочная					
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
рН =	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
[Н'] =	10 000 000	1 000 000	100 000	10 000	1 000	100	10	1	0,1	0,01	0,001	0,0001	0,00001	0,000001	0,0000001

3. Буферные растворы

Находящиеся в растворе нейтральные соли, как например NaCl, при распадении на ионы не изменяют в противоположность кислотам и щелочам реакции раствора. Однако такие соли, которые образованы сильной кислотой и слабой щелочью или наоборот, сильной щелочью и слабой кислотой, способны изменять реакцию воды благодаря гидролизу. Возьмем например раствор CaCO₃; он диссоциирует на Ca' и CO₃''; CO₃' подвергается гидролизу по формуле CO₃' + 2H₂O ⇌ H₂CO₃ + 2OH', результатом чего является щелочная реакция; то же при гидролизе HCO₃' по формуле HCO₃' + H₂O ⇌ H₂CO₃ + OH', т. е. так называемые кислые соли, как Ca(HCO₃)₂, или кислая углекислая соль, сообщают среде не кислую, а щелочную реакцию.

Однако, если мы имеем в растворе не только соль слабой кислоты, образованную сильной щелочью (например NaHCO₃), но и саму слабую кислоту CO₂, то такой раствор оказывается способным сохранять свою активную реакцию (рН) несмотря на прибавление (в определенных пределах) кислоты или щелочи.

Такие растворы называются «буферными». Мы увидим ниже, насколько жизнь бассейна зависит от постоянства рН и насколько могут быть губительными резкие изменения реакции среды. Поэтому наличие в целом ряде естественных водоемов буферной системы (особенно CO₂ и ее солей) является для водной жизни крайне важным обстоятельством.

Вкратце суть действия буферных смесей состоит в следующем: если мы к раствору слабой кислоты, образованной сильной щелочью, прибавим немного кислоты, то часть активных Н' ионов прибавленной кислоты соединится с диссоциированными анионами имевшейся кислоты и даст недиссоциированные молекулы кислоты; вследствие этого активная реакция от прибавленной кислоты почти не изменится. Если вместо кислоты к нашему буферному раствору прибавим немного сильной щелочи, то образуется соль слабой кислоты и активная реакция снова почти не изменится.

В физической химии действие буферной смеси вышеуказанного типа доказывается выводением формулы:

$$[H'] = K \frac{[\text{кислота}]}{[\text{соль}]},$$

т. е. концентрация водородных ионов зависит от отношения концентрации кислоты [кислота] к концентрации соли [соль] и от константы диссоциации кислоты К; отношение $\frac{[\text{кислота}]}{[\text{соль}]}$ раствора есть величина постоянная, а потому в данных условиях и концентрация водородных ионов, а следовательно и рН не меняется и не зависит от небольшого прибавления кислоты или щелочи.

Из буферных смесей, применяемых в опытах, особенно удобны так называемые бикарбонатная смесь (CO₂ + NaHCO₃) и смесь одномолекулярная

ского и трехметаллического фосфорнокислого натрия ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 + \text{Na}_3\text{PO}_4$); комбинируя в том или ином количественном отношении компоненты каждой смеси, можно получить достаточно устойчивые буферные смеси определенной рН. Так,

рН 4,49	получается из 16	частей	}	$\frac{1}{300n}\text{NaH}_2\text{PO}_4$	+0	части	}	$\frac{1}{300n}\text{Na}_3\text{PO}_4$
рН 6,64	»	8	»	}	+2	»	}	
рН 7,16	»	6,50	»	}	+3,50	»	}	
рН 9,19	»	5	»	}	+5	»	}	

4. Начальные сведения о методах определения рН

Первое (качественное) определение производится обычной лакмусовой бумажкой. Для уточнения при явно кислой реакции на лакмус в исследуемую воду прибавляют 1‰ раствор метилоранжа. Этот индикатор дает красное окрашивание при $\text{pH} < 3,1$ и желтое при $\text{pH} > 4,4$; при явно щелочной реакции берут в качестве индикатора 1‰ раствор фенолфталеина, который не окрашивается при $\text{pH} < 8,3$ и дает красную краску при $\text{pH} > 9,5$. Все это годится только для первой ориентировки.

Точные данные получаются электрометрическим путем; при этом измеряется электродвижущая сила сложного гальванического элемента с двумя электродами и двумя жидкостями; одной из электродных жидкостей служит исследуемая жидкость, а другой—раствор КСl. Зная электродвижущую силу элемента, можно по определенным формулам вычислить и рН исследуемой жидкости. При этом употребляются два метода: водородный и хингидронный.

При водородном методе одним из электродов элемента является платиновая чернь, насыщенная водородом и опущенная в исследуемую воду; вода и платиновая чернь насыщаются водородом, пропускаемым из аппарата Киппа. При хингидронном методе пропускания газообразного водорода не производится, а вместо него в испытываемую жидкость вносятся кристаллы хингидрона. И водородный и хингидронный методы очень точны, допускают вычисление рН с точностью до второго десятичного знака; однако аппаратура очень сложна, дорога, а определение весьма кропотливо.

Гораздо проще калориметрические способы определения рН, которые применимы и в полевых условиях. Здесь имеются два основных способа—способ Серенсена и способ Михаэлиса.

С п о с о б С е р е н с е н а состоит в том, что подбирается ряд красок (до 12), каждая из которых меняет свою окраску (переходя из недиссоциированного состояния в диссоциированное) в пределах сравнительно узкого изменения рН. В общем они могут обслужить большой диапазон рН: от 1,5 до 12,1. Так например тимол-блау имеет красную окраску при $\text{pH} < 1,2$ и желтую при $\text{pH} > 2,8$; бромфенол-блау—желтую при $\text{pH} < 3$ и голубую при $\text{pH} > 4,6$ и т. д. Такие индикаторы называются двуцветными. Индикатор прибавляется, с одной стороны, к определенным буферным растворам, рН которых известен в силу их приготовления, а с другой стороны—к исследуемой жидкости; при совпадении окраски исследуемой жидкости с окраской какого-либо буферного раствора рН буферного раствора есть и рН исследуемой жидкости.

П р и с п о с о б е М и х а э л и с а буферные смеси не применяются; индикаторами служат вещества, как α -динитрофенол и др., которые при разной степени диссоциации щелочного раствора, т. е. при разных рН, имеют разную интенсивность одной и той же окраски, а в недиссоциированном состоянии бесцветны. Имеется уже готовая шкала таких

оттенков; каждому оттенку соответствует свой рН. К исследуемой жидкости прибавляется тот же индикатор (в определенном количестве), и на шкале отыскиваются тождественная окраска и соответствующий ей рН.

Способ Джиллести представляет собой видоизменение способа Михаэлиса с применением не одноцветного, а двухцветных индикаторов. Детальное изложение всей методики определения рН можно найти в ряде как русских, так и иностранных работ, главные из которых приведены в указателе литературы.

5. Физико-химическое равновесие системы $[CO_2 \leftrightarrow H_2CO_3 \leftrightarrow HRCO_3 \leftrightarrow R_2CO_3]$

Как в морских, так и в пресных водах мы имеем смесь растворенных CO_2 , бикарбонатов и карбонатов; отношения между этими составными частями крайне сложны и постоянно меняются как от содержания CO_2 в воздухе над водой, так и от употребления (ассимиляции) CO_2 водными растениями и выделения ее водными животными и растениями в процессе дыхания.

Абсолютно чистая вода, изолированная от воздуха, имеет нейтральную реакцию, рН которой при $22^\circ = 7,0$. Если же вода не изолирована от воздуха, то CO_2 воздуха абсорбируется водой и частично превращается в молекулы H_2CO_3 . Количество абсорбированной CO_2 пропорционально давлению CO_2 в воздухе и коэффициенту абсорбции; последний же зависит от температуры и $S^0/_{00}$; как при повышении температуры, так и при увеличении $S^0/_{00}$ он уменьшается. Для чистой воды при 15° коэффициент абсорбции CO_2 равен 1 (точнее 1,075), т. е. при этих условиях в чистой воде и в воздухе имеется одинаковое количество CO_2 , именно $3 \cdot 10^{-7}$ объемных процентов, или $0,322 \text{ см}^3 CO_2$ на литр; в этих условиях рН воды $= 5,67$, т. е. мы имеем кислую реакцию, которая, как было указано выше и является причиной быстрой смерти ряда водных организмов в дистиллированной воде.

При дальнейшем увеличении количества CO_2 в воде кислотность воды увеличивается, но незначительно, и при содержании CO_2 в $0,5 \text{ г}$ на литр получаем рН $= 4,0$ (при температуре 15°). Это есть момент предельного насыщения воды углекислотой. Дальнейшее прибавление CO_2 ничего не дает, и рН не понижается.

Между тем в воде сфагновых болот, которая по бедности своего солевого состава приближается к дистиллированной воде, мы имеем падение рН до $3,8$ и соответствующее этому особое население. В помощь CO_2 здесь приходит H_2SO_4 , которую выделяет живой *Sphagnum* и которую можно открыть в этих водах простым аналитическим путем.

В большинстве бассейнов мы имеем однако воду, содержащую не только свободную CO_2 и H_2CO_3 , но и ряд карбонатов, которые заключают в себе так называемую связанную углекислоту.

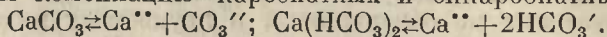
В общем количество связанной углекислоты в бассейнах колеблется от $1,6$ до 100 мг и выше на литр. В этом отношении море приближается к пресным водам, богатым известью.

Комбинация свободной CO_2 и карбонатов является, как мы видели выше, буферной смесью, препятствующей быстрому изменению рН как морских, так и основной массы пресных вод. Карбонатные соли представлены в растворе в виде бикарбонатов и карбонатов, особенно Са и Mg.

При определенном рН мы имеем совершенно определенные комбинации CO_2 карбонатов и бикарбонатов. Происходит это потому, что H_2CO_3 имеет две константы диссоциации. Первая константа—диссоциация H_2CO_3 на HCO_3' и H^+ ; вторая, имеющая место только в щелочных растворах, это диссоциация HCO_3' на CO_3'' и H^+ . В водах, рН которых $< 8,5$ (не окрашивающихся фенолфталеином), мы имеем в разных отношениях комби-

нании свободной $\text{CO}_2(\text{H}_2\text{CO}_3)$ и ионы бикарбонатов согласно диссоциации: $\text{H}_2\text{CO}_3 \rightleftharpoons \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$; $\text{Ca}[\text{HCO}_3]_2 \rightleftharpoons \text{Ca}^{++} + 2\text{HCO}_3^-$.

В водах с $\text{pH} > 8,5$ (окрашивающихся фенолфталеином), сильно щелочных, мы имеем комбинацию карбонатных и бикарбонатных ионов:



Существуют формулы, связывающие свободную CO_2 с концентрацией водородных и бикарбонатных ионов; по этим формулам, зная pH воды (см. выше), можно вычислить количество в воде свободной CO_2 .

Углекислота карбонатов равна тому количеству CO_2 , которого не хватает в данной воде для того, чтобы карбонаты превратить в бикарбонаты; поэтому она носит название «недостающей CO_2 ».

Растения, беря из воды свободную CO_2 и CO_2 бикарбонатов, подщелачивают воду; при $\text{pH} = 8,37$ раствор состоит на 97,5% из одних бикарбонатов; количество CO_2 , взятой растениями при pH выше 8,37 (бикарбонатного пункта) из бикарбонатов, и есть «недостающая CO_2 ».

Вся система подвижного равновесия, о которой шла речь выше, наглядно может быть представлена следующим образом: CO_2 газообразная в воздухе $\rightleftharpoons \text{CO}_2$ растворенная в воде $\rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3 \rightleftharpoons \text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 \rightleftharpoons \text{CaCO}_3$ растворенный в воде $\rightleftharpoons \text{CaCO}_3$ осажденный на дне бассейна или листьях растений или взвешенный в воде.

II. ДИАПАЗОН И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ pH В ПРИРОДНЫХ ВОДНЫХ БАСЕЙНАХ

При обилии карбонатов как в море, так и в пресной воде неудивительно, что в природных бассейнах, говоря вообще, господствует щелочная реакция (pH около 8,1—8,4). pH поверхностных слоев в морях и океанах очень постоянен, колеблется в пределах 8,1—8,3 или, самое большее, 7,95—8,35; крупные европейские и североамериканские озера также имеют $\text{pH} = 8$ и более 8; pH среднерусских рек летом больше 8 и т. д.

Имеется постепенное небольшое повышение pH по линии Норвежское море — Атлантический океан — Средиземное море — Черное море. С глубиной pH в морях и океанах понижается; особенно сильно понижение в Черном море, доходя до 7,25 на глубине 1000 м около Босфора, при pH на поверхности 8,34. Понижение pH с глубиной наблюдается и в пресноводных бассейнах. С повышением концентрации бикарбонатов pH повышается сравнительно мало; поэтому при впадении рек, богатых бикарбонатами, в море несмотря на увеличение общей солёности никакого резкого изменения pH не происходит. По разрезу Таганрог — Азовское море летом 1926 г. ‰ была последовательно 0,04—0,88—3,82—5,6, а pH соответственно оказался 8,31—8,32—8,26—8,31.

Однако при более детальном изучении обнаруживается целый ряд бассейнов с совершенно иными показателями pH . Прежде всего выделяются бурые, дистрофные, сфагновые озера и сфагновые болота; все они отличаются малым количеством зольных элементов, обилием гуминовых веществ и наличием минеральных кислот, особенно серной; pH в них бывает обычно < 5 , в сфагновых болотах русских и норвежских $\text{pH} = 4,0—4,5$, спускаясь в центральной части болот до 3,4—3,8. Кроме этих кислых и вышеуказанных щелочных пресноводных бассейнов имеется ряд бассейнов с водой более или менее нейтральной, с pH около 6,95—7,3. Поэтому все пресноводные бассейны мы можем в конце концов разделить на кислые полиионные с pH около 3,7—4,7, нейтральные мезоионные с pH около 6,95—7,3 и щелочные полиионные с $\text{pH} = 7,8—8,8$, но доходящим в период цветения до 9,5, почти до 10. Однако основными группами являются только две: воды нейтрально-щелочные, иначе все бассейны с pH нормально > 6 и воды торфяные с pH

нормально < 5 , где кроме CO_2 подкисляющую роль играют гуминовые вещества и серная кислота.

Поскольку содержание CO_2 в воздухе является более или менее постоянным, равно как и среднее количество карбонатов в воде, можно говорить об основной «нормальной» активной реакции водоема. Однако фактически количество CO_2 в воде зависит не только от количества CO_2 в атмосфере, но и от целого ряда биологических процессов, имеющих место в самом водоеме, да и основная соленость бассейнов все же меняется по сезонам.

Поэтому рН, особенно пресноводных водоемов, не остается постоянным, а испытывает суточные и годовые колебания и обнаруживает различия по вертикали. Диапазон колебаний в одном и том же бассейне может достигать до 2,6 единиц рН даже в течение одного дня. Поскольку эти колебания зависят преимущественно от жизнедеятельности организмов, мы остановимся на этом вопросе более подробно ниже, при рассмотрении влияния организмов на рН бассейна.

III. ЗАВИСИМОСТЬ рН СРЕДЫ ОТ ОРГАНИЗМОВ И ЗАВИСИМОСТЬ ОРГАНИЗМОВ ОТ рН СРЕДЫ

1. Влияние организмов на рН среды

Животные организмы, выделяя при дыхании CO_2 в окружающую их воду, конечно подкисляют ее. Поэтому неудивительно, что например морская вода в резервуарах плимутской лаборатории имеет всегда рН ниже, чем в море, именно рН = 7,6 против среднего в море 8,1; понятно также, что в норах рачка *Urogebia* рН падает до 7,22, при рН в окружающем море > 8 . В том же направлении действует и CO_2 , выделяющаяся при процессах гниения; гниющие водоросли могут понизить рН морской воды до 6,4; у дна водоемов рН меньше, чем на поверхности. Наоборот, процессы ассимиляции CO_2 водными растениями ведут за собой повышение рН, подщелачивание окружающей их воды.

При цветении пресноводных бассейнов протококковыми и синезелеными водорослями рН воды бассейнов повышается до 9 и даже до 10; в зарослях *Elodea* рН при сильном освещении достигает до 10,4—10,6. В супралиторальных морских бассейнах, покрытых *Enteromorpha*, рН поднимается до 9,4; в Вудс Голе средний рН морской воды = 8,0—8,2; у берегов среди водорослей рН поднимается до 8,3—8,4; в илу падает до 7,1; среди зарослей *Ulva* рН достигает до 9,7 и т. д.

Поскольку усвоение CO_2 растениями и подщелачивание воды имеет место только днем, понятно, что рН должен иметь суточное изменение. На рис. 147,1 представлены суточные колебания рН в небольшом прудике летом. Верхняя кривая показывает большие колебания рН от 6,4 и меньше и до 10,1 в верхнем слое воды на глубине 5 см; рН придонного слоя на глубине всего 35—40 см почти не колеблется (6,28—6,67).

Имеется целый ряд наблюдений, показывающих, что растения, вызвавшие высокие рН, сами начинают страдать от этого повышения, например *Synura* и *Pandorina* при приближении к рН = 9. Причиной этого может быть выпадение ряда важных веществ, например Fe и Mg, в сильно щелочных растворах, изменение проницаемости оболочек у водорослей и пр.

Поскольку в процессе фотосинтеза поглощается CO_2 , а развитие растительного планктона зависит от дневного света, вполне понятно полное сходство, которое наблюдается между кривыми годового изменения рН и годового хода продолжительности солнечного освещения (рис. 147,2).

В ряде случаев особенно наглядно выступает связь изменений рН не столько с освещением, сколько с температурой; наивысшие рН наблюдаются при наивысшей температуре.

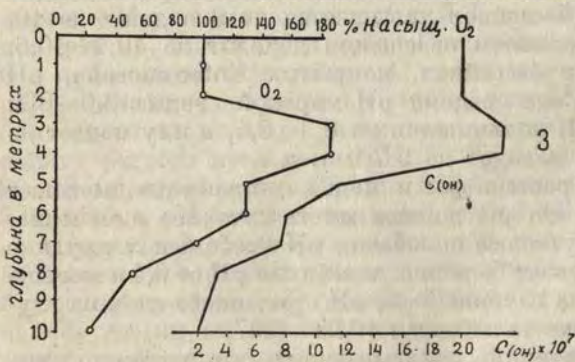
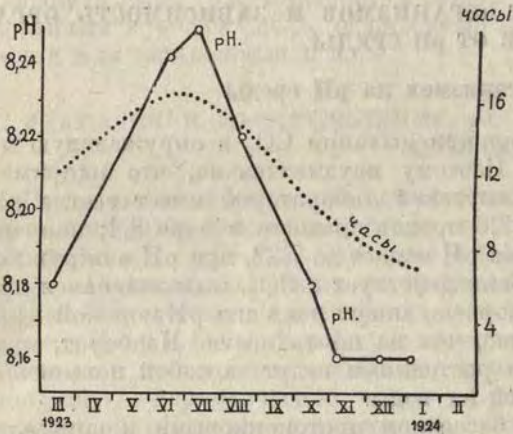
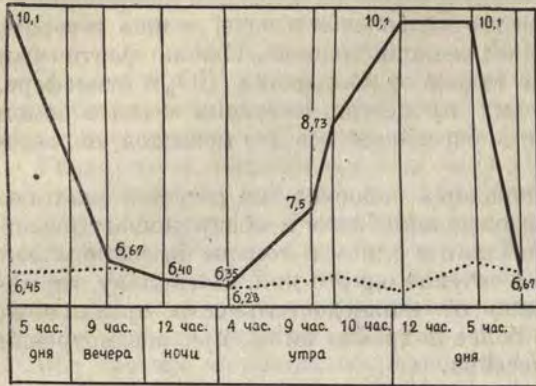


Рис. 147. Влияние фотосинтетических процессов в водоеме на рН.

1—колебания рН в небольшом мелком пруде летом в течение суток на поверхности (сплошная линия) и у дна на глубине 36—40 см (точки); 2—влияние продолжительности солнечного освещения (в часах) на величину рН в море; 3—изменение с глубиной $C_{(он)}$ (концентрации гидроксильных ионов) и содержания O_2 в море.

ного с CO_2) идет параллельно с ходом изменений количества O_2 , например в распределении по глубинам (рис. 147, 3).

Поскольку состав воды в водоемах, как мы видели, представляет собой буферный раствор, то как суточные, так и годовые колебания рН будут наименьшими в крупных водоемах с большими и постоянными запасами углекислых солей; при щелочном резерве $A=2,00$ растения (*Elodea*) не повышают рН более 9, напротив, при $A=0,4$ повышают до 10.

Наивысшее биологическое подщелачивание наблюдается в эвтрофных водоемах с средним и ниже среднего количеством солей, а не в дистрофных водоемах с мягкой водой, в которых фитопланктон развивается очень слабо из-за недостатка солей. В этих водоемах рН вообще мало зависит от населения и отличается сравнительным постоянством, приближаясь к нормальной реакции водоема.

Вследствие тех же буферных свойств воды рН опускается зимой в озерах, богатых солями, только до 7,1—7,3, а в озерах, бедных солями, до 6,3—6,5 и всего больше падает—до 5,85—5,9—в небольших прудах с мягкой водой.

Известно, что CO_2 и O_2 являются антиподами. Где много CO_2 , там мало O_2 и наоборот. Поэтому вполне понятными являются все те наблюдения, которые показывают, что ход изменений рН (тесно связанного с CO_2) идет параллельно с ходом изменений количества O_2 , например в распределении по глубинам (рис. 147, 3).

2. Влияние рН среды на организмы

Прямое и косвенное действие рН

Поскольку реакция воды в данном бассейне зависит, как мы видели выше, от целого ряда факторов, совершенно необходимо при изучении влияния рН среды на организмы отличать прямое действие рН от косвенного, например действие H^+ отличать от действия CO_2 , от действия растворенных солей, состав которых может измениться при изменении рН и т. д. Так, при изучении влияния рН на фототаксис рачка *Chydorus* оказалось, что на изменение знака фототаксиса влияет не определенная величина рН, а только совершенно определенное количество свободной CO_2 . Имея растворы с различным количеством бикарбонатов, удалось пропуская CO_2 вызвать изменение фототаксиса при различных рН (от 5 до 7,9). Однако концентрация свободной CO_2 во всех этих случаях оказалась одинаковой. В качестве другого примера могут быть приведены наблюдения Е. Е. Успенского над железом как фактором распределения водорослей; прежде господствовало убеждение, что *Cladophora* и другие водоросли живут только в щелочной среде, являясь известковолюбивыми организмами; однако опыты и некоторые наблюдения в природе показали, что основным условием процветания *Cladophora* является отсутствие больших количеств Fe; что же касается реакции среды как таковой, то при небольшом количестве Fe *Cladophora* может жить и в более кислых растворах, но в условиях средней полосы Европейской части СССР обычно малым количеством железа обладают только воды с повышенным рН, когда вообще происходит сильное выпадение Fe в виде Fe_2O_3 .

В ряде работ, вышедших около 1930 г., настойчиво указывается на то, что одинаковые рН среды могут получиться от совершенно разных агентов, например от введения HCl и от CO_2 . Существует взгляд, что CO_2 и NH_3 легко проникают в живую клетку, а H^+ и OH^- не проникают. Действительно в опытных условиях животные выдерживают гораздо более широкие колебания рН среды, полученные путем подкисления HCl, чем при подкислении уголекислотой.

По опытам над 70 видами черноморских инфузорий в воде с рН, равным 5,20 (минимальный рН, который может быть получен при насыщении черноморской воды уголекислотой), различные виды инфузорий погибали в сроки от 40 секунд до 6 дней; при изменении рН той же черноморской воды с помощью HCl и NaOH те же животные выдерживали колебания водородных ионов в пределах рН, равных 3,20—4,0.

Опыты с подкислением морской воды при помощи HCl при изучении фототропизма веслоногих рачков привели к выводу, что последние мало чувствительны к слабым изменениям рН; но другие авторы, наблюдавшие роль изменения рН в опытных условиях под влиянием CO_2 и в живой природе, где изменения рН обязаны в основе тоже CO_2 , утверждают обратное. Некоторые из них прямо признают, что H^+ и OH^- ионы не играют роли, а все зависит от уголекислоты как таковой.

Распределение организмов по водоемам с различными рН и терминология отношений организмов к рН.

Мы видели ниже, что все пресноводные бассейны по рН их воды можно разделить на две основных группы—кислые и нейтрально-щелочные, с $pH < 5$ и $pH > 5$. Совершенно таким же образом и вся основная масса пресноводных гидробионтов по своему распределению и образу жизни распадается на две группы. Первая группа—это организмы, которые встречаются преимущественно только в нейтрально-щелочных водоемах; они живут при диапазоне рН от 5 до 10, точнее от $pH = 4,5-5,0$ до $pH = 9,5-10,5$; эти организмы можно назвать с т е н о и о н н ы м и, поскольку они

выдерживают только нейтральнощелочные воды. Сюда относится главнейшая масса пресноводных организмов, например: инфузория *Colpodium campyllum* имеет границы рН=4,5—9; коловратки: *Brachionus urceolaris* 4,5—11, *Synchaeta pectinata* 4,7—9,2; *Anuraea aculeata* 5,0—9,5; ряд планарий 4,9—9,2; ракообразные: *Chydorus sphaericus* 4,5—10,0, *Daphnia longispina* угнетается при рН=5,3. К этой же группе относятся вероятно и все морские организмы, их предел жизни колеблется в границах рН от 6 до 8,75 (или 7,8—8,3).

Противоположной группой являются эврионные организмы, которые могут жить и в более кислых водах, например *Cyclops languidus*, *Chydorus ovalis* и др. Целый ряд видов однако совершенно не встречается в нейтрально-щелочных водоемах, как например ряд бесцветных жгутиковых—*Cartesia obtusa*, *Astasia* и др., из простейших—*Hyalosphaenia*, ряд коловраток, как *Elosa worallii*. Они живут в центральной части сфагновых болот при рН=3,8; эти организмы приходится выделить уже в специальную группу полигидрогенионных организмов.

Гидробионты, относящиеся к вышеуказанным группам стеноионных, эврионных и полигидрогенионных организмов, обычно погибают, если их поместить в воду хотя бы и природного бассейна, но с рН, чуждым их обычному местопребыванию.

Это обстоятельство заслуживает величайшего внимания, ибо когда появились первые работы по этому поводу (С. Н. Скадовский, 1922/23 г.), казалось совершенно невероятным, чтобы пресноводный организм умирал при переносе его из одного пресноводного бассейна в другой, тоже пресноводный, т.е. чтобы для него второй пресноводный бассейн был столь же ядовитым, как например морской. Однако в настоящее время установлено совершенно точно, что многие ракообразные и ряд коловраток, взятые из нормальных нейтральных и щелочных природных бассейнов, быстро гибнут в воде выпуклых сфагновых болот.

В воде с рН=3 через несколько часов погибают *Daphnia pulex*, *D. longispina*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia laticaudata*, *Cyclops insig-nis*, *Lumbricus variegatus* и др. Пресноводные брюхоногие моллюски живут нормально в бассейнах с рН=7—8. Пределы рН, выносимые моллюсками с прозрачными раковинами, гораздо шире, чем у моллюсков с непрозрачными известковыми раковинами. Последние едва представлены или совсем отсутствуют в водах с рН<6. Все эти организмы совершенно не выдерживают пребывания в воде с рН таких величин, которые выходят за пределы интервала рН=4,5—10,5.

Однако опытным путем удалось выяснить, что имеются и такие организмы, которые выносят колебания рН, далеко выходящие за пределы нормальных колебаний в естественных бассейнах. К таким необычно эврионным (ультраэврионным) организмам относятся личинки некоторых хирономид и стрекоз с толстыми хитиновыми покровами. Так, личинки *Chironomus* группы *plumosus* легко выдерживают рН=2—3 и только через несколько часов погибают при рН=1; щелочные пределы они выносят до рН=12.

Итак, мы получили пока четыре группы гидробионтов по их отношению к рН среды; стеноионные, эврионные, полигидрогенионные и ультраэврионные; наиболее существенная грань между стено- и эврионными организмами, проходящая в области рН около 5.

Крайне интересно, что эта граница рН=5 является не только границей в области распределения гидробионтов, но и в ряде других областей, а следовательно имеет целый ряд причин для своего обоснования. Так, в кислых растворах с рН ниже 4,6—4,8 яйца ежа *Arbacia* гибнут через

10 мин., и деления не происходит. Рост тканей в культурах при рН ниже 4,9 нарушается; вне пределов рН=5—10 происходит гемолиз эритроцитов быка и т. д.

Необходимо далее отметить, что в пределах отдельных групп быть может каждый вид и даже раса имеют свой диапазон рН. Так, если мы расположим коловраток* в ряд, начиная с менее чувствительных к Н⁺ и затем все более и более чувствительных, то получим такой порядок: *Polyarthra platyptera* v. *minor* < *Anurea aculeata* var. *cochlearis* < *Synchaeta pectinata* < *Polyarthra platyptera* typ. < *Anurea aculeata* typ. < *Tryarthra longiseta*.

Если же расположим их по чувствительности к ОН['], тоже начиная с менее чувствительных, то получим, за немногими перемещениями, тот же ряд коловраток, но только написанный с обратного конца (зеркальное отображение): *Triarthra longiseta* < *Anurea aculeata* typ. < *Polyarthra platyptera* typ. и т. д.

Для выяснения вопроса о том, насколько организмы действительно тесно связаны с рН среды, крайне интересны наблюдения над близкими видами одного рода, живущими в более кислых и более нейтральных условиях, иначе говоря над кислыми и нейтральными видами одного рода; такие пары представляют собой например: *Chydorus sphaericus* (нейтральный) и *Ch. ovalis* (кислый) или *Cyclops languidus* (кислый) и *C. vernalis* (нейтральный).

При сравнительном изучении этих двух *Chydorus* оказалось например, что оба они имеют два максимума размножения—один в кислой среде, другой в щелочной. Для обоих видов пределы рН в кислой среде и соответственно в щелочной одинаковы. Однако для «нейтрального» *Chydorus sphaericus* максимум размножения в кислой среде значительно выше максимума в щелочной, а у «кислого» *Chydorus ovalis* эти максимумы обратны. Такое различное отношение к определенным величинам рН наблюдается не только у соседних видов одного рода, но и у экземпляров одного вида, только взятых из различных бассейнов. Так, *Synchaeta pectinata*, типичная форма нейтральных водоемов, по опытным данным выдерживает рН в пределах 4,7—9,4; однако в торфяных карьерах *S. pectinata* живет при рН=4,6. Очень часто особи одного и того же вида, живущие в системе даже сообщищающихся озер, но с разными рН, отличаются морфологическими признаками, заметными и невооруженным глазом. Так, *Bosmina coregoni cisterciensis* Черного озера близ Калинина, с рН=6, значительно меньше экземпляров соседнего озера Прилука с нейтральной водой. Дальнейшие работы должны решить, имеем ли мы здесь дело с фенотипической изменчивостью или с экологическими биотипами.

Необходимо еще помнить, что летальные, предельные смертельные границы рН для определенного организма могут сильно отличаться от оптимальных, например для *Brachionus urceolaris* оптимальные пределы рН=7,6—10, а предельные 4,5—11. Для *Anurea aculeata* размах оптимальных пределов рН—3,3 единицы, а предельных 6,8.

Другие области воздействия рН на организмы

Распределение организмов в пределах одного бассейна. Мы изложили выше в основных чертах вопросы распределения гидробионтов по водоемам с различными рН и те пределы рН, которые кладут границы существованию организмов. Однако необходимо помнить, что в каждом отдельном бассейне, независимо от его принадлежности к группе кислых или нейтрально-щелочных водоемов, имеются свои определенные различия и колебания в величине рН как в вертикальном, так и в горизонтальном

направлении. Эти различия конечно не могут не влиять на распределение организмов в данном бассейне.

У западных берегов Атлантического океана были сделаны наблюдения, показывающие, что распределение беспозвоночных тесно связано с распределением рН у берегов на разных грунтах и среди разных зарослей. В общем рН колебалось там от 7,4 и ниже и до 9. Имеются данные, показывающие, что *Fucus* нормально живет и размножается в условиях рН=8,6; обычно он не живет вместе с *Ulva*, которая выдерживает рН=9,4; *Seramium tubrum* при переносе в эту воду (рН=9,4) умирает через 2,5 часа.

Крайне наглядна зависимость распределения организмов от рН воды в сфагновых болотах. В Луцинском болоте Московской области летом можно отличить три более или менее концентрических зоны, которые разнятся между собой температурой, соленостью, активной реакцией, содержанием органических веществ и населением.

З о н ы	I (наружная)	II (средняя)	III (внутренняя)
Средняя t° на поверхности	22,2°	26,0°	21,6°
Минимум—максимум t° (на глубине и на поверхности)	19,0—24,0°	21,0—27,3°	18,5—23,0°
Электропроводность	0,295·10 ⁻⁴	0,518—0,599·10 ⁻⁴	1,02·10 ⁻⁴
Активная реакция (рН)	6,05—6,50	4,38—4,50	3,7—3,8
Окисляемость (количество мг O ₂ на 1000 см ³)	38,93 мг	62,94 мг	133,4 мг

Ввиду весьма значительного различия в активной реакции этих трех зон разницу в их населении в основе приходится отнести именно на счет этой реакции.

Все микроскопическое водное население болота оказалось состоящим из 93 видов, в том числе из 24 видов и вариантов жгутиковых, из 28 инфузорий и корненожек, из 34 коловраток и 7 ракообразных; в первой зоне имеется 38 видов, во второй—40 видов, а в третьей—35; общих между I и II оказалось 10; общих между III и II—9, а между III и I только 6, в том числе два вида ракообразных: *Cyclops languidus* и *Chydorus ovalis*; эти же два организма оказались единственными общими для всех трех зон. Таким образом большая самостоятельность каждой зоны вполне очевидна.

Первая зона, состоящая из ряда луж, дно которых покрыто мхом, заключает обычный биоценоз, свойственный неглубоким и небольшим бассейнам; типичны для него: обилие *Trachelomonas*—6 видов, масса *Eudorina elegans*, а из коловраток—масса *Ascomorpha escaudis* и *Taphrosampra selenuga*; эта зона находится снаружи от круга берез.

Вторая зона, между кругом берез и третьей зоной болота, покрытой соснами, представляет широкие полосы воды глубиной до 70 см, поросшие камышом и заполненные мертвым мхом. Для этой зоны характерна из жгутиковых *Trachelomonas volvocina*, в других зонах не живущая. Что касается простейших, то по количеству видов (6) их здесь почти ровно вдвое меньше, чем в первой зоне (11) и в третьей (13), причем характерно массовое развитие *Arcella vulgaris* и *Nuclearia*, не встречающихся в остальных зонах, а также наличие ряда других видов. Для многих коловраток типично нахождение как самок, так и самцов; известно, что последние встречаются у коловраток в общем весьма редко. Ракообразных здесь сравнительно много, и только в этой зоне живут (и притом в массовом количестве) *Cyclops viridis*, *Scapholeberis microcephala*, *Simoscephalus serrulatus* и *Polyphemus pediculus*.

Третья зона, внутренняя, наиболее типичная, является самым высоким местом всего болота. Вода встречается лишь в виде луж, целиком высыхающих в сухую погоду. Здесь царство бесцветных жгутиковых, как *Cartesia obtusa*, живущая массами, *Astasia*, *Chilomonas* и др. Из корненожек типичен род *Hyalosphenia*, найденный только здесь, причем *H. papilio* населяет эту зону в большем количестве. Коловратки дают много экземпляров *Elosa worallii*, *Monostyla lunaris* и др. Для ракообразных эта зона очевидно неблагоприятна: здесь живут, и притом в небольшом количестве, только *Cyclops languidus* и *Chydorus ovalis*, общие всем трем зонам.

В других бассейнах не может оказаться без влияния на распределение и миграцию организмов суточное колебание рН, которое в небольших и неглубоких водоемах, как мы видели, может достигать громадного размаха.

В опытных условиях, например при культуре сенных растворов в сосудах иенского стекла, которое не выщелачивается водой, население оказывается различным, смотря по тому, будем ли мы подщелачивать воду или нет. В воде неподщелоченной, почти нейтральной, население очень бедно; оно состоит почти только из жгутиковых, с добавлением *Halteria* и *Pleurotoma*. Население подщелоченных сосудов гораздо богаче, с господством инфузорий из *Nypotricha* и *Peritricha*.

Гидроионотаксис. Целый ряд фактов с несомненностью доказывает наличие гидроионотаксиса (гидроионотропизма), т. е. принудительной, как при всяком таксисе, ориентировки организмов, в данном случае под влиянием рН. На рис. 148, 1 изображено распределение инфузорий *Spirostomum* в стеклянных трубках с рН=6,8 внизу и 8,0 наверху и обратно, — в начале опыта и через 1 час; в конце концов все *Spirostomum* собрались в области рН=7,4. На рис. 148, 2 показано подобное же распределение ряда рыб; у рыб область распределения шире, но наличие принудительной ориентировки тоже несомненно.

Влияние рН на процессы размножения, дыхания, питания, регенерации и пр. Можно считать установленным, что рН среды прямо или косвенно влияет не только на распределение организмов, но вообще на все стороны жизни гидробионтов, начиная с самых первых моментов развития организма. Приведем ряд наиболее ярких примеров. *Cladophora* при падении рН ниже 7,2—7,4 прекращает вегетативное размножение и образует зооспоры. Влияние рН среды сказывается на развитии не только растений, но и животных. Уже давно было известно, что яйца морских ежей не развиваются вообще до стадии плутеуса в очень кислых и очень щелочных растворах. При более детальных исследованиях обнаружилось, что оплодотворение совсем не происходит в пределах рН=4,8—6,2, хотя способность к оплодотворению и сохраняется; окончательно яйца гибнут при рН более кислых, именно равных 4,6—4,8; в пределах 6,8—9,8 яйца оплодотворяются почти на 100%, причем в пределах 6,8—7,4 имеет место массовая полиспермия. При рН=9,6—10 наступают повреждения оболочек, и при рН=10,2 оплодотворение снова, как и в кислой среде (рН=4,8—6,2), не происходит.

Опыты по искусственному партеногенезу, например морских ежей, удаются только при определенной величине рН; от той же величины зависит и удача различного рода скрещиваний. Партеногенетическое развитие яиц морских ежей, успешно происходившее в воде из Атлантического океана, не удалось в несколько более кислой воде из Тихого океана. *Artemia salina* за 13 месяцев опытного содержания в соленом растворе при рН=7,4 дала двенадцать поколений; в более же щелочных растворах (рН=7,48—8,24), при всех прочих равных условиях, развивалась крайне медленно и дала за тот же период времени только два поколения,

причем второе поколение жило 5,5 месяца и вымерло, не отложив яиц.

Под влиянием рН находится еще целый ряд других основных процессов, которые связывают организм с окружающей его средой. Так, прони-

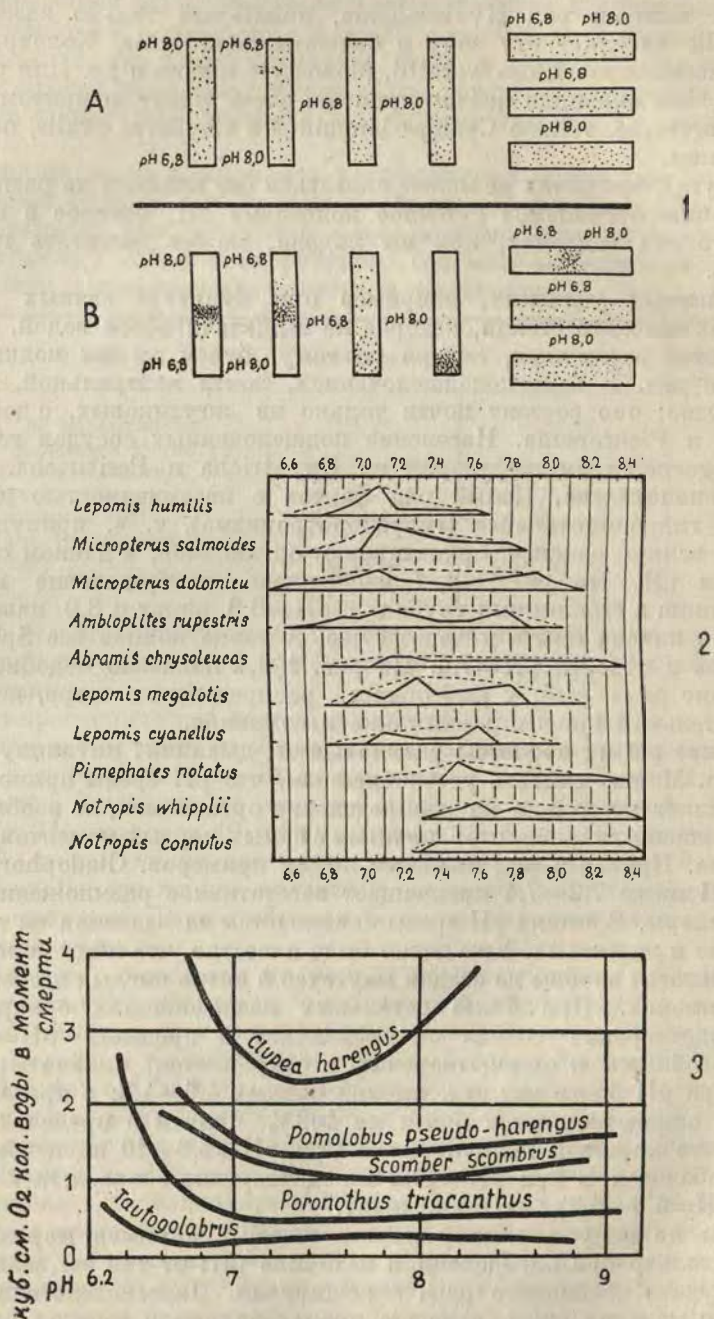


Рис. 148. 1—распределение *Spirostomum* в зависимости от рН среды (А—в темноте, В—на свету); 2—распределение рыб в зависимости от рН; 3—степень использования растворенного O₂ морскими рыбами при разных рН морской воды.

кновение газов и солей из окружающей среды в водные организмы и вообще проницаемость органических оболочек оказалась в полной зависи-

мости от рН среды: CO_2 и H_2S проникают в клетки *Valonia* только при $\text{pH} < 6$, при $\text{pH} = 8-10$ проницаемость этих газов приближается к нулю. Опытами над *Laminaria* доказано, что OH' ионы увеличивают проницаемость электролитов, а H' ионы, пока водоросль жива, понижают эту проницаемость.

Известно, что у наземных организмов рН дыхательных центров является регулятором дыхания. Для водных организмов нет еще достаточного количества данных; однако установлено например, что для ряда *Cladosea* дыхание (как и размножение) понижено вблизи нейтральной реакции и повышено в кислых и щелочных пределах. Предельные минимальные количества O_2 для разных рыб при различных рН оказались очень различными (рис. 148, 3).

Фагоцитоз пресноводных сувоек тоже зависит от рН среды. Как в более кислой, так и в более щелочной среде фагоцитоз этих инфузорий ослабляется и затем прекращается, хотя сами сувойки остаются живыми. Для нормального фагоцитоза необходима более нейтральная реакция. Замечательно, что, наблюдая за изменением фагоцитоза (образование мелких вакуолей и осадка туши на ресницах), можно уловить разницу между раствором кислоты в восемь и десять стотысячных нормального, что трудно сделать обычными химическими приемами; биологический анализ оказывается здесь не хуже химического.

Движение мерцательных ресниц на жабрах мидий останавливается при $\text{pH} = 6,0$ и возобновляется обычно уже при 6,7. В слабо подкисленной воде ($0,1 \text{ см}^3$ п HCl на 100 см^3 морской воды) останавливаются рост и регенерация гидроида *Tubularia*.

3. Сравнение рН внутренней среды организмов с рН окружающей их внешней среды

Хотя по этому вопросу мы не имеем еще достаточно данных, однако приходится думать, что у всех пресноводных и морских организмов рН крови колеблется очень мало, в пределах $\text{pH} = 7,2-7,8$, т. е. их кровь является менее щелочной, чем морская вода с ее $\text{pH} = 8,1-8,2$. Наблюдения были сделаны над морскими звездами, червями, моллюсками, ракообразными, рыбами и лягушками. Вспомним, что у всех морских беспозвоночных соленость крови равна солености окружающей среды и изменяется вместе с ней; параллельной зависимости между рН крови морских беспозвоночных и рН морской воды не наблюдается.

ГЛАВА ВОСЬМАЯ

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВОДНЫМИ ОРГАНИЗМАМИ И ТЕМПЕРАТУРОЙ БАССЕЙНА

I. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ ПО БАССЕЙНАМ В СВЯЗИ С ТЕМПЕРАТУРОЙ

Если соленость играет решающую роль в распределении животных и растений по двум основным группам бассейнов—морским и пресноводным,—то внутри этих групп решающую роль в распределении организмов играет температура воды.

Лёб считает температуру вообще могущественнейшим из всех внешних факторов.

В зависимости от температуры воды мирового океана делятся на три основных группы: холодные, умеренные и тропические, с соответствующими им гидробионтами; то же основное деление применяется и к озерам: холодные, умеренные и теплые озера.

1. Общий диапазон температуры в водных бассейнах

Общий температурный диапазон для морских и пресноводных организмов сравнительно очень велик. Поскольку $S^{\circ}/_{\infty}$ понижает точку замерзания воды в $-3,3^{\circ}$; с другой стороны, известны морские организмы, живущие при температуре воды в $+3,3^{\circ}$; с другой стороны, известны пресноводные синезеленые водоросли, живущие в воде горячих источников при температуре $+85^{\circ}$ и даже при $+93^{\circ}$. Эти данные определяют весь температурный диапазон гидробионтов в $96,3^{\circ}$. От воздушного диапазона, который принимается в 125° , водный диапазон отличается, во-первых, своей меньшей величиной, а затем, и это главное, иным местом своего положения в тепловом спектре,—температура жидкой воды, населенной организмами, не падает ниже $-3,3^{\circ}$. Такая температура была найдена у восточного берега С. Америки к востоку от полуострова Новая Шотландия. Между тем на суше очень многие организмы выносят падение температуры до $-69,8^{\circ}$, например у Верхоянска; зато верхний температурный предел в воде $+93^{\circ}$ выше наземного, который равен 52° и 53° в пустынях Индии и Колорадо. Годовое колебание температуры в пресноводных бассейнах и особенно в морях незначительно по сравнению например с годовым колебанием температуры воздуха у того же Верхоянска, которое определяется в $101,3^{\circ}$ ($-69,8^{\circ}$ и $+31,5^{\circ}$); о них мы будем говорить ниже.

Однако, если принять во внимание не только самую низкую температуру, при которой вода в природе остается жидкой ($-3,3^{\circ}$) и водные организмы сохраняют способность к активным движениям, но и способность водных организмов сохранять жизнь в замерзшем состоянии, то температурный диапазон гидробионтов расширится и притом в сторону низких температур.

Существуют указания, что морские водоросли *Bangia*, *Porphyra*, *Enteromorpha* и северный *Fucus* выдерживают охлаждение до -18° и -20° ; старая *Laminaria saccharina* до $-16,8^{\circ}$; особенно сильному охлаждению подвергаются северные водоросли зимой при отливе.

Ряд авторов сообщает, что вмержшие в лед рыбы выдерживают охлаждение до -15° ; вместе со льдом они легко ломаются на куски, но подвергнутые медленному оттаиванию оживают и плавают. Так же замерзают и лягушки, причем внутренняя температура их тела падает до $-2,5^{\circ}$; охлаждение до -12° и даже до -28° их не убивает. Такое замораживание и оттаивание выдерживают и многие другие водные организмы—насекомые, ракообразные, черви и другие,—но в большинстве случаев еще не решен окончательно вопрос, насколько понижается в действительности при этом замораживании внутренняя температура тела всех этих организмов.

Коловратки выносят охлаждение до -60° , погибая при $-80-90^{\circ}$; однако высушенные вместе со мхом они, а также круглые черви и тихоходки целыми днями выдерживают температуру в -192° и даже ниже. Некоторые бактерии, как известно, переносят охлаждение даже до -200° .

Основным источником тепла, нагревающим мировой океан и пресные воды, является солнце. Роль других источников (звезд, внутренней теплоты земли и пр.) совершенно незначительна. Но тепловая энергия солнца поступает в воду в значительно ослабленной степени. Часть ее поглощает воздух, часть отражается от поверхности воды, часть уходит на испарение с поверхности, и только оставшаяся энергия поступает в верхние слои воды, их нагревает, но в более глубокие слои эта энергия не проникает. Как в силу этого обстоятельства, так и по ряду других причин температура глубоких слоев мирового океана ниже 1000 м и нижних слоев воды в более глубоких озерах, кроме тропических, равна $5-4^{\circ}$ и ниже.

2. Морские воды

Температурный диапазон морских вод

Весь диапазон температуры для морских вод можно определить приблизительно в $38,9^{\circ}$, исходя из вышеуказанного минимума $-3,3^{\circ}$ и нагревания воды в Персидском заливе в августе до $35,6^{\circ}$; вода в приморских соленых озерах у нас на юге нагревается еще более, до 45° , а вероятно и выше.

Распределение температуры по поверхности мирового океана изображено на прилагаемой карте (рис. 149). Из нее видно, насколько значительные площади мирового океана нагреты летом до 20° и выше и насколько меньшие пространства охлаждены до 5° и ниже. Средняя температура на поверхности мирового океана равна $17,4^{\circ}$, т. е. на 3° выше средней годовой температуры нижних слоев атмосферы ($14,4^{\circ}$).

Годовые колебания воды в открытых океанах очень незначительны в тропиках и в полярных областях, колеблясь и здесь и там в пределах $2-3^{\circ}$; наибольшие колебания в северном полушарии имеются в широтах $40-50^{\circ}$, а в южном—в широтах $30-40^{\circ}$; колебание в первом случае достигает $10,2^{\circ}$, во втором—только $5,1^{\circ}$. Годовые колебания температуры в краевых морях более значительны; так, в Балтийском они доходят до 17° , в Черном по средним данным—до $25,5^{\circ}$, в Желтом море—до 27° . Годовым колебаниям подвержены только верхние слои моря, обычно не глубже 200 м.

Глубже температура остается постоянной, причем с увеличением глубины она все падает—до $4-2^{\circ}$ и ниже (рис. 150); только в приполярных условиях—в арктике и антарктике—температура с глубиной увеличи-

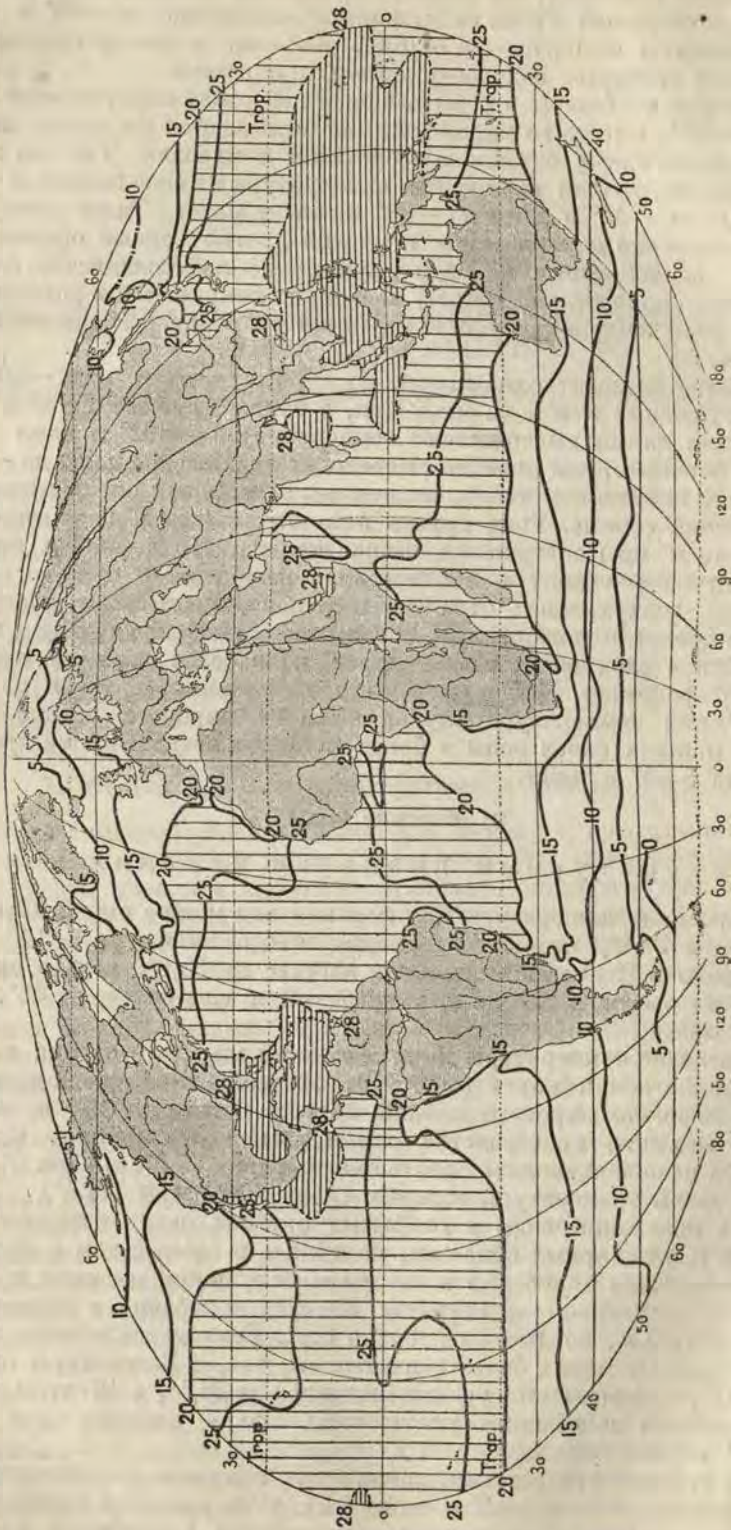


Рис. 149. Распределение температуры по поверхности мирового океана (изотермы для августа).

вается, и поверхностные отрицательные температуры (немного ниже 0) сменяются глубинными положительными (немного выше 0).

Средняя температура глубин мирового океана представляется в следующем виде:

Глубина в м	t°
183 (100 морск. саж.)	15,95°
366 (200 » »)	10,05°
914 (500 » »)	4,50°
1 829 (1 000 » »)	2,50°
2 743 (1 500 » »)	1,83°
4 023 (2 200 » »)	1,78°

Нижеследующие примеры показывают фактическое распределение температур по вертикали в тропических условиях, в арктических и в сильно прогревом Средиземном море:

Г л у б и н ы (в м)	0	100	150	200	600	1 000	1 500	2 000
Станции в:								
Гвинейском течении	26,6	14,5	13,3	12,3	6,9	4,8	3,7	—
Антарктике	-1,0	-1,1	+0,8	1,4	1,2	1,6	—	+0,6
Средиземном море	—	+15,3	14,1	14,0	—	13,5	—	—

В общем можно сказать, что нагретый выше 20° слой воды покрывает около 53% всей поверхности мирового океана и имеет в толщину не более 100—150 м; ниже этих глубин идет громадная толща воды с гораздо более низкими температурами.

Ветер, смешивая верхние нагретые слои эпителиды с более холодными слоями гипоталассы, делает скачок температуры менее резким (рис. 150, 2). Роль сгона и нагона воды ветрами (рис. 150, 3) была уже описана раньше.

Главнейшие области мирового океана, определяемые температурой верхних слоев

В связи с температурой поверхностных слоев воды в мировом океане отмечают пять основных областей (рис. 151): одна тропическая в области экватора, две прилегающих к полюсам—арктическая на севере и антарктическая на юге и две переходных—бореальная между арктической и тропической и нотальная между антарктической и тропической.

Каждая из этих областей имеет в составе своего населения определенное количество видов, которые или почти не встречаются в других областях или же по преимуществу живут только в данной области. Соответственно названиям областей эти виды относятся к группам форм: арктических, бореальных, тропических, нотальных и наконец антарктических. Ввиду того что границы между областями, например между арктической и бореальной, не являются конечно резкими, а одна область постепенно переходит в другую, некоторые авторы выделяют эти переходные области и соответствующее им население под названием: субарктическая переходная область между арктической и бореальной, субтропическая переходная—между бореальной и тропической.

Наконец мы имеем еще космополитов, для которых температурные условия не играют большой роли, и затем так называемые биполярные организмы, которые живут в холодных во-

дах, прилегающих как к северному, так и к южному полюсам; формы, живущие в двух областях, например бореальной и арктической, носят комбинированное название, в данном случае бореоарктических.

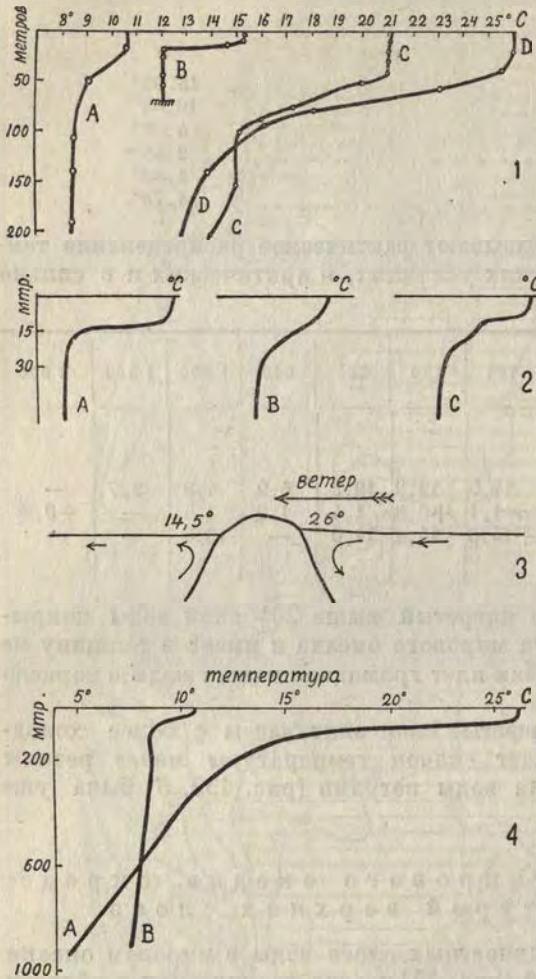


Рис. 150. Распределение температуры с глубиной в море.

1—А—57° 17' сев. шир. и 21° 43' зап. долг., глубина свыше 900 м («Fridjhof», 9/VII 1910); В—50° 02' сев. шир. и 4° 22' зап. долг., Английский канал, глубина 71 м («Salpa», 7/VIII 1924); С—37° 44' сев. шир. и 13° 21' зап. долг., глубина свыше 2000 м («Discovery», 12/X 1925); D—7° 01' сев. шир. и 15° 55' зап. долг. («Challenger», 16/VIII 1873); 2—диаграмма влияния летнего шторма на распределение температуры с глубиной (по наблюдениям в Английском канале): А—тихая погода; В—после ветра; С—тихая солнечная погода после ветра; 3—изменение температуры на поверхности моря у подветренного и на ветренного берегов (Галапагосские о-ва) под влиянием течений, вызванных ветрами; 4—летнее распределение температуры в области экватора (А) и умеренных широт (В) Северной Атлантики.

просто «арктических» (собственно *niederarctisch* по Гофстену) будет типично существование при температурах +2—+30°. Однако целый ряд высокоарктических форм живет не только при +4°, но даже при +12°, как эстуарная форма *Yoldia arctica* в устье реки Печоры.

Мы рассмотрим принципы проведения границ между областями и основные характеристики населения преимущественно только по двум груп-

Наиболее сложный по своему отношению к температуре состав населения мы имеем конечно в переходных областях. Так, детально изученное население Кольского залива, состоящее без простейших из 592 видов, распадается на следующие семь групп:

- 1) 27,3% арктических форм;
- 2) 23,3% арктических преимущественно, но заходящих далеко и в бореальные воды;
- 3) 7,9% бореальных;
- 4) 10,0% бореальных преимущественно, но заходящих далеко и в арктические воды;
- 5) 13,3% бореоарктических, т. е. одинаково широко распространенных как в бореальных, так и в арктических морях;
- 6) 11,1% субарктических, т. е. форм эндемичных для Кольского залива и прилегающего района как переходной области, и
- 7) 7,1% космополитов и форм биполярных.

Ввиду того что ряд авторов (Гофстен и др.) называют вышеуказанные субарктические виды К. М. Дерюгина бореоарктическими, К. М. Дерюгин изменил свой термин «бореоарктические формы» на «арктическо-бореальные». Для видов, постоянно живущих в водах с отрицательной температурой, Гофстен ввел термин «высокоарктические» (*hocharctisch*); тогда для видов

нам: организмы теплых, тропических вод и организмы вод более холодных областей.

Если мы взглянем на карту областей (рис. 151), то прежде всего заметим, что границы между ними только в редких случаях идут по параллель-

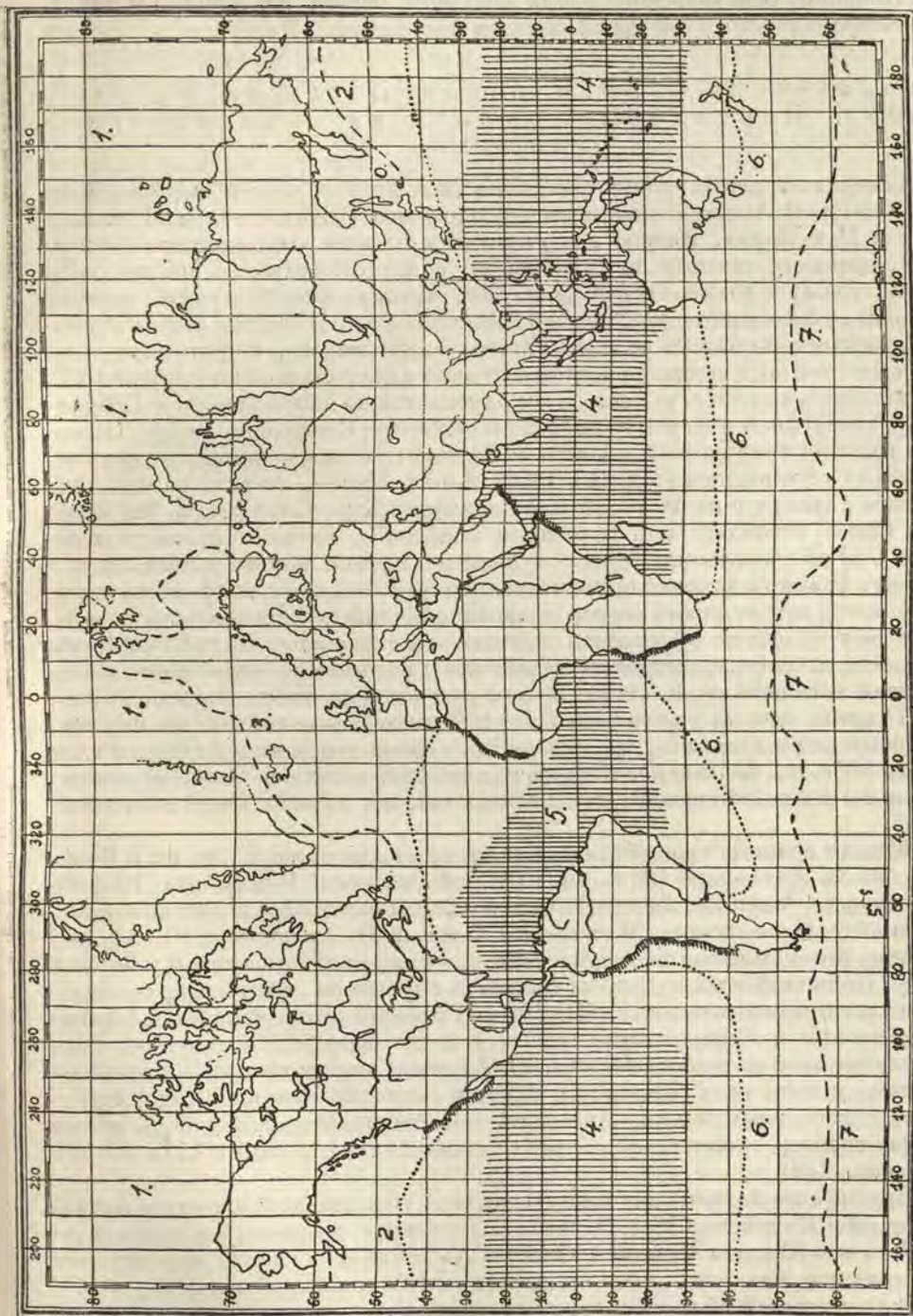


Рис. 151. Главные температурные области мирового океана. 1 и 7 — арктическая и антарктическая, 2 и 3 — субарктическая, 4 и 5 — тропическая. Вертикальная штриховка — область распространения кораллов. Густая горизонтальная штриховка (у берегов) — места нагона холодной воды с глубины.

ным кругам, в большинстве же случаев они изгибаются к северу или к югу. Это происходит потому, что в зависимости от конфигурации материков

в северном полушарии теплые течения Гольфстрима и Куро-Сиво поднимаются сравнительно далеко на север, а холодные течения, как Лабрадорское и Оя-Сиво, спускаются к югу, в южном же полушарии имеется подъем к северу холодных течений: Перуанского вдоль западного берега Ю. Америки, Бенгуэльского вдоль западного берега Ю. Африки и Западно-австралийского у западных берегов Австралии.

Тропические воды и основные черты их населения. Коралловые рифы и их геологическое прошлое

Северная граница тропической области в Атлантическом океане у берегов Северной Америки начинается около мыса Гаттерас—под 36° с. ш. к югу от Нью-Йорка. Южнее этого пункта холодные воды идущего с севера Лабрадорского течения не спускаются; с другой стороны, теплые воды Гольфстрима с температурой выше 20° , начиная с этого пункта, заметно отходят от берега и направляются на северо-восток. В связи с этим и граница тропической области от мыса Гаттерас идет полого, поднимаясь тоже на северо-восток и совпадая приблизительно с февральской изотермой в 15° . Поднявшись над 40° с. ш., она затем опускается по направлению к Гибралтару, захватывая в состав тропической области и Средиземное море. Северная граница тропической области в Великом океане начинается приблизительно от середины восточного берега о-ва Нипон, от того района, где идущее с юга от о-ва Формозы теплое течение Куро-Сиво (иначе Японское или Синее) оставляет под давлением холодного, идущего с севера течения Оя-Сиво азиатские берега и идет на восток, полого поднимаясь к северу. Граница доходит приблизительно до 45° с. ш., а затем очень круто спускается прямо на юго-восток к середине Калифорнийского полуострова. Этот крутой спуск обусловлен идущим на юго-восток Калифорнийским течением и особенно ветровым поднятием у берегов Сан-Франциско слоев нижней холодной воды. Летом в этом районе вода имеет температуру на $6-7^{\circ}$ ниже, чем на расстоянии $650-800$ км от берега на той же широте. В общем можно сказать, что северная граница тропической области идет около 40° с. ш., больше поднимаясь над этой параллелью в Великом океане и меньше в Атлантическом, почти везде совпадая с февральской изотермой в 15° .

Южная граница тропической области проходит ниже 40° ю. ш. в Великом океане и севернее 40° ю. ш. в Атлантическом и Индийском. Южные оконечности Америки, Африки и юго-западный берег Австралии в тропическую область не входят. У западных берегов Ю. Америки и Ю. Африки граница имеет сильные подъемы к северу, из них особенно крутой у берегов Перу. Причиной этих подъемов являются идущие на север ветви холодного антарктического течения: Перуанское течение вдоль западных берегов Ю. Америки и Бенгуэльское—вдоль тех же берегов Ю. Африки. Роль Гольфстрима у восточных берегов Ю. Америки играет теплое Бразильское течение, у восточных берегов Ю. Африки—течение Игольное (или Агулазово), у восточных берегов Австралии—Восточноавстралийское. В общем южная граница тропической области совпадает с изотермой в 15° в августе (ср. рис. 149).

Другие авторы проводят южную границу тропической области в Атлантическом и Индийском океанах несколько южнее, включая в тропическую область всю Южную Африку и Южную Австралию; согласно этим авторам эта граница проходит приблизительно по февральской изотерме в 17° .

В тропической области в верхних слоях воды температура никогда не спускается ниже 15° , а на больших площадях вода имеет температуру $20-25^{\circ}$ и 28° ; годовые колебания в среднем не превосходят 2° .

Здесь родина стенотермных (узкотепловых) теплолюбивых форм. В общем население тропической области мирового океана, как и тропиков на суше, характеризуется о б и л и е м и р а з н о о б р а з и е м р о д о в и в и д о в. Так например оболочников в тропической области имеется 563 вида—против 61 вида в арктике и 36 в антарктике; в Атлантическом океане в тропической области пелагиали их найдено 34 вида, а в водах с температурой от 11,1 до 0°—только 8 видов и т. д. Однако в количественном отношении население тропической области является бедным. Эта количественная бедность особенно ярко выступает в области пелагиали, о чем мы будем еще говорить более детально ниже (в главе XI) при сравнении планктической производительности разных областей Атлантического океана. От яркого света и чрезмерного нагревания как нанопланктон, так и Copepoda, образующие основную массу планктического населения, уходят в более глубокие слои воды. В холодных областях Copepoda держатся в слоях воды от 0 до 50 м, а в тропической области—от 50 до 200 м; в районе Бразильского течения они спускаются даже до 400 м.

Если мы примем массу нанопланктона верхних слоев как в холодных областях, так и в тропической за 100, то дальнейшее распределение нанопланктона по глубинам выразится такими цифрами:

Глубины	0 м	50 м	100 м	200 м	400 м
В холодной воде	100%	27%	9%	1,5%	0,5%
В тропической воде	100%	92%	32%	8,0%	3,0%

Большое количество нанопланктона в тропиках на глубине выступает здесь совершенно ясно.

Из числа планктических стенотермных теплолюбивых форм, свойственных почти исключительно тропической области, мы можем отметить здесь только основные группы. Таковыми являются например пелагические корненожки; их насчитывается здесь до 20 видов против 1—2 в холодной воде. Почти исключительно тропикам свойственны сифонофоры, между тем как в северном планктоне известен только один род *Diphyes*. Только в теплой воде встречаются медузы *Geryonidae* и *Charybdeidae*, почти все планктические полихеты *Alciopidae*, планктические *Gastropoda*, как *Janthina*, все килевогие моллюски, все, кроме немногих видов, сальпы. Из сагитт в тропической области живет до 30 видов против 3 видов холодной воды.

Из ракообразных в теплой воде типичны роды *Copilia* из *Copepoda*; *Euphausiaceus*; *Sergestes* и *Lucifer* из креветок группы *Penaeidea*. Из рыб исключительно тропической областью ограничены летучие рыбы *Exocoetus* и др., которые совершенно не встречаются в холодных областях.

Из водорослей только при 20° встречаются *Trichodesmium* (*Cyanophyceae*), большинство видов *Syracosphaera* (*Coccolithophoridae*) и определенные виды *Peridineae*; в области Гвинейского течения к ним присоединяются еще *Euglenidae*. В тропической области почти отсутствуют планктические *Diatomeae*, *Phaeocystis* (*Chrysoomonadinae*) и ряд простейших, особенно голых *Flagellata*, которые массами развиваются в более холодных водах.

Из донных сидячих организмов типичными тепловодными животными являются к о р а л л о в ы е п о л и п ы, не выносящие падения температуры ниже 20,5°, поэтому область распространения коралловых рифов, как видно по карте (рис. 151, 4, 5, вертикальная тушевка), составляет только часть тропической области, ограниченной, как мы видели, изотермами 15—17°. Насколько кораллам необходимо тепло, показывает то обстоятельство, что у восточных берегов Флориды, где имеются отзвуки холодного Лабрадорского течения, коралловых рифов нет, но они хорошо развиты у западных берегов; во время отлива, оставшись без воды, кораллы со втянутыми полипами выдерживают прямое нагревание солнца до 56°.

Известно, что ледниковый период был не только в начале современной геологической эпохи. Имеются совершенно определенные данные, которые показывают, что ледниковые периоды были и в более ранние моменты развития земли. В ледниковые периоды область тропического моря должна была суживаться, и общее охлаждение не могло не сказаться на таких чувствительных к холоду организмах, как коралловые полипы. На рис. 152 дано сопоставление колебаний климата в истории земли от альгонской до современной эпохи с периодами появления и исчезновения разных кораллов. На таблице (рис. 152) горизонтальными линиями разделены 4 климата такого характера:

- 1) ровный и в общем умеренный; осадков мало;
- 2) в общем умеренный, но намечаются климатические пояса или увеличение осадков сравнительно с предыдущим;
- 3) увеличение количества осадков; ясно выраженные климатические пояса и быть может небольшие оледенения;
- 4) ясно выраженные условия ледниковой эпохи.

Всматриваясь в обозначения на рисунке, мы видим, что всегда, когда в истории земли наступал ровный и теплый климат (1), шло богатое развитие



Рис. 152. Кривая смены климатов в истории земли с указанием моментов угасания и развития кораллов.

+ мощное развитие наличных групп кораллов; o исчезновение наличных групп кораллов или появление новых; ± ослабление, но не угасание наличных групп кораллов; в иных случаях образование рифов другими организмами.

различных групп кораллов. В периоды охлаждения и ухудшения климата (3) кораллы отступали в своем развитии и частью заменялись другими организмами, однако тоже образующими рифы. Наконец в ледниковые (4) и близкие к ним периоды или исчезали старые группы или появлялись новые. Так, после Кембрийского охлаждения в силурийскую эпоху развились древние восьмилучевые кораллы (*Octocorallia*), затем так называемые *Tabulata* и древние четырехлучевые кораллы (*Tetracorallia*); в холодный период пермской эпохи эти древние кораллы исчезли, а в Триасе, при равномерно теплом климате, появились новые, шестилучевые кораллы (*Hexacorallia*). При охлаждении в меловую эпоху кораллы отступили на задний план, и основную массу рифов этой эпохи стали строить уже не кораллы, а устрицы и рудисты. Наконец в периоды охлаждения верхнетретичной эпохи и в ледниковое время четвертичной наблюдается мощное развитие коралловых полипов семейства *Madreporidae* (роды *Madrepora*, *Porites* и др.)—основных строителей коралловых рифов в современную эпоху, перед которыми более древние роды *Hexacorallia* отступили на задний план. Со сменой основных строителей рифов менялось конечно и все их остальное население. Ниже мы будем говорить еще о том, что высокая темпера-

тура содействует отложению извести в скелетах водных организмов; известна гигантская раковина современной двустворчатой *Tridacna*, живущая на коралловых рифах Индийского и Тихого океанов, вес ее раковины доходит до 250 кг и более. Подобные же толстостенные двустворчатые моллюски жили на коралловых рифах и в прежние геологические периоды: сем. *Megalodontidae* в Девоне и в верхнем Триасе и сем. *Diceratidae* в юрское время. Один вид *Diceras* имел в длину 29 см при 16 см в поперечнике.

Типичными донными водорослями тропической области являются избуры рода *Sargassum*, *Dictyotaceae* и *Sphacelaria*; из других водорослей *Siphoneae*, *Siphonocladaceae* и часть видов красных водорослей.

Воды умеренных и полярных областей и основные черты их населения. Биполярные организмы

Вся площадь мирового океана за пределами тропической области распадается на две приполярных области—арктическую и антарктическую и две умеренных—бореальную в северном полушарии и нотальную в южном (рис. 151). Граница между приполярными и умеренными областями разными авторами проводится различно. Одни считают характерными для арктических, приполярных условий наличие льда на поверхности летом; другие считают характерным не наличие «летнего льда», потому что лед ветрами и течениями может заноситься и в тепловодные районы, а вообще сплошное замерзание воды в течение определенной части года. В первом случае граница пройдет приблизительно по изотерме около 0° в самое холодное время года.

В южном полушарии эта граница в области Великого океана идет по 60° ю. ш., а в Атлантическом и Индийском океанах она проходит несколько выше—зигзагообразно между 50 и 60° ю. ш. Граница между арктической и бореальной областями в северном полушарии проходит гораздо сложнее. У восточного берега С. Америки она начинается приблизительно от о-ва Ньюфаундленда—под 47—50° с. ш. Таким образом здесь она очень близко подходит к границе тропической области, затем она идет на северо-восток далеко к северу, к берегам Исландии и Шпицбергена. От Шпицбергена изогнутой на северо-восток дугой она направляется к середине восточного Мурмана, на запад от мыса Св. Нос. В силу большей изученности эта граница является менее спорной, чем граница между арктической и бореальной областями в Великом океане. Одни полагают, что весь север Великого океана входит в бореальную область, и границу ее с арктической проводят уже в С. Ледовитом океане, по выходе из Берингова пролива на север.

Другие авторы, особенно изучавшие рыб, полагают, что эта граница, начинаясь приблизительно от юга Сахалина, огибает с запада Курильские острова и Камчатский полуостров и упирается в полуостров Аляску на американском берегу. Если признать вторую границу, то у восточных берегов Сибири мы будем иметь такое же сближение арктической и тропической областей, как и у восточных берегов С. Америки.

Если мы возьмем карту средних годовых температур на поверхности мирового океана, то увидим, что все границы, отделяющие арктические области от умеренных, совпадают приблизительно со средними годовыми изотермами в 4—5° (если в Великом океане принять вторую, более южную границу).

Арктические области подобно тропическим, как было уже указано выше, характеризуются чрезвычайно малой годовой амплитудой, всего в 2—3°. Умеренные бореальные области отличаются, напротив, значительной годовой амплитудой, в бореальной области в общем в 10,2°, в нотальной в 5,1°.

Некоторые пункты имеют еще больший годовой размах; так, к югу от Ньюфаундленда колебания доходят до 15° , на восток от Японских островов — даже до $15-20^{\circ}$. Эти колебания соответствуют указанным выше высоким колебаниям температуры в краевых морях.

При таком размахе колебаний понятно, что в общем в умеренных областях должны жить эвритермные (широкотепловые) организмы, выносящие сравнительно большие колебания температуры, в приполярных, напротив, stenотермные (узкотепловые) холодолюбивые животные и растения.

Общей характеристикой населения более холодных вод в противоположность населению тропической области является сравнительная бедность видами при богатстве представителей отдельных видов — иначе качественная бедность при количественном изобилии; это проявляется в населении как бентали, так и пелагиали. В определенных пунктах Баренцова моря за один драгаж на палубу судна приносятся тонна и более, целые горы кремневых губок *Geodia*; арктическая морская звезда *Stenodiscus* за один улов попадает в количестве тысячи и более экземпляров. Многими сотнями за раз ловится *Chiridothea entomon sibirica* в Карском море и далее на восток; в антарктике амфипод собирают в одной драге до 10—13 тысяч штук и т. д.

В Атлантическом океане наибольшее количество планктона живет не у тропиков, а ближе к полюсам, особенно там, где холодные воды сближаются с более теплыми или где имеются подъемы снизу холодных вод. На картах, прилагаемых к главе X, нанесены пути экспедиций Гензена и Ломанна; перпендикулярно направлению пути отложены количества планктона. Наибольшие количества планктона в северном полушарии наблюдаются около Гренландии на $55-60^{\circ}$ с. ш., а в южном около 35° ю. ш., при приближении к Буэнос-Айресу, где чувствуется влияние идущего с юга холодного Фалклендского течения. Область же типично теплых вод остается бедной планктоном. Количественная бедность тропических вод в частности фитопланктоном как в поверхностных, так и в более глубоких слоях и противоположные явления в более высоких широтах не подлежат никакому сомнению.

В среднем в Атлантике было найдено в 1 л холодной воды 2 500 организмов, а в воде при температуре свыше 20° — только 700. Другим типичным явлением в распределении организмов в арктической области является отсутствие населения в приливо-отливной литоральной зоне; все это население уничтожается движением льдов, достигающих толщины 4—6 м. Поэтому например *Gammarus locusta* — обычный организм литорали бореальной области, живущий от 0 м и глубже, — в арктических условиях начинает попадаться только с 6 м глубины. С другой стороны, многие холодолюбивые организмы, живущие в бореальной области более глубоко, в арктических условиях поднимаются много выше. *Asterias papopla* в Кольском заливе живет на глубине 150—340 м, а в арктических условиях — на глубине 10—20 м.

Что касается состава населения холодных вод, то здесь, как и при описании тропической области, мы должны ограничиться только самыми общими чертами.

Прежде всего надо указать, что нет больших систематических групп животных, которые были бы свойственны исключительно холодной воде. Для тропической области мы видели совершенно обратное явление, — вспомним сифонофор, салпы и пирозом, процветающих почти исключительно только в тропических водах. Для холодных вод характерно скорее только относительно большее количество специальных родов и видов ряда групп, хорошо живущих и в теплых водах. К таким группам, особенно сильно развитым на севере, относятся гидроиды, морские звезды и офиуры, голотурии, сидячие черви, а среди ракообразных — амфиподы и изоподы. В арктиче-

ских условиях слабо развиты отшельники и крабы, из остальных десятиногих процветают только некоторые виды креветок.

В качестве примера типичных высокоарктических форм на нашем севере можно привести *Ophiura nodosa* из иглокожих, *Yoldia arctica* из моллюсков, *Acanthostepheia malmgreni* из амфипод, *Sclerocrangon ferox* из креветок и *Aspidophoroïdes ölricki* из рыб.

Что касается водорослей, то по западному берегу Америки указывается например такое их распределение на группы в связи с температурой: северные бореальные формы, *Thalassiophyllum* и др., идут на юг до зимней изотермы (изохимены) в 5° и летней изотермы (изотеры) в 10°, суббореальные формы, *Laminaria saccharina* и *digitata*, *Alaria fistulosa*, *Rhodymenia* и др.,—до изохимены в 10° и изотеры в 15°, северные умеренные формы, *Nereocystis*, ряд видов *Laminaria*,—до изохимены в 16° и изотеры в 20°, субтропические формы—*Eisenia*, *Pelagophycus*, виды *Egregia*—до изохимены в 20° и изотеры в 25°; наконец идут чисто тропические роды *Sargassum* и др., которые были указаны выше.

Относительно планктических организмов следует заметить, что арктический планктон часто бывает переполнен гигантскими веслоногими рачками *Calanus hyperboreus* в 9 мм длиной; затем имеются планктические амфиподы *Nyperidae*, мизиды и арктические виды крылоногих моллюсков, характерно также обилие гидроидных медуз.

В состав растительного планктона холодных вод как северного, так и южного полушарий входят в очень большом количестве диатомеи. В области Атлантического океана на один литр воды было найдено диатомей при температуре ниже 10°—14 802 экземпляра, при 15—20°—13 434, а при температуре около 25°—только 310. Кроме диатомей высокие числа дают *Cryptomonadinae*, *Chrysomonadinae* (*Phaeocystis*) и *Zooflagellata*, затем некоторые *Peridinae* и *Coccolithophoridae*.

Зеленая шаровидная планктическая водоросль *Halosphaera viridis*, встречающаяся в западной части Карского моря, является типичным показателем последних струй теплого Нордкапского течения, проникающего в Карское море с запада.

Биполярные организмы. Характерным явлением в распределении морских организмов, связанным с температурой, является наличие так называемых биполярных форм: целый ряд видов, родов и более крупных систематических единиц, встречающихся в умеренной области северного полушария (организмы субарктические и бореальные), живет и в умеренной области южного полушария, в субантарктических и нотальных условиях, совершенно отсутствуя в водах тропической области.

Биполярные организмы имеются среди губок, гидроидов (до 7 видов), гефирей (*Phascolosoma margaritaceum*), полихет (*Terebellides strömii*), из ракообразных к биполярным относятся *Balanus porcatus*, некоторые виды *Cumacea* и род *Crangon*, из моллюсков *Mytilus edulis* и целый ряд родов, как *Margarita*, *Astarte* и др., из крылоногих—наши обычные северные *Limacina helicina* и *Clione limacina*; имеется ряд биполярных родов среди асцидий, до 9 биполярных видов рыб, как анчоус-хамса (*Engraulis*), шпроты или кильки (*Spratella*) и некоторые акулы, в том числе гигантская *Selache maxima* (*Cetorhinus*); наконец биполярными являются до 7 видов водных млекопитающих, как морской слон (*Macrohinus*), сивуч (*Eumetopias*), кит (*Balaena glacialis*), белуха и др. Среди водорослей имеется до 6 видов биполярных планктических диатомей и до 54 донных водорослей.

Кроме таких типично биполярных организмов, совершенно отсутствующих в тропической области, имеется целый ряд других, которые, живя в биполярных условиях,—в области континентальной ступени как и все вышеупомянутые,—встречаются кроме того и в глубинных холодных слоях, которые лежат под верхними нагретыми слоями тропических вод. Сюда

относятся холодноводная сифонофора *Diphyes arctia*, ктенофора *Pleurobrachia pileus*, около 5 видов гефирей, сагитта *Krohnia hamata*, некоторые рачки, как известный северный *Calanus finmarchicus*, который в Саргассовом море уходит на глубины 650 и до 1 500 м и др. Эти организмы имеют непрерывное меридиональное распределение, но в областях, близких к экватору, живут на глубинах, а при приближении к полюсам выходят в более поверхностные слои.

В общем должно признать, что подвижных биполярных организмов, говоря вообще, имеется больше, чем неподвижных.

Для объяснения явления биполярности предлагался целый ряд гипотез. Пфеффер высказал то мнение, что биполярные организмы являются реликтами начала третичной эпохи, когда во всех океанах господствовала равномерно теплая температура; с появлением климатических поясов особи, жившие в области современного тропического пояса, подверглись дальнейшей эволюции, которая интенсивнее идет именно в условиях повышенной температуры, а современные биполярные организмы остались жить, удержав свой более древний характер. Можно думать однако, что изменение условий третичного теплового моря именно в сторону охлаждения должно было бы заставить формы эволюционировать сильнее, чем изменения в сторону дальнейшего потепления, а не обратно, как думает Пфеффер. Ортманн, обращая внимание на то, что вдоль западных берегов Африки и Америки тропическая область имеет очень небольшое протяжение, допускает возможность миграции организмов из одной умеренной области в другую или благодаря холодным течениям с юга и севера или же через глубинные холодные слои. Поэтому Ортманн полагает, что часть биполярных организмов является организмами вторичного происхождения (а не первичного, не более древнего, как думает Пфеффер) и произошла путем миграции, часть же является потомством прежних тропических форм, ушедших в направлении к северному и южному полюсам и давших сходные конвергентные формы под влиянием сходных условий. Берг обращает внимание на то, что в ледниковый период четвертичной эпохи тропическая область должна была охладиться и северным обитателям была облегчена возможность пересечь экватор и заселить южное полушарие. С наступлением потепления эти переселенцы в тропической области или вымерли или отсюда ушли и остались только в более холодных водах, откуда и возникло биполярное распределение. Наконец Дерюгин полагает, что биполярность представляет собой случай прерывистого распространения тех форм, которые прежде были космополитами. Если мы представим себе, что космополитически распространенные организмы в силу каких-либо условий вымерли в тропической области, то получим их биполярное распределение; ведь известны обратные случаи, когда животное, считавшееся биполярным, с дальнейшим изучением морей оказалось космополитом.

Область абиссали (глубин) мирового океана

Во всей абиссали всего мирового океана господствует одинаково низкая температура (стр. 302). Поэтому мы не можем проводить в ней деления на температурные области, подобные тем, о которых шла речь выше. К однородной температуре присоединяются еще однородно мягкий грунт, полное повсюду спокойствие воды и наконец везде почти полное отсутствие света. Поэтому неудивительно, что многие глубинные медузы, сагитты, ракообразные, головоногие и рыбы распространены одинаково в области абиссали всех океанов. Однако этот космополитизм абиссали не безусловен, в некоторых отдельных районах можно отличить особые сообщества. Все абиссальные организмы в основе являются стенотермными холодолюбивыми.

выми формами; в этом отношении они сходны с стенотермными формами холодных прибрежных вод.

Фактором, который наложил на абиссальные организмы особо специфический отпечаток, является почти полное отсутствие света в абиссали. Поэтому более подробно мы будем говорить о глубинных организмах ниже, в главе о свете.

3. Пресные воды

Температурный диапазон пресных вод и основное деление озер на типы по температуре

Температурный диапазон населенных организмами пресных вод очень велик. Если мы примем во внимание зимовку ряда пресноводных гидробионтов во льду (пагон), то температурный диапазон выразится отсеком от $-0,9$ до $96,3^{\circ}$ (температура горячих ключей).

В отношении температуры различают три основных типа озер: 1) теплые озера, температура которых никогда не бывает ниже 4° , т. е. ниже температуры наибольшей плотности воды; распределение слоев воды (слоистость) всегда прямое, т. е. более нагретые слои лежат всегда над более холодными; примером являются верхнеитальянские озера, Женевское озеро и др.; 2) умеренные озера—температура воды в них бывает летом выше 4° , зимой ниже 4° ; распределение слоев воды бывает прямое и обратное, когда более холодные слои с температурой от 4 до 0° лежат над более теплыми, нагретыми выше 4° ; сюда относится большинство озер Средней Европы, в том числе почти все германские, и масса озер нашего Союза; 3) холодные озера—температура воды в них всегда ниже 4° , самое большое 4° , слоистость всегда обратная,—такими являются озера полярные и высокогорные.

Тропические пресные озера

Тропические пресные озера входят в тип теплых озер, который Форель называет прямо «тропическим».

Основной характеристикой их является высокая температура не только на поверхности, но и у дна, чего никогда не бывает в умеренном климате. Так например в африканском озере Ньясса вода в декабре имела на поверхности $27,5-29,7^{\circ}$, а на глубине $193\text{ м}-22,75^{\circ}$. Население пресных вод тропиков, как и тропической области моря, характеризуется богатством видового состава. Другой его особенностью является родственная близость ряда тропических пресноводных форм с тропическими морскими, которая убывает по мере перехода к полюсам или, говоря иначе,—в формулировке Мартенса—сходство пресноводной фауны с морской увеличивается по направлению от полюсов к экватору.

Примером видового богатства тропических вод могут служить рыбы; в то время как во всей Европе известно 126 видов пресноводных рыб, в Амазонке известно 748 видов, в Конго—около 400, в Ниле—192, в Ганге и Брампутре—170, на острове Яве—от 150 до 200, а на Борнео 404 вида. Между тем в пределах всей старой России насчитывали только 281 вид.

В Индии, Индокитае и Малайском архипелаге много форм, близких к морским, среди пресноводных амфипод, изопод, крабов и рыб; акулы и скаты живут в пресных водах только тропической и субтропической областей; крокодилы, водные ящерицы, основная масса черепах, бегемот, ламантины, пресноводные дельфины—все организмы тропических вод; характерными для этих вод моллюсками являются роды *Melania* и *Melanopsis*. Для тропического планктона, по крайней мере Африки, характерно изобилие *Copepoda* и отсутствие, во всяком случае бедность, *Cladocera*. *Cyclops prasinus*, у нас встречающийся спорадически, распро-

странен по всей Африке, наоборот, там отсутствует наш обычный холодолюбивый *C. strenuus*.

Растительный планктон африканских озер характеризуется отсутствием типичных для Средней Европы родов *Dinobryon*, *Asterionella*, *Tabellaria* и др. *Synophyceae* и *Chlorophyceae* в основе сходны с умеренноевропейскими. Зато развитие диатомей является совершенно своеобразным. Планктон ряда африканских озер отличается массовым развитием *Nitzschia* (нитчиевый планктон); имеются своеобразные планктонические виды среди других диатомей, как *Surirella nyassae* и пр. Интересно, что виды *Nitzschia* по облику совпадают с нашими *Asterionella* и *Synedra*.

Полярные пресные воды и высокогорные озера

Мы относим сюда все острова Ледовитого океана, крайний север Европы, север Сибири и Америки. В противоположность тропическим водам, не знающим льда, основной температурной характеристикой арктических вод являются их нахождение под льдом и соответствующее понижение температуры в течение более или менее долгого периода. В крайних случаях озера освобождаются от льда даже не каждый год, другие—как в антарктике на земле Росса—только на несколько недель, на Шпицбергене—в суровые годы на 1,5 месяца, в теплые—на 2, под Верхоянском—на 3,5 месяца и т. д. Годовое колебание температуры, как и в тропиках, невелико. Видовой состав населения беден; если в тропиках рыбное население в бассейне одной реки доходило до нескольких сотен видов, то в северных реках оно насчитывается лишь десятками видов. Так, в Северной Двине имеется 30 видов и подвидов, в Печоре—29, в Оби—44, в Енисее—39, в Лене—36 и в Колыме—31, в Америке в реке Юконе—только 14, а в Мекензи—23. Из числа последних—11 видов *Salmonidae*, которые в арктических условиях являются господствующим классом рыб (29% всего рыбного населения),—особенно развит род *Coregonus*; карповых здесь очень мало, сомовые отсутствуют. Эндемичен один род *Dallia*, о котором мы будем говорить еще ниже в связи с его способностью выдерживать замерзание. Многие из *Salmonidae* входят в реки только для икрометания. Остальная фауна тоже бедна, в пресных водах Шпицбергена известны только 15 видов низших ракообразных; однако на более изученной Новой Земле найдено 38 видов *Entomostraca* (против 98 видов одних *Phyllopora* в Германии) и 2 вида *Amphipoda*; характерными циркумполярными арктическими видами являются *Lepidurus arcticus* и *Eucypris glacialis*.

По данным В. А. Яшнова всех ракообразных, населяющих арктические острова, можно разбить на три группы: 1) стенотермные, холодолюбивые, 2) эвритермные—более или менее космополиты и 3) виды солоноватоводные, живущие однако и в пресной воде; эта группа в большинстве случаев состоит из реликтов. Стенотермные холодолюбивые виды в свою очередь распадаются на четыре подгруппы: а) формы, широко распространенные по всей арктике; они могут быть или только циркумполярными, как указанный выше *Lepidurus arcticus* и др., или космополитами, как *Cyclops strenuus*; б) вторую подгруппу образуют виды, распространенные по всей арктике, кроме Шпицбергена и острова Медвежьего, как громадная *Brachinecta paludosa*; в) третья подгруппа—стенотермные виды, свойственные только Евразии, как *Polyartemia forcipata* и *Diarthomus glacialis*, и наконец г) четвертая подгруппа—виды, свойственные только С. Америке (антитеза подгруппе третьей), как *Polyartemiella hazeni*. Из эвритермных видов в арктических условиях встречаются *Daphnia pulex*, *Chydorus sphaericus* и другие.

Можно думать, что на группы, указанные В. А. Яшновым для ракообразных, распадается и большая часть населения арктических вод.

Растительный планктон арктики на материке отличается господством над зоопланктоном. Суанорфусеае, которыми цветут озера Средней Европы, отсутствуют, но зато мощное развитие получают диатомеи *Tabellaria* и *Melosira*. Десмидиевые хорошо развиты на дне; Chlorophyceae и Flagellata в общем стоят на заднем плане, кроме Dinobryon, который появляется в изобилии.

Животный планктон представлен рядом коловраток космополитов, как Anuraea, Notholca, Triarthra и Polyarthra, немногими ветвистоусыми и веслоногими, как Holopedium, Bythotrephes, Bosmina obtusirostris, рядом видов Diaptomus и др. Количество особей бывает громадно. В общем арктический планктон представляет полную смесь прибрежных и прудовых форм с чисто пелагическими формами умеренной области.

Большое сходство с полярным пресноводным населением имеет население горных озер Скандинавии и высокогорных озер Центральной Европы, лежащих выше 1500 м. Температура в них редко поднимается выше 10°, и то только в более мелких бассейнах. Неблагоприятным фактором сравнительно с арктическими условиями является отсутствие света в ночные часы. Быть может этот фактор можно считать за одну из причин разницы в составе населения средневропейских и скандинавских горных озер. Сходство объяснено своим происхождением ледниковой эпохе, когда альпийские и другие ледники Средней Европы сближались с ледниками крайнего севера. Этот вопрос имеет большую литературу и довольно глубоко разработан; здесь в общем курсе мы его касаться не можем.

Пресные воды умеренной области

Воды умеренной области подвержены гораздо более сильным годовым колебаниям температуры, чем воды арктические и тропические. Одни из них покрываются льдом ежегодно, другие—реже, третьи—никогда; однако период времени, свободного от льда, не бывает менее 5 месяцев. В общем температура поверхностных слоев колеблется здесь от $-0,9^{\circ}$ (если принимать температуру слоев льда, в котором зимуют пагические организмы) до $+25^{\circ}$ в среднем. По вертикали температура ко дну сильно убывает, до 4° и ниже, но не равномерно, а образует скачок, о котором было уже сказано в главе второй (стр. 52) и от которого зависит деление этих озер по вертикали на три зоны—эпилимнион, металимнион и гипolimнион.

Большой размах годового хода температуры обуславливает в этих озерах ясно выраженные времена года; он связан далее с сильной вертикальной циркуляцией воды, т. е. с опусканием верхних слоев вниз и с подъемом нижних наверх, а с циркуляцией связаны физико-химические условия жизни всего озера; верхние слои несут вниз кислород, а нижние переносят наверх CO_2 и растворенные органические вещества. От годового хода температуры зависит годовая смена планктических организмов; от него же зависит и их цикличность, т. е. чередование и количество двуполых и партеногенетических поколений; с ним же связан косвенно и цикломорфоз, т. е. годовое изменение наружной формы планктеров, и ряд других явлений, о которых будет сказано ниже. Поэтому с годовым ходом температуры необходимо познакомиться несколько ближе.

На рис. 153 изображен годовой ход температуры на поверхности умеренного озера и на его дне. Кривая начинается с 4° , когда все озеро снизу доверху имеет одинаковую температуру в 4° — в феврале (II), в период так называемой гомотермии; затем поверхностные слои начинают нагреваться все более и более вплоть до сентября (IX); это обозначено на рисунке, как первый период—время прямой слоистости и лет-

ней стагнации,—период отсутствия циркуляции кроме небольших токов ночью, обусловливаемых ночным охлаждением верхних слоев. Затем с сентября (IX) до начала декабря (XII) идет второй период, когда верхние слои охлаждаются все больше и больше и наконец сравниваются с придонной температурой, около $5,5^{\circ}$; это период летней частичной циркуляции, поскольку верхние слои охлаждаясь опускаются вниз все более и более. Затем в начале декабря проходит краткий третий период—период полной осенней циркуляции, когда все озеро принимает температуру 4° (гомотермия). В декабре и январе мы имеем четвертый период; верхние слои охлаждаются ниже 4° или замерзают, но они легче глубинных, менее охлажденных слоев: имеем обратную слоистость, но зимнюю стагнацию. С началом весеннего нагрева верхних слоев начинается пятый период—период так называемой частичной зимней циркуляции, а с нагревом до 4° —кратковременный шестой период—период полной весенней циркуляции, аналогичный 3-му периоду полной осенней

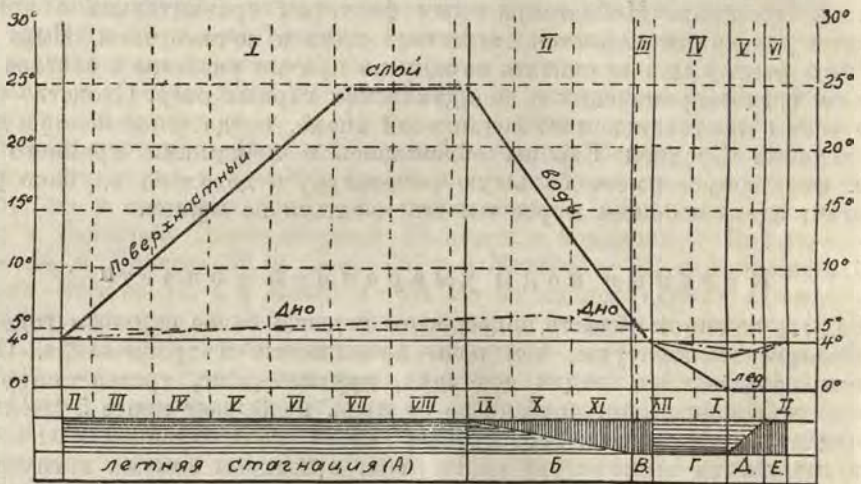


Рис. 153. Годовой ход температуры в озере, расположенном в умеренном поясе.

А (I)—летняя стагнация; Б (II)—летняя частичная циркуляция; В (III)—полная осенняя циркуляция; Г (IV)—зимняя стагнация; Д (V)—частичная зимняя циркуляция; Е (VI)—полная весенняя циркуляция.

циркуляции. Этим и заканчивается годовой цикл. Далее вода снова нагревается выше 4° , снова начинается летняя стагнация, за ней частичная летняя циркуляция и т. д.

На глубинах около 30 м и более температура воды весь год держится около $4-5^{\circ}$, причем в некоторых озерах, как Фирвальдштетское, все годовое колебание в этих слоях едва достигает одного градуса, что дает возможность процветания там и стенотермных холодолюбивых форм.

Если мы возьмем как тип для озер умеренной области полосу озер средней Европы, то их планктон может быть characterized согласно мнению Везенберг-Луанда следующим образом: «он включает в себе огромные количества разных Cyanophyceae, а из диатомей массы Asterionella и Melosira и очень редко Tabellaria и Cyclotella. В нем много протококковых, из ракообразных отсутствует Bosmina obtusirostris и североевропейские виды Diaptomus, как D. denticornis. Большим распространением пользуются крупные Bosmina, как B. longirostris и coregoni, затем роды Nyalodaphnia и Leptodera, из веслоногих Diaptomus gracilis и D. graciloides. Holopedium и Bythotrephes редки; основной характери-

стикией этих озер является решительный перевес растительного планктона над животным, полное отсутствие арктических форм и обычное—репшктовых».

Горячие бассейны и источники (термы)

Бассейны и источники с весьма высокой температурой не представляют собой исключительной редкости, особенно в вулканических местностях; они известны в Италии, Исландии, на Камчатке и т. д.

Температура в этих водоемах крайне разнообразна, она проходит весь диапазон от обычной температуры водоемов вплоть до температуры выше 100°, которая имеется в некоторых гейзерах. До 28—35° население горячих вод является обычным пресноводным и довольно многочисленным. Это, вообще говоря, понятно, поскольку предел в 28—35° есть температура нормальных пресноводных бассейнов тропической области. Однако раковина обыкновенных моллюсков *Limnaea*, *Planorbis* и других развивается в этих условиях (до 38°) гораздо хуже, чем при нормальных для них температурах. По материалам, полученным при изучении горячих вод Йеллоустонского парка Северной Америки, предельной температурой вообще для живых организмов является 89°. По данным для других местностей—даже 93°. Пределом для животных является температура около 40—42° и даже 46—52°. Водоросли выдерживают гораздо более высокие температуры, содержащие хлорофил—до 60—77°, бесхлорофильные—до 70—89°. Многие термы содержат воду сильно минерализованную (Ca, Si) или богатую сероводородом.

Циановые водоросли и *Beggiatoa* образуют в термах целые студенистые комки, часто во много сантиметров толщиной, зеленоватого, желтоватого, белого, коричневого и красного цветов смотря по температуре воды. Два вида циановых—*Mastigocladus* (*Halosiphon*) *laminosus* и *Phormidium laminosum*—являются космополитами; в европейских термах *Anabaena thermalis* выдерживает до 57°, *Leptothrix*—до 55,7°, *Beggiatoa* и *Oscillaria*—до 44,5°.

Кроме циановых и серобактерий встречаются еще железобактерии и др., затем диатомеи и более высоко организованные водоросли.

Из простейших наиболее часто попадаются раковинные корненожки и инфузории: *Centropuxis*, *Diffugia*, *Cyclidium* и др. (до 51°); из червей—один вид *Aeolosoma* (до 40°); очень обычна коловратка *Philodina roseola* (до 46°), из ракообразных—ракушковые и известная в Италии пресноводная креветка *Palaemonetes varians*, но в виде карликовой формы; из членистоногих—много жуков, особенно роды *Bidessus* из *Dytiscidae* и *Laccobius* из *Hydrophilidae* (до 45°); однодневка (до 40°); *Chironomus* (до 35°), а также целый ряд насекомых из других групп. Моллюски в Италии представлены видами *Hydrobia aronensis* (до 44°) и *Bithynia thermalis* (до 53°). Кроме того в термах Италии и Венгрии живут два вида моллюсков рода *Melanopsis* (до 32°), который распространен теперь только в гораздо более теплом климате Испании и С. Африки. В Италии и Венгрии он в большом количестве встречается в ископаемом виде в третичных слоях; в горячих ключах поэтому он является реликтом этой эпохи. Интересно, что некоторые рыбы, даже предпочитающие холод, как форели, особенно их молодь, встречаются в С. Америке в бассейнах с температурой в 24° (в теплой воде форели держат себя гораздо менее живо, чем в холодной); *Salmo mykiss* держится при впадении горячих ключей в реки, *Sparus desfontainii* был найден в Тунисе в воде с температурой в 37,5°. Рыбное население теплых ключей нередко гибнет массами при случайных притоках воды более горячей и особенно с примесью сероводорода. Нередки в горячих бассейнах и головастики. В горячих ключах около

Бургаса в Болгарии лягушки были найдены при температуре около 41° (Зернов).

Что касается вообще происхождения фауны горячих бассейнов, то некоторые авторы, как Варминг, ставят вопрос, не дают ли нам сообщества низших водорослей в горячих ключах картину древнейшей растительности земного шара? Напротив, Еленкин на основании изучения горячих ключей Камчатки думает, что эта флора произошла от водорослей холодных вод, «которые приспособились к высоким температурам, причем некоторые из них дали настолько стойкие расы, что обычно уже не встречаются при низких температурах».

II. ВОСПРИЯТИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ТЕРМОТРОНИЗМ

Несмотря на общую чувствительность организмов как водных, так и воздушных к температуре, об их органах, воспринимающих температуру (терморцепторах) почти ничего неизвестно; в общем установлено лишь, что температурные ощущения у животных вызываются прямым раздражением свободных нервных окончаний.

Предельные температуры вызывают окончание, с одной стороны, от излишнего тепла, с другой—от чрезмерного холода. Тепловое раздражение действует на животных часто подобно механическому, вызывая разного рода сокращения и движения. Если на покровное стекло, под которым находятся амебы, положить нагретую иглу, то амебы уползают в более холодную сторону.

Наибольшей известностью пользуются опыты над парамециями: если парамеции находятся в сосуде с одинаковой везде температурой в 19°, они распределяются равномерно; если в сосуде левый конец будет иметь 26°, а правый 38°, они все соберутся в левом конце; если же левый конец сосуда будет иметь 10°, а правый 25°, то они все соберутся в правом конце. Распределение это совершенно принудительное; поэтому многие авторы говорят о термотропизме, принудительной ориентировке животных в отношении температуры. Однако Лёб думает, что здесь имеется не тропизменная реакция, а просто скопление организмов в результате временного изменения деятельности ресничек под влиянием температуры; гидра, коловратки и планарии при нагревании сосуда, с одной стороны, двигаются неправильно, не будучи по видимому в состоянии почувствовать определенно направление тепла. Если пробирку с планктоном при температуре воды в 15° опустить открытым концом в сосуд с водой более холодной, например в 9°, то обычно планктические организмы сейчас же образуют кучу перед выходом из пробирки; куча эта держится тем дольше, чем больше разница между температурой пробирки и сосуда; затем куча рассеивается по сосуду. Некоторые же организмы, как *Polyphemus*, будучи очевидно более чувствительными к температуре, определенно поднимаются при таких условиях в пробирке вверх.

III. ТЕРМИНОЛОГИЯ ОТНОШЕНИЙ ГИДРОБИОНТОВ К ТЕМПЕРАТУРЕ

1. Эвритермные (широкотепловые) и стенотермные (узкотепловые) организмы. Деление стенотермных на криофильных, иначе термофобных (холодолобивых), и на термофильных (теплолюбивых)

Относительно температуры, как и относительно всякого другого фактора, почти каждый организм имеет свой особый минимум. Минимумы эти могут лежать в самых различных пунктах теплового спектра. Точно так же и расстояние от минимума до предельного максимума может быть весьма различным, оно может быть и менее 10° у одних организмов и равняться десяткам градусов у других. Первые организмы, т. е. выносящие

узкий диапазон температуры, называются узкотепловыми, стенотермными, вторые — широкотепловыми, эвритермными. Эвритермная диатомея *Nitzschia putrida* имеет широкий диапазон почти в 41° , именно от -11 до $+30^\circ$, у ручьевого моллюска *Bythinella dunkeri* диапазон равен почти 33° , именно от $2-3^\circ$, когда он цепенеет, до $+35^\circ$, верхнего теплового предела его жизни; тепловой диапазон у ресничного червя *Planaria gonosephala* от $0,5$ до $+24^\circ$, у устрицы от -2 до $+20^\circ$, у трески [*Gadus (morhua) callarias*] от $5-7$ до 20° .

Эвритермными формами должны быть признаны и все те планктические организмы, которые в условиях замерзающего озера встречаются круглый год и в верхних слоях воды. Для нашего озера Пестово такими формами будут *Melosira* sp., *Microcystis ichthyoblabe*, *Anurea cochlearis*, *Notholca longispina*, *Hyalodaphnia cristata*, *Cyclops oithonoides*, *Diaptomus graciloides*, *Eurythemora lacustris* и науплиусы *Copepoda*.

Деятельность денитрифицирующих бактерий, играющих большую роль в жизни водоемов, также очень мало зависит от температуры: не только известно, что они хорошо работают в интервале от 11 до 28° , но имеются некоторые наблюдения, указывающие на их полную деятельность даже при точке замерзания. Таким образом их также следует отнести к эвритермным организмам.

Организмы с узким тепловым диапазоном, стенотермные, распадаются в общем на две большие группы: предпочитающих холод, криофильных, иначе термофобных или холодолюбивых, и предпочитающих тепло, теплолюбивых или термофильных. В общем население прибрежных вод литорали и сублиторали, а также и неритической области является гораздо более эвритермным, чем население более глубоких слоев и открытой пелагиали. Вспомним, что такое же деление по биотопам наблюдается и в отношении солености. Стенотермным в основе является население биотопов, связанных с крайними пределами всего температурного диапазона — организмы арктических и тропических вод, океанических глубин и горячих ключей.

В качестве узкотепловых можно привести из водорослей *Phaeocystis rouchetii* с минимумом $1,0^\circ$, оптимумом при 6° и максимумом при $11,6^\circ$, т. е. с диапазоном в $10,6^\circ$ у этого холодолюбивого организма, более теплолюбивая *Ph. globosa* имеет диапазон от $6,3$ до $16,7^\circ$. Стенотермными (узкотепловыми) теплолюбивыми животными являются например кораллы, о которых шла речь на стр. 306, и веслоногий рачок *Copilia mirabilis* с диапазоном всего в 6° , именно от 23 до 29° ; примером стенотермного, холодолюбивого организма может служить *Planaria alpina* с диапазоном в 10° и с оптимумом ниже 10° .

Целый ряд других примеров был приведен выше (стр. 306 и др.); сюда относятся например стенотермные планктические и донные организмы тропической области; эвритермное в общем население умеренных областей; характерные стенотермные холодолюбивые организмы арктических и антарктических областей; стенотермные биполярные организмы и пр.

Насколько разнообразен нижний температурный предел различных водорослей, показывает прекрасный пример, приведенный на стр. 310, по распределению в зависимости от температуры водорослей вдоль западного берега Америки. Верхний температурный предел ряда водорослей и других организмов указан на стр. 316, при описании населения горячих бассейнов.

При столкновении холодных и теплых течений получается вода такой температуры, которой не могут выдержать ни холодо- ни теплолюбивые организмы, населяющие соответствующие течения. В результате наблюдается массовая гибель как тех, так и других. Это имеет место например по краю Гольфстрима у Шпицбергена, у берегов Японии и у кромки

южного полярного льда. Такая массовая гибель организмов в указанных районах происходит постоянно из года в год и часто сопровождается наличием другого богатого населения, питающегося в основе за счет этих гибнущих stenothermic бionтов. В 1882 г. у берегов С. Америки в районе, обычно еще согреваемом водами Гольфстрима, после непрерывных бурь появилась холодная арктическая вода; результатом этого была смерть миллионов рыб *Lopholatilus*, трупы которых на сотни километров покрыли поверхность моря.

В Черном море хамса-анчоус (*Engraulis*) всегда оставляет берега Крыма при падении температуры воды с $+7$ до $+5^{\circ}$; если она не успевает этого сделать, то гибнет в громадном количестве. В Балаклаве известен случай, когда вся бухта была завалена мертвой хамсой; у жителей почернело все серебро от сероводорода, образовавшегося вследствие гниения хамсы. Пришлось вызвать войска для закапывания мертвой хамсы и очистки бухты.

2. Деление организмов по областям: арктические организмы, субарктические, бореальные, субтропические и тропические

Все главное, что касается этого деления организмов, было уже сказано выше (стр. 302). Необходимо заметить только, что конечно наиболее эвритермными являются космополитные организмы и организмы, живущие не в одной области, а в двух или более, как например бореоарктические организмы, живущие и в бореальной области и в арктической.

3. Деление организмов по температуре их тела; организмы с постоянной температурой, гомойотермные, и организмы с переменной температурой тела, пойкилотермные

Все основное население воды, все первичноводные организмы являются пойкилотермными; температура их тела почти совпадает с температурой того бассейна, в котором они живут. Водные птицы и водные млекопитающие подобно наземным имеют свою температуру тела, мало зависящую от температуры бассейна и превышающую ее,—это гомойотермные организмы, в противоположность пойкилотермным.

Пойкилотермные водные организмы,—рыбы и все стоящие ниже—конечно в процессе своей жизни также образуют тепло, как и вышестоящие гомойотермные; дело только в том, что последние имеют целый ряд приспособлений, как то: жировые отложения, шерсть и перья, которые препятствуют выработанной этими животными теплоте оставлять их тело. У пойкилотермных организмов таких приспособлений нет, и все выработанное ими тепло поглощается окружающей водой. По точно произведенным измерениям температура тела пойкилотермных организмов или точно равна температуре окружающей среды или превосходит ее на несколько десятых или сотых градуса (см. ниже стр. 334).

IV. РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРЫ В СТРОЕНИИ И ЖИЗНИ ГИДРОБИОНТОВ

1. Сезонные явления

Сезонные явления в жизни водоемов, связанные с температурой

Времена года в воде. Выше было уже указано, что особенно в умеренных областях как мирового океана, так и пресных вод температура поверхностных слоев в течение года подвержена значительным периодическим колебаниям, средних размах которых в море считается около 10° , а в пресной воде около 25° . Благодаря этому в водах умеренных областей

мы особенно ясно можем наблюдать времена года, как и на суше, — весну, лето, осень и зиму. Разница с сушей проявляется только в том, что в водных бассейнах в поверхностных слоях времена года, говоря вообще, наступают позднее, чем на воздухе, а в глубинных слоях часто и на много позднее, чем в поверхностных. Как пример можно привести годовой ход температуры на разных глубинах, в Баренцовом море у берегов Мурмана. В 1898/99 г. лето на поверхности продолжалось с 5/VII по 5/X, а на глубинах в 250 м с 10/X по 10/I, т. е. лето там началось на три месяца позднее, и тогда, когда наверху оно уже кончилось, а кончилось лето на глубинах, когда наверху была уже почти зима. В Черном море слои на глубине 40 м нагреваются до температуры в 17° тоже на три месяца позднее, чем поверхностные.

Запаздывание времен года на глубинах имеет место конечно и в пресноводных бассейнах.

Времена года сказываются вполне определенно на жизни как планктических, так и бентических организмов.

Годовая смена планктона. Состав планктона не остается постоянным. В течение года одни формы появляются, другие исчезают. Каждая форма появляется и исчезает в определенные сроки, которые с небольшими изменениями повторяются из года в год. Это дает возможность составления так называемых «планктических календарей». Таких планктических календарей известно в настоящее время достаточно много; но они еще не сведены в одно целое, и мы вынуждены ограничиться только рядом примеров.

Смена одних планктических форм другими выражается и в изменении объема всего планктона; этот объем подвержен тоже правильным годовым колебаниям. Приведем несколько примеров. Одни из наиболее долголетних (1907—1914 гг.) наблюдений над годичной сменой морского планктона были сделаны в Ирландском море у острова Мен; годовой цикл планктона разделяется там на четыре периода: зима (период ноябрь—февраль), весна (март—июнь), лето (июль—август), осень (сентябрь—октябрь).

Эти периоды имеют значение конечно только для района, тяготеющего к Ирландскому морю; те же времена года приходятся например в Черном море у Севастополя на совершенно другие месяцы: зима—с декабря по март; весна—с апреля по середину мая, лето—с середины мая по сентябрь, осень—с октября по ноябрь. В схеме эту разницу наглядно можно изобразить следующим образом:

	Зима		Весна				Лето		Осень		Зима	
Ирландское море	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Черное море	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Зима		Весна				Лето		Осень		Зима	
	месяцы											
	»											

Таким образом, в то время как биологическая весна тянется в Ирландском море четыре месяца, в Черном море она продолжается только полтора, в связи с чем картина сезонной жизни в этих морях будет иметь конечно совершенно разное распределение. Ирландское море зимой очень бедно планктическими организмами. Диатомеи и перидинеи почти отсутствуют; веслоногих рачков немного; зато в большом количестве встречаются личинки и одностворчатых и двустворчатых моллюсков; к концу зимы и в начале весны появляется масса яиц и личинок иглокожих, червей и крабов; икрометание рыб начинается в феврале и достигает максимума в апреле. В конце марта или в апреле появляются диатомеи *Chaetoceras* и др. и количество их все увеличивается вплоть до середины июня; в мае в большом числе появляются веслоногие; вообще весь этот весенний период—время наибольшего производства органического вещества.

Затем количество диатомей начинает уменьшаться (их минимум в августе), но зато увеличивается количество перидиней, максимум которых — в июне и июле; увеличивается количество зоопланктона; личинки донных организмов переходят к бентическому образу жизни. Зато целыми тучами появляются медузы, ктенофоры и ноктилуки. Осенью, с сентября или октября, диатомей образуют новый, второй максимум. Веслоногие массами развиваются с июля по ноябрь; с ноября начинается зима — период крайней бедности всего планктона.

У нас на Мурмане, в Екатерининской гавани, энергичным развитием диатомей начинается не весна, а лето; диатомовый планктон, убывая, как и в Ирландском море, сменяется перидиниевыми, но второго осеннего максимума диатомей у Мурманских берегов уже не наблюдается; личинки червей и баланусов появляются в Ирландском море в марте, раньше весеннего расцвета диатомей, а у берегов Мурмана — в начале лета, одновременно с развитием диатомей.

Один летний максимум диатомей, так же как у Мурмана, наблюдается и у берегов Гренландии; два, как в Ирландском море, — весенний и осенний — вообще в умеренных европейских морях, например в Северном море. В Черном море у Севастополя те же два максимума холодолюбивых диатомей — осенний и весенний; чем дальше к югу, тем весенний максимум начинается все раньше, а осенний все позднее; наконец в Адриатическом море эти два максимума сливаются по существу дела в один, но уже зимний период: декабрь — февраль, в противоположность одному летнему на крайнем севере.

Перидиниевые являются организмами более теплых вод, встречаясь на севере в большом количестве только летом; в южных морях они живут в течение всего года.

В качестве примера годовой смены пресноводного планктона можно привести наблюдения над озерами Пестово Ленинградской области и Белым Московской области. В озере Пестово объем зимнего (декабрь — март) планктона под 1 м² поверхности (до глубин 16 м) падает в среднем до 100 см³. Летом и осенью он, напротив, увеличивается до 800 см³, причем наблюдается обычно два максимума, разделенных между собой понижением. «Объем планктического осадка зимних и весенних проб характеризуются преимущественно более или менее сильным развитием животного планктона: коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков. Объем летних и осенних проб отражает главным образом размножение растительных планктических организмов».

«В Белом озере все планктическое население разделяется на следующие четыре сезонные группы: к первой относятся постоянные формы, живущие в планктоне круглый год; сюда относятся *Microcystis* sp., *Anuraea aculeata*, *Anurea cochlearis*, *Daphnia longispina* var. *crinata*, *Bosmina longirostris*, *Diaptomus gracilloides*, вторую группу образуют летние формы, которые не встречаются ни осенью ни зимой. Эту группу образуют: *Anabaena affinis*, *Anabaena spiroides*, *Conferva* sp., *Ceratium hirundinella*, *Peridinium* sp., *Fragillaria* sp., *Diurella stylata*, *Pompholyx sulcata*, *Brachionus angularis*, *Daphnia longispina* var. *cucullata*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina coregoni*, *Leptodora kindtii*, *Cyclops leuckarti*, *C. oithonoides*, *C. dybowskii*. Третью группу образуют весне-осенние организмы, максимум развития которых приходится на весну или осень и которые часто совсем выпадают из состава летнего планктона; сюда принадлежат: *Asterionella gracillima*, *Dinobryon setularia*, *Conochilus unicornis*, *Asplanchna priodonta*, *Triarthra longiseta*, *Polyarthra platyptera*, *Notholca longispina*. К четвертой группе зимних форм относятся: *Dileptus*

trachelioides, Conochiloides natans и Cyclops insignis. Эти формы появляются только поздней осенью и процветают всю зиму». Формы особенно типичные для каждой группы набраны в разрядку.

Годовая смена бентоса. Подобно планктическим организмам и бентическое население данного бассейна (во всяком случае определенная его часть) не остается постоянной в течение года. Годовая смена бентоса, как и планктона, наиболее ясно выражена в умеренной области или в субарктической.

В тропической области при господстве круглый год почти постоянной температуры годовая смена, насколько можно судить, по видимому отсутствует или же выражена слабо либо иначе, чем в умеренной области.

Наиболее наглядно проходит годовая смена прикрепленных водорослей. Если обратимся к близкому к тропической области Средиземному морю, то увидим, что там «сезоном водорослей», периодом их наибольшего количественного и качественного расцвета является весна, время с февраля до апреля, особенно март и апрель; после образования органов размножения с мая—июня водоросли начинают постепенно исчезать. В сентябре скалы сравнительно с весенним их роскошным обрастанием кажутся голыми. Целый ряд форм начинает развиваться зимой, постепенно подготавливая весенний расцвет. Эти наблюдения касаются верхних слоев, до глубин около 20 м. В более глубоких слоях, где лето запаздывает, «сезон водорослей» переносится на более поздний срок, на лето и осень.

В связи с годовым ходом температуры в наших широтах стоит и годовое передвижение донной фауны как в пресноводных, так и в морских бассейнах, летом донная фауна подходит к берегам, зимой уходит от берегов. Поворотными месяцами для германских озер являются февраль и октябрь.

Размеры передвижений у отдельных видов конечно различны. В пресных водах самые большие передвижения прodelьвает *Chironomus bathophilus*: в Черном море *Nassa reticulata*, объедающая наживку на крючках у рыбаков, летом в большом количестве живет на глубинах около 6 м, а зимой уходит на глубины в 20 м и более. Так же уходит на зиму в глубину и многие черноморские рыбы, как султанка, белуга и др. С передвижениями донной фауны связано и передвижение кормежной зоны рыб, о чем более подробно будет сказано ниже, в главе о пище.

Сезонные явления в жизни гидробионтов, связанные с температурой

Целый ряд явлений в жизни отдельных гидробионтов является сезонным и тесно связанным с годовым ходом температуры прямо или косвенно.

Периоды размножения гидробионтов; цветение воды. В общем можно сказать, что большинство водных организмов размножается в более теплое и спокойное время года; температурные условия при этом будут конечно совершенно различными, смотря по географическим областям. Животных, которые размножаются круглый год, немного; к ним относятся преимущественно формы, имеющие широкое горизонтальное и вертикальное распространение; прибрежные формы, живущие в условиях, вообще наиболее подверженных годовому ходу температуры, осадков и пр., обыкновенно размножаются только в определенные сроки.

На рис. 154 изображен ход температуры Черного моря у Севастополя по месяцам и распределение, тоже по месяцам, количества размножающихся видов в процентах ко всему (основному) населению. Совершенно ясно видно, что параллельно увеличению температуры увеличивается и коли-

чество размножающихся видов, причем периодом массовых размножений является лето. Однако и в Черном море и в каждом бассейне субарктической и умеренных областей мы имеем не только такие организмы, периодом размножения которых является теплое и спокойное лето, но и такие, период размножения которых падает на весну, осень или даже зиму. Объясняется это целым рядом других привходящих явлений. Совершенно ясно установлено например, что животное, переселившееся вероятно не так давно из одной географической области в другую, почти всегда в новой области размножается при тех же температурах, при которых оно размножалось на своей родине. При этом конечно очень часто календарные сроки размножения (дни и месяцы) становятся уже совершенно другими. Например арктическая голотурия *Cusumaria frondosa*, живя в бореальных условиях, размножается в феврале и марте при температуре 3—4°, хотя большинство бореальных форм размножается летом.

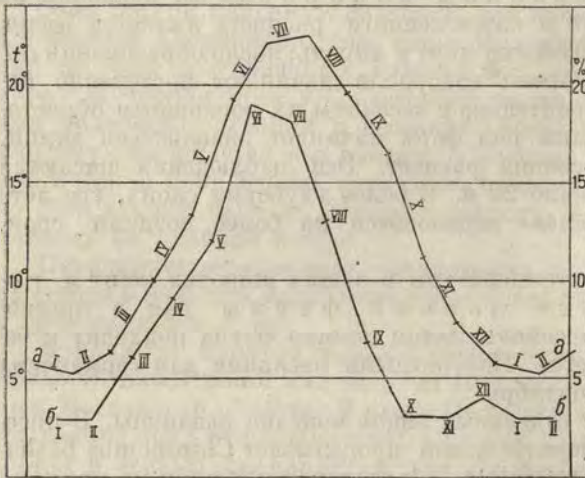


Рис. 154. Годовой ход температуры в Черном море у Севастополя по месяцам года (кривая а) и распределение размножающихся видов в процентах к основному населению по месяцам года (кривая б).

жуются летом; это понятно, поскольку зима с ее бурями и прибойями не является благоприятным периодом для спокойного развития яиц, но рыбы, имеющие приклеивающиеся яйца, защищенные крепкой оболочкой, как зеленушки, морские собачки и бычки, размножаются в самом начале весны. В портах, в застойной воде, при наличии гниющих органических остатков основная масса населения (30 из 42 видов у Неаполя) размножается зимой и весной, когда вода в портах более благоприятна для жизни; между тем это население состоит в основе из мелководных прибрежных форм, которые как правило размножаются летом.

Многие формы, попадая из более благоприятных условий в менее благоприятные, сокращают сроки своего размножения; так, теплолюбивая рыба султанка (*Mullus barbatus*) в Средиземном море размножается в течение четырех месяцев (май—август), а в Черном море у Севастополя—только 1,5 месяца (май и до середины июня).

Цикломорфоз. Цикломорфоз, или сезонные вариации, вернее сезонные формы, наблюдается у целого ряда пресноводных планктических организмов: водорослей, жгутиковых, ряда коловраток и ракообразных. Это явление состоит в том, что вполне взрослые организмы, относящиеся к одному и тому же роду и виду и к той же расе, имеют в различные времена года различную наружную форму. Различия этих сезонных вариаций

В Средиземном и Черном морях большинство рыб, будучи тепловодными по происхождению, размножаются весной и летом; однако морской налим (*Motella tricirrata*) в обоих морях размножается зимой, в самое холодное время года, так как относится к семейству тресковых, процветающему в северных водах.

Вторым привходящим фактором, влияющим на сроки размножения, является образ жизни и способ размножения; большинство рыб, имеющих пелагические яйца, и основная масса организмов прибойной зоны размно-

ций выражаются в изменении размеров и особенно в присутствии или отсутствии различных выростов и выступов. На рис. 155 изображены в верхнем ряду летние сезонные формы нескольких организмов, а внизу соответствующие им зимние. Летним формам теплой воды свойственны уменьшение размеров организма и увеличение выростов, головного шлема у *Daphnia*, хобота у *Bosmina* и пр. На рисунке изображены лишь крайние формы цикломорфоза; в природе они незаметно переходят один в другой через ряды поколений с промежуточными формами тела. Получается необычайное разнообразие наружной формы тела у одного и того же животного. До того момента, пока не было установлено явление цикломорфоза, каждая сезонная форма описывалась как самостоятельный вид; учение о цикломорфозе свело к двум видам прежнюю сотню видов *Bosmina*; более ста видов *Daphnia* свелись тоже к одному или двум видам (рис. 156, 1,4).

По точным материалам для датских озер зимние формы переходят в летние очень быстро в течение двух-трех недель. При температуре 12—16° в период около 12 мая—15 июня все виды животных, подверженных цикломорфозу, прodelьвают его одновременно. Поскольку цикломорфоз начинается при температуре 12—16°, расы, живущие в таких условиях, где температура до этой высоты не поднимается, цикломорфоза не прodelьвают (рис. 156, 2). Потом цикломорфоз не наблюдается, с одной стороны, в озерах арктической и субарктической областей, с другой стороны, в озерах высокогорных. Интересно, что как формы из этих областей, так и зимние формы рас, подверженных цикломорфозу, в значительной степени сходны между собой, между тем летние формы рас, подверженных цикломорфозу, различаются между собой в весьма значительной степени (рис. 156, 3).

О значении цикломорфоза в жизни гидробионтов мнения расходятся; очень долго господствовал взгляд Везенберг-Лунда, что уменьшение размеров и увеличение выростов являются приспособлением, улучшающим плавучесть организмов в теплой воде; известно, что вязкость воды, а с ней и легкость плавания, при увеличении температуры уменьшается весьма значительно; при 25° она равна только половине вязкости при 0°. Принимая летнюю форму, уменьшая размеры, организмы облегчают свой общий вес и увеличивают площадь трения путем образования выростов и выступов. В настоящее время согласно работам Вольтерека мы считаем, что выросты и выступы, развивающиеся летом у ряда планктических организмов, не увеличивают трения, а являются рулями или стабилизаторами. Как при работе всякого руля, площади этих рулей не совпадают с направлением движения, и поэтому его изменяют. Стабилизаторами называются такие выступы и площади, которые совпадают с направлением движения; они служат для того, чтобы предмет или организм при своем движении мог легче сохранять направление движения,

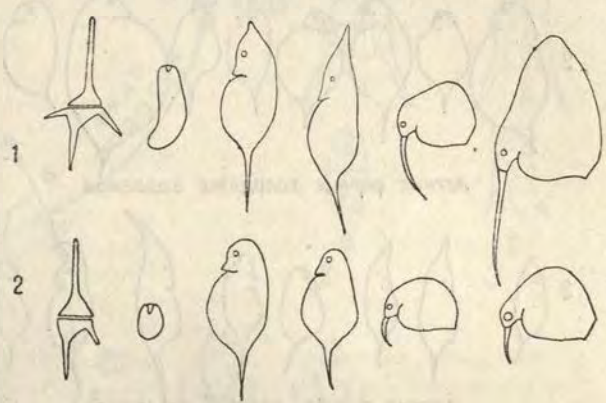


Рис. 155. Цикломорфоз (сезонные вариации) планктических организмов.

1—летние формы (слева направо) *Ceratium hirundinella*, *Asplanchna priodonta*, *Daphnia hyalina*, *Hyalodaphnia cucullata*, две расы *Bosmina coregoni*; 2—зимние формы тех же видов.

меньше, как говорится, «юлил» из стороны в сторону; стабилизаторами являются спинные плавники рыбы и китов, узкая сдавленная справа и слева задняя часть тела у ряда дельфинов и горизонтальные выступы около хвоста у ряда рыб, например у меч-рыбы (*Xiphias gladius*).

Простым опытом можно доказать, что хобот у *Bosmina* является рулем. Если отрезать весь хобот, то *Bosmina* вместо того, чтобы плавать нормально, т. е. более или менее горизонтально, начинает кувыркаться головой назад. Если отрезать от хобота куски разной величины, то движение будет становиться тем более вертикальным, чем больше был отрезанный кусок хобота. Летний шлем дафний (так называемая *crista*) и задний шип их раковины (*spina*) не являются площадями и выростами, увеличивающими трение, потому что при погружении основную роль играет горизонтальная проекция организма. Между тем дафнии плавают всегда таким образом, что продольная ось их тела держится под значительным углом к горизонту; а при таком положении удлинение и *spina* и *crista* дает очень малое увеличение горизонтальной проекции.

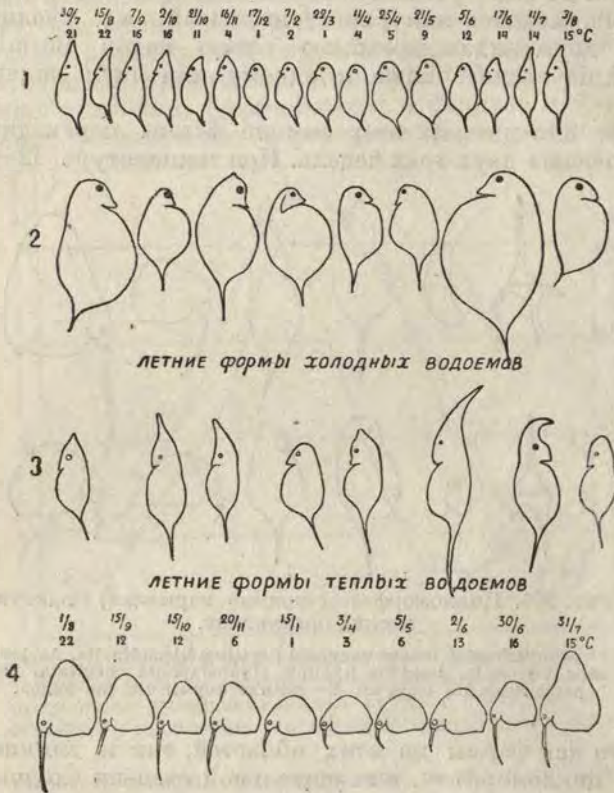


Рис. 156. 1—сезонные вариации *Hyalodaphnia cucullata* с указанием чисел и месяцев лова и соответствующей температуры; 2—*Daphnia hyalina*—летние формы из разных холодных озер, где температура обычно не доходит до 12—16°; 3—летние формы того же вида в разных теплых озерах, где температура летом всегда бывает выше 12—16°; 4—сезонные вариации *Bosmina coregoni*.

Более вероятно, что *spina* и *crista* являются стабилизаторами, так как они совпадают с общим направлением движения. У некоторых рас дафний те же *spina* и *crista* стоят под углом к продольной оси тела; тогда они являются уже рулями.

Вольтерек думает, что многие рули, развивающиеся особенно летом, служат для того, чтобы сделать движение животного, например *Bosmina*, горизонтальным и мешать переходу из яруса в ярус по вертикали. Такое движение (более по горизонтали) летом выгодно животному, поскольку летом пища ряда планктических организмов распределяется по горизонтальным слоям; зимой рули исчезают или ослабевают; но зимой и пища распределяется гораздо более равномерно по всем слоям, чем летом.

Непосредственной причиной увеличения выростов у дафний Вольтерек считает более хорошее летнее питание. Он обращает внимание на то, что выросты образуются в таких пунктах тела, где движение крови испытывает определенное препятствие, на крутых поворотах.

Для ряда коловраток, как например для *Brachionus pala*, *B. amphicornis*, можно считать доказанным, что их цикломорфоз (рис. 157, 4, 5) зависит не от температуры воды, а от улучшения или ухудшения пи-

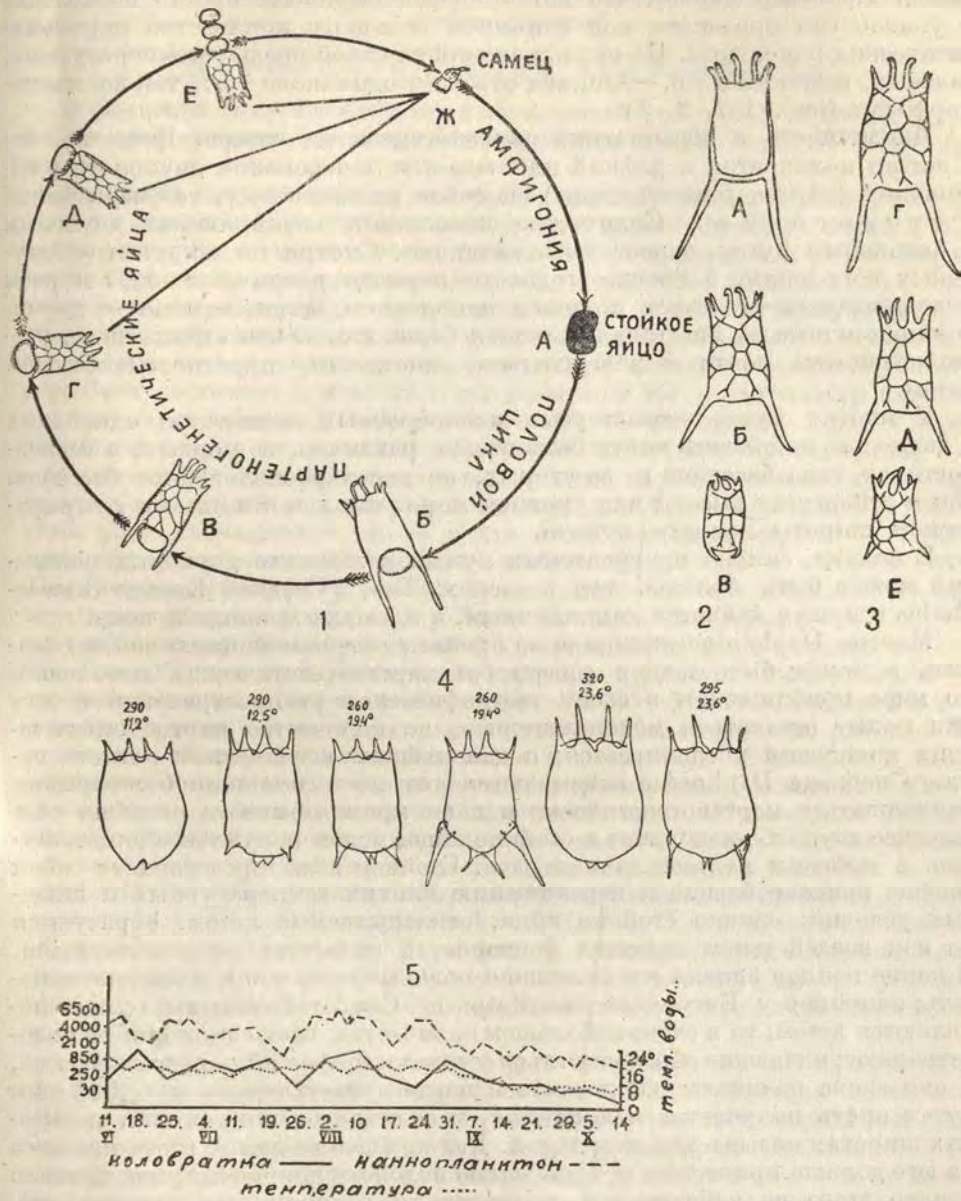


Рис. 157. Цикломорфоз коловраток.

1—циклморфоз *Apigaea* (А—стойкое яйцо; Б—*Ap. aculeata* typical; В—*Ap. aculeata*; Г—*Ap. ac. brevispina*, Д—*Ap. ac. valga*, Е—*Ap. ac. curvicornis*; Ж—самец; З—партеногенетические яйца, дающие самок, у Е—партеногенетические яйца, дающие самцов); 2—редукционные формы *Apigaea* в глицериновой культуре; 3—то же в иллевой культуре; 4—циклморфоз коловратки *Brachionus pala* (верхний ряд цифр—длина панцыря без шипов; нижний ряд—температуры); 5—количество коловраток и наннопланктона в связи с ходом температуры в Саксонии.

щи (наннопланктона); доказательства будут приведены ниже, в главе, касающейся роли и способов питания гидробионтов.

Особенно много работали над цикломорфозом у коловратки *Apigaea aculeata* (рис. 157, 1). Из стойкого яйца выходят размножающиеся парте-

ногенетические формы с длинными шипами, которые у последующих поколений все уменьшаются и наконец исчезают; тогда появляются самцы, оплодотворяющие самок; откладывается стойкое яйцо, и цикл начинается снова. Кретчер думает, что цикломорфоз выражает просто ослабление и упадок сил организма под влиянием большого количества партеногенетических поколений. На ряд изменений внешней среды—температурных, солевых, вязкости и пр.—Апигаеа отвечает одинаково—все тем же цикломорфозом (рис. 157, 2, 3).

Цикличность и ограничение партеногенеза на севере. Известно, что в жизни коловраток и дафний наблюдается чередование двуполого и однополого (партеногенетического) способов размножения, так называемая «гетерогония». Количество поколений, возникающих двуполом и однополом путем, может быть различно. Смотря по количеству двуполовых поколений, в течение годового периода различают виды и расы моноциклические—с одним половым поколением, дициклические—с двумя, полициклические со многими и наконец более или менее ациклические, размножающиеся почти исключительно однополом, партеногенетическим путем.

У многих видов ветвистоусых ракообразных количество однополых и двуполых поколений может быть весьма различно, во-первых, в зависимости от типа бассейна и, во-вторых, от места расположения бассейна, как в отношении высоты над уровнем моря, так и в отношении географической широты данного пункта.

В мелких, сильно прогреваемых лужах количество двуполых поколений может быть больше, чем в озерах. Так, в Средней Европе *Simosiphallus* в лужах является дициклическим, а в озерах моноциклическим.

Многие *Daphnidae* являются на крайнем севере моноциклическими, с одним, а может быть даже и совсем без партеногенетических поколений; по мере приближения в своем географическом распространении к югу вид может оставаться моноциклическим, но количество партеногенетических поколений увеличивается; с дальнейшим увеличением летнего теплового периода *Daphnidae* оказываются уже не в состоянии непрерывно размножаться партеногенетически и дают кроме обычного осеннего еще и летнее двуполое поколение и стойкие яйца; может получиться дициклическая, а южнее и полициклическая раса. Стойкое яйцо представляет собой вообще приспособление к переживанию плохих температурных и пищевых условий; однако стойкие яйца, откладываемые летом, образуются не под воздействием внешних факторов, а являются наследственными. В конце концов однако эти излишние половые поколения начинают исчезать; например у *Eurycercus lamellatus* из *Chydoridae* самцы, если и появляются летом, то в очень небольшом количестве, всех самок они не оплодотворяют; начавшие образовываться у самок стойкие яйца рассасываются, и они снова начинают размножаться партеногенетическим путем. Таким путем опять получается моноциклия, в отличие от моноциклии в высоких широтах называемая вторичной. Дальнейшее развитие этого процесса на юге должно привести к исчезновению полового поколения; как правило однако этого не наблюдается, но отдельные ациклические колонии дафний повидимому существуют. Точно так же в определенных районах Средней Европы стал ациклическим *Chydorus sphaericus*. В тропиках самцы у *Daphnidae* появляются очень редко. Но у ряда *Euphylloroda* и *Ostracoda* дело обстоит совершенно обратно: в высоких широтах у родов *Limnadia*, *Lepidurus*, *Arus* и др. самцы очень редки; а у некоторых видов даже совсем неизвестны; напротив, в экваториальных условиях и африканских видов этих родов самцы были найдены в большом количестве. То же наблюдается и в отношении ряда *Ostracoda*: в Германии *Cypridopsis newtoni* не имеет самцов, в Алжире и Тунисе самцы имеются.

Формы, живущие в высокогорных озерах в отношении цикличности ведут себя так же, как и формы высоких широт.

2. Морфологические и другие особенности гидробионтов, обусловленные температурой

Морфологические особенности

В строении гидробионтов мы имеем целый ряд особенностей, которые либо непосредственно связаны с температурой, либо зависят от нее косвенно.

Величина холодноводных и тепловодных организмов. Нельзя сомневаться в том, что морские организмы, живущие в холодных морях и в холодных глубинах, значительно превосходят размерами как своих собратьев того же вида, живущих в теплых водах, так и ближайšie роды и виды, населяющие тропическую и субтропическую область. Многие из них являются действительно своего рода гигантами. Примеров можно привести бесконечное множество: корненожка с песчаным домиком *Astroriza granulosa* достигает длины 14,7 мм против 6 мм в умеренных широтах; другая корненожка, *Miliolina tricarinata*, — 5 мм против 1 мм. Гидроид *Tubularia larynx* из холодных вод является гигантом сравнительно с экземплярами из Гвинейского залива. Агассиц находил экземпляры медузы *Syanaea arctica* в 2 м диаметром, с щупальцами более 30 м длиной. Гигантский рост наблюдается также среди холодноводных червей и иглокожих. Одностворчатка *Margaritana groenlandica* имеет в области ветвей Гольфстрима 10 мм, а у берегов Гренландии — 18,5 мм длины. Еще поразительнее разница в величине у *Nassa clausa*: в Скагерраке 12,7 мм, у берегов Исландии 19 мм, у Западной Гренландии 34 мм и наконец у Шпицбергена — 38 мм. Антарктический гидроид *Myriotela austrogeorgiae* достигает величины 30 см, а глубинный с 3 000—5 000 м *Brachiocerianthus imperator* даже 2,2 м длины; такие размеры для гидроидов, которые описываются обычно по видам, живущим в умеренной области, как мелкие кустики, могут показаться даже мало вероятными. Гигантские виды головоногих свойственны только холодной воде. В холодных глубинах была поймана и остракода *Gigantocypris* длиной 23 мм. Гессе справедливо называет этот вид голиафом среди *Ostracoda*, обычная величина которых 2—3 мм. В тех же условиях были найдены гигантские креветки, знаменитый японский краб *Caempfferia kaempfferi* до 2 м в размахе и пикногои *Nymphon robustum* в 1 м. Гигантскими размерами отличаются антарктические иглокожие: диаметр звезды *Priamaster* равен 44 см и т. д. Вообще обилие гигантских видов в холодных водах не представляет никакого сомнения.

Гигантские формы встречаются и в тропиках, но там они — исключение из общего правила о сравнительно мелких размерах тропических водных организмов. Отметим, что отдельные колонии коралловых полипов достигают размера до 1—2 м в поперечнике; на коралловых рифах живут громадные актинии *Stoichactis kentii* диаметром до 1 м и гигантские двустворчатки *Tridacna gigas* длиной до 2 м и в 200 кг весом. Эти гигантские размеры тепловодных форм объясняются, во-первых, необычайно благоприятными условиями жизни в литорали и сублиторали тропических морей, чего нет на севере, и тем общим явлением, что усиленное отложение Са в скелете организмов (кораллы и раковина *Tridacna*) происходит только в теплых, а не в холодных водах.

Одна из основных причин большого размера северных форм кроется вероятно в том, что при холодной температуре размножение, говоря вообще, наступает позднее, чем при теплой. Организм имеет более долгий период для своего роста, так как с наступлением размножения рост пре-

кращается или во всяком случае замедляется; не без основания многие биологи считают размножение ростом за пределы организма. Само количество потомства в холодных водах тоже ограничено. Все это оставляет северному организму материал и силы для дальнейшего роста.

Примером может служить целый ряд животных. *Sagitta bipunctata* в условиях средней Атлантики имеет длину 22 мм, а начинает размножаться, достигнув размера всего 5 мм; в Арктике она достигает величины вдвое большей—44 мм и начинает размножаться, имея длину уже в 30 мм. *Daphnia cucullata* в теплой воде меньше ростом и размножается после третьей линьки; в холодной воде больше ростом и становится половозрелой только после пятой линьки. Омар у южных и юго-восточных берегов Норвегии приступает к размножению в более молодом возрасте и при меньших размерах, чем у западных; сельдь у южных берегов Норвегии начинает размножаться на 2 года раньше, чем у северных, и т. д.

Имеются и прямые опыты по влиянию температуры на размеры: объем *Stylonichia mytilus* в культурах при 10°—705 μ^3 , при 17—19°—532 μ^3 , при 25°—только 289 μ^3 , т. е. более чем вдвое меньше сравнительно с объемом при температуре 10°. Вообще измельчание инфузорий при высоких температурах общее явление.

Под влиянием высокой температуры были получены карликовые лягушата, вполне закончившие свое превращение из головастиков; лягушки, закончившие свой метаморфоз при 25°, оказались вдвое меньше тех, которые росли при 10—12°.

О большем размере яиц у ряда животных в северных условиях еще будет идти речь ниже.

Увеличение количества позвонков у северных рыб. Одним из характерных и еще необъясненных явлений следует признать большее количество позвонков у холодноводных рыб сравнительно с тропическими. Это явление оказывается конвергентным у разных семейств рыб. Центром распространения колючеперых рыб несомненно являются тропики. Там почти все колючеперые рыбы имеют 24 позвонка, как *Scorpaena*, *Pterois* и др.; живущие в более холодных водах, у берегов Японии, например *Sebastes*, имеют 27 позвонков, а единственный антарктический вид *Sebastes* уже 37. Особенно большое количество позвонков имеют в приполярных областях камбаловые рыбы; у *Hippoglossoides platessoides* (ерш у нас на севере)—45, а у палтуса (*Hippoglossus hippoglossus*) даже 50. При увеличении количества позвонков тело рыбы удлиняется; но длинные рыбы имеются и в тропиках, где тот же результат достигается не увеличением числа, а удлинением отдельных позвонков.

Большие подкожные скопления жира являются одним из характерных признаков в строении холодноводных млекопитающих. Основная масса китов и тюленей живет в области холодных вод, в силу чего им приходится испытывать громадную разницу между температурой окружающей среды, которая приближается к 0°, и температурой своего тела, достигающей 36—37°. Условия быстроты плавания потребовали у китов уничтожения согревающего волосного покрова; роль изолятора перешла к мощному слою подкожного жира толщиной например у гренландского кита до 25—50 см; ро и у тюленей, покрытых волосами, слой жира все же достигает толщины в 22 см.

Подкожный жир не только согревает китов и тюленей, но несомненно придает им еще и плавучесть: убитый кит обыкновенно не тонет, но ободраный от жира погружается на дно.

Интересное приспособление к жизни среди пловучих льдов Южного Ледовитого океана имеется в скелете кита *Neobalaena marginata*: его задние ребра необычайно широки, тонки и плоски; весь контур грудной клетки напоминает обводы нансеновского судна «Фрам». И действительно этот

кит постоянно держится среди плавающих льдов и мало плавает, и специфическое устройство его ребер, напоминающих шпангоуты корабля, представляет защиту от давления льда (рис. 158).

Передняя часть головы кашалотов, толстая и сильно развитая, содержит однако скелетные образования, челюстные кости, только в самом своем основании.

Эти кости изогнуты жолобом, углубленным кверху, и на 2 м не доходят до конца морды. Вся же громадная толща от жолоба до поверхности головы и ее переднего конца заполнена рыхлой жировой тканью; при вскрытии ее вытекает жидкий жир—известный в технике спермацет, который на воздухе затвердевает в виде восковой массы.

Годовые кольца у рыб и моллюсков. Смены времен года благодаря главным образом изменению пищевого режима «записываются» в виде так называемых годовых колец на чешуях и костях рыб и на раковинах моллюсков. Относящиеся сюда данные будут изложены в главе о пище.

Отложения Са. Выпадение кальциевых солей под влиянием углекислого аммония при температуре 26—29° происходит гораздо быстрее, чем при температуре 4—7°. Вероятно в связи с этим стоит и то явление, что организмы с очень большим количеством Са живут только в более тепловодных бассейнах и особенно под тропиками.



Рис. 158. Скелет кита *Neobalaena marginata*.

Сюда относятся все организмы, строящие коралловые рифы, живущий на рифах развернутый брюхоногий моллюск *Magilus*, у которого более половины раковины сплошь заполняется известью; огромные двусторчатые тридакны, раковины которых весят более 250 кг, и т. д.

Скелеты живущих в холодных водах кокколитофорид и крылоногих моллюсков обладают сравнительно небольшим количеством Са.

В холодных океанических глубинах совершенно отсутствуют черви серпулиды с известковыми трубками, а из морских ежей процветают только формы с так называемым мягким скелетом (*Echinothuridae*).

Ракообразные теплых вод линяют чаще холодноводных; и вообще высших ракообразных в холодных водах гораздо меньше, и они менее разнообразны, чем в теплых.

Особенности размножения¹

Стойкие стадии гидробионтов. Водные организмы, если они оказываются не в состоянии выдерживать чрезмерное тепло или холод и другие неблагоприятные внешние обстоятельства, успешно борются с ними самими разными путями.

Одним из такого рода приспособлений является инцистирование. Многие простейшие—корненожки, солнечники, некоторые жгутиковые и ресничные инфузории—обладают этой способностью инцистироваться, т. е.

¹ В этом разделе описаны особенности размножения, не приведенные в разделе о сезонных явлениях (см. выше, стр. 323).

образовывать вокруг своего тела так называемые цисты. При этом они выделяют воду и другие вещества, отчего тело уменьшается в размерах, жгуты и ресницы исчезают, вся плазма округляется и окружается одно- или многослойной оболочкой, более или менее плотной (рис. 45). Цисты выносят высушивание и служат могучим средством для распространения вида. При наступлении нормальных условий циста растворяется, и животное приобретает свой прежний вид. Цисты многих инфузорий в сильно заросших прудах вмерзают в толщу льда; при искусственном растаивании льда цисты, а затем и вышедшие из них инфузории нередко удается получать в громадных количествах.

Пресноводные малоцветинковые черви *Aeolosoma* и *Claparediella* для защиты от холода и высыхания образуют слизистые капсулы, из которых выходят при наступлении более благоприятных условий. Капсулы образует и пресноводная немертина *Stychostemnia*. У некоторых веслоногих, как у холодолюбивого *Canthocamptus microstaphylinus*, имеются кожные железы, с помощью которых образуются толстые капсулы, в которых *Canthocamptus* переживает на дне бассейна слишком жаркое для него время года, имея своего рода летний покой (эстивация).

Другой путь переживания неблагоприятных условий это 1) редукция—упрощение всего организма или 2) образование специальных почек.

У некоторых пресноводных и морских губок при неблагоприятных условиях вся организация упрощается и в конце концов получаются лишь округлые, состоящие почти из однородных клеток так называемые редукционные тела, которые при наступлении благоприятных условий дают начало новым губкам. В других случаях, у пресноводных губок, осенью образуются так называемые геммулы (*gemmulae*)—своего рода внутренние почки (рис. 45), богатые пищевыми веществами, окруженные шаровой оболочкой из спонгина и специальных или обычных иголок. Весной геммулы дают молодых губок. Колонии гидроидных полипов, смотря по климату, имеют летний или зимний покой, причем вся колония редуцируется, головки особей исчезают, а затем из редуцированного материала образуются новые, причем вся колония начинает усиленно развиваться.

У сцифополипов на основании образуются так называемые подоцисты, окруженные плотной оболочкой; из подоцист затем выходит новая особь. Почти все наши пресноводные мшанки погибают на зиму; перезимовывают только их зимние почки (статобласты), образования, снабженные крепкой оболочкой, часто с крючками, и заключающие внутри массу однородных клеток. Статобласты (рис. 45) аналогичны геммулам губок и подоцистам сцифополипов. У некоторых асцидий на зиму редуцируются многие органы, в том числе жабры, половые органы и другие (гибернация); у иных, как у *Clavellina*, образуются зимние почки. Некоторые колонии *Botrylloides* редуцируются на лето.

Многие водные цветковые растения, как подводные, так и плавающие, отмирая сами, оставляют на зиму особые зимующие почки, турионы. Эти почки известны у *Myriophyllum*, *Hydrocharis*, *Hydrilla*, *Utricularia*, *Potamogeton* и др. (рис. 159). Турионы представляют собой известным образом измененные побеги с большим запасом органических веществ; вследствие этого они делаются тяжелее и падают на дно бассейна. Зимующие почки у *Elodea* и *Lemna* очень сходны с обычными, отличаясь только своей тяжестью. Весной побеги поднимаются со дна и прорастают. Имеются растения, как *Aldrovandia vesiculosa*, которые не дают зимующих почек в более теплых районах, но образуют их в более высоких широтах.

Наконец третий путь для переживания холода и других неблагоприятных условий—это образование стойких яиц. Стойкие яйца отличаются от обычных большей величиной, обилием желтка и самое главное гораздо более крепкими, часто толстыми оболочками. Прежде их назы-

вали зимними яйцами, но, как мы уже видели у дафний, они могут появляться и летом, а кроме мороза они способны выдерживать обычно и высушивание. Такие стойкие яйца мы находим у ресничных и круглых червей, у коловраток, а из ракообразных у *Phyllopoda*, *Cladocera* и некоторых *Copepoda* (рис. 46). У дафний стойкие яйца заключены в так называемое седлышко (*ephippium*), которое образуется из части раковины материнского организма и яйцевых оболочек; у *Daphnia magna* (рис. 46) зимнее

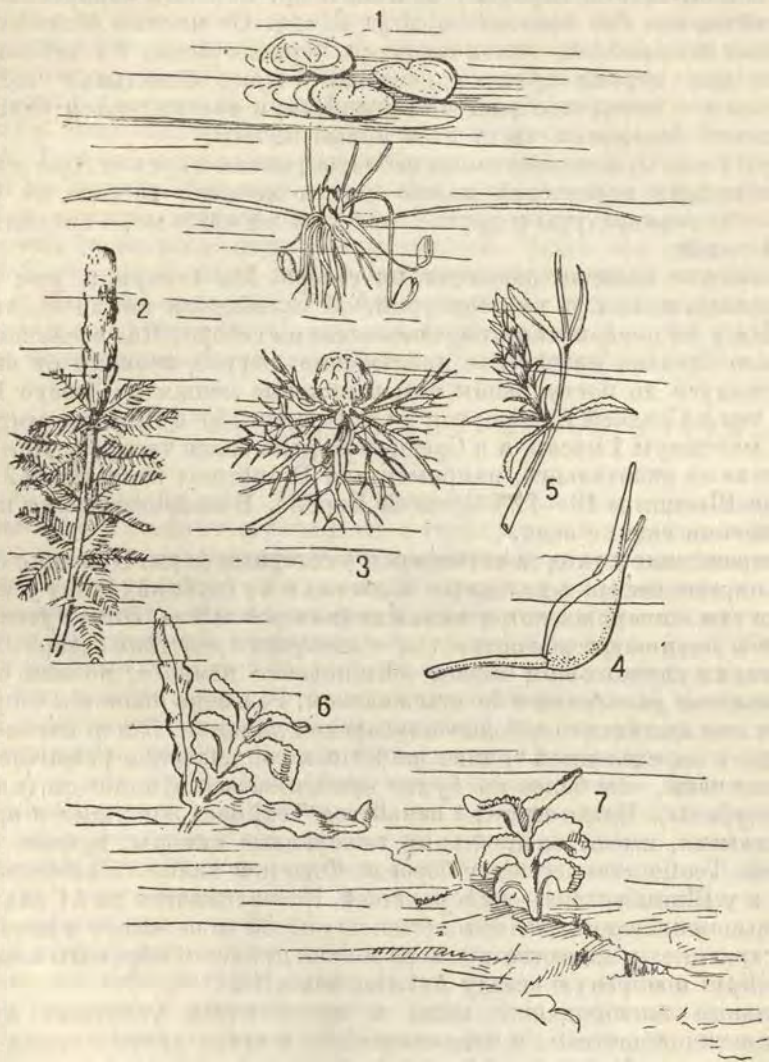


Рис. 159. Зимние почки (турионы) пресноводных растений.

1—водокрас (*Hydrocharis morsus ranae*); 2—уруть (*Utricularia*); 3—пузырчатка (*Utricularia*); 4—стрелолист (*Sagittaria*); 5, 6, 7—рдест (*Potamogeton*).

яйцо представляет собой две пары створок, из которых наружная пара содержит в себе многоугольные (в поперечном размере) газовые камеры; подобные же газовые камеры имеются и в ряде статобластов у мшанок.

Пресноводные водоросли, появляющиеся периодически, тоже имеют ясно выраженные стадии покоя: цисты у *Chrysophyceae* и *Dinoflagellata*, покоящиеся споры у диатомей, зиготы у вольвоксов, конъюгат, ха-

ровых и др. Все эти образования служат пресноводным водорослям для переживания плохих времен года и других неблагоприятных условий, как высыхание и пр., которые тянутся иногда в течение весьма долгого периода времени. Цисты *Ceratium* в большом количестве были найдены на дне Цюрихского озера; выведенные из цист *Ceratium* оказались весьма удобным объектом для целого ряда экспериментальных работ. В противоположность пресноводным морские водоросли, говоря вообще, лишены стадий покоя; зиготы *Vryopsis*, *Codium* и др. морских водорослей прорастают сейчас же, без всякого периода покоя. От многих зеленых, бурых и красных водорослей, появляющихся периодически, на неблагоприятный для них период времени остается только базальная часть, в то время как все остальное растение погибает; с наступлением благоприятных условий базальная часть дает новые побеги.

Такую разницу в переживании неблагоприятных времен года у морских и пресноводных водорослей можно свести конечно вообще на большее постоянство температуры и других условий жизни в море сравнительно с пресной водой.

Сокращение времени развития на севере. Мы говорили уже о связи сроков размножения с температурой, об ослаблении цикличности в теплых водах и об ограничении партеногенеза на севере. Над веслоногими раками было сделано интересное наблюдение: период времени от вылупления науплиуса до поступления яиц в яйцевые мешки на севере Швеции короче, чем в Средней Европе; так у *Cyclops scutifer* в Швеции этот период тянется максимум 1 месяц, а в Средней Европе более четырех. Для других форм разница разительнее, например для *Diatomus laciniatus*—2 месяца на севере Швеции и 10—11 в Средней Европе. Непосредственная причина этого явления еще не ясна.

Живорождение и уход за потомством у северных форм. В связи с ограничением партеногенеза в холодных областях и на глубинах стоит усиленное развитие там живорождения и вынашивания потомства. Этим путем северные формы защищают свое потомство от гнетущего действия северных условий. В таких случаях яиц бывает обыкновенно немного, но они отличаются большими размерами и богаты желтком. Развитие является сокращенным, так как выпадают свободно плавающие личинки. Жюар считает правилом, что в определенной группе животных сокращенное развитие встречается тем чаще, чем более мы будем приближаться к полюсам (или уходить в глубины). Виды актиний семейства *Tealidae*, живущие в арктических условиях, имеют специальные выводковые камеры, причем один и тот же вид *Tealia crassicornis* у берегов Франции является яйцекладущей формой, а у Шпицбергена—живородящей. Насчитывается до 41 вида иглокожих, вынашивающих свое потомство; из них 32 вида живут в антарктике и субантарктике; в качестве примера можно привести морского ежа *Hemisteraster philippi* и морскую звезду *Asterias hexactis*.

Отдельные живородящие виды в арктических условиях имеются кроме кишечнополостных и иглокожих еще и среди других типов животных, у которых обычно живорождение не встречается.

Образ жизни и особенности распределения

Изменение образа жизни более северных форм на юге. Мы видели выше, как под влиянием температурных условий меняется цикличность организмов. Вероятно в значительной степени с температурой связано и то обстоятельство, что одни и те же виды планктических организмов под различными широтами живут в различных биотопах пелагиали. Так например *Holopedium gibberum* и *Bosmina obtusirostris* в Швеции и Ямале живут и в пелагической области и в прибрежной, и в небольших водоемах.

В водных бассейнах, расположенных в районе Новгорода и Москвы, они живут только в пелагической области, очевидно избегая двух других сильнее нагретых биотопов. *Bosmina longirostris* и *Ascorperus hargae* в Швеции не живут в пелагической области, а на Балканском полуострове живут и в пелагической и в прибрежной областях.

Отсутствие биоценозов в литорали на крайнем севере. Под влиянием температуры не только организм может менять свой биотоп, но целые биотопы могут оставаться без населения. Мы говорили об отсутствии биоценозов литорали на далеком севере. Как в Карском море, так и далее на восток льды покрывают море и его прибрежную зону в течение большей части года. Они достигают толщины 4 м и более и не дают возможности существования литоральному населению. Двигающиеся льдины стирают всех сидящих животных и прикрепленные растения от поверхности и до глубины почти в 6 м. А. А. Бирюля указывает, что во время экспедиции 1900—1902 гг. он не нашел ни малейшего следа литорального населения у северных берегов Азии. Ряд авторов считает отсутствие литорального населения одним из характерных признаков арктической области. Часть тех организмов, которые в Баренцовом море живут в литорали, как например *Gammarus locusta*, в Карском море уходит в более глубокие слои; с другой стороны, глубоководные организмы Кольского залива, как *Asterias panopla*, в Карском море поднимаются вверх и живут на глубинах 10—20 м.

Температура тела гидробионтов и тепловой анабиоз

Как было указано выше (стр. 320) температура тела самих гидробионтов может почти полностью совпадать с температурой окружающей среды и меняться вместе с ее температурой, или же мало от нее зависеть и быть в некоторых случаях значительно выше. В первом случае мы имеем животных с переменной температурой тела, пойкилотермных, во втором — животных с постоянной температурой, гомойотермных. Из гидробионтов к первым относятся все беспозвоночные, рыбы, амфибии и рептилии. Только про водных птиц и млекопитающих можно сказать, что они не зависят в тепловом отношении от окружающей их водной стихии, являясь гомойотермными, теплокровными животными. Одно время господствовало мнение, что чем выше стоит организация какого-либо животного, тем выше поднимается и температура его тела над окружающей средой. При более точных исследованиях оказалось однако, что такой зависимости не наблюдается: у иглокожих и раков разница между температурой их тела и наружной средой часто равна нулю; в других случаях разница у крабов (59 экземпляров) оказалась равной 0,034°, у морских звезд (45 экз.) 0,029°, у разных иглокожих 0,025°, у моллюсков 0,5° и т. д., у мелких рыб разница температуры равна нулю; у трески она не более одного градуса; у карпов и форелей в результате более энергично протекающих мускульной работы и процессов обмена веществ температура тела поднимается над окружающей водой, однако тоже не более как на 1,7°, у форелей эта разница достигает 2°; у черепахи *Chelone* 0,6°—3°, лишь в отдельных случаях разница у амфибий доходит до 4°—5,5°, а у рептилий до 4°—8°; только у свежес пойманных тунцов (*Thynnus thynnus*) наблюдалась разница в 10°.

Способность пойкилотермных организмов следовать в отношении изменений температуры своего тела за изменением температуры окружающей среды конечно сравнительно велика у экзотермных организмов и мала у стенотермных.

Известно, что отношение организмов к предельным для них положительным и отрицательным температурам различно. В то время как окоченевшие

от предельной положительной температуры организмы обычно при последующем охлаждении не возвращаются к жизни, организмы, оочневшие от холода, замерзшие, после постепенного оттаивания возвращаются к жизни, если температура тела не падала ниже определенного предела. По наблюдениям над насекомыми жидкости их тела, оставаясь жидкими, выносят переохлаждение до известной критической точки, около -10° . При дальнейшем охлаждении температура соков быстро поднимается (вследствие выделения скрытой теплоты плавления) приблизительно до $-1,5^{\circ}$, затем снова наступает охлаждение соков, и наконец они замерзают при -5° . При дальнейшем охлаждении соки тела снова, второй раз достигают критической температуры -10° . Если теперь охлаждение пойдет еще дальше, животное погибает, но до тех пор, пока температура твердых соков его тела остается в пределах от -5° до -10° , животное находится в анабиотическом состоянии; несмотря на то, что животное совершенно замерзло, стало твердым и хрупким, оно все же может быть обращено к жизни при осторожном постепенном оттаивании. Замерзшие гидробионты сливаются с окружающим их льдом в одно целое, но вероятно многие из них, прежде чем замерзнуть, продолжают двигаться и благодаря повышению температуры своего тела некоторое время мешают наступающему со всех сторон льду заморозить их и остаются в своего рода замкнутых со всех сторон ледяных камерах. Удавалось вынимать из таких камер, водяных пузырьков во льду, совершенно целых и живых клещей.

Если взять одинаковые литровые сосуды с водой, посадить в них пиявок, в первый—одну, во второй—две, в третий—три, и выставить на мороз, то окажется следующее: при охлаждении сосуда пиявки начинают быстро двигаться: в сосуде № 1 пиявка и вода замерзают через сутки; в сосуде № 2 через сутки оказывается еще небольшое свободное ото льда пространство, в котором плавают обе пиявки; замерзают они лишь через двое суток; наконец в сосуде № 3 три пиявки плавают в небольшом свободном ото льда пространстве еще и на третьи сутки.

Пагон и криопланктон

Указанная выше способность гидробионтов выносить в определенной степени замерзание и вызвало возможность существования того класса сообществ, которому дано название «пагон» и о котором была уже речь при общем обзоре распределения организмов (см. главу вторую). Здесь биотопом является лед, а основная масса его населения, кроме форм, населяющих пузырьки воды, находится в нем в замерзшем анабиотическом состоянии (рис. 160). Всего по материалам для окрестностей Москвы в состав пагона входит более ста видов растений и животных, а именно:

Организмы	Количество видов	Организмы	Количество видов
Растения	7	Моллюски	5
Простейшие	34	Ракообразные	7
Черви	4	Насекомые	26
Коловратки	30	Паукообразные	4

Из этого списка видно, что основными «ледяными» организмами в наших прудах являются простейшие, коловратки и насекомые и что представители пагона имеются среди всех основных групп водных организмов. В состав пагона входят как планктические, так и бентические организмы. Некоторые организмы вмерзают в лед в виде цист, другие в виде зимних яиц, третьи

в обычном, молодом или взрослом состоянии. Особенно богато среди «населения льда» представлены вмерзшие в лед растения.

При таянии льда в лаборатории всего скорее, через 10—20 минут и раньше, начинают появляться и двигаться некоторые жгутиковые, коллатки, личинки стрекоз и двукрылых и клещи; несколько позднее, через 20—50 минут, циклопы, ручейники и тихоходки; наконец развивающиеся из стойких яиц *Cladocera* появляются на 5-й и 6-й дни. Некоторые организмы замерзают в большом количестве; так, в двух литрах воды от растаявшего льда попадалось (в отдельных случаях) до 20—30 экз. *Chironomidae* или 15—25 личинок *Agrionidae*, 3—4 моллюска и т. д.

Если взятые с пруда куски льда оставить на сильном морозе, то весь пагон промерзает и погибает. Дело в том, что в естественных условиях пагон находится в своего рода термостате. Слои льда, в которых он заклю-

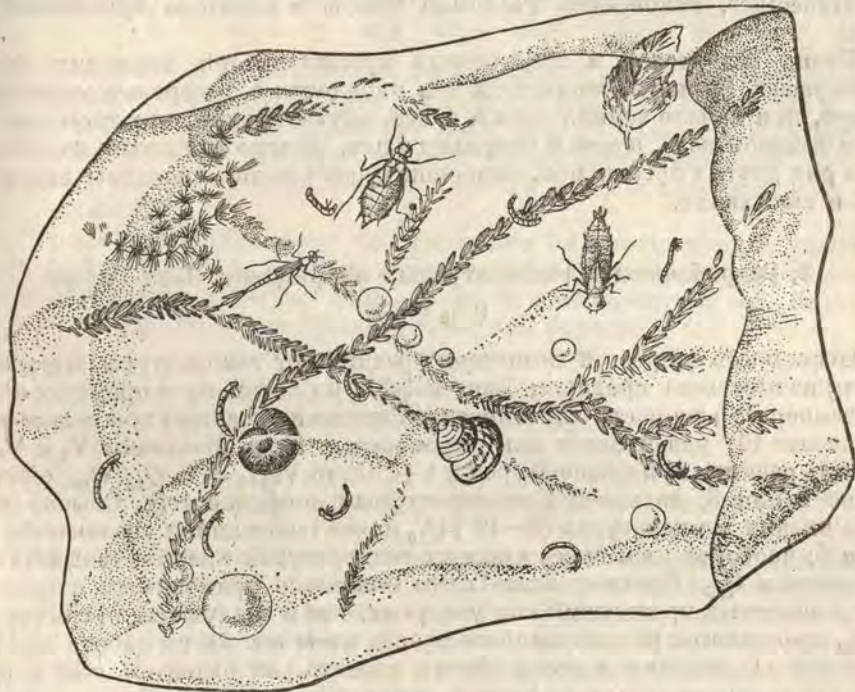


Рис. 160. Пагон—кусок льда со вмерзшими в него личинками стрекоз и *Chironomidae*, моллюсками, ветками *Elodea* и *Myriophyllum*; круглые шары—пузырьки воздуха. Оригин. рисунок П. П. Шарминой.

чен, предохраняются от вымерзания слоем снега сверху, а снизу водой. В то время как за зиму температура воздуха падала до $-21,2^{\circ}$ и колебалась вообще в пределах $30,2^{\circ}$, температура снега над льдом колебалась в пределах только 6° , а льда, в котором заключен пагон, в пределах не более 1° (от $+0,1^{\circ}$ до $-0,9^{\circ}$); вода же подо льдом почти все время оставалась при температуре равной $+0,6^{\circ}$.

При спуске рыбоводных прудов на зиму многие водные организмы закапываются в ил и зимой промерзают; весной же снова оттаивают и оживают. И здесь точно так же, как во льду, снег является защитой: в оголенных от снега местах на дне спущенного пруда оживает гораздо меньше животных, чем в тех пунктах, которые были покрыты снегом.

Наличие пагона обязан своим происхождением и весь тот мир животных и растений, который Нансен находил почти во всякой луже пресной воды на ледяных арктических глыбах и который он с таким энтузиазмом описы-

вает. В арктический лед вмерзают в большом количестве и морские планктические диатомеи, тоже сохраняющие в нем свою жизнеспособность.

Снег и лед на суше тоже имеют свое население, которое объединяется термином «к р и о п л а н к т о н». Известен целый ряд таких криопланктических организмов среди жгутиковых, циановых и десмидиевых водорослей, некоторых червей и насекомых. В толщу снега эти организмы проникают на глубину до 5 см; что касается льда, то они живут на его поверхности. При большом обилии организмов снег кажется окрашенным в разные цвета: в красный от *Chlamydomonas (Sphaerella) nivalis*, в коричневый — от десмидиевой водоросли *Ancylonema nordenskiöldii* (в Гренландии), в зеленый — от зеленых десмидиевых водорослей. Всего найдено более 70 видов таких криопланктических водорослей. Из животных известны нияшипе насекомые, подуры *Desoria glacialis* и *Degeeria nivalis*, муха *Chionea araneoides*, коловратка *Philodina roseola* и нематода *Aphelenchus nivalis*.

Жизнь водорослей и жгутиковых криопланктона проходит крайне своеобразно. Большую часть года они находятся в замерзшем состоянии. Весной, при начале таяния льда и снега, случается так, что днем они живут в ледяной воде, а ночью вмерзают в лед. Многие «снежные» водоросли, как и ряд других организмов, выносящих замерзание, способны выдерживать и высыхание.

3. Гидробионты и температурный коэффициент Вант-Гоффа

$$(Q_{10} = 2)$$

Зависимость скоростей химических реакций от температуры выражается так называемым правилом Вант-Гоффа, по которому в пределах обычных температур скорость большинства химических реакций при повышении на каждые 10° удваивается или утраивается. Если обозначим V_t и V_{t+10} — скорость реакции при температуре t и $t + 10^{\circ}$, то $V_{t+10} = V_t \cdot Q_{10}$; Q_{10} обычно равно 2 или 3, называется температурным коэффициентом. Обычно при более низких температурах ($0-10^{\circ}$) Q_{10} имеет тенденцию к увеличению до 5 или 6; наоборот, при более высоких температурах имеется тенденция к уменьшению Q_{10} . Правило Вант-Гоффа оказалось применимым к целому ряду жизненных проявлений как у водных, так и воздушных организмов.

Q_{10} проявляется на деятельности мышц, в том числе и на работе сердца, на процессах дыхания и всего обмена веществ, на развитии яиц и пр.; здесь мы приведем только те случаи, которые представляют специальный интерес для гидробиологов.

Ряд работ был сделан над зависимостью от температуры скорости дробления яиц у морских ежей. Определяли время, протекающее от момента оплодотворения яиц *Strongylocentrotus purpuratus* до появления первой борозды при разных температурах. Оказалось, что по мере повышения температуры это время все падает, именно с 532 минут при 3° до 75 минут при 20° , причем Q_{10} уменьшается с 3,91 в интервале $3-13^{\circ}$ до 1,74 в интервале $12-22^{\circ}$. При 23° дробление уже не имеет места (верхний температурный предел). Количество минут по мере повышения температуры падало все время следующим образом:

3° —532 мин.	8° —210 мин.	15° —100 мин.
4° —469 »	9° —159 »	$17,4^{\circ}$ — 87 »
5° —352 »	10° —143 »	19° —78 »
6° —275 »	12° —131 »	20° —75 »
7° —291 »	14° —121 »	

Для яиц морского ежа *Ambacia* при повышении температуры Q_{10} изменялось следующим образом:

При температуре	Q ₁₀	При температуре	Q ₁₀
От 7 до 17°	7,3	От 15 до 25°	2,6
» 8 » 18°	6,0	» 16 » 26°	2,6
» 9 » 19°	4,0	» 17,5 » 27,5°	2,2
» 10 » 20°	3,9	» 20 » 30°	1,7
» 12 » 22°	3,3		

Таким образом в пределах от 7 до 30° Q₁₀ упало с 7,3 до 1,7. Яйца трески *Gadus callarias* для своего развития требуют:

При температуре	1°	3°	4°	5°	6°	8°	10°	12°	14°
Дней	42	23	20,5	17,5	15,5	12,75	10,5	9,7	8,5

Теплолюбивые карпы в среднем вылупляются из икры через неделю, холодолюбивые лососевые—через два или три месяца. Форель при 2° требует для своего развития около 205 дней, при 5° уже 82 дня, а при 10° всего только 41 день. Средний температурный коэффициент для 14 видов различных рыб, развивающихся как в теплой, так и в холодной воде, оказался равным 2,73.

Для ряда рыб установлено, что при каких бы температурных условиях они ни развивались, количество градусо-дней (т. е. произведение числа, показывающего температуру воды, на число дней развития) есть величина постоянная. Так для вышеуказанного случая форели:

При температуре	Срок развития (в днях)	Градусо-дни
2°	205	2 × 205 = 410
5°	82	5 × 82 = 410
10°	41	10 × 41 = 410

Если температурный предел развития лежит ниже нуля, то при вычислении градусо-дней градусы ниже нуля прибавляются к градусам выше нуля. Речная камбала развивается при 6,3° в 6,5 дней, при 12,2°—в 3,7; соответствующее количество градусо-дней будет 41 и 45, т. е. мы имеем несоответствие, но поскольку предел развития речной камбалы—1,6°, вычисление градусо-дней необходимо производить следующим образом: (6,3° + 1,6°) · 6,5 = 51,35 и (12,2° + 1,6°) · 3,7 = 51,06, т. е. получаем почти полное совпадение.

Для морской камбалы количество градусо-дней равно 151, для сельди—128.

Вся зависимость формулируется как «правило суммы температур» Блунка, который детально изучил ее на примере продолжительности развития личинок плавунца в зависимости от температуры окружающей воды. В общей форме правило суммы температур Блунка выражается формулой $(v-k)t$ —константа, величина постоянная. В этой формуле v —есть температура в градусах С, t —продолжительность развития в днях, а k —определенное количество градусов, особое для каждого вида и каждой стадии развития (этим коэффициентом ряд авторов пренебрегает). Графически продолжительность развития плавунца Блунк изображает кривой, близкой к гиперболе (рис. 161,2). Обсуждая этот вопрос, Яниш обратил внимание на то, что нельзя продолжительность жизни смешивать со скоростью развития. Скорость развития есть величина обратная (обращенная, реципрока) продолжительности жизни. Если зависимость продолжительности жизни от температуры графически изображается

гиперболой, то ее реципрка, скорость развития, графически по данным аналитической геометрии изобразится прямой (рис. 161, 3 кривая III).

Однако рядом опытов установлено, что зависимость развития и других явлений от температуры выражается прямой лишь в узких пределах тем-

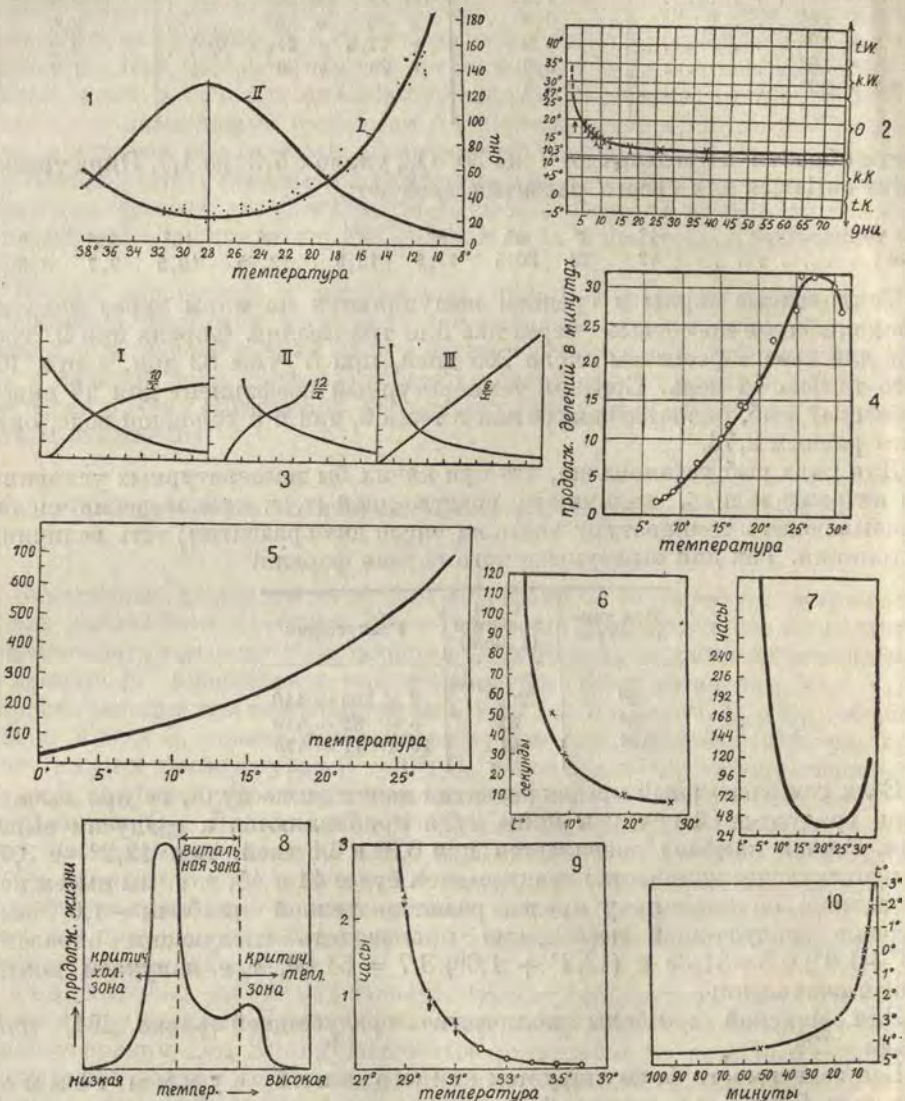


Рис. 161. 1—зависимость эмбрионального развития клеща *Margaropus annulatus* от температуры (I—продолжительность развития—цепная линия, II—скорость развития—S-образная кривая, реципрка цепной линии); 2—продолжительность развития личинки *Dytiscus marginalis* и температура—гипербола; 3—простейшая экспоненциальная линия (I), цепная линия (II) и гипербола (III), а также их обращенные формы—реципрки — $\frac{10}{x}$, $\frac{12}{x}$, $\frac{6}{x}$; 4—температура и скорость развития морского ежа *Arbacia*—реципрка цепной линии; 5—кривая нормальной интенсивности дыхания в зависимости от температуры; среднее между прямой и экспоненциальной линией; 6—температура и продолжительность одной пульсации вакуоли у инфузории *Glaucoma colpidium*; цепная линия; 7—температура и прорастание цист *Ceratium hirundinella*; цепная линия; 8—температура и продолжительность жизни; 9—предельное время пребывания *Tubularia* в морской воде, после которого гидроид не теряет еще способности к регенерации в интервале 29—37°; 10—низкие температуры и время для превращения отрицательного геотропизма *Paramecium aurelia* в положительный.

пературного процветания организма; при выходе за эти пределы скорость уменьшается как в холодную, так и в теплую сторону, и вместо прямой графически получается S-образная кривая; реципрока же S-образной кривой есть не гипербола, а так называемая цепная линия, т. е. та линия, форму которой принимает цепь, нить, прикрепленная в двух точках с большой слабостью (рис. 161, 1, 3). Ряд зависимостей между температурой и некоторыми явлениями в жизни гидробионтов, графически изображаемых цепной линией и ее производными, представлен на рис. 161 (4, 5, 6, 7, 9, 10); то же в жизни наземных — рис. 161 (1). Эта форма цепной линии выражает по мнению Яниша не только зависимость жизненных явлений от температуры, но и целый ряд других зависимостей живой и мертвой природы (Яниш, «Экспоненциальный закон как основа сравнительной биологии», 1927 г.; математики переводят слово — «экспоненциальный» словом «показательный» — по показателю степени, который имеется в форме каждой экспоненциальной кривой, — простейший случай $k=ab^t$, — в том числе и цепной линии). Так называемая Крогговская нормальная кривая, выражающая результаты большого количества его опытов по изменению интенсивности дыхания при разных температурах у жаб, рыб и собак (рис. 161, 5) представляет собой среднее между прямой и экспоненциальной кривой.

Очень наглядный опыт можно произвести над лягушачьей икрой. Искусственно оплодотворенные яйца распределяются на 4 партии, из которых одна продолжает свое дальнейшее развитие при 10°, другая при 15°, третья при 20° и четвертая при 24°. Уже через три дня обнаруживается большая разница в развитии отдельных партий; яйца при 10° образовали только гастролу с круглым blastoporem; на яйцах, развивавшихся при 15°, наблюдаются уже медулярные выступы; при 20° успела развиться личинка в 5 мм длиной с коротким хвостовым выростом и жаберными бугорками; при 24° личинка достигла длины в 7,5 мм, имеет хорошо развитый плавательный хвост и ветвящиеся жабры (рис. 162).

Крайне интересны и важны для понимания роли температурных границ в водной жизни наблюдения над влиянием температуры на продолжительность жизни. Оплодотворенные яйца морского ежа *Strongylocentrotus* помещались в условия различной температуры, более высокой, чем нормальная, и записывалось предельное время их пребывания при данной температуре от 20 до 32°; это предельное время падает с 3 дней до 1,6 дня, уменьшаясь почти ровно вдвое на каждый градус; при этом Q_{10} будет равна $2^{10} = 1024$, т. е. величине, более чем в 300 раз превосходящей обычную $Q_{10} = 2,3$. Иначе говоря, продолжительность жизни при пониженной температуре быстро возрастает, откуда можно заключить, что в холодных водах при прочих равных условиях население должно быть благодаря более продолжительной жизни отдельных особей гораздо более плотным, чем в теплых водах. При понижении температуры на 10° скорость развития уменьшается всего в три раза, а продолжительность жизни увеличивается в тысячу и более раз; и действительно это явление может быть принято как одно из объяснений количественного богатства планктона в более высоких широтах сравнительно с тропиками, — явления, для северных широт всеми признанного, о котором еще не раз будет идти речь ниже. Необычно быстрое сокращение продолжительности жизни при температуре 25—30° было указано для гидроида *Tubularia*; исследовалось предельное время пребывания его



Рис. 162. Через 3 дня после оплодотворения развивающиеся яйца лягушки оказываются на совершенно разных стадиях, смотря по тому, развивалось ли яйцо при 10°, 15°, 20° или 24°.

в данной температуре, после которого он не терял еще способности регенерировать; это время при 25° было равно 60 часам, а при 36° только 2 минутам; в определенные интервалы температуры Q_{10} равнялось даже 3900.

Однако, как мы видели выше, скорость целого ряда жизненных процессов при предельных высоких температурах начинает понижаться. Поэтому зависимость между окружающей температурой и продолжительностью жизни организмов Яниш выражает кривой, изображенной на рис. 161,8. Вся температурная шкала разбивается им на три отрезка (зоны): средний—жизненный, или витальный, слева критический холодный и справа критический теплый. На границе жизненной зоны как со стороны тепла, так и со стороны холода вследствие замедления жизненных процессов продолжительность жизни повышается с тем, чтобы потом уже стремительно упасть до нуля—смерти. Предсмертное повышение продолжительности жизни на холодной границе гораздо выше, чем на теплой.

В заключение следует отметить, что для более точной температурной характеристики жизненных явлений, в особенности для более точного определения точек перехода от одной температурной константы к другой, американским автором Кризье предложено вернуться к основному уравнению Аррениуса для необратимых химических реакций:

$$K_2 = K_1 e^{\frac{\mu}{2} \left(\frac{T_2 - T_1}{T_1 T_2} \right)}$$

(где K_2 и K_1 —константы скорости химических реакций, а в случае биологического процесса—непосредственно измеряемая скорость при T_1 и T_2 по абсолютной шкале, e —основание натуральных логарифмов, μ —характерная для каждой реакции константа). По мнению Кризье эта формула имеет то преимущество, что для разных реакций значения μ весьма различны и что коэффициент μ для одной и той же реакции при разных температурах гораздо более постоянен, чем коэффициент Q_{10} .

По всему вышесказанному понятно, какую решающую роль может играть температура как в смысле пределов водной жизни, так и темпа ее развития.

4. Температура и другие факторы

Нам уже приходилось говорить о том, что в ряде случаев температура действует не прямо на строение и жизнь гидробионтов, а косвенно, через посредство другого фактора, который она непосредственно изменяет. Ниже рассматриваются некоторые из подобных факторов.

Температура и плавучесть организмов

В обыкновенную формулу плавучести (стр. 85) температура прямо не входит, но в формулу входит вязкость (или внутреннее трение воды), которая находится в очень большой непосредственной зависимости от температуры; вязкость при температуре 25° вдвое меньше, чем при 0°, а потому при прочих равных условиях организм погружается в воде при температуре 25° вдвое скорее, чем при 0°. Отсюда целый ряд принципиальных различий в строении планктических организмов холодных и теплых вод. Холодолюбивые планктические организмы, говоря вообще, могут быть гораздо крупнее тепловодных; например:

Организмы	Длина в арктических условиях в мм	Длина в Северном море в мм
<i>Ceratium tripos</i>	0,56	0,3
<i>Calanus hyperboreus</i> . .	9,00	6,5
<i>Clione limacina</i>	36,00	20,0

Разного размера виды радиолярий Challengeridae ясно группируются в море по вертикали, а именно: более мелкие—в верхних теплых слоях, более крупные—внизу в холодной воде. Один и тот же вид радиолярий, например *Aulacantha scolymantha*, встречается в виде двух вариететов: а) *tyrica*—очень мелкая, живущая в разных условиях, и б) *bathybia*—во много раз крупнее, населяющая только глубокие, холодные слои воды. Интересны и другие примеры разницы в строении одного и того же вида при разных температурах (рис. 163, 10—13): *Ceratium palmatum* (10—11) и *C. reticulatum* (12—13) живут и в более суровых условиях Атлантического океана и в сильно прогретом Индийском; у обоих видов экземпляры Индийского океана отличаются необычным развитием выростов сравнительно с экземплярами из Атлантического океана, а усиленное развитие выростов, как известно, есть приспособление к плаванию в более трудных условиях, в данном случае—в более прогретой воде, с ослабленной вязкостью. Необычайно нагляден рисунок 163 (1—9), где сопоставлены разные виды тепловодных *Ceratium* (1—7) с холодноводными (8—9); первые ясно отличаются от вторых развитием и изгибами выростов и плоскостей.

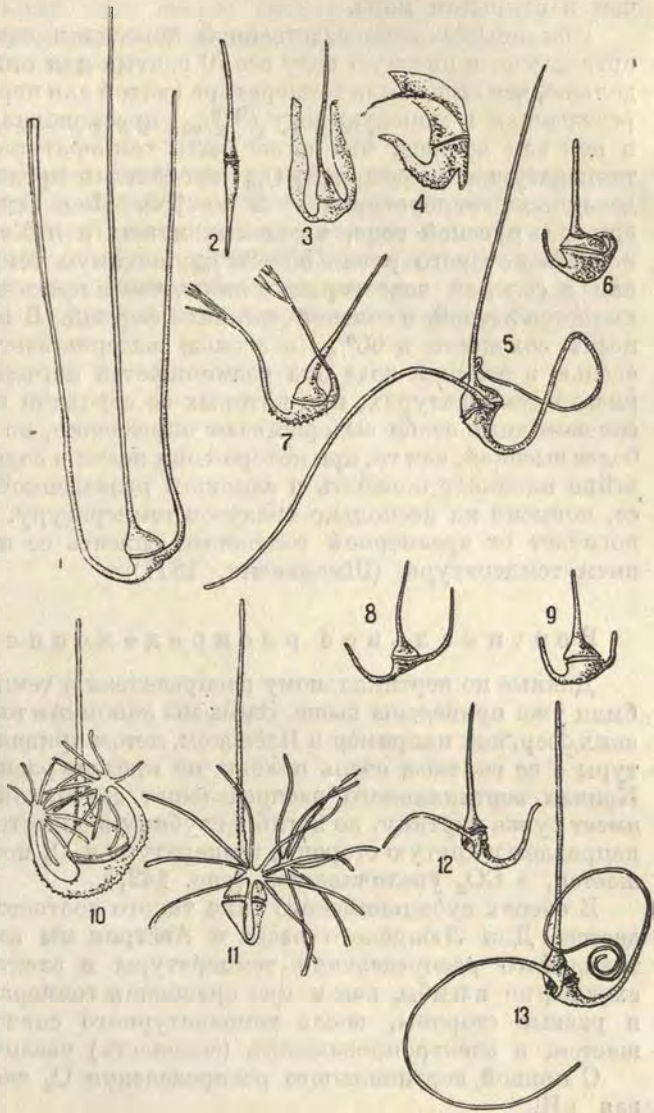


Рис. 163. *Ceratium* холодных и теплых вод.

1—7—тепловодные формы; 8—9—холодноводные формы; 10—*C. palmatum* из Атлантического океана; 11—тот же вид из Индийского океана; 12—*C. reticulatum* из Атлантического океана; 13—тот же вид из Индийского океана.

Отношение организмов к $S^{0/00}$ при разных температурах

Наблюдается определенная связь между отношением гидробионтов к температуре и солености. В общем эвригалинные организмы являются

в то же время и эвритермными. В прибойной и прибрежной полосе, где живут многие эвригалинные организмы, кроме частой смены солености постоянно меняется и температура воды, гораздо в больших пределах, чем в открытом море.

При опытах непосредственной пересадки самых различных морских организмов в пресную воду все 70 взятых для опыта видов выживали тем дольше, чем ниже была температура взятой для пересадки пресной воды. Пересаженная в морскую воду ($32^{\circ}/_{00}$) пресноводная *Daphnia magna*, жила в ней тем дольше, чем ниже была температура морской воды, причем температурный коэффициент Q_{10} колебался в пределах 1,8—2,3 при исследованных температурах от 2 до 35° . Под Одессой *Moina rectirostris* живет в пресной воде, в соленых лужах и в Хаджибейском лимане, соленость которого равна $50-80^{\circ}/_{00}$; оптимум температуры для этой дафнии в соленой воде гораздо ниже, чем в пресной. В пресной воде она является летней, в соленой—осенней формой. В лимане летом она не выносит солености в $60^{\circ}/_{00}$, а осенью выдерживает соленость в $70-80^{\circ}/_{00}$; осенью в соленой воде она размножается партеногенетически при таких низких температурах, при которых ее сородичи в пресной воде умирают; соленоводные особи выдерживают опреснение, но только при температуре более высокой, чем та, при которой они жили в соленой воде. Если *Artemia salina* начинает погибать в слишком разведенной воде, то можно спасти ее, повысив на несколько градусов температуру. Если же *Artemia salina* погибает от чрезмерной солености, спасти ее приходится уже понижением температуры (Шманкевич, 1877).

Вертикальное распределение T° , O_2 , CO_2 и $S^{\circ}/_{00}$.

Данные по вертикальному распределению температуры, O_2 , CO_2 и $S^{\circ}/_{00}$ были уже приведены выше. Здесь мы напомним только, что в ряде Балтийских озер, как например в Плёнском, летом кривая распределения температуры с ее скачком очень похожа на кривую распределения O_2 (рис. 142). Кривая вертикального распределения свободной и полусвязанной CO_2 имеет ту же картину, но изгиб в глубину в области температурного скачка направлен в другую сторону; температура и O_2 после этой области уменьшается, а CO_2 увеличивается (рис. 142₁).

В озерах субальпийского типа такого соответствия кривых не наблюдается. Для Люнцкого озера в Австрии мы имеем сопоставление вертикального распределения температуры и электропроводности; кривые сходны, но изгибы, как и при сравнении температуры и CO_2 , направлены в разные стороны, после температурного скачка температура уменьшается, а электропроводность (соленость) увеличивается (рис. 142).

С кривой вертикального распределения O_2 часто бывает сходна кривая рН.

Температура и гелиотропизм

На основании целого ряда опытов можно считать вполне установленным, что гелиотропизм, принудительная ориентировка животных в отношении направления световых лучей (см. ниже—главу девятую), находится в сильной зависимости от температуры окружающей среды. Именно при охлаждении отрицательный гелиотропизм (движение от света) переходит в положительный (движение на свет), а положительный усиливается. При согревании—обратно: отрицательный усиливается, а положительный гелиотропизм переходит в отрицательный. Так например, если мы имеем положительно гелиотропических дафний при температуре около 12° , то стоит только прилить теплой воды до температуры $18-24^{\circ}$ и почти все дафнии из положительно гелиотропических превратятся в отрицательно

гелиотропичных; личинки червя *Polygordius*, только что перенесенные с моря, где они находились в холодной воде, положительно гелиотропичны; но уже через два часа стояния в теплой комнате, при температуре 20°, они меняют положительный знак своего гелиотропизма на отрицательный, при охлаждении аквариума до 7° их снова можно немедленно сделать положительно гелиотропичными.

Температура и пища

Можно привести доказательства, что в ряде случаев, например при цикломорфозе, влияет не температура сама по себе, а пища, которой больше летом и меньше зимой; например цикломорфоз колوراتки *Gracilichionus pala*—*V. amphiceros*, совершенно не совпадая с ходом температуры, совпадает с ходом количества наннопланктона, которым эта колوراتка питается (рис. 157, 4, 5). Подробнее этот вопрос излагается ниже, в главе о пище.

ГЛАВА ДЕВЯТАЯ

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВОДНЫМИ ОРГАНИЗМАМИ И СВЕТОМ

Наличие в воде того или иного количества света является непременным условием существования в ней автотрофных растений—первоисточника пищи для большинства животных. С этой точки зрения свет обуславливает существование, все разнообразие и красоту всех известных нам водных растений и животных.

Но для самих животных непосредственно, говоря вообще, свет не является непременным условием их существования. Действительно имеются целые биотопы, как громадные области морской абиссали, где в силу отсутствия света растения не встречаются, а процветают одни животные, получающие свою пищу в конечном счете из верхних слоев в виде детрита и трупов животных и растений.

Однако если свет и не является принципиально необходимым условием существования животных, то это вовсе не значит, что вообще животные не зависят от света; наличие и отсутствие света сказываются на окраске животных, на их органах зрения, на их распределении и пр., о чем речь будет ниже.

Лишь для некоторых организмов, именно для определенных видов бактерий, свет является прямо губительным фактором.

С другой стороны, необходимо отметить, что если свет и необходим водорослям для ассимиляции CO_2 , то расти и размножаться многие водоросли могут и без света. В течение многомесячной полярной ночи у берегов Шпицбергена дают новые побеги и фруктифицируют *Delesseriae*, развиваются спорангии у *Laminaria digitata* и др. Происходит это за счет резервных материалов, которые были накоплены этими водорослями в течение светлых летних месяцев. Аналогичные явления имеются под тропиками на суше; многие растения дают «цветы и плоды в то время, когда листья уже опали из-за засухи или по другим причинам».

1. СВЕТОВОЙ ДИАПАЗОН И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СВЕТА В ВОДЕ

В общем не может быть никаких сомнений в том, что света в воде гораздо меньше, чем на воздухе, даже в верхних слоях воды, не говоря уже о более глубоких, где господствуют вечные сумерки, которые на еще больших глубинах сменяются вечной ночью.

Всякий водный бассейн в естественных условиях все основное количество света, которым он располагает, получает сверху от источников света—солнца, луны и пр., которые находятся вне его самого, над его поверхностью. Источники света, находящиеся внутри самого бассейна, именно светящиеся животные и растения, как мы увидим ниже, в общей жизни воды играют лишь крайне незначительную роль. Как известно, свет, падающий на воду, частью от нее отражается, частью проникает внутрь воды. Чем ниже стоит солнце, тем большее количество лучей от-

ражается от поверхности воды и тем меньше проникает внутрь ее, вследствие чего день под водой короче, а ночь длиннее, чем на земле.

Оставшиеся от отражения лучи проникают в воду, среду более плотную, чем воздух. При этом они преломляются, приближаясь к перпендикуляру, опущенному на поверхность воды в точке падения. Благодаря этому все лучи, падающие в данную точку под различными (от 0 до 90°) углами к перпендикуляру и образующие конус с предельным углом при вершине в 180° (90°+90°), образуют под водой расходящийся конус лучей с предельным вершинным углом всего в 97° (48,5°+48,5°). Известно, что пути лучей падающего и преломленного не изменяются, если свет пойдет по ним обратным путем, т. е. если падающий луч пойдет по пути прежнего преломленного, то, преломившись, он пойдет по пути прежнего падающего; поэтому лучи, идущие из-под воды под углом больше чем 48,5° к перпендикуляру, уже не могут выйти из воды; они отражаются от ее поверхности как от зеркала. Вследствие этого для водных организмов верхняя поверхность обитаемого ими бассейна, его «шотолок», будет казаться серебристо блестящим.

Вода для света не является прозрачной средой. Прошедший в воду и преломленный свет частью поглощается водой, частью рассеивается в ней, при этом свет разной длины волн поглощается и рассеивается неодинаково. Первыми на малой глубине поглощаются красные лучи и последними, только на очень большой глубине, синевато-зеленые; что же касается рассеяния, то дело происходит обратно: сильнее всего рассеиваются синие лучи, наименее поглощаемые, и слабее всего красные, наиболее поглощаемые. Окраска моря, с которой, как мы увидим ниже, сходна окраска многих планктических организмов, зависит главным образом от внутреннего света, т. е. от тех лучей, которые вследствие рассеяния в конце концов выходят из-под воды и попадают в глаз наблюдателя. Из-под чистой воды выходят преимущественно синие лучи, наиболее рассеиваемые; при мутной воде рассеиваются сильнее лучи и другого цвета. На рис. 164, 1 изображены 7 кривых: первая (1) представляет собою кривую поглощения водой света разной окраски, разной длины волн, от 0,48 μ (синих) до 0,64 μ (красных); кривые 2, 3, 4 представляют поглощение и рассеяние света для трех разных морей и наконец 5, 6 и 7—окраску этих морей. Рассеяние (2, 3, 4) увеличивается в более мутной воде; поэтому окраска первого моря (кривые 2 и 5) будет почти синяя, окраска второго более мутного моря (кривые 3 и 6)—более зеленого, а третьего, еще более мутного (кривые 4 и 7),—оливкового. Вследствие различной высоты солнца над горизонтом и продолжительность водного дня в одном и том же бассейне, но на разных глубинах будет различной; по мере углубления день будет становиться все более коротким, а ночь все более долгой; так по измерениям около острова Мадейры водный день на глубине 20 м оказался равным 11 часам, т. е. на 4 часа короче наземного, на глубине 30 м было светло в течение уже только 5 часов, а на глубине 40 м—в течение всего только 15 минут. Так может изменяться количество света по глубинам в течение одного дня в одном и том же пункте. Не менее значительно изменение количества света, поступающего в воду, и по временам года. Для берегов Англии имеется такое наблюдение для зимнего минимума и для летнего максимума света:

Количество света в фут-свечах

Время наблюдения	Воздух	Вода под самой поверхностью	Вода на глубине				
			5 м	10 м	15 м	25 м	35 м
21/XII	750	240	108,12	48,71	18,84	1,93	0,28
21/VI	4 100	3 813	2 128,10	1 188,30	593,34	112,33	27,44

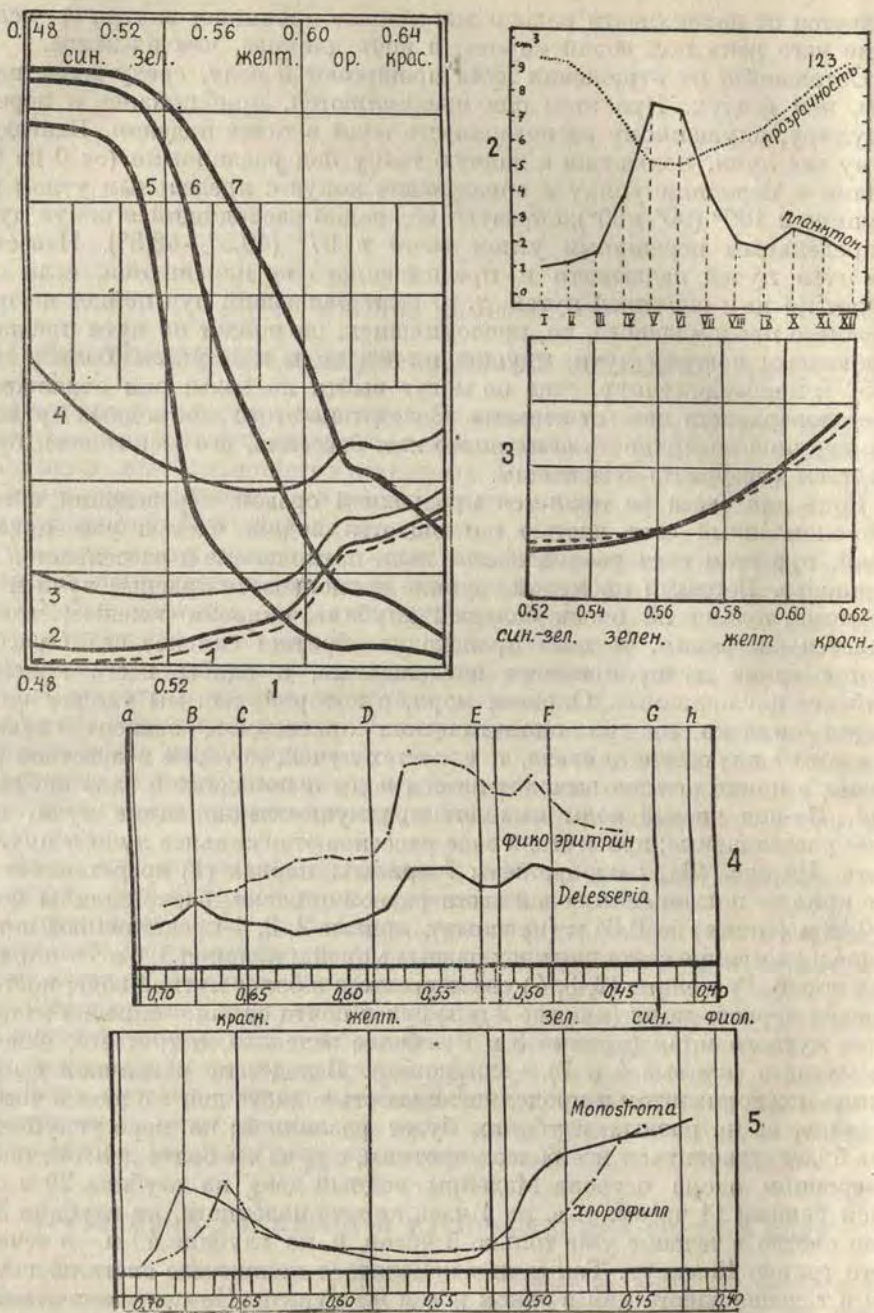


Рис. 164. 1—Окраска морей. Относительная яркость исходящих из глубины моря лучей различных цветов (1—кривая поглощения разных цветов, 2, 3, 4—величины, характеризующие поглощение и рассеяние света в воде трех разных морей; 5, 6, 7—цвет воды тех же морей); 2—изменение количества планктона по месяцам для Аннеси (во Франции) и соответствующая прозрачность на основании десятилетних наблюдений; 3—окраска морской звезды *Pontaster tenuispinus* с глубины 114 м (сплошная линия—фактическая отражательная способность кожи животного по наблюдениям с помощью спектрофотометра; пунктирная линия—теоретическая кривая той же способности в предположении, что животное окрашено в строго дополнительный цвет к цвету воды на данных глубинах); 4—кривая поглощения света раствором фикоэритрина и красной водорослью *Delesseria*; 5—то же для раствора хлорофила и зеленой водоросли *Monostroma*.

Таким образом летом под воду поступает 93% света из атмосферы, а зимой только 32%. На рис. 165, 1 представлены линии одинаковой интенсивности света по временам года и глубинам; из него видно например,

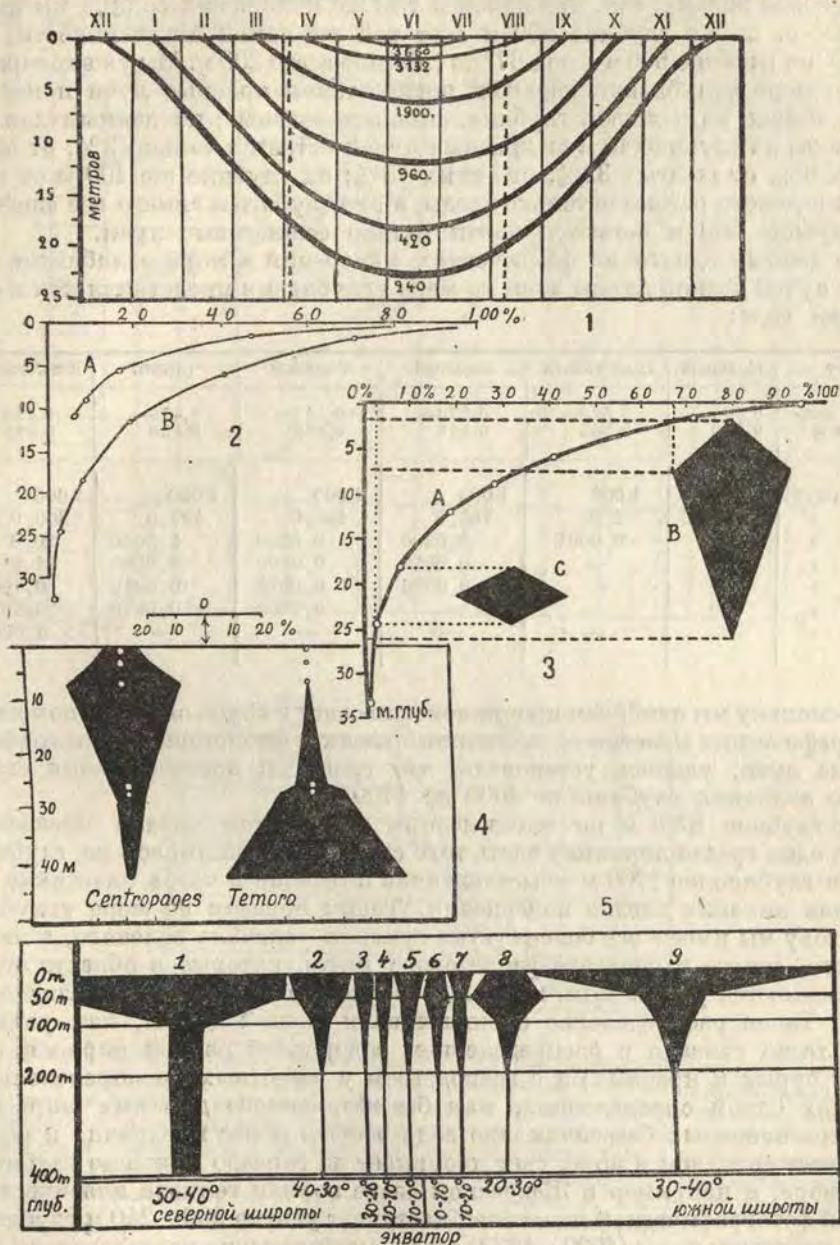


Рис. 165. 1—Сезонное распределение интенсивности света в море по вертикали. Кривые изоинтенсивности в 3660, 3132, 1900, 960, 420 и 240 английских фут-свечей (англ. фут-свеча = 0,99 международной); 2—количество света, передаваемого в глубину с поверхности моря у берегов Англии в процентах (А—прибрежные воды, В—в 10 милях от берега); 3—А—падение интенсивности света с глубиной в процентах; В—диаграмма вертикального распределения светолюбивых (эврифотных) организмов; С—то же для стенофотных, более или менее фотофобных организмов; 4—распределение рачков *Centropages* и *Temora* по вертикали в процентах общего количества; 5—плотность населения (в 1 л) и вертикальное распределение *Protophyta* в Атлантике под разными широтами.

что на глубине между 20 и 25 м летом господствует та же интенсивность света, что в декабре на поверхности моря (см. также рис. 165, 2).

В высоких широтах количество света, поступающего в воду, меньше, чем в более низких; так, при одном и том же положении солнца мы имеем под 33° с. ш. на глубине 800 м свет той же самой интенсивности, как под 50° на глубине 500 м и под 67° на глубине всего 200 м. Мы уже говорили, что по мере углубления первыми поглощаются красные лучи и последними, только на большой глубине, синева-зеленые; по данным для чистой воды на глубине 10 м от красных лучей остается только 2%, от оранжевых 8%, от желтых 32%, от синих 75%; на глубине же 100 м от желтого и зеленого остаются только следы, а от голубого и синего все еще 6%. На глубине 500 м остаются почти только фиолетовые лучи.

По данным одного из фактических измерений в море ослабление световых лучей разной длины волн по мере углубления представляется в следующем виде:

Цвет	Красный	Оранжевый	Зеленый	Голубой	Синий	Фиолетовый
Длина волн в м	0,680 — 0,610	0,620 — 0,585	0,570 — 0,515	0,545 — 0,486	0,475 — 0,420	0,435 — 0,400
1 м глуб.	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000
10 » »	2,7	2,0	166,0	166,0	437,0	800,0
100 » »	—	0,0001	0,0300	0,0330	5,5000	10,0
200 » »	—	—	0,0040	0,0100	0,0400	1,0
500 » »	—	—	0,0016	0,0040	0,0040	0,10000
1 000 » »	—	—	—	0,0003	0,0010	0,00300
1 500 » »	—	—	—	—	—	0,00001

Поскольку мы измеряем проникновение света в глубь океана с помощью фотографических пластинок, воспринимающих и фиолетовые и ультрафиолетовые лучи, удалось установить, что границей проникновения света в море являются глубины от 1000 до 1700 м.

На глубине 1000 м по наблюдениям в открытом океане оказалась только одна трехмиллионная часть того света, который имелся на глубине 1 м, на глубине же 1700 м—выставленная в течение 2 часов пластинка не показала никаких следов почернения. Таким образом по мере углубления в воду мы имеем все более густые сумерки—сначала зеленого, а ниже голубого, синего и синева-фиолетового цвета, которые в области абиссали сменяются уже вечным мраком, совершенно недоступным солнечным лучам. Такое распределение световых волн разной длины, как увидим ниже, тесно связано с распределением водорослей разной окраски (зеленых, бурых и красных) и с господством у животных на определенных глубинах одной определенной, как бы «форменной» для них окраски.

В пресноводных бассейнах, где вода вообще менее прозрачна и более рассеивает свет, чем в море, свет проникает на гораздо меньшие глубины, чем в море, и например в Женевском озере полная темнота для чувствительной фотографической пластинки наступает уже на 200—240 м глубины.

За последние годы (1929—1932) североамериканские исследователи выпустили ряд работ по изучению проникновения света в глубины американских озер. Они работали с помощью особого фотоэлектрического прибора «пурлимнометра» (pyrlymnometer), причем определялось как общее количество света, так и количество лучей определенной длины волн на разных глубинах в процентах к свету на поверхности озера днем. Как видно по рис. 166 в озерах разного типа количество света с глубиной уменьшается очень различно, причем если на глубине одного метра количество света в разных озерах колеблется приблизительно от 1 до 30% дневного,

то на глубинах от 3 до 19 м количество света выражается величинами от 0,01 до 1%. На рис. 166, 2 видно, что в одном из озер на глубине 1 м 6 лучей разной длины волн распределены почти равномерно, но на глубине 9 м осталось только 4 луча, причем более половины всего света занято желтыми лучами.

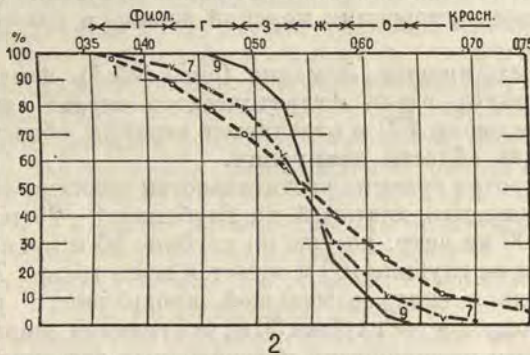
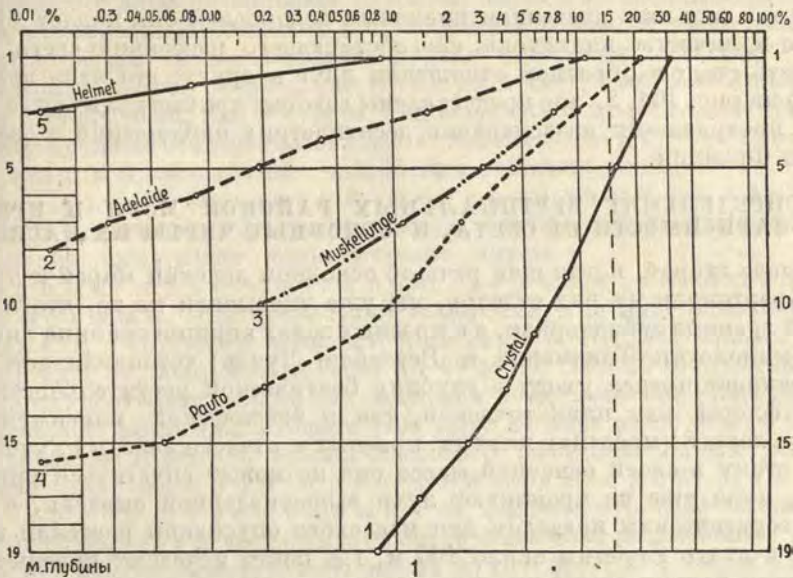


Рис. 166. 1—количество света, проникающего в глубину американских озер в процентах к свету (радиации), падающему на поверхность озера (1—тип прозрачных озер; 2—тип озер, в которых падение света выходит за пределы работы прибора, так наз. пурлимометра; 3—большие и глубокие озера, где наблюдение было ограничено длиной кабеля; 4—озера, где в области гипolimниона наблюдается значительное падение трансмиссии света; 5—озера с сильно загрязненной водой); 2—процентное распределение световых лучей разной окраски на глубинах 1, 7, 9 м 21 августа 1930 г. в озере Черный дуб (Black oak) в Америке.

Плавающая растительность и грязные притоки конечно сильно ослабляют проникновение света в глубину.

Для решения ряда биологических вопросов бывает достаточно знать только так называемую прозрачность воды, т. е. ту глубину, на которой внезапно перестает быть видимым так называемый белый диск Секки в 30 см диаметром. Наибольшая прозрачность была найдена в области Саргассового моря, именно 66,5 м; прозрачность Тихого и Индийского

океанов 59 и 50 м, Средиземного моря—30 м, Черного моря—20 м, Балтийского—13 м, а Белого—только 8 м.

В пресных бассейнах прозрачность вообще гораздо меньше. Максимальная прозрачность 33 м была обнаружена в одном из озер в Калифорнии. Прозрачность альпийских озер колеблется в среднем от 16 до 20 м, прозрачность северогерманских озер не поднимается выше 10 м; в озерах с сильным цветением циановых водорослей она падает до 0,3 м. Вообще количество планктона, способствующего рассеянию света, и прозрачность стоят в обратном отношении друг к другу; это ясно видно на пример на рис. 164, 2, где представлены годовые кривые количества планктона и прозрачности на основании десятилетних наблюдений в озере Аннеси во Франции.

II. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕРТИКАЛЬНЫХ РАЙОНОВ МОРЯ И ПРЕСНЫХ ВОД В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СВЕТА, И ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ИХ НАСЕЛЕНИЯ

В главе второй, когда шла речь об основном делении морей и пресных вод по вертикали на ряд отделов, мы уже указывали на то, что в морях нижняя граница сублиторали, а в пресных водах нижняя граница литорали (по терминологии Тинеманна и Везенберг-Лунда) устанавливается там, где наступает предел уходу в глубину бентической растительности. Для водной флоры, как планктической, так и бентической, максимум ассимиляции лежит в пределах желтых, красных и отчасти зеленых лучей спектра; поэтому в своей основной массе она не может спуститься ниже тех глубин, куда уже не проникают лучи вышеуказанной окраски, в связи с чем теоретическим пределом для массового опускания растений в море следует считать глубины около 100 м, где почти исчезают красные лучи и остаются только следы желтого и зеленого. На основании ряда своих работ в Атлантическом океане Ломанн именно эти 100 м воды и называет «производственными мастерскими морской жизни» и «настищем планктических животных».

На прилагаемых кривых Ломанна (рис. 165,5), показывающих распределение *Protophyta* вдоль Атлантического океана, ясно видно, что именно на глубине около 100 м отделяется верхняя область процветания растений от нижней области замирания.

В северных широтах граница растительности поднимается; так, в Норвежском море количество диатомей на глубинах 0—25 м падает только с 148 800 до 127 300 на литр, но уже на глубине 50 м происходит быстрое падение до 10 500 и на глубине 100 м остается всего только 70 экземпляров.

В пресной воде в силу ее меньшей прозрачности растительность, говоря вообще, не опускается глубже 30 м; эта граница очень сильно варьирует ввиду большого разнообразия пресноводных бассейнов и может подниматься до 1—2 м глубины.

В особо прозрачных бассейнах флора уходит гораздо ниже указанных выше границ; так, в Средиземном море у острова Капри—до 130 м; в Боденском озере диатомей еще довольно многочисленны на 75 м глубины, а отдельные виды доходят до 160 и более метров.

Замечательно, что практические водоросли вообще опускаются глубже прикрепленных; так, в Боденском озере эта разница в опускании может достигать величины 20 м. В океаническом планктоне некоторые виды диатомей (*Coscinodiscus*, *Planktoniella* и др.) и зеленая водоросль *Nannosphaera* специально предпочитают более глубокие слои воды от 80 до 350 м в тропиках и до 200 м в Северной Атлантике, образуя специальную теневую флору или точнее «теновой планктон». Теновой планктон имеется и в пресной воде, но конечно на гораздо более мелких глубинах; его образуют в германских озерах некоторые синезеленые и жгутиковые (*Lyngbia compressa*, *Mallomonas caudata*).

Чрезмерный свет оказывается вредным не только для специальных видов, входящих в состав теневого планктона, но и для многих прикрепленных водорослей. От излишнего света эти водоросли избавляются самыми различными способами. Мелкие виды с кратковременной жизнью при наступлении неблагоприятных, чрезмерных для них световых условий переходят либо на большие глубины, либо в затененные гроты. Некоторые многолетние водоросли при подобных условиях даже лишаются отдельных частей своего таллома, другие водоросли обладают способностью призраковать, отбрасывая то голубой свет, как некоторые виды *Cystosira*, то зеленый, как *Dictyota*. Ряд водорослей покрывается при сильном свете пучками бесцветных волосков; имеются еще и другие приспособления, все с той же задачей—ослабления действия света.

Весь океанический тепловодный планктон в связи с освещением соответствующих глубин рядом исследователей разделен на следующие планктические ярусы.

Первый ярус—световой, хорошо освещенный, полифотный, где процветают водоросли, где идет основная ассимиляция CO_2 и готовится первоисточник пищи почти всех водных животных; он идет от поверхности моря (от 0) до 30, 50 и 80 м глубины в разных морях; соответствующий ему планктон носит название *Phaeoplankton*, или световой планктон; в общем этот ярус не идет ниже 100 м, которые были указаны выше как предел массового развития водных растений.

Ниже идет второй ярус—полусветовой, мезофотный, слабо освещенный; он включает в себе вышеуказанную теневую флору и часто бывает богат животным планктоном; нижний предел этого яруса идет в разных морях по глубинам 200, 350, 400 и 500 м, планктон этого яруса носит название *Кнеphoplankton*, или сумеречный, полусветовой планктон; его предел около 400—500 м глубины, где имеются почти только фиолетовые лучи; глубже растения вообще не встречаются.

Третий ярус—малосветовой, олигофотный, идущий до глубины около 1500 м, где лежит предел действия света на фотографическую пластинку; он часто бывает заполнен животными организмами; этот ярус населяет *Scotoplankton*, почти бесцветной планктон.

Заканчивает вертикальное распределение океанического планктона четвертый ярус—бесцветной, афотный, темный, идущий до 5000 м и далее; населяющие его специфические формы образуют *Nyctoplankton*, бесцветной, ночной планктон.

Третий и четвертый ярусы можно соединить в один: неосвещенный ярус, поскольку дело идет о распределении растительного планктона; но для некоторых животных, как например для детально изученных в этом отношении радиолярий, эти два яруса различаются вполне определенно.

Из океанических животных особенно типично распределяются по четырем ярусам радиолярии: именно в первом ярусе живут *Collidae*, *Collozoum inermis*, во втором—*Challengeridae*, в третьем—род *Tuscarora*, в четвертом—*Pharyngellidae*.

Конечно в отдельных морях и океанах и на отдельных широтах глубинные пределы могут изменяться очень сильно; но по крайней мере три яруса—освещенный, слабоосвещенный и неосвещенный с соответствующими им биоценозами планктона светового, полусветового и бесцветной—мы можем отличить почти всегда. Зоны, на которые в настоящее время разделяют Каспийское море, близки к предыдущим. Нижней границей верхней зоны является глубина приблизительно до 150 м, а ее верхней половины—до 33—40 м, вторая зона идет до 450 м, что вполне совпадает с нижней границей полусветового яруса в океанах; третья идет до предельных глубин Каспия в 945,5 м, что исключает в нем возможность наличия четвертого яруса.

III. ФОТОТРОПИЗМ, ИЛИ ГЕЛИОТРОПИЗМ

1. Описание и вероятное объяснение фототропизма

Явление принудительной ориентировки животных и растений в отношении направления световых лучей носит название фототропизма, или гелиотропизма. Подвижные организмы в установке продольной оси своего тела и в направлении своего движения, а неподвижные только в ориентировке своей продольной оси стремятся своим передним концом либо навстречу световым лучам—положительный гелиотропизм, либо в обратную сторону—отрицательный гелиотропизм. И в том и в другом случае ориентировка бывает часто настолько определена и принудительна, что организмы, по образному выражению Ж. Лёба, много работавшего над этими вопросами, действительно становятся «рабами света». Поскольку направление, количество и качество света в каждом бассейне не остаются постоянными, а подвержены суточным и годовым изменениям, поскольку количество света в бассейнах изменяется в связи с глубиной, понятно, какое большое влияние имеет фототропизм на жизнь и особенно на распределение гидробионтов. Фототропизму подвержены организмы, ведущие самый различный образ жизни, не только планктические, но также бродячие и неподвижно прикрепленные. Если взять пробирку с зелеными эвгленами или с личинками *Leras* и положить ее длинной осью перпендикулярно к окну, то все эти организмы, будучи положительно гелиотропичными, соберутся на свет в конце пробирки, ближайшем к окну.

Помещенные в сосуд *Scapholeberis mucronata* (рис. 167, 9, 10) при отсутствии света распределяются равномерно по всему сосуду; если же осветить сосуд сбоку, то все *Scapholeberis* разместятся только по освещенной стороне (положительный фототропизм). Если мы заполним высокий цилиндр свежешоппаным планктоном, состоящим из *Polyphemus pediculus* и *Daphnia longispina*, и осветим его сверху с силой 300 000 МС (метр-свечей), то увидим (рис. 167, 3, 4), что при таком освещении (если взятая вода была совершенно прозрачна) полифемусы расположатся у поверхности воды, а дафнии—около дна сосуда; в этих условиях полифемусы являются положительно, а дафнии отрицательно фототропичными животными. Если же мы ослабим освещение до 2500 МС, то полифемусы сохранят свое прежнее положение, а дафнии распределятся по всему сосуду. Если вода будет окрашенной, гумусной (рис. 167, 1, 2), то при 30 000 МС организмы распределятся так же, как в прозрачной воде при ослабленном освещении в 2500 МС, а при освещении гумусной воды в 2500 МС полифемусы сохраняют свое положение около поверхности воды, а дафнии разместятся более плотным слоем на некотором расстоянии книзу от слоя с полифемусами. На рис. 168 (5, 6) изображены те положения, которые принимает *Ranatra* при освещении ее спереди и сзади; эти позы значительно сходны с теми положениями, которые принимают многие организмы при пропускании через их тело электрического тока.

Ил Азовского моря содержит большое количество мелких *Hydrobia* (из брюхоногих), которых очень трудно отбирать вручную; но стоит только сосуд с илом и водой покрыть картонкой с прорезанным в ней отверстием, как моллюски сотнями вылезают из ила и располагаются на освещенной стороне сосуда. Если на дно аквариума (рис. 168, 3, 4) положить *Spilogobis spallanzanii* с их трубками головой на свет, падающий сбоку аквариума, то через некоторое время черви, прикрепившись задним концом, приподнимут передний так, чтобы продольная ось их тела совпала с направлением света. Если аквариум повернуть на 180°, то через некоторое время черви изогнут свои трубки дугой и передний конец их тела снова будет направлен навстречу падающему сбоку свету.

Известно, что фототропизм у растений, как например изгиб молодых стеблей навстречу падающему свету, объясняется более усиленным ростом стебля на теневой его стороне, сравнительно с ростом освещенной. Объяснение фототропизма у животных наталкивается на большие затруднения. Лёб, согласно своей «мускульной» теории, полагает, что фототропизм есть выражение влияния света на соответственные симметричные мускулы у многоклеточных и ресниц и жгутов у одноклеточных. В простейшем случае движения к свету двусторонне симметричного организма Лёб представляет себе дело так, что свет, действуя на глаза, или на светочувствительные элементы кожи, производит в них какую-то химическую реакцию, которая дает продукт, действующий посредством нервной системы на тонус симметричных двигательных мускулов по обеим сторонам тела.

Если фототропичный организм плывет прямо на свет, светочувствительные части его тела освещены одинаково, симметричные двигательные мускулы имеют одинаковый тонус и направление движения сохраняется. Если организм в силу чего-либо отклоняется от прямого пути на свет, светочувствительные части его тела получают неодинаковое освещение; тонус, напряжение мышц, становится неодинаковым и работа органов движения изменяется так, что продольная ось тела животного снова приводится в совпадение с направлением света.

Некоторые животные в условиях опыта, в цилиндре, собираются не на стороне, обращенной к источнику света, и не на противоположной стороне, а в промежутке между ними, где имеется не предельный в данных

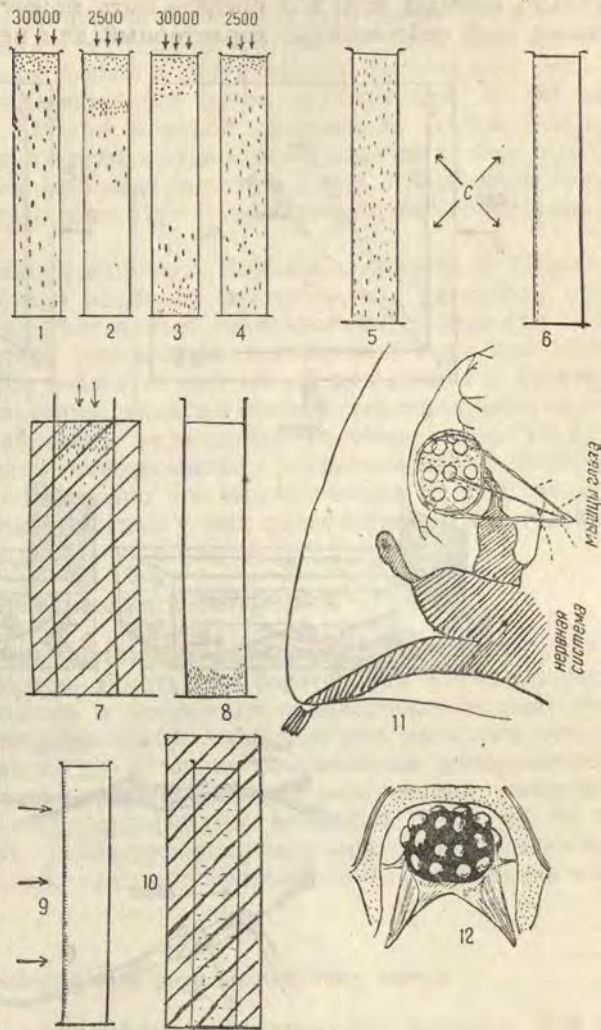


Рис. 167. Влияние освещения на распределение организмов.

Распределение *Polyphemus* (точки) и *Daphnia longispina* (вертикальные линии): 1, 2—в гумусной воде при силе света наверху 30 000 и 2 500 метр-свечей; 3, 4—в прозрачной воде при силе света 30 000 и 2 500 метр-свечей; 5—6—распределение *D. longispina* при источнике света (с) в 1 200 метр-свечей (5—в гумусной воде, 6—в прудовой цветущей воде); 7—распределение *Daphnia* при падении света только сверху (бока сосуда затемнены); 8—то же, но сейчас же после удаления бокового затемнения; 9—распределение *Scarpholeberis* при боковом освещении; 10—то же в затемненном сосуде; 11—фотостатический орган (глаз) *Hyalodaphnia cucullata*; 12—то же у *D. magna* спереди.

условиях, а относительный минимум света; так располагаются например планарии, которые очевидно чувствительны к определенным световым различиям. Сюда же относится и описанное выше распределение дафний в гумусной воде при освещении в 2500 МС. Ниже при изучении распределения и суточных передвижений планктона мы увидим, что действительно каждый вид, а в пределе быть может даже каждый индивидуум, имеет свой собственный, характерный для него оптимум света.

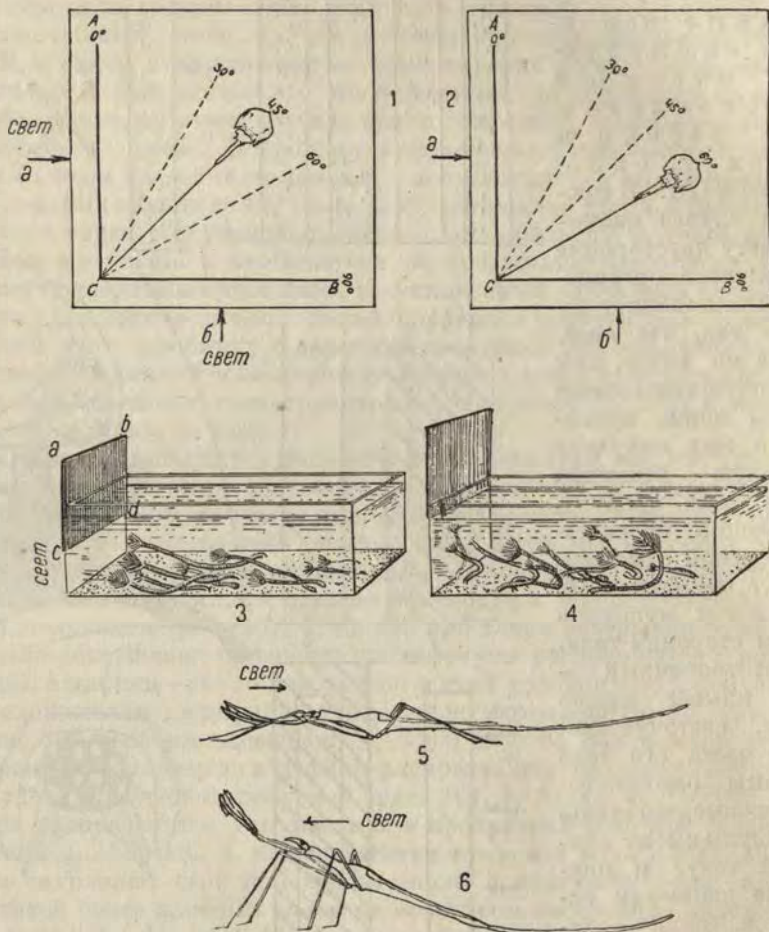


Рис. 168. Явления гелиотропизма.

1—гелиотропичное положение мечехвоста (*Limulus*) при условии, когда освещение со стороны *a* и *b* одинаково; 2—то же, когда освещение со стороны *b* в два раза слабее, чем со стороны *a*; 3, 4—положительный гелиотропизм полихеты *Spirographis spallanzanii*; 5, 6—гелиотропические реакции водяного клопа (*Ranatra*).⁴

2. Влияние на фототропизм других факторов

Если мы вместе с Лёбом признаем, что в основе фототропизма лежит фотохимический процесс, то нам не будет казаться удивительным, что целый ряд внешних факторов, как в природе, так и в условиях опыта, может изменять фототропизм данного организма из положительного в отрицательный и обратно; не будет изумлять и то обстоятельство, что фототропизм бывает различен на разных стадиях жизни того же организма и в различные моменты жизни той же стадии. Наиболее сильное влияние на фототропизм оказывают температура, соленость и реакция среды;

вливают и те факторы, которые воздействуют непосредственно на нервную систему. Температура, особенно в пределах выше 20°, является мощным фактором, способным изменять даже знак фототропизма; в главе о температуре мы уже говорили о том, что понижение температуры усиливает положительный фототропизм и отрицательный изменяет на положительный, а повышение температуры, усиливая отрицательный, изменяет положительный фототропизм в отрицательный. Повышение солености путем прибавления 1 г NaCl на 100 см³ морской воды делало отрицательно-гелиотропичных личинок *Polygordius* положительно гелиотропичными; понижение концентрации путем прибавления 30—60 см³ дистиллированной воды на 100 см³ морской превращало положительно-гелиотропичных животных в отрицательно-гелиотропичных. При возрастании количества Na в морской воде личинки *Leras* становились более положительными, при возрастании Mg—более отрицательно-гелиотропичными.

У некоторых видов калифорнийских *Daphnia*, *Sopropoda* и *Gamma-gus*, которые не обнаруживали никакого фототропизма, удавалось пробудить весьма сильный положительный гелиотропизм, подкисляя воду CO₂ хотя бы путем простого приливания сельтерской воды или пива. Оказалось, что подобно CO₂ действует еще целый ряд кислот и спиртов. Индифферентный к свету *Diaptomus* делался в высшей степени отрицательно-гелиотропичным при прибавлении к воде слабого раствора кофеина и т. д. Как пример изменения знака гелиотропизма с возрастом можно привести личинок *Limulus polyphemus*: только что вылупившиеся из яиц личинки положительно-гелиотропичны; позднее у них развивается отрицательный гелиотропизм.

3. Фототропизм и геотропизм

Известно, что в бурную погоду планктические организмы уходят в более глубокие слои. Можно думать, что фототропизм в этих условиях оказывается недействительным и заменяется положительным геотропизмом. Действительно свежепринесенный в лабораторию планктон сначала лежит определенное время на дне и только впоследствии распределяется по всему цилиндру, согласно господствующему в лаборатории освещению. Если в диффузном свете сосуд с дафниями затемнить по бокам, то все дафнии соберутся к свету, у поверхности воды; при снятии затемнения они все сразу падают на дно, — их гелиотропизменная ориентировка исчезает (рис. 167, 7, 8).

4. Фототропизм при двух источниках света

Интересно поведение подверженных фототропизму организмов в тех случаях, когда они имеют перед собой не один, а два источника света.

Часть водных животных, как личинки *Zoëa*, *Megalopa* и *Podoceras lobatus*, при довольно близком расположении друг от друга одинаковых источников света проплывают между источниками света как бы по равнодействующей между одинаково сильным для них притяжением того и другого источника. Большинство же животных плывет либо прямо на один из источников света (1-й путь) либо сначала доплывает до критической «решительной» точки, которая лежит по середине между обоими источниками света, или немного не доходя до этой точки, и затем уже поворачивает либо к одному либо к другому источнику света (2-й путь). 1-й путь предпочитают *Eupagurus*, *Carcinus*, *Mysis* и др.; 2-й путь — *Littorina*, *Daphnia*; наконец *Nassa*, *Diastylis*, *Asterias* и др. идут то первым то вторым путем.

Удивительные опыты можно проделать над *Limulus* при двух источниках света (рис. 168, 1, 2); если оба источника имеют одинаковую силу, то животное направится по середине между ними; если же один источник будет вдвое сильнее другого, то животное пойдет по линии, лежащей ближе к более слабому источнику света. При этом если например до начала опыта животное было помещено на вершине прямого угла, а источники—на одинаковом расстоянии от вершины по катетам, то животное направится совершенно точно по линии, лежащей под 60° от катета с источником, вдвое более сильным, и под 30° от катета с источником, вдвое более слабым (например при разнице освещения в 150 и 75 МС). Одним словом *Limulus* всегда направляется так, чтобы обе стороны его тела были освещены с одинаковой интенсивностью.

Фототропически действуют не только искусственные источники света и солнечные лучи, но и луна. Именно с фазами луны связано появление в поверхностных слоях моря около островов Самоа, Фиджи и других так называемого тихоокеанского палоло. Палоло—это полихета *Eupise viridis* Gray длиной около 40 см. В октябре и ноябре,—весной этих тропических областей,—оторвавшиеся задние концы этих червей, наполненные половыми продуктами, появляются у поверхности моря такими массами, что прозрачность моря падает до 10 см. Это появление происходит совершенно точно накануне и в самый день последней четверти луны (день новолуния). Эти дни хорошо известны туземцам, которые массами собираются на берег, где ловят палоло, который в сушеном и жареном виде является повидимому очень ценной пищей.

Двадцатипятилетние наблюдения на острове Фиджи показали, что палоло появляется всегда через 353 и 382 дня, т. е. совершенно точно через 12 или 13 лунных месяцев. Оставшиеся на дне моря передние концы палоло снова регенерируют. Японский палоло, nereida *Sceratocephale ozawae* Izuka, появляется четыре раза в году, в октябре и ноябре, после новолуния и полнолуния.

IV. СВЕТ И ДВИЖЕНИЕ

Вольтерек, изучая способы плавания *Cladocera*, пришел к убеждению, что свет действует как интенсификатор на число ударов антенн у дафний. В сумерки антенны делают 49 ударов в минуту; при диффузном освещении—72, при концентрированном верхнем свете—88, 120 и 138 ударов в минуту; при затемнении после диффузного освещения (через 3 минуты)—56 ударов; новое усиление света дает 80 ударов и т. д.

Что же касается глаза дафний, то он является своего рода фотостатическим аппаратом (рис. 167, 11, 12). Действительно известно, что сложный глаз дафний состоит из двух половин; в каждой половине имеется 11 линз: 4 спинных, 4 брюшных и 3 боковых. Глаз и тело дафнии ориентируются всегда так, чтобы основание глаза, где входит нерв, выставилось всегда на самый сильный свет, а противоположный полюс глаза, который называется «темной точкой», оставался в самой сильной тени. При таком положении глаза все симметричные его секторы получают одинаковое количество света, а глаз пребывает в оптическом, вернее в «фотохимическом» равновесии. Если какой-либо сектор глаза будет затемнен, то его глазной мускул сокращается, и глаз снова вводится в состояние «оптического равновесия». Тонус брюшного глазного мускула действует как регулирующее раздражение на движение антенн, которые и приводят тело дафний в такое положение, при котором его продольная ось будет лежать под углом в $25-30^\circ$ к горизонту; в этих условиях глаз и его мускулы будут находиться в спокойном состоянии.

V. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СУТОЧНАЯ МИГРАЦИЯ ПЛАНКТОНА

Кривая *A* на рис. 165,3 изображает в процентах падение интенсивности света с глубиной в Английском канале 1 октября 1925 г., определенное с помощью фотоэлектрического прибора, особенно чувствительного к глубоко проникающим лучам. Если мы представим себе организм, для которого световой оптимум 35 % полного света, а весь диапазон в 65 %, например от 67,5 до 2,5 %, то по кривой *A* мы можем определить те глубины, на которые приходится означенные интенсивности света в 2,5, 35 и 67,5 %; это будут глубины в 26,5, 7 и 2 м. Если мы захотим представить себе диаграмму распределения этого организма по глубинам, то получится фигура типа *B*, наиболее широкая в области оптимума на глубинах в 7 м и сходящая на нет в области глубин, как соответствующих максимуму света для данного организма на 2 м глубины, так и минимуму его—на 26,5 м. Фигура *C* изображает распределение организма менее светолюбивого с диапазоном в 5 % и с оптимумом при 5 %. Фактические диаграммы распределения в том же Английском канале ракообразных *Centropages typicus* и *Temora longicornis* (рис. 165, 4) имеют действительно ряд общих черт с теоретическими диаграммами *B* и *C*.

На рис. 169, 1 изображено вертикальное распределение рачка *Calanus finmarchicus* и медуз *Turris pileata* и *Cosmetira pilosella* в Английском канале (Ламанше) в различные часы дня 17, 18 и 19 июня 1925 г. Медуза *Cosmetira* замечательно строго поднимается в верхние слои к 10 часам вечера, а в 2 часа утра уже уходит в более глубокие слои; к тем же 7—10 часам вечера переходят в верхние слои из более глубоких и *Calanus finmarchicus*; напротив, медуза *Turris* к 10 часам, когда *Cosmetira* поднимается в верхние слои, уходит в более глубокие, а поднимается в верхние слои в 7 часов вечера и в 2 часа утра.

Удивительно велик размах суточных передвижений у мизид в Каспийском море, описанный Н. М. Книповичем. Днем они держатся на глубинах от 250 до 350 м и не встречаются выше 150 м. С наступлением темноты они быстро поднимаются в верхние слои и ловятся на глубине всего в несколько метров. Вместе с мизидами так же странствуют веслоногий рачок *Limnocalanus* и ряд других животных, в том числе и личинки каспийских килек; во время этих суточных передвижений мизиды и их спутники переходят из слоев с довольно низкой температурой, малым количеством O_2 и большим давлением в слои гораздо более теплые, с большим количеством O_2 и малым давлением.

Calanus finmarchicus, производящий, как мы видели, у берегов Англии и в других районах весьма правильные суточные вертикальные странствования, размахом иногда до 500 м, в условиях полярного лета, когда солнце остается над горизонтом в течение целых суток, например у берегов Новой Земли, не обнаруживает никаких вертикальных суточных передвижений (В. Г. Богоров).

В пресноводных бассейнах тоже наблюдается дневной уход планктона в глубину. Размах этих передвижений различен; в прозрачных альпийских озерах он гораздо больше (40—50 м), чем в балтийских (несколько метров). В Фирвальдштетском озере максимум *Daphnia hyalina* приходится на глубины 20—60 м днем и 0—10 м ночью. На рис. 169, 4 изображено суточное распределение планктических рачков в Плёнском озере в поверхностных слоях; из него видно, что например *Leptodora* и *Eurytomona* появляются на поверхности только ночью, а *Hyalodaphnia* хотя и остается наверху круглые сутки, но имеет два количественных максимума—в 8 часов вечера и 4 часа утра (сумеречные максимумы).

Поскольку миграция планктона связана с фототропизмом, а фототропизм зависит от целого ряда факторов, понятно, что объяснение суточной

миграции является очень сложным делом, и в одних случаях причиной миграции могут быть одни факторы, в других—другие.

В 1925 г. вышла большая французская работа Розе (M. Rose), посвященная биологии планктона и его суточной вертикальной миграции. На основании ряда наблюдений и опытов Розе приходит к следующему заключению. Суточная вертикальная миграция обусловлена влиянием

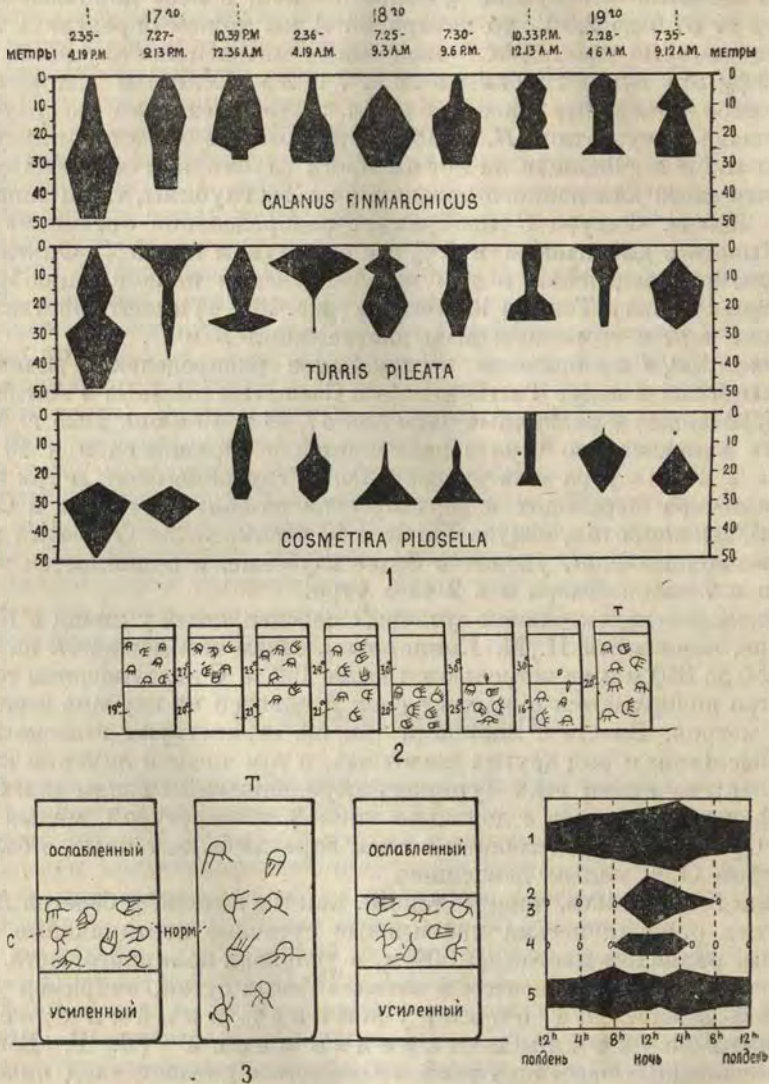


Рис. 169. Суточные миграции планктона.

1—суточное вертикальное передвижение планктических организмов в Ламанше; 2—влияние температуры на суточные миграции планктона; 3—влияние химического состава ($S^{0}/_{10}$ и пр.) на суточные миграции планктона; 4—количество планктических рачков на поверхности Плёнского озера в разные часы дня в августе 1910 г.

следующих внешних факторов: 1) свет, который вызывает движение, его направляет и частично прямо регулирует уровень плавания; 2) температура, которая действует, более или менее изменяя действие световой энергии; она может изменить знак фототропизма; температура выше 20° вызывает погружение планктона, и ее роль может стать господствующей (рис. 169, 2, рис. 170); 3) соленость, химический

состав, растворенные газы в обычных условиях являются добавочными факторами, но при некоторых очень исключительных обстоятельствах им может принадлежать и главнейшая роль (рис. 169, 3).

VI. ОРГАНЫ ВОСПРИЯТИЯ СВЕТА И ОКРАСКИ

В наиболее совершенном виде, у позвоночных, глаза служат для восприятия различия света и темноты, направления, движения, расстояний, изображений и наконец окраски. У беспозвоночных глаза несут нередко только часть этих функций в той или иной комбинации. В связи с этим и стоит необычайное разнообразие в строении глаз у бес-

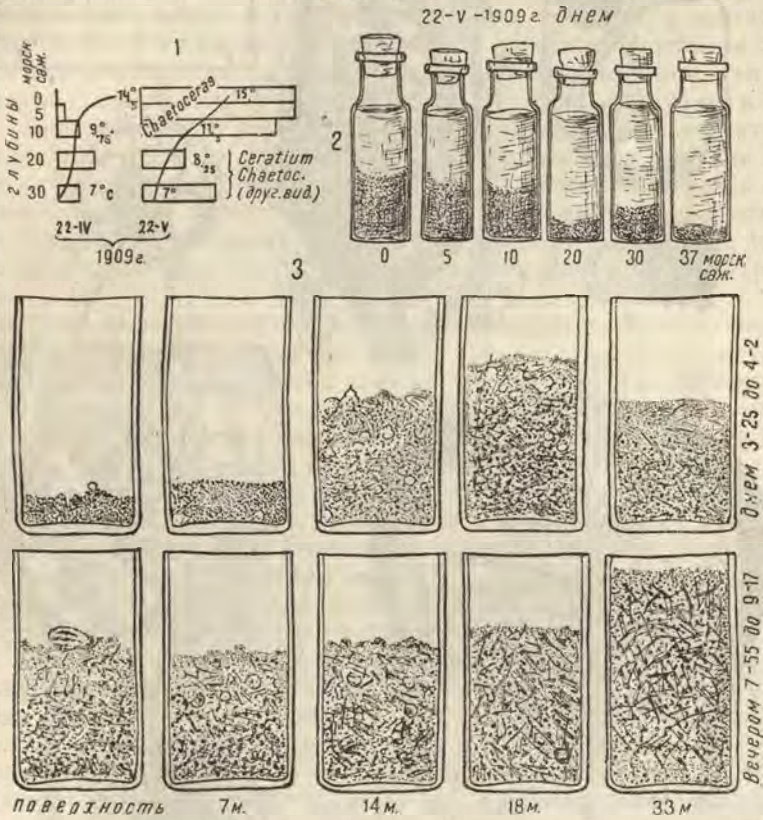


Рис. 170. Вертикальное распределение планктона.

1—ход температуры и количество планктона на глубинах 0,5, 10, 20 и 30 морских саженей у Севастополя; 2—фактические уловы на тех же глубинах там же; 3—дневное и вечернее распределение планктона у Плимута.

позвоночных, которое объясняется еще и полифилитическим происхождением этих органов, т. е. тем обстоятельством, что у самых различных классов и отрядов беспозвоночных глаза образовались самостоятельно, независимо друг от друга. У беспозвоночных глаза развились на самых разных частях их тела, поскольку эти части доступны действию света и поскольку именно с данного места они могут с наибольшей выгодой для животного контролировать его движения. У радиально построенных животных, как у медуз и морских звезд, глаза помещаются по концам радиусов,—по краю колокола у медуз и на концах рук у морских звезд. У двусторонних организмов, особенно обладающих сильным движением, глаза расположены на переднем конце тела обычно в числе двух, как у десятиногих раков или у головоногих моллюсков. У двусторчатых,

как *Pecten* и *Cardium* (рис. 171, 6), глаза помещаются по краям мантии, часто в виде ряда точек, блестящих как драгоценные камни. У хитонов и многих *Turbellaria* глаза распределены почти по всей спинной части тела; у *Branchioma* и других трубчатых червей—на жабрах, которые представляются из трубки (рис. 171, 10, 11). Очень редко глаза бывают на брюш-

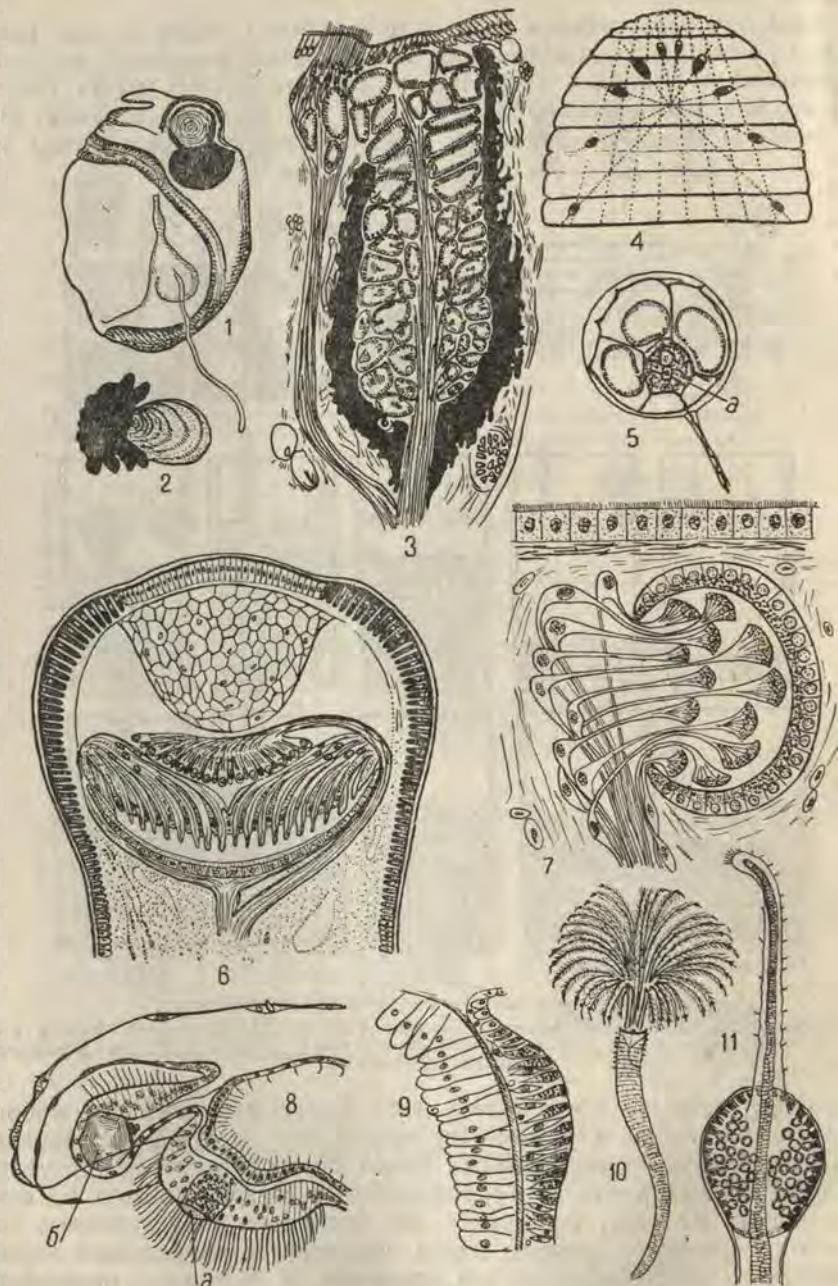


Рис. 171. Различные типы глаз.

1—стигма *Pouchetia cornuta*; 2—ее же линза с раздавленным пигментом; 3—глаз *Hirudo medicinalis*; 4—распределение глаз у *Hirudo*; 5—светочувствительная клетка пиявки *Planorbella* (а—включенные ядра); 6—мантийный глаз моллюска *Pecten*; 7—инвертированный бокальчатый глаз *Planaria gonosperma*; 8—краевой орган спифомедузы *Nausithae albida* (а—линза, б—статолит); 9—разрез глазка при основании щупальца антормедузы *Sactablema eurystoma*; 10—трубчатый червь *Branchioma vigilans* с глазами на каждой жабре; 11—конец жабры *B. vigilans* с сложным глазом.

ной стороне, как например на каждом сегменте в задней части тела червя *Eunice viridis* (палоло), которая, будучи наполнена половыми продуктами, как известно, отрывается и ведет планктический образ жизни.

У одних планктических организмов—особенно активных охотников—глаза получили усиленное развитие, например у планктической полихеты *Alicia*, у килевого моллюска *Pterotrachea* (рис. 173, 3, 4), у ряда головоногих и рыб. Напротив, другие планктические формы и почти все сидячие организмы совершенно не имеют глаз, особенно во взрослом состоянии. Так, из планктических организмов лишены органов зрения многие медузы, все гребневики, сифонофоры, крылоногие моллюски и асцидии; среди иглокожих глаза имеются только у морских звезд.

Свободно плавающая трохофорная личинка почти всех червей имеет два глаза—даже у таких видов, которые во взрослом состоянии лишены глаз, так как закапываются в ил и песок. Наружные паразиты, как пиявка и другие, сохранили глаза, но внутренние паразиты, живущие в темноте и давно перешедшие к паразитическому образу жизни, их утратили. Пещерные и глубинные организмы обнаруживают или полную или частичную редукцию глаз. Часть глубинных организмов, живущих в слабо освещенной области, обнаруживает, напротив, усиленное развитие глаз, которые отличаются у одних необычайно крупными размерами, у других специальным строением,—так называемые телескопические глаза (рис. 173, 1, 2, 5).

Количество глаз колеблется от одного и двух до многих сотен, как например у некоторых видов планарий.

Размеры глаз беспозвоночных колеблются от микроскопически малых и до 37 см в диаметре у гигантских головоногих. В общем самые крупные глаза встречаются у очень подвижных животных, затем у хищников и наконец у живущих в большей или меньшей темноте.

Строение глаз беспозвоночных. Наиболее простые органы, ощущающие свет, так называемые стигмы, имеются у некоторых простейших, именно у ряда настоящих жгутиковых, как *Euglena*, и перидиней, как *Pouchetia cornuta* (рис. 171, 1, 2). Стигма *Pouchetia* состоит из линзы и подстилающего ее пигмента.

У более высокоорганизованных животных наиболее существенной частью всех глаз являются зрительные клетки, воспринимающие световые колебания эфира. По строению зрительных клеток глаза все беспозвоночные распадаются на две группы. Первая—небольшая группа, у которой зрительные клетки не имеют палочек, а снабжены фаозомой, т. е. внутренними блестящими телами круглой, продолговатой или иной формы, несущими на своей поверхности оболочку из воспринимающих штифтиков. Из таких элементов устроены глаза малощетинковых червей, пиявок и некоторых других форм (рис. 171, 3, 4, 5). Вся остальная масса беспозвоночных имеет зрительные клетки с внешними или внутренними палочками. Эта вторая группа глаз в свою очередь распадается на две подгруппы: глаза субэпидермальные, лежащие под эпидермисом, и эпидермальные, связанные с эпидермисом. Субэпидермальные глаза в большинстве случаев имеют так называемые обращенные, или инвертированные, зрительные клетки, т. е. дистальные концы их зрительных клеток обращены от света; таковы глаза у ресничных червей и немертин, мантийные глаза *Cardium*, *Pecten* и др. (рис. 171, 6, 7). Субэпидермальные глаза имеют обычно бокальчатую форму, и поскольку отверстия отдельных бокалов бывают направлены в определенную сторону, такие глаза особенно пригодны для распознавания направлений. Наибольшей способностью давать изображения отличаются мантийные глаза *Cardium* и *Pecten*. Эпидермальные глаза бывают простыми и сложными. И те и другие за немногими исключениями имеют так называемые необращенные, неинвертированные зри-

тельные клетки, т. е. дистальные концы их зрительных клеток обращены к свету.

По основной форме своего строения различаются глаза плоские, диско-видные, затем бокаловидные, или ямочные, и наконец шаровидные. Примером плоских глаз могут служить глаза у медузы *Catoblema* без линзы и у медузы *Nausithae* с линзой (рис. 171, 8, 9). Примером плоских сложных глаз являются жаберные глаза *Branchioma* (рис. 171, 10, 11). Плоские глаза могут служить вероятно только для различия света и темноты. Типичными бокаловидными глазами снабжены например медуза *Sarsia* (рис. 172, 1). По тому же принципу построены раковинные глаза хитонов (рис. 172, 2, 3). Сложные бокаловидные фасеточные глаза имеют все ракообразные кроме *Copepoda* и *Cirripedia*. Число отдельных фасеток в их глазах колеблется от 4 до 3000 и более. Глаз дафний (рис. 172, 4), работающий как фотостатический аппарат, был описан выше (стр. 358). Глаза глубоководной изоподы *Cistisoma* (рис. 172, 6) отличаются необычайно большими размерами; они занимают почти одну треть длины всего тела. У глубоководных планктических мизид, как например у *Stylocheiron mastigophorum*, глаз каждой стороны распадается на два совершенно самостоятельно работающих сложных глаза, с которыми связан еще светящийся орган (рис. 172, 5). Один из этих глаз—теменной или лобный—направлен вверх, другой, боковой—вперед и вниз. Лобный видит лучше вблизи; он служит для отыскания самок и добычи, но его поле зрения уже, это охотничий глаз (*Suchauge*); фасетки бокового глаза короткие и сильно расходятся во все стороны; он видит хуже, но поле его зрения больше, это сторожевой глаз (*Warnungsauge*), замечающий всякое подозрительное движение в окружающей среде. У амфиподы *Ampelisea* имеется с каждой стороны даже по три глаза, из которых один направлен вверх, другой вперед и третий назад; первый и второй имеют большую кутикулярную линзу, задача которой направить возможно большее количество света в глаз животного, обитающего обычно в песке или илу (рис. 172, 7). Двойные глаза имеются еще у жука-вертячки *Gyrinus* и у водных клопов, причем у *Notonecta glauca*, которая плавает брюхом вверх, и у *Hydrometra* (водомерки), которая бегаёт по поверхности воды, более дифференцирован брюшной глаз, а у плавающих под водой брюхом вниз *Ranatra*, *Nera* и *Nausoris*,—спинной. Отметим здесь же, что двойные глаза имеют и некоторые рыбы, как *Anableps tetraphthalmus*. Двойной глаз образуется у них из простого путем разделения зрачка и сетчатки на две части; верхняя часть приспособлена для зрения в воздухе, нижняя—для зрения в воде; *Anableps* часто так и плавает, держа верхнюю часть глаза над водой, а нижнюю под водой.

Третью группу эпидермальных глаз после плоских и бокаловидных образуют шаровидные глаза, имеющиеся например у червя *Vanadis* (рис. 173, 4) и головоногих.

Оптические свойства глаз более изучены у водных позвоночных. На рис. 173, 6 изображен глаз щуки; бросаются в глаза почти шаровидный хрусталик и сильно развитая склеротика. Известно, что преломляющая сила хрусталика зависит от кривизны его поверхности и от вещества хрусталика. Так как вода сама преломляет сильнее воздуха, то хрусталик, работающий в воде, для получения того же эффекта, что и на воздухе, должен быть или более выпуклым, круглее, или состоять из вещества, сильно преломляющего свет; иначе ясного изображения не получится. Оба эти требования осуществлены у рыб и китов. Если мы возьмем отношение диаметра хрусталика к его продольной оси, то у акулы и скатов оно почти равно единице (1—1,14), т. е. хрусталик имеет шаровидную форму; то же и у дельфинов, где отношение равно 1—0,5. Совершенно иное отношение имеем у наземных: у человека 1,7 и у ласточки даже 1,85.

Сами волокна линзы у водных животных плотнее и сильнее преломляют свет, чем у наземных. В связи с общим слабым освещением в воде такой хрусталик у рыб является приспособлением к рассматриванию близких предметов; глаза подавляющего большинства морских и пресноводных рыб в спокойном состоянии являются близорукими, миопическими от

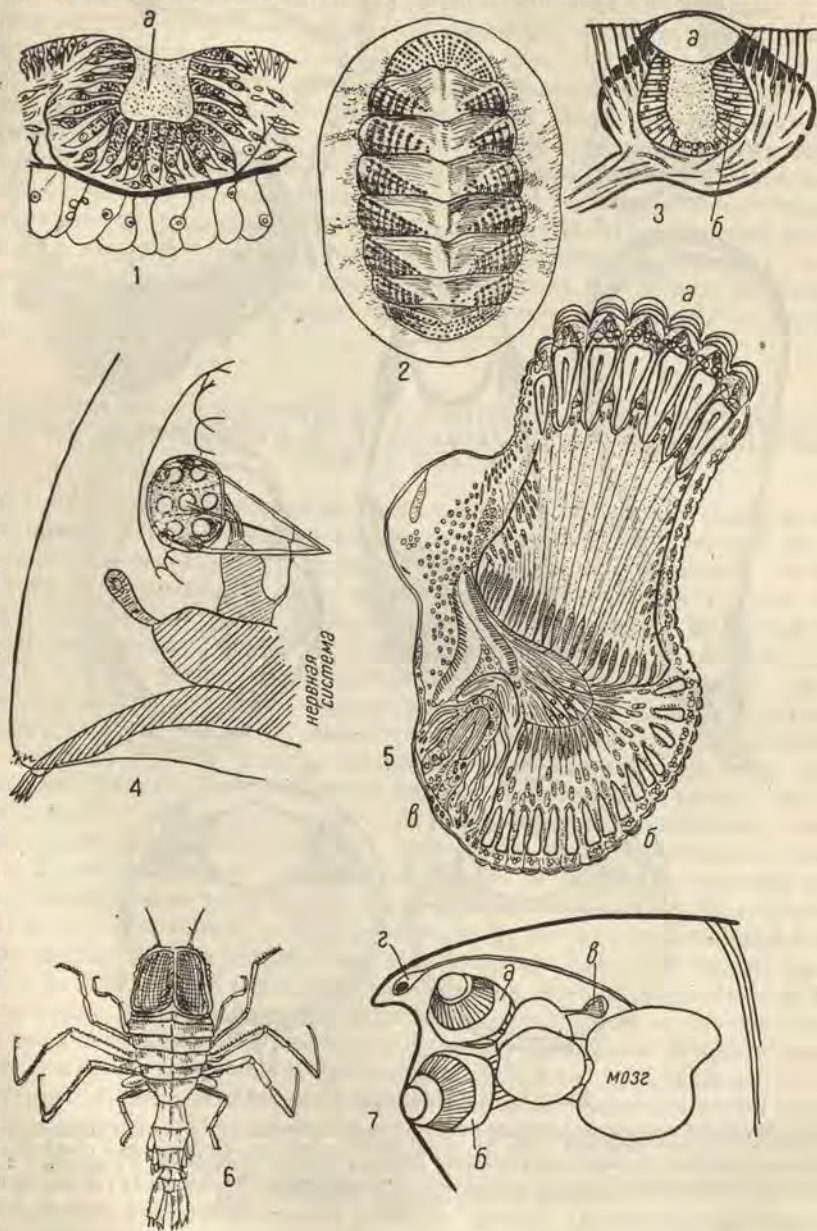


Рис. 172. Различные типы глаз.

1—бокаловидный глаз медузы *Sarsia mirabilis* (а—стекловидное тело); 2—тропический вид *Chiton* с многочисленными глазами на пластинках раковины; 3—глаз *Schizochiton incisus* (а—хрусталик, б—ретины); 4—глаз *Nyalodaphnia cucullata*; 5—глаз глубоководной мизиды *Stylocheiron mastigophorum* (а—лобный глаз, б—боковой глаз, в—светящийся орган); 6—глубоководная амфипода *Cystisoma pertuni*; 7—голова амфиподы *Ampelisca spinipes* (а, б, в—три глаза с каждой стороны, г—статический орган).

3 до 12 диоптрий¹. Для рассмотрения более отдаленных предметов рыбы приближают хрусталик к сетине. Полной противоположностью с основной массой рыб является известный ильный прыгун (*Periophthalmus*); в спокойном состоянии его глаза слабо дальнозорки, гиперметропны

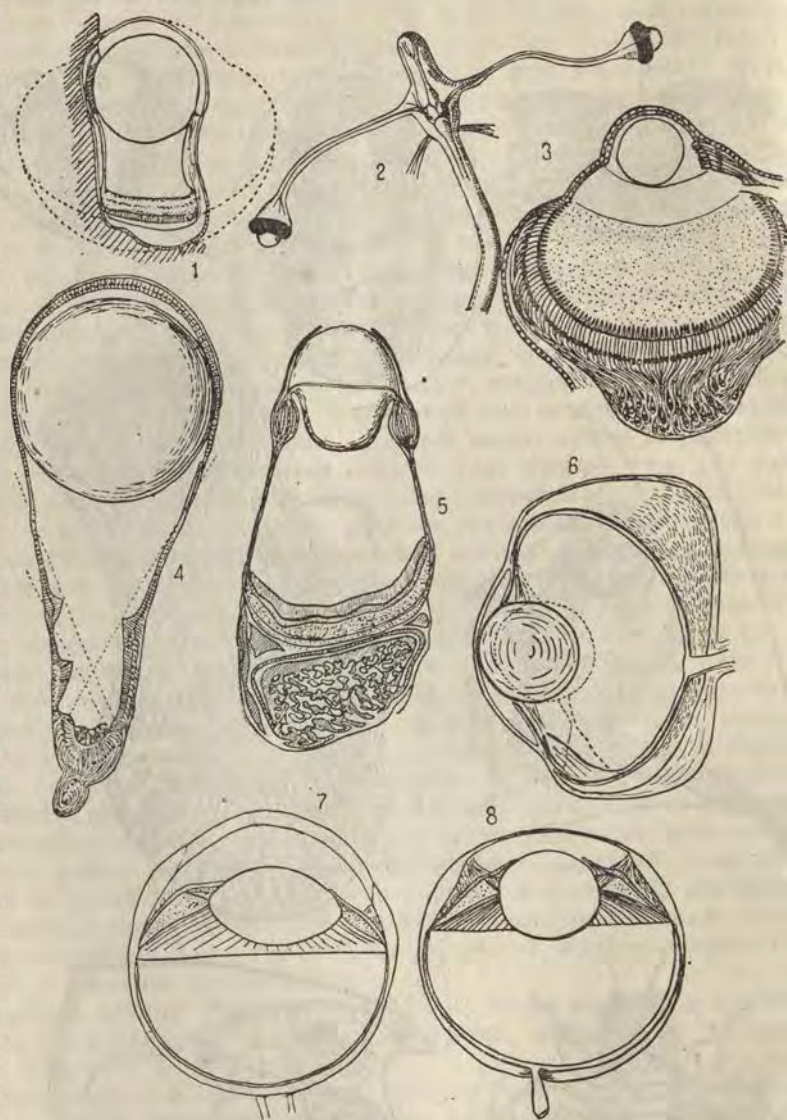


Рис. 173. Различные типы глаз.

1— телескопический глаз глубинной рыбы *Argyropelecus*, врисованный в контур нормального глаза; 2—экспрессивные телескопические глаза *Stylophthalmus paradoxus*, личинки рыб семейства *Stomiidae*; 3—глаз планктического червя *Vanadis formosa*; 4—глаз гетероподы *Pterotrachea coronata*; 5—телескопический глаз головоногого *Amphitretus*; 6—глаз щуки (*Esox lucius*); 7—глаз пумы (*Felis concolor*); 8—глаз тюленя (*Phoca vitulina*).

или нормальны, а не близоруки; это вполне гармонирует с тем обстоятельством, что прыгун охотится на отмелях, преимущественно за воздушной

¹ Диоптрия—единица преломляющей силы хрусталика; сама же преломляющая сила—это обратная величина фокусного расстояния хрусталика, измеренного в метрах.

добычей, и глаза его торчат на воздухе, как перископы подводных лодок, в то время как остальное тело может оставаться в воде.

Такие птицы, как бакланы (*Phalacrocorax*), которые принуждены одинаково хорошо видеть и в воде и на суше, имеют необычайно развитую аккомодацию в 40—50 и более диоптрий. Аккомодация у человека даже в юности равна лишь 14 диоптриям, а у ночных птиц всего 2—3. Живущая сходно с бакланами выдра *Lutra* отличается удивительно развитой мускулатурой радужной оболочки, очевидно содействующей изменению формы хрусталика.

На рис. 173, 7, 8 изображены в горизонтальном разрезе глаза пумы и тюленя. Глаза последнего явно отличаются своей плоской роговицей от роговицы пумы; напротив, хрусталик тюленя отличается от хрусталика пумы своей почти шаровидной формой, как у рыб. Глаза у кита имеют необычайно развитую склеротику; это есть несомненно приспособление к защите глаза от давления воды на больших глубинах; у тюленей склеротика имеет обычный вид, поскольку они в противоположность китам ныряют не так глубоко. Из ископаемых водных животных ихтиозавры имели хорошо развитое склеротикальное кольцо из отдельных костных пластинок (рис. 54).

VII. ГЛУБИННЫЕ ОРГАНИЗМЫ И НАСЕЛЕНИЕ ПОДЗЕМНЫХ ВОД; ОРГАНЫ ЗРЕНИЯ ПЕЩЕРНЫХ И ГЛУБИННЫХ ЖИВОТНЫХ, ТЕЛЕСКОПИЧЕСКИЕ ГЛАЗА

Глаза многих организмов, живущих в темноте, в глубине морей и океанов и в подземных водоемах, в значительной степени отличаются от глаз их сородичей, живущих в условиях более полного освещения. Это отличие состоит преимущественно в различной степени вырождения глаз, причем у позвоночных обычно вырождение идет по линии, обратной процессу эмбрионального развития; глаз уменьшается в размерах (рис. 174, 1, 2, 3, 4, 5, 6), затем вырождение затрагивает наружные части: глазные мускулы, роговицу, радужную оболочку, хрусталик и наконец уже само глазное яблоко, пигментный слой и зрительные элементы. Часто остается только толстое скопление зрительных элементов, почти без полости, занятой в нормальных глазах стекловидным телом; это скопление покрыто более или менее сохранившимся пигментным слоем. Таковы глаза североамериканских пещерных рыб *Amblyopsis*, *Troglichthys* и *Typhlichthys* (рис. 174, 13, 14, 15, 16). У взрослого протея (*Proteus anguineus*)—известной пещерной амфибии—глаза снаружи незаметны (рис. 174, 17), они лежат на глубине около $\frac{1}{4}$ мм под утолщенной кожей и имеют очень толстую сетчатку; роговица и хрусталик отсутствуют; однако на определенной стадии развития хрусталик все же закладывается, и Каммерер показал, что, воспитывая животных с молодости в красном свете, можно получить взрослых протеев с хорошо развитыми функционирующими глазами, с прозрачной роговицей, большим хрусталиком и прочими частями нормального органа зрения амфибий. При воспитании в обычном белом свете образуется большое количество темного пигмента, который препятствует развитию глаза. Для живущих в темноте беспозвоночных в связи с большими различиями в строении их органов зрения не представляется возможным дать общую схему процессов вырождения их глаз в зависимости от темноты; этот процесс проходит крайне разнообразно; поэтому приведем лишь несколько примеров. Дегенерация глаз—обычное явление у амфипод, живущих в пещерах, глубоких колодцах, шахтах, в глубине озер (Байкал) и морей. Прежде всего уменьшается количество пигмента, и отдельные «глазочки»—так называемые «омматидии»—очень различной величины, являются беспорядочно рассеянными,

но их хрустальные конусы и зрительные клетки изменяются очень мало. У других видов вырождение идет глубже, захватывая не только пигмент, но и клетки хрустального конуса вместе с хрустальным конусом. В дальнейшем, как например у *Nagrinia*, глаз представляет собой только утол-

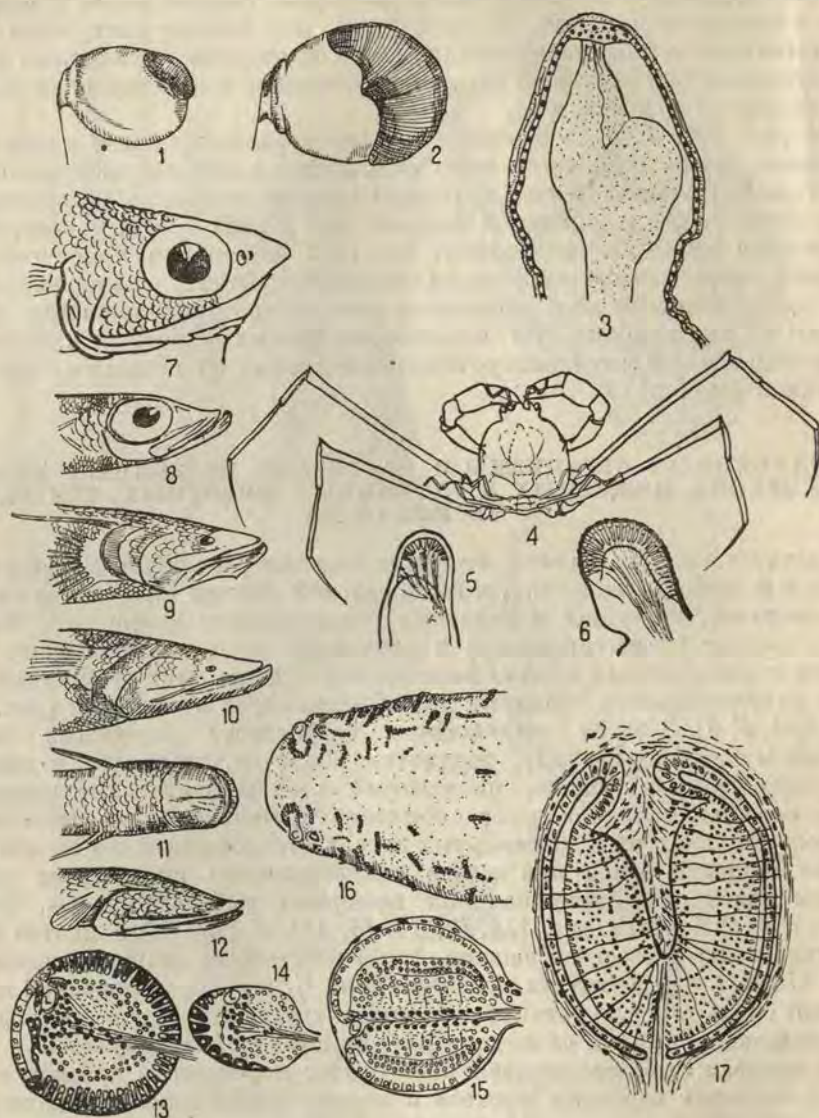


Рис. 174. Глаза глубоководных и пещерных животных.

1—глаз пещерного *Palaemon savignicola*; 2—глаз родоначального вида *P. hendersoni* при том же увеличении; 3—разраза через глаз пещерного рака *Cambarus pellucidus*; 4—*Cyclogorippe uncifera*; 5—глаз глубоководной формы *S. uncifera*; 6—то же мелководной формы; 7—*Macrurus fasciatus* с глубины 250 м; 8—12—глаза разных видов *Scoropelidae* (8—*Clorophthalmus productus* с глубины 575 м; 9—*Bathypterois dubius* с глубины 843—1635 м; 10—*Benthosaurus gallator* с глубины около 3 000 м; 11—*Ignops murrayi* с той же глубины; 12—*Bathymicrops regis* с глубины около 5 000 м); 13—16—редукция глаз у американских пещерных рыб (*l*—веде хрусталик) (13—*Amblyopsis spelaeus*; 14—*Troglolithys roseae*; 15—*Troglolithys subterraneus*; 16—голова последнего вида сверху); 17—глаз протей (*Proteus anguineus*), лежит под кожей и снаружи не заметен.

щение гиподермиса, снабженное нервом. Что касается Декарода, то у пещерной креветки *Palaemon savignicola* сравнительно с ее родоначальным видом *P. hendersoni* глаза только уменьшились в размерах, но про-

должают функционировать (рис. 174, 1, 2). Напротив, у пещерного пресноводного рака *Cambarus pellucidus* от глаз осталась только кучка ядер с протоплазмой и очень большим ганглием; у краба *Stomatopoda granulatus* с глубин около 1 000 м вместо глаз имеются два неподвижных выроста, покрытых осязательными волосками. В противоположность часто встречающейся редукции глаз у ракообразных имеется только один слепой вид головоногих моллюсков.

Весьма интересно то обстоятельство, что живущие на разных глубинах подвиды одного и того же вида крабов в ряде случаев имеют глаза разного строения; так, краб *Cyclogippe uncinata* (рис. 174, 4, 5, 6), живущий на глубине 50 м, имеет нормально развитые глаза; у его варианта *C. glaucomma* с глубины 700 м глаза меньше размером, лишены фасеток, кристаллических тел и пигмента. Аналогичные сведения указываются для ряда представителей глубинных рыб из семейства *Scopelidae* (рис. 174, 8, 9, 10, 11, 12). Живущий на глубине 575 м *Chlorophthalmus* имеет очень большие глаза, у *Bathypterois* с глубин 843—1 635 м глаза очень маленькие, у *Benthosaurus* с 3 000 м глаза еще меньше, у *Ignops* с 3 000 м и *Bathymicrops* с 5 000 м глаза наружу совершенно не выходят; у первого из двух последних родов вся голова, в том числе и то место, где должны были бы выходить глаза, покрыта пластинками, у второго — чешуей.

Большие глаза *Chlorophthalmus* не есть явление случайного порядка; пропорционально еще более крупными глазами снабжен изображенный на рис. 174, 7 *Macrurus fasciatus* из сем. мягкоперых, пойманный с глубин в 250 м. Действительно целый ряд как рыб, так и беспозвоночных, живущих преимущественно в сумеречной области, имеет глаза не редуцированные, а напротив — увеличенные сравнительно с глазами организмов, живущих в условиях нормального освещения. С такими увеличенными глазами организмы получают возможность утилизировать и то небольшое количество света, которое имеется в сумеречной области. Сюда же относятся увеличенные глаза мизиды *Stylocheiron* (рис. 172, 5), гигантские глаза глубинной амфиподы *Cystisoma neptuni* (рис. 173, 6) и пр., описанные выше; громадную шаровидную линзу (рис. 173, 4) имеет и пелагический киленогий моллюск *Pterotrachea*, который охотится за своей добычей в верхних слоях воды, но преимущественно только в сумерки и ночью. Совершенно так же увеличиваются размеры глаза и у наземных ночных животных, как совы или полуобезьяна маки-домовой (*Tarsius*).

Но в определенных условиях такой увеличенный глаз может не найти себе достаточного пространства в голове животного; тогда он получает цилиндрическую форму и вылезает из орбиты наподобие зрительной трубы. Образуются так называемые телескопические глаза, развитые у глубинных рыб и головоногого *Amphitretus* (рис. 175, рис. 173, 5). В некоторых случаях они своей формой поразительно напоминают бинокли. По своему строению такой глаз является цилиндрической вырезкой из нормального глаза, соответствующего данной величине хрусталика (рис. 173, 1). Ретина в таких глазах занимает основание цилиндра; стенки цилиндра покрыты пигментным эпителием. Помещающийся наверху цилиндра хрусталик очень велик. У одной глубинной рыбки (близкой к *Priacanthus*), длина которой всего 17,9 см, диаметр шаровидного хрусталика оказался равным 12 мм, т. е. на 2 мм больше, чем у взрослого человека, а расстояние хрусталика от сетчатки у этой рыбки почти равно соответствующему расстоянию в человеческом глазу. Кроме основной ретины в телескопических глазах рыб была найдена еще добавочная ретина, помещающаяся на стенке глаза около хрусталика и расширяющая поле зрения в общем малоподвижного телескопического глаза.

VIII. ТЕРМИНОЛОГИЯ ОТНОШЕНИЙ ГИДРОБИОНТОВ К СВЕТУ

В отношении светового диапазона, как и в отношении других внешних факторов, организмы распадаются на две основных группы: на эврифотных (широкосветовых) и стенофотных (узкосветовых). Первые могут приспособляться к свету весьма различной интенсивности, вторые—к свету только определенной силы. Однако точных числовых данных, выражающих количество света и отношение к ним гидробионтов, особенно животных, имеется еще очень недостаточно, и отсутствуют сводки.

К эврифотным организмам в первую очередь мы должны отнести арктических гидробионтов, живущих в условиях долгомесечных полярных дня и ночи. В ту же группу войдут и все эврибатные организмы, т. е. все формы с очень широким вертикальным распространением.

Что касается стенофотных, то здесь как границы по световой шкале, так и соответствующие им гидробионты точно еще не установлены.

Выше, говоря о распределении тепловодного планктона по вертикали, мы различали четыре яруса: поли-, мезо-, олиго- и афотный и характерные для каждого яруса стенофотные группы радиолярий. Другие авторы, различая тоже 4 основных для распределения гидробионтов отрезка в интенсивности света, обозначают их как прямое солнечное, диффузное, сумеречное и ночное освещение.

Относительно водорослей уже было указано, что многие из них приспособлены к совершенно определенной интенсивности света и имеют ряд приспособлений для защиты от излишнего света. Ниже еще будет идти речь о последовательном распределении по вертикали сверху вниз зеленых, бурых и красных водорослей в связи с ослаблением света и изменением его окраски по вертикали; все характерные для такого распределения водоросли тоже будут стенофотными.

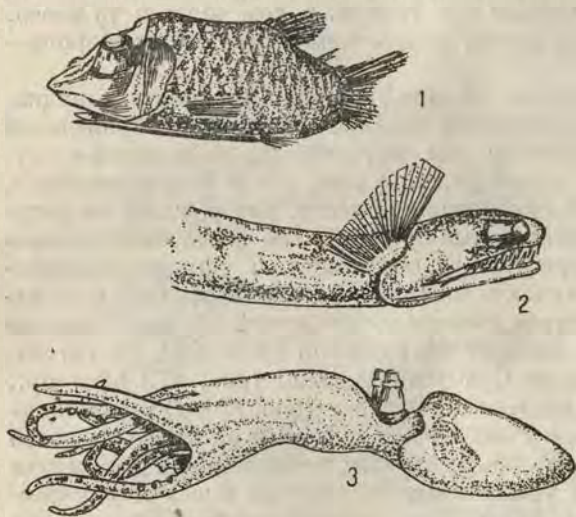


Рис. 175. Телескопические глаза.

1—*Opistoproctus soleatus*; 2—*Gigantura* (Индийский океан); 3—*Amphitretus pelagicus*.

Многие полипы, актинии, черви, одно- и двустворчатые моллюски ищут преимущественно затемненных мест; определенные актинии, губки, черви и другие формы часто живут только на нижней стороне свободно лежащих камней, избегая сильного света и непосредственного удара волн. Разница в населении верхней и нижней стороны камней часто бывает разительной. Все специальное население затемненных мест тоже будет стено- и притом олигофотным; специальное население верхних слоев пелагиали является тоже стено-, но уже полифотным.

IX ОКРАСКА ВОДЫ И ГИДРОБИОНТОВ

1. Окраска водных животных

Общий обзор окраски гидробионтов и окраска ими водоемов

Насколько известно, окраска водных животных и растений не представляет собой ничего такого, что было бы свойственно специально водной среде. В воде мы имеем: 1) постоянную окраску ее населения, сходную с окраской окружающей среды, покровительственную окраску, или вернее гомохромия; 2) организмы, способные менять свой цвет сообразно цвету и даже рисунку окружающей среды и могущие проделывать это в течение очень короткого периода времени, — активная гомохромия; наконец 3) виды, окрашенные в дополнительный цвет к окружающей среде. Однако несмотря на отсутствие принципиально водных отличий связь ряда окрасок с условиями водной среды является во многих случаях необычайно разительной.

Отсутствие освещения вызывает неопределенно серые или белые тона. Классическим примером являются камбалы; они лежат на дне на правом или левом боку — в зависимости от того, к какому виду они относятся, и всегда обращенная ко дну бассейна сторона является белой, а противоположная более или менее темной, окрашенной. Однако при искусственном помещении камбал в аквариуме со стеклянным дном, освещенным снизу, у них всегда окрашивается прилегающая ко дну сторона, бывшая до этого опыта совершенно белой.

Мягкое тело устриц, спрятанное в створки, почти не окрашено; но если верхнюю створку удалить и заставить устрицу жить на свету, то в ее мантии и жабрах образуется большое количество темнокоричневого пигмента. Равным образом почти не окрашены все виды, закапывающиеся в ил и песок, и формы, сверлящие скалы; примером может служить живущий в песчаных ходах рачок *Calionassa*. Вся фауна подземных вод — планарии, низшие и высшие ракообразные, рыбы и амфибии — обычно почти не окрашены, часто прозрачны; глубинная байкальская рыба голомянка (*Comerphorus*) полупрозрачна и окрашена лишь в слабозеленый цвет; ее большие плавники совершенно бесцветны.

Гидробионты, живущие на свету, окрашены более разнообразно, особенно животные в противоположность водорослям. Прибрежные морские водоросли окрашены только в один из трех своих монотонных как бы излюбленных ими цветов: зеленый, бурый или красный; за немногими исключениями не существует пестроокрашенных, пятнистых или полосатых водорослей и морских трав. У водорослей нет цветов, у морских трав они незаметны.

Роль пестроокрашенных наземных цветов в воде, преимущественно в море, играют пестроокрашенные животные, особенно сидячие. Быть может даже яркоокрашенные венчики кораллов и актиний привлекают к ним добычу, подобно тому как цветы привлекают насекомых, и старинное название животного-растений (*Zoophyta*) для них с экологической точки зрения не так уже лишено смысла.

Наиболее ярко и пестро окрашено население литоральной, пронизанной светом зоны тропической области и специально ее коралловых рифов. Там имеются рифовые медузы с синими, темнозелеными и желтыми щупальцами, темносиние и яркозеленые губки; коричневые, красные, зеленые и лиловые кораллы; яркокрасные голые моллюски и пестрые планарии; пестрые рыбы, лазоревые, желтовато-зеленые, барха-

тисто-черные и полосатые; рыбы носятся среди пестрых кораллов как бабочки среди цветов.

Очень ярко и пестро, в красный, желтый и синий цвета, бывают окрашены некоторые зоопланктеры пресной воды, как *Bythotrephes*, *Polyphemus*, *Holopedium*, некоторые *Diatomus*, коловратки *Pedalion* и т. д. Некоторое время эту окраску считали связанной с половым подбором; более точные наблюдения указали однако на отсутствие этой связи, и причиной окраски приходится считать или богатую пищу или нагревание воды при наличии света. Но в общем по мере удаления из литоральной области в область планктона и глубины разнообразие окраски все более и более падает; замечаются как бы форменные одежды определенного цвета, в который относительно окрашены животные различных групп. Даже один и тот же планктический организм, если он живет вблизи берегов или в малом водоеме, будет окрашен ярче и пестрее, чем живущий в открытом море или по середине озера. Такие наблюдения были сделаны над рядом пресноводных рачков и многими планктическими медузами.

Наиболее явным приспособлением к жизни в прозрачной и самой по себе неокрашенной воде следует признать явление полной прозрачности и неокрашенности многих планктических организмов как в пресной, так и в морской воде. Нередко присутствие их в окружающей среде выдают только окраска глаз или половых органов, где пигмент или способствует той или иной световой работе или, напротив, защищает от света те или другие органы. Прозрачности и неокрашенности таких животных способствует конечно громадное количество заключающейся в их теле воды. Сквозь неокрашенное и прозрачное тело световые лучи проходят вероятно не задерживаясь и не влияя на организмы.

Вредное влияние усиленного света наблюдалось на диатомеях и отчасти на перидинеях тропических морей. У нас, в Южном Каспии, максимум фитопланктона в подавляющем количестве станций (12 из 15) лежал в слое ниже 10 м. Если планктические организмы окрашены, то их форменным цветом в море являются синий и фиолетовый, реже—красный с его оттенками и черный цвета; напротив, в пресной воде господствует зеленый цвет, в который из планктеров в море окрашены только водоросль *Halosphaera* и немногие другие.

В синий цвет, покровительственный, гомахромный, цвет «морской пустыни», окрашены в море многие плейстические сифонофоры, как *Physalia*: в фиолетовый—моллюск *Janthina* и др. В красный цвет окрашен массовый рачок северных морей *Calanus finmarchicus*. Красными являются в высокогорных озерах *Cyclops strenuus* и разные виды *Diatomus*; в красный же цвет окрашены рачки наших весенних луж. Некоторые веслоногие пресной воды летом окрашены в синий, а зимой в красный цвет. В ту же серию фактов мы должны отнести и красную окраску глубинных форм, живущих в областях постоянно низкой температуры; в этих областях красный цвет является и защитным, так как в окружающих зеленовато-синих сумерках при отсутствии красных лучей света их красный цвет кажется черным.

Зеленая водоросль *Volvox braunii* в швейцарских озерах зимой бывает красного цвета, а летом зеленого; в датских же озерах та же водоросль имеет обратную окраску—летом красную, а зимой зеленую. Объяснить это можно, если признать, что в данном случае красная окраска служит защитой от чрезмерного освещения; действительно наибольшее количество ясных дней в Швейцарии приходится на зиму, а в Дании—на лето.

Кровавая эвглена (*Euglena sanguinea*) оправдывает свое название лишь в тех высокогорных бассейнах, которые наиболее прогреваются; интен-

сивность красной окраски жгутиковой солоноводной *Dunaliella* пропорциональна степени освещения. Кроме красного и коричневатого-красного цвета глубинные зоопланктеры окрашены в темнофиолетовые и черный цвета, как глубинная медуза *Atolla* и многие глубинные рыбы.

Рыбы рода *Cyclothone* являются тем более темноокрашенными, чем глубже они живут. Интересно, что часть тела живущей в глубине личинки сифонофоры *Velella* окрашена в яркочерный цвет, который после подъема личинки в верхние слои и после превращения ее во взрослую особь переходит в синий.

Собираясь в большом количестве, окрашенные планктеры изменяют цвет воды обитаемого ими бассейна. Это явление известно под названием цветения воды. Наиболее известное и обычное зеленое и зеленовато-синее цветение пресных вод обуславливается массой зеленых водорослей *Bothryococcus* и синезеленых *Clathrocystis*, *Rivularia*, *Anabaena*, *Aphanizomenon* и др. *Aphanizomenon* и *Rivularia* вызывают цветение и слабосоленых морей, как Балтийское и Азовское. В красные и коричневые цвета пресные воды окрашиваются зимой от массы *Diatomus* и других красных видов, указанных выше; в зеленовато-желтый — от диатомей и *Dinobryon*. Определенную шкалу окраски от планктона в течение года проходят балтийские озера; прозрачная зимой вода к маю окрашивается в желтовато-коричневые тона от массы диатомей; летом одни озера становятся зелеными и синевато-зелеными от развития синезеленых водорослей, другие остаются желто-коричневыми от массы *Ceratium*; осенью все озера снова окрашены в желтовато-коричневый цвет от массы диатомей, вторично развивающихся осенью.

И в океане планктон может вызвать нередко частичное окрашивание морской воды; *Trichodesmium erythreum* из циановых окрашивает море в красный цвет; в красноватые тона окрашивают воду перидиниевые водоросли и веслоногие раки, особенно на севере.

Во время планктической экспедиции Гензена судно «National» прошло по краю Лабрадорского течения около 70 морских миль среди коричнево-красных пятен, представлявших собой как бы облака, которые состояли из *Calanus finmarchicus*.

Зрение и окраска водных животных

Как было уже указано выше, кроме организмов, постоянно окрашенных в цвет гомохромный с окружающей их средой или в дополнительный к ней, имеются еще гидробионты, могущие иногда очень быстро менять свою гомохромную окраску на новую, тоже гомохромную, при переходе в среду иной окраски, чем прежняя. Особенно развита такая активная гомохромия у некоторых ракообразных и рыб. Основной особенностью такой окраски является ее неразрывная связь с органами зрения. С потерей зрения животное теряет и способность активно менять свою окраску. Как один из примеров, можно привести прибрежного морского таракана *Idothea*. На темном фоне он окрашен в темносерый цвет, и хроматофоры его растянуты; при переходе на светлый фон хроматофоры быстро сокращаются, и идотея через 10 минут становится совершенно светлой и прозрачной. Эта способность менять свой цвет исчезает, если идотею замазать глаза черным лаком. Интересно, что частичное замазывание глаз вызывает потемнение животного тем большее, чем больше будет замазанная поверхность глаза. Отсюда можно думать, что идотея быть может не столько различает цвет своего фона, сколько как бы отвечает своей окраской на большее или меньшее количество света, попадающего в ее глаза в связи с окраской окружающего фона.

Еще более разительный пример дает небольшая креветка, живущая у берегов Европы и в Черном море, *Hippolyte varians*, которая помещается обыкновенно на морской траве *Zostera* и на разных водорослях. Окраска ее весьма разнообразна: на зостере она сплошного зеленого цвета; на бурых водорослях она коричневая, на красных—красная. Если у красной водоросли, как у *Seramium*, чередуются окрашенные и неокрашенные части, то подобная окраска будет и у *Hippolyte*; на таких ветках она окрашивается не сплошь, а тонкими полосками. Различить таких креветок, когда они спокойно сидят на водоросли, может только самый опытный глаз. Ночью эта разнообразная окраска исчезает, и все креветки оказываются одинаково окрашенными в равномерный светлоголубой цвет. Если мы возьмем днем разнообразно окрашенных креветок с самых различных водорослей и дадим в их распоряжение только одну водоросль одной окраски, то через более или менее короткий срок при некоторых

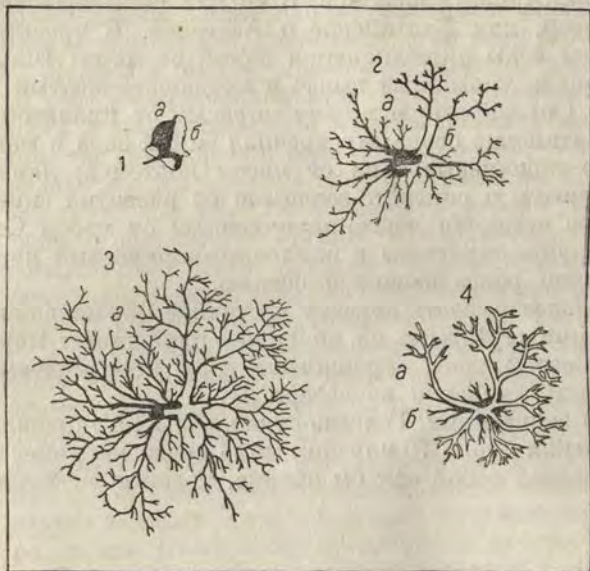


Рис. 176. Хроматофор креветки *Crangon vulgaris*.

Один и тот же хроматофор при нахождении животного: 1—на белом грунте, 2—на светлосером, 3—на темнокоричневом, 4—на желтом; а—темнокоричневый пигмент, б—коричнево-желтый пигмент.

хроматофор, окрашенных в различные цвета—желтый, красный и синий. Хроматофоры довольно крупны, и игра их видна на живых креветках при очень небольших увеличениях микроскопа. На рис. 176 изображен двуцветный хроматофор креветки *Crangon*, помещенной на разного цвета грунтах.

Маскирующиеся крабы, как *Hyas*, *Maia* и др., имеют на панцире и отчасти на ногах особые крючочки, на которые они надевают водоросли, гидроиды и другие предметы, гармонирующие цветом с окружающей средой. Приученные некоторое время жить в аквариуме с искусственно окрашенными в красный цвет стеклами они, получив в свое распоряжение для маскировки различно окрашенные бумажки, выберут из них и нацепят на себя именно красные, а не другие; в зеленом аквариуме они выберут зеленые и т. д. Конечно и здесь быть может они отличают не цвет, а только яркость окраски. Той же способностью, что и *Hippolyte*, обладает и обычная креветка *Palaemon*; но интересно, что в темноте

определенных условиях они все примут одинаковую окраску—именно одной этой водоросли. Если этим же креветкам дать в распоряжение все их прежние водоросли, то через несколько часов каждая из них поместится именно на ту водоросль, окраску которой она имела при поимке. Можно думать, что у них образуется как бы цветовой тропизм, вынуждающий их перемещаться на водоросль той окраски, к которой они привыкли раньше, а не иной. Слепленные *Hippolyte* теряют, как и *Idothea*, свою способность менять окраску; неслепленные меняют окраску путем большей или меньшей степени сокращения и расширения своих

или будучи ослеплена она через некоторое время приобретает ту ржаво-красную окраску, которая свойственна очень многим глубинным десятиногим ракам.

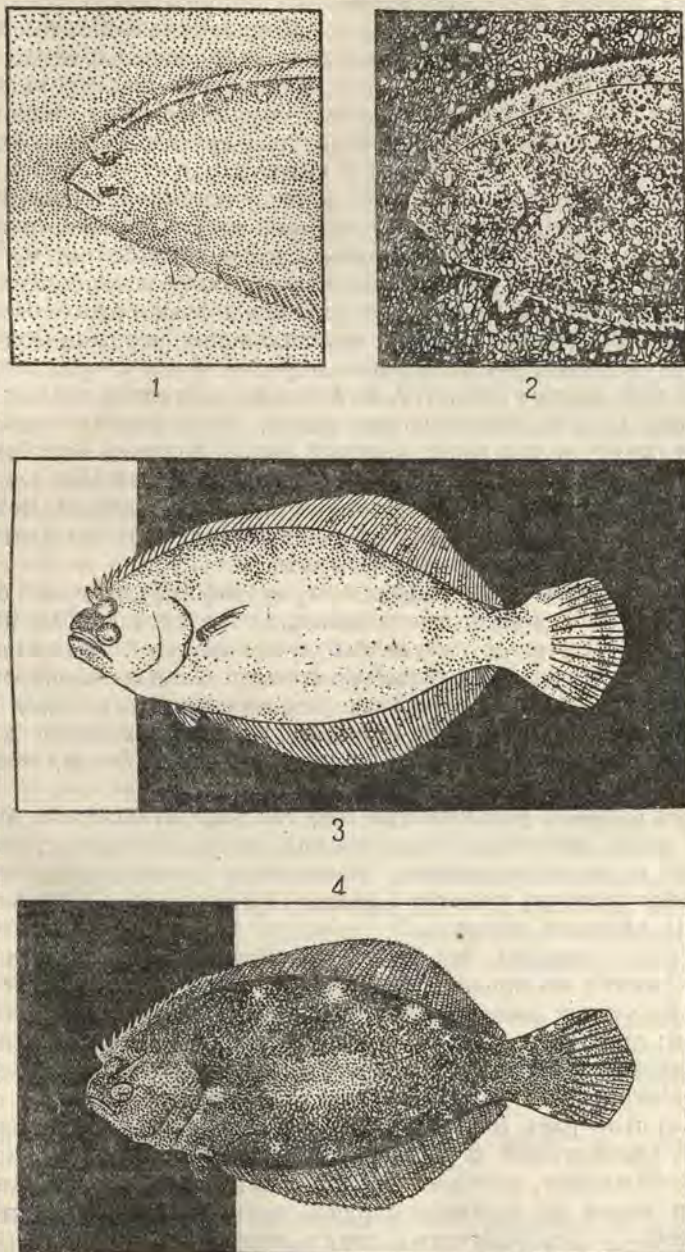


Рис. 177. Покровительственная окраска камбалы *Paralichthys albiguttus*.

1—окраска, принимаемая на одноцветном грунте, 2—на пестром грунте, 3 и 4—камбала принимает окраску того грунта, на котором лежит ее голова и который она видит своими глазами.

Активной гомохромией в высшей степени обладают и головоногие с их весьма сложно устроенными хроматофорами; известная окраска вызывается у них не только путем зрения, но и путем осязания с помощью

присосок; нащупывая скалы, они принимают темную окраску, нащупывая песок—светлую.

Уже у *Hippolyte* наблюдалась способность к активному воспроизведению не только цвета, но и рисунка окружающего фона. Максимум этой способности обнаруживается у камбал; зрячая камбала осуществляет окраской своей спины не только сплошной светлый и сплошной темный грунт, который она видит, но она способна имитировать и пестрый грунт из разнообразно окрашенных крупных или мелких камней (рис. 177, 1, 2); она воспроизводит и рисунок грунта в одном случае в виде крупных, в другом—в виде мелких пятен.

Если разрисовать дно бассейна в виде шахматной доски, один раз на крупные поля, другой раз на мелкие, сохраняя однако всегда одно и то же отношение всей черной площади ко всей белой, то и камбалы воспроизведут на своем обращенном к свету боку в первом случае крупные пятна, во втором—мелкие; на сплошном фоне белого бассейна камбала будет совершенно светлой, на сплошном черном—почти черной; ослепленная камбала на изменение окраски фона и среды не отвечает.

Очень простой опыт (рис. 177, 3, 4) доказывает, что камбала принимает окраску того грунта, который она видит. Если голова камбалы лежит на светлом грунте и она видит светлый фон, а все тело ее помещается на черном грунте, все равно вся камбала будет окрашена в светлый тон и ярко выделится на черном грунте; наоборот, если глаза камбалы видят черный грунт, все ее тело будет окрашено в темный цвет, хотя бы фактически она лежала и на совершенно светлом грунте.

В распоряжении рыб имеются хроматофоры черные, оранжевые, светложелтые, фиолетовые, зеленоватые, кроме того особые перламутровые, а у некоторых еще и диффузная голубая окраска. При наличии такого богатства аппарата становятся понятными замечательная игра и смена окраски, так хорошо всем известные у домашних макроподов или черноморского *Crenilabrus*, на теле которого может появляться и бесследно исчезать чернobarхатный рисунок в виде широкоячейистой, очень толстой сетки.

Изучение окраски усложняется еще тем обстоятельством, что на хроматофоры ряда животных—головоногих и ракообразных,—свет может действовать и непосредственно, растягивая хроматофоры при отсутствии промежуточного участия органов зрения и при полном исключении работы нервной системы.

Выше было указано, что многие глубинные организмы подобно пещерным являются неокрашенными; так, лишены пигмента или снабжены им в малой степени многие глубинные губки, кишечнополостные, черви и моллюски; имеются неокрашенные раки и рыбы, часть их закапывается в грунт, они бывают бесцветными вследствие такого образа жизни и в мелкой прибрежной зоне. Другие потеряли окраску вследствие отсутствия света. Но многие раки и другие животные окрашены, как указывалось, в красные, фиолетовые и черные тона и не теряют органов зрения. Имеются наблюдения, которые заставляют думать, что сохраняют красный цвет и глаза те глубинные раки, которые часть жизни проводят в виде личинок в поверхностных слоях моря.

По этому вопросу о взаимоотношении черной и других окрасок у живущих в темноте организмов интересны наблюдения над золотой рыбкой. При содержании ее в темноте в первый год она становится темнее, чем прежде, вследствие расширения черных хроматофор; при дальнейшем содержании в темноте хроматофоры постепенно исчезают, и рыбка снова становится золотой, но уже совершенно без черных хроматофор, которые были у нее прежде при ее жизни на свету, но оставались тогда в сокращенном состоянии.

Восприятие цвета водными животными

В настоящее время повидимому еще остается нерешенным вопрос о том, способно ли большинство низших организмов, считая в том числе и рыб, отличать цвета различной длины волны от наиболее длинных красного цвета до наиболее коротких фиолетового или же они этой способности лишены и могут ощущать только различные ступени яркости света или только определенные цвета.

Для нормального человека на дневном свету из всех лучей спектра наиболее яркими кажутся желтые лучи около спектральной линии *D*. Иначе повидимому ощущают рыбы, как например молодые *Atherina*. В нормальных условиях они являются всегда светолюбивыми формами; будучи помещены в лучах спектра, они в подавляющем количестве сосредоточиваются в зеленых лучах около линии *Eb*. Можно думать, что именно эти зеленые лучи кажутся им наиболее яркими, а не желтые, наиболее яркие для нормального глаза человека. Точно так же у головоногих моллюсков зрачок всего более сокращается от яркости освещения в зеленых, а не в желтых и не в голубых лучах. Однако для людей, пораженных цветной слепотой, не могущих различать цветовой окраски, наиболее яркими кажутся те же зеленые лучи, что и для рыб.

Другим примером являются дафнии. При определенной степени бокового освещения они распределяются равномерно по всему аквариуму; если усилить освещение или пустить голубые лучи, то в том и другом случае все дафнии направляются от источника света; если, напротив, ослабить освещение или пустить оранжево-красные лучи, то в обоих этих случаях дафнии направляются к источнику света. Если с одной стороны действуют одинаково усиленное освещение и голубые лучи, а с другой стороны—ослабленное освещение и красные лучи, то можно предположить, что голубые лучи ощущаются дафниями очень сильно (они бегут от них), а оранжево-красные—очень слабо. Однако, если мы возьмем среднее освещение и прибавим к нему оранжево-красную лампу, т. е. во всяком случае дадим усиленное освещение, дафнии все же пойдут к источнику света; между тем если бы они не ощущали красного цвета как цвета, они ввиду общего усиления освещения должны были бы идти от источника света; равным образом оказалось, что и голубой цвет показал свое отрицательное действие как при повышении, так и понижении общего освещения. Поэтому необходимо признать, что дафнии отличают красный и голубой цвета именно как цвета, а не как понижение или усиление яркости света (освещение).

В отношении рыб тоже удалось установить путем кормления, что некоторые из них, как например гольяны, отличают красные, голубые и зеленые цвета от серого, но не отличают красного от желтого.

2. Распределение и окраска водорослей в морских и пресноводных бассейнах

Уже давно было сделано наблюдение, что населяющие прибрежную зону зеленые, бурые и красные водоросли не образуют пестрого ковра, а, напротив, распределены вполне закономерно: именно выше всего поднимаются зеленые водоросли, глубже них поселяются бурые, а ниже бурых, уже в слабо освещенной воде, роскошно развиваются красные водоросли. Среди красных водорослей особую группу составляют пропитанные известью *Lithothamniae* (иначе *Nulliporae*). Определенные их виды часто скопляются в очень больших количествах в более глубоких слоях моря и являются обычно последними массовыми растительными донными организмами, которые ниже всех других спускаются

в глубину. Таковы многочисленные нуллипоровые банки на разных «secca» (остатках подводных вулканов) в Неаполитанском заливе, литотамниевые грунты у Шпицбергена, идущие на протяжении 4—5 миль и пр.; сюда же относится и филлофорное поле в Черном море, занимающее площадь в 50 миль длины, 40 миль ширины с господствующими глубинами в 40—50 м и сплошь заваленное красной водорослью *Phyllophora*. Такая последовательность в распределении водорослей осуществляется лишь постольку, поскольку дело идет о массовом распределении большинства видов. Отдельные роды тех же красных водорослей предпочитают слои воды около самого уровня моря, как например *Corallina*, *Melobesia* и другие, образующие по берегам Средиземного моря так называемые «кораллиновые тротуары». С другой стороны, некоторые зеленые водоросли опускаются очень глубоко; так, зеленая *Cladophora* из всех водорослей Черного моря уходит наиболее низко—до 88 м. Далее мы увидим, что глубинная последовательность водорослей—зеленые, бурые, красные—имеет за собой чисто физиологические основания; и если в современных морях эта последовательность не осуществляется во всей чистоте, то она могла осуществляться в морях более древних. Классы зеленых, бурых и красных водорослей могли образоваться на соответствующих им последовательных глубинах, и затем уже при дальнейшем геологическом развитии отдельные зеленые водоросли ушли в глубину, а отдельные красные поднялись наверх.

Как известно, зеленые растения, применяющие для синтеза органического вещества лучистую энергию солнца (фотосинтезирующие), наиболее плодотворно используют из всех лучей спектра на прямом солнечном свете менее рассеиваемые красные лучи (длина волны 0,68 μ), которые в этих условиях господствуют и которые поглощают хлорофил *a* (рис. 164, 5). При рассеянном свете господствуют более преломляемые лучи (длина волны 0,486 μ), которые и поглощают хлорофил *b*. Водоросли кроме хлорофила *a* и *b* содержат в себе и другие красящие вещества, от которых и зависит преимущественно окраска синезеленых, красных и бурых водорослей; именно синезеленые водоросли заключают фикоциан, красные—фикоэритрин (рис. 164, 4) и бурые—фикоксантин. Роль этих пигментов не совсем ясна, но по видимому они подкрепляют работу хлорофилла.

Зеленые водоросли живут в общем от 0 до 6 м глубины и используют красные лучи и синие, пропуская почти бесследно зеленые; у красных водорослей максимум ассимиляции приходится не на красные, а на желто-зеленые лучи длиной около 0,567 μ . И в том и в другом случае наиболее используются для фотосинтеза лучи дополнительные к окраске самого растения; у зеленых водорослей—красные, а у красных—желто-зеленые. Выше было указано, что на глубине 10 м от красных лучей остается только 2%. Отсюда понятно, что без особой нужды зеленые водоросли не будут спускаться глубоко. Между тем на той же глубине в 10 м от желтых лучей остается 32%, от зеленых еще больше. Ясно, что красные водоросли, для работы которых особенно пригодны именно эти лучи, будут жить в этих глубинах ниже зеленых водорослей, на глубинах, где для зеленых условия крайне тяжелы и невыносимы. Для бурой водоросли *Laminaria* доказано, что ее цвет является вполне точно дополнительным цветом к цвету воды на тех глубинах, где она процветает. Дополнительной оказалась и окраска красного коралла к свету в воде на глубинах около 50—100 м и окраска морской звезды *Pontaster*, живущей на глубине 114 м (рис. 164, 3).

Это явление дополнительной окраски организмов к окраске света в воде на данных глубинах носит название «хроматической адаптации». Хроматическая адаптация впервые была открыта при культуре сине-

зеленых водорослей *Oscillaria sancta* и других в монохроматическом свете. Оказывается, что эти водоросли становятся в красных лучах голубовато-зелеными, развивая особенно сильно фикоциан, а в зеленом свете—красными, развивая особенно сильно фикоэритрин. В голубом они становятся коричнево-желтыми.

В пресноводных бассейнах, именно в чистых холодных озерах альпийских предгорий, водоросли определенной окраски оказались тоже распределенными по зонам глубин: первая зона—от 0 до 6 м—занята зелеными водорослями, вторая—от 6 до 12 м—водорослями красного цвета и третья—неокрашенными. В общем получается параллель распределению водорослей в море: сверху—зеленые, ниже—бурые, ниже бурых—красные; и здесь и там водоросли красного цвета живут глубже зеленых. В пресных водах эта красная зона заселена не настоящими красными водорослями, не *Rhodophyceae*, а окрашенными в красный цвет диановыми, криптомонадами (*Rhodomonas*), перидиниями и хризомонадами, т. е. красная окраска водорослей на определенной глубине, вернее при определенной интенсивности и окраске господствующего там света, является признаком конвергентным, обнаруживается у различных по происхождению групп водорослей и вообще неразрывно связана с биотопом. Все эти водоросли, окрашенные в красный цвет, являются не только стеноолигофотными, но и стеноолиготермными организмами; сама красная окраска у водорослей пресных вод является частью наследственной, частью же это только окрашенные в красный цвет формы, которые на меньших глубинах окрашены в голубой или коричневый цвета.

Х. СВЕЧЕНИЕ МОРЯ И ГИДРОБИОНТОВ

В предыдущей главе были указаны те вольные и невольные отношения, которые существуют между организмами, населяющими данный бассейн, и тем светом, который в том или ином виде проникает в этот бассейн извне. Теперь, как антитезу, мы опишем так называемые светящиеся организмы, которые сами обладают способностью производить свет и являются внутренним, а не внешним источником света в бассейне.

Светящиеся организмы имеются и на суше, но там число видов, обладающих этой способностью, крайне ограничено—всего несколько бактерий, шляпочных грибов и небольшое количество насекомых. Почти отсутствует свечение и в пресных водах. Зато грандиозное явление свечения моря и нахождение глубоководных организмов, например рыб и головоногих, сплошь усеянных органами свечения, породили мнение о том, что светится почти весь планктон, а в глубинах моря, куда солнечные лучи почти не проникают, свет их заменяется лучами, идущими от светящихся глубинных животных. Однако с дальнейшим развитием морских исследований такое мнение в конце концов оказалось все же поэтическим увлечением. Достаточно указать хотя бы на то обстоятельство, что из 1 007 видов настоящих глубоководных рыб только 112 видов, всего лишь одна девятая часть, обладают этой способностью, а из планктических организмов светятся далеко не все, как бы грандиозно ни было само явление свечения моря. Далее было выяснено, что донные рыбы, прикованные к темным глубинам и не поднимающиеся в верхние слои, против всякого ожидания не светятся, а как светящиеся рыбы, так и ракообразные в подавляющем большинстве случаев являются или прибрежными организмами или обитателями сумеречной полусвещенной зоны или наконец формами, хотя и более глубоководными, но поднимающимися ночью в поверхностные слои. Однако все же имеется ряд сильно светящихся неподвижных организмов, живущих и на весьма значительной

глубине. Для всех моряков и жителей морских побережий свечение моря представляется обычным явлением, особенно усиливающимся в определенное время года, явлением то безразличным, то, наоборот, крайне досадным, когда блестят и загораются холодным огнем поставленные в море сети и испуганная рыба отходит от готовых словить ее орудий.

Естествоиспытатель в сотый и тысячный раз готов созерцать блестящую расплавленным серебром поверхность взволнованного моря или в тихую погоду следить за горящим следом, который остается сзади идущего своим путем парохода. Нырющие вокруг парохода дельфины кажутся тогда облаченными в широкие парчевые ризы, а планктическая сетка идет в море и приходит на борт вся в горящих мелких звездах с вершиной конуса, как бы залитой доведенным до белого каления металлом.

Рассматривая пойманный планктон под микроскопом, мы без труда и при небольших увеличениях заметим и виновников этого горящего и не жгущего холодного пламени; то будут в более северных морях *Peridinium* и *Seratium* из перидиней, ночесветка (*Noctiluca miliaris*) из цистофлагеллат и др.; без микроскопа бросится в глаза полуторасантиметровый шарктенофоры *Pleurobrachia*; те же формы вызывают свечение и у нас в Черном море. Под тропиками место *Noctiluca* занимают огненные шары *Pycnocystis*; там же и в Средиземном море светятся большие огненные тела *Pycnosoma* и цепи сальп из оболочников, различные медузы, ракообразные, моллюски и рыбы. В Индийском океане вода нередко горит ровным непрерывающим пламенем от наличия светящихся бактерий.

В настоящий момент нельзя сомневаться в органическом источнике свечения моря и должны быть отброшены все прежние теории вроде того, что в море светится фосфор (откуда еще и до сих пор не исчезнувший термин «фосфоресценция моря»), или теории вроде электризации воды или отдачи водой поглощенных днем лучей солнца и многие другие.

Море светится по-разному и разным цветом — в зависимости от того, какие именно организмы являются источником его свечения. Часть организмов светится непрерывно, другая, и повидимому наибольшая, — только при раздражении от волн, от весел и движения парохода, при ударе о другие организмы и пр.

Действительно непрерывное свечение дают повидимому лишь бактерии. Мелкие организмы, как жгутиковые, дают только в общей массе кажущееся нам непрерывным свечение моря; фактически каждый из них то гаснет то снова загорается. Большими светлыми искрами блестят мелкие рачки и небольшие медузы. Большие медузы и сальпы горят как «морские фонари» по выражению арабов или как слегка закрытый облаками месяц по мнению других.

Окраска света светящихся планктических организмов весьма разнообразна и воспринимается человеческим глазом весьма различно — в зависимости от состояния сетчатки наблюдателя. Свет перидиней описывается как голубоватый, зеленовато-белый и цвета расплавленного серебра. *Noctiluca* горят как голубоватые, белые или светложелтые звездочки; *Pleurobrachia* светит зеленым, *Verocé* — голубым цветом, пирозомы меняют свои светлые лучи из яркокрасного в оранжевый, зеленый и голубой; у головоногого моллюска *Pterygoteuthis* одни органы горят ультрамаринным, другие голубым, третьи красным светом рубинового оттенка. Большинство рыб светится зеленоватым светом, у других наблюдается игра цветов из белого в желтый, зеленоватый и голубой.

Светятся не только планктические, но и донные организмы. Когда участники экспедиции «Travailleur» и «Talisman» подняли драгу, заполненную горгониями, и отнесли улов в темную лабораторию, все большие и мелкие ветки кораллов загорелись и горели, то ослабевая, то усиливаясь и переливаясь при этом разными огнями — фиолетовым, пурпур-

ным, красным и оранжевым, голубым и всеми оттенками зеленого; другие горели иногда как раскаленное добела железо.

У одноклеточных организмов свечение связано с маслянистыми каплями, включенными в протоплазму клетки. У кишечнополостных, у низших червей и большинства моллюсков, у некоторых ракообразных имеются специальные железы, которые выделяют светящееся вещество. У других червей и ракообразных, у головоногих моллюсков и рыб имеются более сложные светящиеся органы, заключающие в себе не только железы, выделяющие светящееся вещество, но и целый ряд добавочных приспособлений. В конце концов сложный светящийся орган уподобляется светящемуся фонарю с собственным источником света, с рефлектором и сложными устроенными стеклами: с линзой, отражающим зеркалом и даже с цветными экранами.

Особых органов свечения не найдено у акалеф, *Campanularidae* и *Penatulidae*. У кольчатых червей, как *Acholoe ostericola*, светящиеся папиллы сидят по краям чешуй. На руках у офиуры *Ophiopsila annulosa* подсчитано до 20 000 светящихся иголок, покрытых светящимися железистыми клетками. *Pholas dactylus* выделяет из своих желез в особенно большом количестве светящуюся слизь. Светящиеся кожные органы головоногих окружены уже пигментным покровом, который защищает внутренние части тела головоногого от действия им же выделяемого света. Кроме пигментного покрова имеются еще рефлектор из веретеновидных клеток и линзоподобное образование, с помощью которого животное быть может способно концентрировать свет. Изображенный на рисунке 178, 3 светящийся орган *Calliteuthis reversa* снабжен кроме пигментного покрова, рефлектора и линзы еще расположенным впереди линзы слабо отражающим параболическим зеркалом, а снаружи перед зеркалом еще хроматофорами, которые служат вероятно цветными дисками, окрашивающими выделяемый *Calliteuthis* свет. Свечение происходит у головоногих обычно в самом органе, но некоторые выделяют слизь, которая светящейся полосой тянется за животным.

У низших ракообразных имеется простая железа, выделение которой начинает светиться только в воде. У высших ракообразных, как у *Euphausiacea*, и у головоногих мы находим пигментный покров, рефлектор и линзы, а между железой и линзой полосатые тела—рефракторы (рис. 178, 5).

Светящиеся органы рыб устроены весьма разнообразно. Насчитывается до 20 различных типов этих органов, которые распределяются у рыб в определенных пунктах по всему телу (рис. 178, 10).

В общем намечается такая эволюция этих органов. Наиболее простые—это шарообразные скопления светящихся клеток без какого-либо участия пигмента (рис. 178, 1). Затем появляется пигментный покров (рис. 178, 2) и наконец линза. У немногих рыб имеется выводной проток; у одних он замкнут, у других расширяется в складчатое мешковидное образование. Происходит ли у рыб выделение светящегося вещества в воду, как это делают некоторые ракообразные и головоногие, с точностью не установлено.

Все вышеописанные светящиеся органы животных в противоположность светящимся растениям и бактериям светятся либо только при раздражении либо (у высших организмов)—быть может по их воле. Однако у одной из немногих прибрежных светящихся рыб, именно у *Protoblepharon*, ее светящийся орган работает непрерывно. Он помещается в углублении под глазом, имеет длину 1 см и закрывает нижнюю часть глаза рыбы до зрачка. Этот светящийся орган снабжен хрящевой ножкой, мышцами и обладает известной степенью подвижности. Его свет «тушится» при натягивании органа темной кожей складкой (рис. 178, 7, 8).

В чем состоит сущность свечения, в настоящее время еще далеко не ясно. Твердо установлено только, что свечение связано с процессом окисления и при отсутствии свободного кислорода не происходит. Светящиеся органы фоллад, остракод, как и наземных светящихся насекомых, содержат два вещества—люциферин и люциферазу; люцифераза уничто-

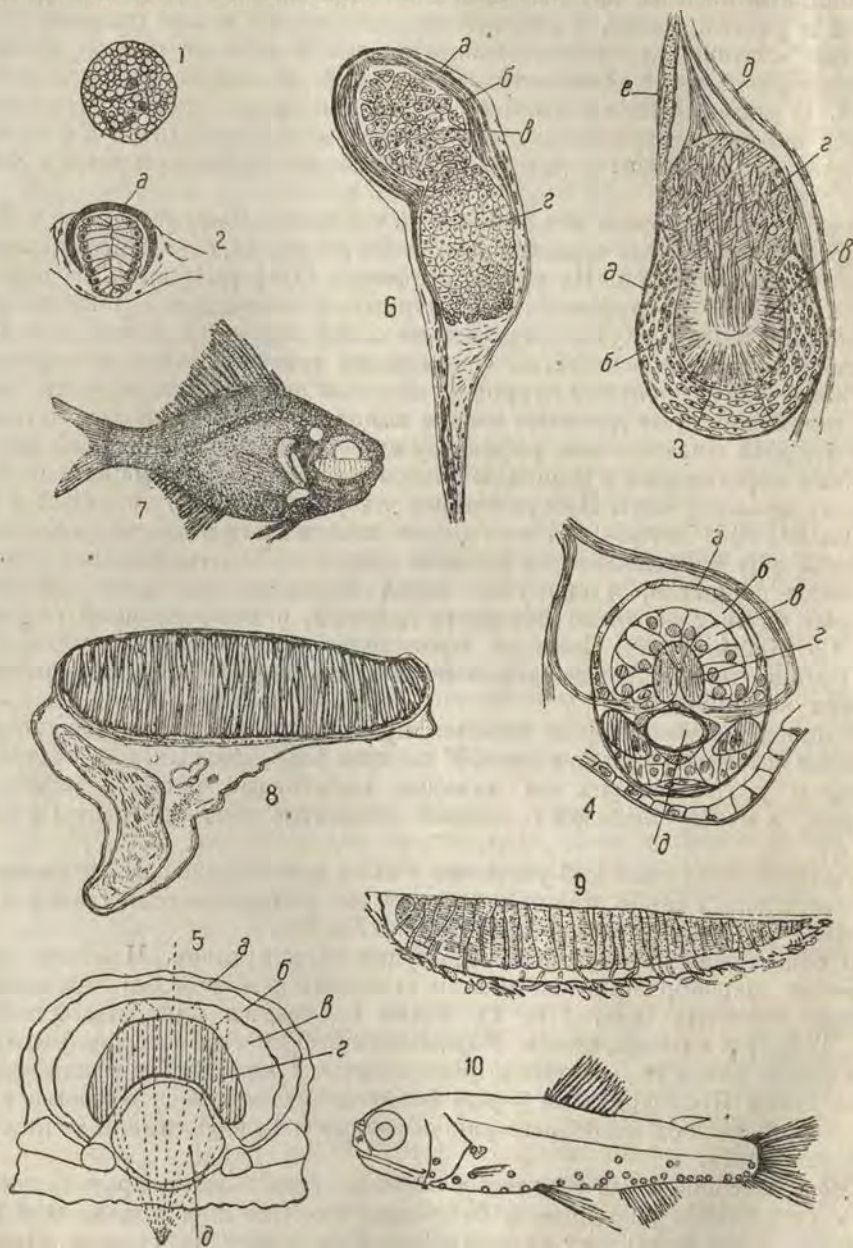


Рис. 178. Органы свечения водных животных.

1—простой, без пигмента, светящийся орган глубоководных рыб; 2—такой же орган, но пигментированный (а—пигмент); 3—светящийся орган головоногого *Caliteuthis reversa* (а—пигмент, б—рефлектор, в—светящееся тело, г—линза, д—хроматофоры перед зеркалом, е—зеркало); 4—светящийся орган мизиды *Nematoscelis mantis* (а—пигмент, б—рефлектор, в—светящийся орган, г—рефрактор, д—линза); 5—схема торакального светящегося органа *Nustiphanes conchii* (Malacostraca, Euphausiacea) а—пигмент, б—рефлектор, в—светящееся тело, г—рефрактор, д—линза); 6—светящийся орган рыбы *Arguropelecus affinis* (а—пигмент, б—рефлектор, в—светящееся тело, г—линза); 7—*Protoblepharon palpebratus* со светящимся органом под глазом; 8—разрез светящегося органа *P. palpebratus*; 9—светящаяся пластинка глубоководной рыбы; 10—распределение светящихся органов у *Myxostophidae*.

жается высокой температурой и является вероятно ферментом, каталитически обуславливающим окисление люциферина; эти вещества можно отделить одно от другого; при соединении в пробирке они дают свечение. У других светящихся животных эти вещества не могли быть обнаружены. Известно, что свечение не связано обязательно с жизнью самого животного; очень многие животные начинают светиться и после многолетнего высушивания, если их смочить водой.

За последнее время появился ряд работ, доказывающих, что свечение у некоторых головоногих, оболочников и наземных насекомых происходит благодаря наличию в светящихся органах симбионтных светящихся бактерий; эти бактерии, если судить по препаратам, передаются из поколения в поколение через яйца светящихся организмов. Однако фактически бактерии были выделены и дали светящиеся культуры повидимому только у светящихся головоногих, живущих в поверхностных слоях моря и имеющих открытые наружу светящиеся органы. Эти бактерии оказались неотличимыми от обычных светящихся морских свободно живущих бактерий. У очень молодых головоногих они не были обнаружены.

Для теории, объясняющей свечение организмов наличием симбионтных светящихся бактерий, значительное затруднение представляет то обстоятельство, что многие животные светятся только после раздражения, другие же способны произвольно давать и гасить свой свет, между тем как бактерии вообще светятся непрерывно.

Можно объяснить дело так, что нервы, связанные с светящимися органами, ведают не самим свечением, а например притоком кислорода или крови, и, регулируя последние, они регулируют свет бактерий. Некоторые анатомические данные для этого имеются. Однако несомненны и такие факты, когда (как например у светящихся ракообразных) мощный нерв входит в самую толщу светящегося органа; такое строение светящегося органа говорит уже против работы симбионтных светящихся бактерий.

Весь вопрос несомненно требует еще дальнейших углубленных исследований.

Что касается значения светящихся органов, то в своей общей совокупности они исполняют повидимому четыре задачи:

1) о с в е щ е н и е б л и ж а й ш и х п р о с т р а н с т в, как например у глубинного ракообразного *Stylocheiron*, где светящийся орган тесно связан с так называемым боковым глазом;

2) д л я п р и м а н и в а н и я д о б ы ч и служат светящиеся органы, расположенные на переднем конце тела, особенно около рта. Что светящиеся органы действительно пригодны для такой цели, доказывается опытом малайцев, которые ловят рыбу, употребляя в качестве приманки светящиеся органы только что описанной рыбы *Protoblepharon* (рис. 178, 7);

3) и з б а в л е н и е о т в р а г о в, ослепление врага светом наподобие того, как головоногие, спасаясь от врагов, ослепляют их, выпуская в воду облака туши;

4) к а к о т л и ч и т е л ь н ы й п р и з н а к для распознавания в темноте особей своего же вида, что особенно важно при отыскивании самцами самок в целях размножения.

Кроме живых организмов в море часто и очень сильно светятся самые разнообразные мертвые морские организмы и особенно мертвые рыбы. Свечение наступает обыкновенно через день-два после смерти организмов и обязано своим происхождением развитию светящихся бактерий *Bacillus photogenus*, *B. luminescens* и др. При дальнейшем разложении гнилостные бактерии берут верх над светящимися, и свечение прекращается.

ГЛАВА ДЕСЯТАЯ

ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ МЕЖДУ СОБОЙ И СРЕДОЙ. УЧЕНИЕ О ПИЩЕ (ТРОФОЛОГИЯ)

1. ПЕРВОПИЩА, ПРОИЗВОДИТЕЛИ, ПОТРЕБИТЕЛИ И ВОССТАНОВИТЕЛИ (ПРОДУЦЕНТЫ, КОНСУМЕНТЫ И РЕДУЦЕНТЫ)

Наличие в воде определенного количества пищи является для гидробионтов таким же внешним условием их существования, как и описанные выше факторы—соленость, температура и пр., но в то время как диапазон этих факторов мы легко определяли в граммах, градусах и других единицах и они изучены сравнительно хорошо гидрологами и географами, к изучению диапазона пищи в разного рода бассейнах мы только едва приступаем и дать ответ на вопрос о диапазоне пищи в масштабе вод всего земного шара совершенно еще не можем; несколько более изучены только пресные воды. Между тем вопрос об условиях питания гидробионтов является для гидробиологов одним из коренных; с ним неразрывно связаны как вопрос о количестве и составе населения в данном водоеме с точки зрения проблемы питания, так и более специальный вопрос о так называемой «производительности водоемов», т. е. главным образом о связи между количеством и составом беспозвоночных, служащих пищей рыбе, и количеством и составом самой рыбы. Вопрос о производительности водоемов мы будем обсуждать в главе XI, здесь же будем говорить непосредственно о составе пищи гидробионтов и применяемых ими способах добывания ее.

Автотрофные организмы, или производители (продуценты) органической пищи в бассейнах

Ряд бактерий, так называемых хемосинтезирующих, обладает совершенно исключительной способностью питаться и строить свое тело прямо и только из минеральных солей без всякого участия света и красящих пигментов. В этом отношении хемосинтезирующие бактерии противопоставляются основной массе всех растений, фотосинтезирующих, которые тоже строят свое тело из неорганических солей, но которым для этого необходимы еще солнечный свет и их собственный зеленый пигмент—хлорофил—и дополнительные пигменты, как фикоциан у синезеленых, фикоэритрин у красных водорослей и др.

Хемосинтетика, не нуждающаяся для своей жизни ни в солнце, ни в органических веществах, называются прототрофными, первично-питающимися организмами, «первичными едоками», как их называет Осборн. К хемосинтетикам относятся азотусвояющие, серные, водородные бактерии и особенно важные в круговороте веществ в воде и на суше нитрифицирующие бактерии, а также некоторые другие. Все они пользуются энергией окисления; нитрифицирующие бактерии окисляют NH_3 , серобактерии— H_2S , водородные бактерии— H_2 , железобактерии— FeO . Сходные с хемосинтетиками организмы были вероятно

первыми организмами, первыми существами, которые развились на земле из неорганических веществ.

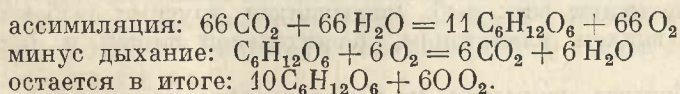
Нитрифицирующие бактерии окисляют аммонийные соли до азотной кислоты. Весь процесс протекает в две фазы. Первая фаза—работа нитрозных (нитритных) бактерий, как *Nitrosomonas* и др.,—идет по формуле: $2\text{NH}_3 + 3\text{O}_2 = 2\text{HNO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$; вторая фаза—работа нитратных бактерий, как *Nitrobacter*,—протекает по формуле: $2\text{HNO}_2 + \text{O}_2 = 2\text{HNO}_3$.

Минеральный раствор, в котором живут и процветают нитрозные бактерии, имеет следующий состав:

$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — 2 г	NaCl — 2 г
KH_2PO_4 — 1 г	FeO — 0,4 г
MgSO_4 — 0,5 г	Дестилированная вода—1 л

Ничего больше для питания нитрозных бактерий не требуется. Органические вещества, как пептон и сахар глюкоза, являются для них ядом и задерживают их развитие даже в таких ничтожных количествах, как растворы в 0,025%. Нитратная *Nitrobacter* чувствительна к органическим веществам гораздо меньше, чем *Nitrosomonas*. В живой природе, говоря вообще, нитратные и нитрозные бактерии встречаются в почве вместе, и в богатых органическим гумусом почвах нитрификация протекает весьма энергично. Объясняется это тем, что в хорошо аэрируемой почве разлагающие органическое вещество бактерии, как *B. gamosum*, работают настолько энергично, что в почве образуются участки, почти лишенные органического вещества, где и развивают свою работу нитрифицирующие бактерии. В результате работы этих трех групп бактерий умершие организмы дают азотнокислые соли, которые снова усваиваются зелеными растениями. Умершие организмы как бы возрождаются в других.

В главе о газах (стр. 250) мы говорили о том, что первым процессом фотосинтеза зеленых растений является вероятно формальдегид— НСОН ; уплотнением формальдегида образуется виноградный сахар— $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$, или же по старому более распространенному мнению сахар в зеленых растениях образуется по формуле: $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$. Правда, часть сахара сжигается растением в процессе дыхания, однако на свету эта величина сравнительно со всем образуемым сахаром весьма незначительна; наглядно это можно представить себе следующим образом:



Как прототрофные бактерии, так и зеленые и другие окрашенные фотосинтезирующие растения не нуждаются для своего питания в органических веществах; поэтому они называются автотрофными (от *autos*—сам и *trophe*—пища).

В гидробиологии принято называть автотрофные водные растения и соответствующих бактерий производителями (в том смысле, что они являются производителями органического вещества лишь из неорганического) или иначе продуцентами.

Гетеротрофные организмы, или потребители (консументы), органической пищи в бассейнах и другие группы организмов с иными способами питания. Все животные к синтезу органического вещества прямо из неорганического совершенно неспособны. Они получают нужные им органические вещества в готовом виде, как органические вещества растений или других животных; поэтому они называются гетеротрофными (от *heteros*—другой и *trophe*—пища). Обычно оба процесса—и синтез органических веществ растениями и питание животных—одинаково назы-

ваются питанием; однако многие ботаники выделяют синтез органических веществ растениями в особую функцию и полагают, что собственно питание начинается у растений, как и у животных, с одного момента — с начала усвоения органических веществ; только растения приготавливают себе это органическое вещество сами, а животные получают его извне в готовом виде.

Если оставить в стороне все те затруднения по вопросу о пище, о которых мы будем говорить ниже, и обратить внимание только на состав оформленной пищи, то всех водных животных, как и наземных, можно разделить на две группы: эврифагов (широкоядных), мало ограниченных в выборе пищи, и стенофагов (узкоядных), ограниченных в своем выборе пищи, своего рода специалистов; некоторые выделяют еще монофагов (однойядных), приспособленных к одному роду пищи. Монофагов всего более на суше, особенно среди насекомых; однако они встречаются и в море. Так, морской еж *Stongylocentrotus droebachiensis* в своем распределении тесно связан с распределением гидроидов, которыми он преимущественно питается. С большей или меньшей степенью эврифагии вообще связано все распределение животных: эврифагия понятно содействует широкому распространению животных, стенофагия, наоборот, его ограничивает.

Количество видов, поглощаемых одним организмом, особенно при питании планктоном, может быть громадно: в состав пищи молодых рыбок *Dorosoma cepedianum* входит 140 видов животных и растений из числа *Muxophyceae*, *Euglenidae*, *Peridineae*, *Diatomeae*, *Desmidiaceae*, протоккокковых и нитчатых водорослей, затем ветвистых и веслоногих раков, колероваток и простейших. В 1 мм³ содержимого кишечного канала одного экземпляра асцидии *Styela* было найдено более сорока видов различных животных и растений (рис. 185). Количество поглощенных особей животных в одном желудке рыбы, не говоря уже о китообразных, может доходить до многих десятков тысяч, например до 50 000 экземпляров *Bosmina* в желудке сига *Coregonus*.

К водным организмам приложимо и обычное деление животных на всеядных (питающихся и животными и растениями), хищников и растительноядных. Рыбоводы совершенно искусственно, руководясь своими целями, делят рыб на хищников и мирных, причем хищниками они называют всех рыб, питающихся другими рыбами, а мирными — питающихся планктоном, растительной пищей и беспозвоночными.

Если обратить внимание не на разнообразие и состав пищи, а на те районы моря, из которых она добывается, то прежде всего довольно ясно выделяется группа сестоноядных животных — сестофагов, пожирающих с выбором или без выбора планктические организмы (планктон и нектон) или плавающий детрит, или то и другое вместе.

Антитезой сестофагов являются организмы, которых можно назвать бентофагами, придонноядными; они питаются не планктическими, а придонными, бентическими организмами, как животными, так и растениями, и донным детритом.

Из группы сестофагов можно выделить подгруппу нектофагов, пожирающих нектические организмы, преимущественно рыб и крупных головоногих, и группу планктоноядных, питающихся живым планктоном.

Из группы бентофагов выделяется группа специально грунтоядных. Грунтоядные забирают в свой кишечник самый грунт, ил и песок с большим или меньшим количеством детрита и питаются фактически как детритом (детритоядные), так и разнообраз-

ными мелкими животными и растениями, которые им попадают вместе с грунтом.

В области ила основной пищей, потребляемой донными организмами, является детрит. Поскольку он разлагается при участии кислорода и минерализуется, мы в данном случае должны сказать, что количество пищи и количество кислорода (O_2) находятся между собой в обратном отношении. В схеме иловые организмы принуждены делать выбор между двумя биотипами ила, из которых один богат пищей и беден O_2 , а другой богат O_2 и беден пищей.

В пресноводных бассейнах высшая растительность, а в морях бентические водоросли несмотря на все их обилие играют как непосредственная пища животных весьма незначительную роль. Так, в пресных водах живые растения используются почти только личинками насекомых, которые минируют листья, и моллюсками. Редким примером рыбы, предпочитающей растительную пищу, является пресноводная красноперка *Scardinius erythrophthalmus*. Из растительноядных морских рыб отметим род *Voors* из семейства «морских лещей» (*Scaridae*). В этом отношении разница между сушей и водой разительна, только на суше мы имеем растительно- и специально травоядных животных.

Некоторую роль как пища играют наросты на высших растениях и водорослях. Наросты и обрастания подводных предметов, состоящие в пресноводных бассейнах преимущественно из мелких водорослей, служат пищей части моллюсков, как *Limnaeidae*, ряду хиромид и некоторым рыбам. Но отмершая растительность, ставшая детритом и составной частью ила, играет решающую роль в питании пожалуй основной массы донных животных, которая является детритоядной. Примером в пресной воде могут служить массами живущие в илу *Tubificidae*, *Chironomidae* и моллюски. Только одна *Cerethra* ведет хищный образ жизни и питается мелкими ракообразными, особенно циклопами.

Очень многие бактерии и грибы, лишенные хлорофиллоносного аппарата, тоже являются гетеротрофными организмами. Гетеротрофные растения распадаются на две основных группы: на сапрофитов и паразитов. Для нас особенно важны первые: они питаются мертвыми остатками животных и растений, причем минерализуют эти остатки, доводя их нередко до углекислоты, амиака и воды, и таким образом снова делают их доступными для автотрофных растений—продуцентов. Поэтому эти организмы носят в гидробиологии название редуцентов, или восстановителей.

Все же гетеротрофные организмы объединяются термином консументы, или потребители, поскольку они употребляют в качестве пищи готовое органическое вещество.

Итак, в отношении имеющихся и образующихся в воде пищевых органических веществ все водное население распадается на три основных группы: продуцентов, консументов и редуцентов. Однако эти группы, хорошо выраженные в лице типичных представителей, не являются изолированными, а связаны переходными организмами, утилизирующими растворенные в воде органические вещества. Так например имеются растения амфитрофные, как *Scenedesmus*, который наряду с усвоением углекислоты усваивает и органический азот. Еще чаще встречаются миксотрофные растения, которые наряду с усвоением углекислоты усваивают и углерод органических углеродистых соединений, как например диатомей, хроматофоры которых часто бледнеют при жизни в воде, богатой органическими соединениями. Сюда же относятся и ряд перидиней; поэтому например *Peridinium willei* живет у нас в воде сфагновых озер, где минеральных солей имеется самое ничтожное количество. В глубинных слоях озер развита специальная формация ге-

геротрофных жгутиковых, которые живут, с одной стороны, на счет трупов из верхних слоев планктона, а с другой—на счет продуктов выщелачивания ила.

Поскольку первопищей для гидрофауны являются в основе автотрофные зеленые растения, в зависимости от света не опускающиеся ниже определенных глубин (см. главу девятую), мы можем различать в пищевом отношении районы бассейнов самостоятельные, или независимые, и зависимые; зависимыми являются следовательно сублиторальная и глубинная зоны пресных вод и батимальная и абиссальная—морей и океанов. Население этих зон получает пищу в виде трупов животных и растений и детрита, падающих из верхних слоев. При этом принято говорить о дожде трупов. Однако в общем это едва ли справедливо: дождь трупов пока нигде не уловлен, а заведомо известно, что трупы определенных организмов растворяются еще в верхних слоях. Трупы конечно падают, но повидимому не в таком количестве, какое требуется понятием дождя (см. ниже о теории Пюттера).

II. ЯВЛЕНИЯ, ОСЛОЖНЯЮЩИЕ ИЗУЧЕНИЕ ПИЩИ ГИДРОБИОНТОВ

Пища главная, побочная, случайная, заменяющая и вынужденная. При изучении пищи пресноводных рыб путем обычных вскрытий и исследования содержимого желудка совершенно точно установлено, что почти каждая из них, кроме главной, основной пищи, наряду с ней, а также при ее отсутствии или недостатке питается целым рядом других организмов, так что у этих рыб кроме главной можно отличать еще пищу побочную, случайную, заменяющую и вынужденную. Главной пищей карпа является хирономус, при его обилии он им исключительно и питается; если нет хирономуса, он поедает червей коретр, поденок и гаммарусов—побочную пищу; в прудах ему часто кидают лушины, он охотно их ест, но это его случайная пища. Главной пищей ерша тоже является хирономус, как и у карпа; но при определенных условиях он не может достать хирономусов и тогда переходит на заменяющую пищу—моллюсков; главная пища уклейки—воздушные насекомые, падающие в воду; осенью с исчезновением насекомых она переходит на заменяющую пищу—планктон. Вынужденной пищей, к которой рыба обращается при нужде, во время голода, почти для всех рыб является планктон; так, планктон пожирает при нужде взрослая плотва (*Rutilus rutilus*). Пища меняется с возрастом рыб и по временам года.

Все эти осложнения в питании рыб имеются конечно и у остальной гидрофауны, но в этом отношении сделано еще очень мало наблюдений.

Из того факта, что тот или иной организм находится в желудке данного животного, еще нельзя делать вывода, что это животное данным организмом и питается. Многие водоросли проходят через кишечник веслоногих и ветвистоусых рачков, почти не изменяясь; можно думать, что пищевая роль их в данном случае равна почти нулю. Установлено, что зимние яйца ветвистоусых рачков и обычные яйца циклопов проходят, не перевариваясь, через весь кишечник рыбы и, выйдя из него с испражнениями, развиваются в воде далее во взрослый организм без всякого для себя ущерба.

Способность голодать. Многие водные организмы способны голодать и притом некоторые в течение очень продолжительного времени. Лентовидная планктическая личинка угря, известная под именем *Leptocephalus*, во время всего процесса своего превращения, который тянется около года, не принимает никакой пищи, причем уменьшается в своих размерах. Длина личинки доходит до 73 мм, а длина выходящего из нее угорька не превосходит 66 мм. Входя в Рейн, лососи остаются там,

смотря по обстоятельствам, 5, 10, 12 и даже 15 месяцев, и за все это время ничего не едят. Между тем они совершают большую работу, поднимаясь вверх против течения вплоть до самых мелких, быстро текущих притоков, где совершается икрометание. Яичник самки, составлявший вначале только $\frac{1}{4000}$ часть ее веса, в конце оказывается равным почти $\frac{1}{3}$ всего ее веса. Вся работа движения и развитие половых продуктов совершаются за счет боковых мышц тела, претерпевающих жировое перерождение. Вес мышц, управляющих плавниками, и сердца остается неизменным. То же наблюдается у дальневосточных лососей, у печорской семги и др. Вообще все «лососи, войдя в пресную воду, прекращают питаться». Во время нереста обычно перестают принимать пищу многие рыбы, как например плотва и другие представители рода *Rutilus*. Личинка жабы-повитухи (*Alytes*), достигнув величины 8 см, перестает принимать пищу и 5 недель живет на счет своего пятисантиметрового хвоста, развивая в то же время свои конечности. Зимой карпы, залегшие в ятовых (ямах), красная рыба, лещи и др. тоже почти не питаются.

Все это может ввести в заблуждение исследователя пищи рыб. Однако можно думать, что для некоторых рыб голодание является хроническим и для них нормальным явлением; так, многие глубоководные рыбы имеют большую голову, широкую пасть, тощее тело—все признаки, характерные и для голодающих рыб поверхностных слоев.

Мы думаем, что именно из-за сложности вопроса один из исследователей пищи пресноводных рыб пришел к выводу, что в конце концов рыба ест то, что приходится, что ей попадает; это едва ли правильно, так как известны случаи, когда рыбы умирали с голоду еще при наличии в бассейне организмов, съедобных для других рыб.

III. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

1. Теория Пюттера о питании водных организмов растворенными органическими веществами

В отношении изучения пищи далеко еще не закончен даже простой просмотр содержания кишечников всей гидрофауны; соответствующая литература еще очень незначительна. Еще более осталось сделать по указанному выше вопросу об использовании пищи, что может быть решено только экспериментально; тем же путем должен быть решен вопрос о том, насколько выбирает или вообще не выбирает животное свою пищу, особенно при питании планктоном; этот вопрос связан с предыдущим, и можно думать, что чем больше выбор, тем больше будет и использованность пищи, и наоборот. Надо решить также, как часто возобновляется содержимое кишечника, без чего все наши количественные исчисления по использованию пищевых запасов бассейна будут крайне неосновательны, а сделано в этом отношении еще очень мало.

Еще более трудным оказалось решение вопроса о пище после появления в 1909 г. работы Пюттера «Die Ernährung der Wassertiere» («Питание водных животных»). Автор следующими словами резюмирует свою работу: «Питание большей части форм совершается не так, как полагали до сих пор, по грубой аналогии с млекопитающими и птицами, а именно, что принимается оформленная (в виде организмов) пища, которая при пищеварении распадается и растворяется, а затем уже в таком виде всасывается; напротив, большое число животных и специально абсолютно мелкие формы всех типов, поскольку они живут в воде, принимают свою пищу прямо из воды в растворенном виде». Пюттер следовательно полагает, что очень многие водные животные питаются осмотически наподобие гетеротрофных растений или внутренних паразитов, окруженных готовой,

растворенной пищи. Растворенными органическими веществами по его мнению являются главным образом продукты жизнедеятельности водорослей и бактерий. В настоящее время имеются данные, что планктические водоросли ассимилируют органических веществ гораздо больше, чем может поместиться в их теле; избыток выделяется в воду более или менее в виде слизи.

Если все это справедливо, то питание водных животных в корне отличается от питания воздушных, так как в воздухе никаких растворенных органических веществ быть не может. Тем интереснее тот путь, которым шел Пюттер для доказательства своих положений. Прежде всего он определяет количество кислорода, поглощаемого организмом в единицу времени. Это количество кислорода дает возможность вычислить то количество органического вещества, которое будет сожжено этим кислородом и которое организм затратит на свои жизненные процессы. Для того чтобы пополнить убыль своего тела, организм должен получить это количество органического вещества извне в виде пищи. Количество пищи для планктоноядных животных, заключающееся в виде планктона в определенном объеме воды, известно. Проведя всю эту работу, Пюттер нашел например, что губка *Suberites domuncula* объемом в 60 см³ для своего питания планктоном должна пропускать через свое тело ежедневно 240 л морской воды, т. е. количество, в 40 000 раз превышающее ее собственный объем, что конечно невозможно. Произведя новые анализы морской воды, он доказывает, что в ней имеется углеродистых соединений в 30 раз более, чем принималось до сих пор. Он находил в литре чистой воды 92 мг углерода; это количество оказывается в 24 000 раз более, чем количество углерода, заключающегося во всех организмах, населяющих тот же литровый объем воды. То же оказалось и относительно азота: на 0,248 мг азота в организмах он нашел растворенных азотистых комплексных соединений в воде 360 мг, т. е. в 1450 раз более. Он полагает поэтому, что едва ли возможно, чтобы углерод и азот оказались в море в минимуме и могли бы быть целиком использованы организмами.

Эти органические соединения, растворенные в морской воде, попадают в животных или через всю поверхность их тела, если она это допускает, или через специальные, более проницаемые оболочки, например жабры; тогда один и тот же орган будет служить и для дыхания и для питания; этим Пюттер думает объяснить кажущееся излишним развитие жабр у некоторых животных. Например медуза *Rhizostoma* и сальпа *Salpa tillesii* имеют одинаковый живой вес и одинаковое количество сухого вещества; между тем не имеющая жабр медуза поглощает в час 0,808 мг кислорода, а снабженная жабрами сальпа только 0,159 мг. Можно думать, согласно Пюттеру, что жабры у сальпы играют главным образом роль аппарата, воспринимающего растворенные органические вещества.

Оформленная пища, нужная для ризостомы, заключается в 5580 см³ воды; то же самое количество пищи в растворенном виде содержится всего в 44 см³ воды из того же самого места, а количество кислорода, нужного той же ризостоме, — в 109 см³ воды. Пюттер воспитывал золотых рыбок, асцидий и актиний в растворе аспарагина, глицерина и соматозы и всюду находил доказательства тому, что водные организмы, даже высшие, действительно усваивают растворенные в воде простые органические вещества.

Пюттеру возражали сначала очень сильно; указывали и на ошибочность его химических анализов и на то, что организмы, с одной стороны, могут долго обходиться без пищи, а с другой — могут питаться и наннопланктоном, который был открыт вскоре после появления работы Пюттера и который подобно бактериям может размножаться очень быстро. Затем вышел ряд работ, которые говорили то в пользу теории Пюттера, то про-

тив; в 20-х годах появились работы, говорящие в пользу теории. Было изучено например питание *Paramecium*, *Colpoda*, веслоногих рачков и головастиков. Чистая культура парамеций, совершенно генотипически однородная, происшедшая путем деления одной особи в стерильных условиях, в течение трех месяцев быстро росла и размножалась в жидкости, составленной из разных неорганических солей и органических веществ, как глюкоза, лейцин и пр., при реакции среды 7,4 и при полном отсутствии какой-либо оформленной пищи. *Colpoda* прекрасно жили в растворе неорганических солей и амония глицерофосфата. Головастики *Rana temporaria* были разделены на две порции; одна голодала в чистой воде, другая жила в растворе из пептона и сахарозы (1—5 г), или в растворе (0,5—4 г на литр) биоклеина (из ростков злака); через три недели головастики в чистой воде умерли; биоклеинные нормально превратились в лягушат; пептонные развивались медленно, но все же дали одного лягушонка. У опытных животных увеличивались и длина тела и вес, как живой, так и сухого вещества. При прибавлении к нормальной пище как биоклеина, так и пептона рост животных увеличивался сравнительно с обычным на 49%, живой вес—на 248%, а сухое вещество—на 241%.

Около 1924 г. вышел ряд работ Пюттера над питанием *Soropoda*. В этих работах Пюттер детально разбирает все возможные пути питания этих рачков и приходит к заключению, что 97—98% их потребности в пище покрываются растворенными веществами и только 2—3%—той или иной оформленной пищей. Последняя при всем своем незначительном количестве является тем не менее крайне важной как источник получения дополнительных веществ, вероятно витаминов.

Оставаясь на почве своей прежней методики—определения кислорода, поглощенного организмом, Пюттер прежде всего устанавливает чисто математическим методом (путем определения коэффициента корреляции), что существует несомненная корреляция, соотношение, между количеством кислорода, поглощенного определенным количеством рачков в определенном объеме за определенное время, и следующими четырьмя, относящимися к тому же объему воды, величинами: 1) объемом крупных планктических водорослей, 2) объемом мелких, карликовых водорослей, неулавливаемых ситом № 25, 3) поверхностью всех водорослей и 4) количеством света, падающего на поверхность моря. После установления математическим путем корреляции остается еще большая задача—выяснить, в чем именно эта корреляция заключается. Для этого необходимо знать все возможные пути питания. Пути эти следующие:

1. В планктоне имеются крупные планктические водоросли, но в кишечном тракте веслоногих они почти совершенно не встречаются; поэтому можно быть вполне уверенным, что установленная математическая связь между объемом крупных водорослей и количеством поглощенного рачками кислорода кроется в чем-то другом, а не в прямом питании рачков этими водорослями.

2. Более мелкие карликовые планктические водоросли, как некоторые *Thalassiosira*, *Coscinodiscus*, *Coccolithophoridae* и ряд других, несомненно и далеко не редко встречаются в кишечнике веслоногих. Однако нельзя не отметить, что многие водоросли проходят кишечник проглотивших их веслоногих, повидимому не перевариваясь. Допустим все же, что они перевариваются целиком; тогда, зная количество рачков и наннопланктона в определенном объеме воды, мы можем (предположив, что эти рачки нацело съели и усвоили весь наннопланктон) выяснить разницу между тем количеством кислорода, которое фактически потребляли рачки, и тем количеством, которое необходимо для сжигания всего имеющегося в их распоряжении наннопланктона. Оказывается, что всегда рачок потребляет кислорода в среднем в 2—3 раза более, чем его

нужно для сжигания всего наннопланктона (от минимум 1,32 до максимум 8,95 раз); значит пожирание наннопланктона не удовлетворяет всей потребности рачков в пище. Далее, приняв во внимание, что фактически наннопланктон никогда не уничтожается целиком, можно установить, что таким путем удовлетворится только от 2,5 до 3% всей потребности *Copepoda* в пище. Иначе говоря, роль наннопланктона как пищи в количественном отношении сводится почти на нет; следовательно и здесь установленная корреляция кроется не в прямом поедании рачками наннопланктона.

3. Предположим, что рачки питаются бактериями. Однако, даже допустив, что в 1 см³ имеется 5 000 000 бактерий, все их количество в 100 л может потребовать на свое сжигание только 7 мг кислорода, а живущие в тех же 100 л воды рачки фактически потребляют летом от 17 до 22 мг кислорода.

4. Еще одним источником питания может быть растительный детрит, который играет такую большую роль в круговороте веществ у берегов Дании в Каттегате. Веслоногие рачки, живущие под 1 м² поверхности Немецкого моря, берут в год 390 г кислорода, иначе около 1 300 калорий; поскольку установлено, что обмен веществ бактериями моря в 5 раз больше обмена его у *Copepoda*, а бактерии не могут утилизировать детрита,—общее количество детрита под 1 м² поверхности должно дать и рачкам и бактериям вместе по меньшей мере в шесть раз (5+1) более 1 300 калорий, т. е. не менее 7 800 калорий. Между тем 1 м² хорошей почвы при хорошем урожае дает яровой пшеницы и овса всего на 6 270 калорий. Едва ли возможно предположить, что морские водоросли и луга морских трав давали более органического вещества, чем хорошая пашня. И этот источник пищи для *Copepoda* оказывается следовательно недостаточным; его не в состоянии покрыть и детрит с суши, слишком незначительный сравнительно с поверхностью океанов.

5. Пищевой дождь, или дождь трупов. Казалось бы, что поскольку растения несомненно являются первопищей животных, слой планктона с наибольшим количеством растений должен бы быть населен и наибольшим количеством животных; однако на деле такое предположение не оправдывается. Один из примеров распределения планктических животных и растений представляется в следующем виде:

Глубина в м	Число растений	Число животных
0—200	122 334	53 631
1 300—1 500	35	1 000

т. е. в слоях 1 300—1 500 м глубины, сравнительно с поверхностными, число растений уменьшается почти в 3 500 раз, а количество животных только в 50 раз.

В океане даже при наличии теневой планктической флоры, связанной с глубинами 80—200 м, ниже 200 м (от 200 до 400) растений почти нет, равно как нет их и глубже; между тем планктические животные—*Copepoda*, *Ostracoda*, *Amphipoda* и *Euphausiacea*—именно в этих слоях (200—400 м) особенно процветают. Одним словом оказывается, что планктические животные находят себе пищу всего более в тех слоях, которые лежат ниже границы растительного планктона; иначе—масса животных живет ниже массы растений. Отсюда и из теоретических соображений и возникло весьма распространенное учение, что животные более глубоких слоев, и специально абиссальных, питаются трупами организмов, которые дождем падают из верхних, производительных слоев воды. Однако легко доказать, что этот дождь трупов есть вероятно в большой степени умозри-

тельное построение. Фактические наблюдения например над кокколитофорами показали, что их мертвые раковинки (оболочки) совершенно точно отражают картину распределения живых, с очень небольшим сдвигом книзу. Максимум живых (2 980 в 1 л) и максимум пустых раковин (244 в 1 л) оба одинаково приходится на глубину около 50 м; на глубине 431 м имеем лишь 2 живых и 8 раковин, а на глубине 631 м живых нет совершенно, но и раковин только 6,—минимальное число сравнительно со всеми вышележащими слоями. Но пустые раковины в пищу веслоногим не годятся. Более крупные водоросли и животные после смерти опускаются глубже с нерастворенной целиком плазмой, но они как раз и не служат пищей рачкам; поэтому учение о дожде трупов к питанию веслоногих совершенно неприменимо, а ведь именно веслоногие образуют основную массу животного планктона.

6. Коллоидальные ассимиляты водорослей, образующие пылевой детрит. Науман, изучая питание пресноводных рачков и убедившись в недостаточности для них оформленной пищи, пришел к убеждению, что животные отфильтровывают себе и питаются пылевидным детритом, который образуется коллоидальными ассимилятами, выделяемыми водорослями в окружающую их воду. Таким образом водоросли являются для этих животных скорее пищевыми фабриками, а не самой пищей. Такого рода питание очень хорошо согласовалось бы с установленной корреляцией между поглощаемым рачками количеством кислорода, с одной стороны, и поверхностью всех водорослей и количеством света на поверхности моря—с другой. К сожалению, если путем ультрафильтрации (т. е. фильтрования через шамберляновский фильтр из неглазированного фарфора, через коллоидальные пленки и пр.) и можно удалить из воды более грубые дисперсные коллоиды, то освободить рачков от нормально окружающей их воды с могущим быть в ней детритом совершенно не удастся. Поэтому и нельзя пока поставить опытов, которые категорически решили бы вопрос. Вспомним однако, что никакого детрита, ни более крупного, ни пылевидного, под микроскопом в воде открытого океана пока еще не обнаружено. Затем оказалось, что бактерии, как в просто, так и в ультрафильтрованной воде поглощают одинаковое количество кислорода. Если бы пылевой детрит имелся, то трудно предположить, чтобы бактерии его не утилизировали и таким образом не подняли своего потребления кислорода.

Итак, несмотря на то, что казалось бы теоретически веслоногие могли получать себе пищу, идя по всем шести вышеупомянутым путям, фактически повидимому ни один из этих путей сам по себе, ни все они в общей совокупности не могут дать веслоногим столько пищи, сколько веслоногие фактически потребляют.

Остается еще один, седьмой путь—питание растворенными веществами.

7. Растворенные питательные вещества. Найдено, что в воде Кильской бухты содержится в 1 л воды до 13 мг органического углерода, что соответствует 34,7 мг сахара. Для сжигания этого углерода до CO_2 требуется до 37 мг кислорода. Между тем для сжигания всех водорослей, живущих в 1 л, надо только 0,092 мг, т. е. по крайней мере в 365 раз менее. Отсюда ясно, насколько велики эти запасы растворенного органического вещества. Могут ли ими питаться животные? Все согласны, что бактерии питаются растворенными органическими веществами осмотически, через всю поверхность своего тела. Что же мешает допустить такой же способ питания и для водных животных, в частности для веслоногих? Быть может то обстоятельство, что последние покрыты хитином? Но ведь определенный хитин по наблюдениям над насекомыми оказался проницаемым для кислот и щелочей. Далее не забудем, что была найдена очень определенная корреляция между количеством

кислорода, поглощаемого рачками, и количеством кислорода, поглощаемого бактериями; это снова указывает на возможное единство их пищи. Мы видели, что поглощение кислорода рачками коррелирует и с солнечным светом, падающим на поверхность моря, и с общей поверхностью всех водорослей; все это будет вполне понятно, если мы примем, что пища рачков в основе составляют растворенные в воде ассимиляты водорослей.

Точного химического анализа этих ассимилятов мы еще не имеем; теоретически можно считать их близкими к виноградному сахару, мылам и глицеринам, и опыт действительно показывает, что это предположение имеет за собой большие основания. Опыт состоит в том, что рачки содержались в двух различных аквариумах: в одном—с обычной водой, в другом—с прибавлением сахара в количестве 10 мг на 1 л. Во всех случаях, когда прибавлялся сахар, при всех прочих равных условиях потребление рачками кислорода непременно возрастало более, чем в четыре раза. При таких данных едва ли приходится сомневаться в возможности для рачков питаться растворенными органическими веществами.

Остается конечно следующий вопрос: если рачки в основе питаются растворенными органическими веществами, то к чему у них служит хорошо развитый кишечник, к чему разные, часто сложные приспособления для лова добычи (например наннопланктона), составляющей всего 2—3% общей потребности в пище? Можно думать, что эти 2—3% дают рачкам необходимые для их существования витамины. А витамины в водорослях действительно найдены,—пока еще только в таких, как *Nitzschia*, затем *Ulva*, *Cladophora* и *Polysiphonia*. Поэтому на основе всего вышесказанного мы должны признать согласно Пюттеру, что в центре питания веслоногих лежат растворенные в воде ассимиляты водорослей, а оформленная пища служит главным образом для получения витаминов, которые в ассимилятах совершенно отсутствуют, а потому и оформленная пища, столь незначительная по количеству, играет неизмеримо громадную роль по своему качеству и может оправдать самые сложные приспособления для своего получения.

Н. В. Беклемишев (1928 г.) воспитывал личинок *Anopheles maculipennis* в профильтрованной воде из реки Камы, причем сосуд мылся, а вода сменялась каждый день. Никакой оформленной пищи в такой воде не было, и тем не менее оказалось возможным довести часть личинок до четвертой линьки. Кишечники у личинок были либо пусты либо содержали небольшое количество желтоватого бесструктурного вещества. Н. В. Беклемишев полагает, что растворенные органические вещества, белки, жиры и углеводы находятся в воде в коллоидальном состоянии и что личинки *Anopheles* способны своим коловращательным аппаратом отфильтровывать эти коллоидные частицы. Поставленные опыты доказали, что личинки *Anopheles* действительно способны отфильтровывать и заполнять свой кишечник частицами туши размером от 1 до $\frac{1}{10}$ микрона, а также и настоящим коллоидным раствором коларгола. Итак, мы должны признать во всяком случае хотя бы частичную возможность личинкам *Anopheles* питаться растворенными органическими веществами. Это не покажется особенно удивительным, если мы примем во внимание и состав органических веществ в воде, а также значительную фильтровальную способность личинок.

Для *A. gossi* было установлено, что в первой своей фазе развития они профильтровывают приблизительно 178 мм³, а в четвертой фазе 714 мм³ воды в сутки. Несмотря на то, что в четвертой фазе фильтруется воды

в 4 раза больше, чем в первой фазе, однако на единицу объема тела личинки профильтрованной воды приходится во много раз меньше; этим и можно объяснить гибель личинок в опыте после третьей фазы.

Однако несмотря на все эти данные, эти будничные сомнения полностью подтверждающие теорию Пюттера, за последние годы появились в печати обстоятельные работы выдающегося физиолога А. Крота и его сотрудников, в значительной мере поколебавшие теорию Пюттера. Резюмируя результаты своих разносторонних исследований, Крот приходит к выводу, что возможность проникновения питательных веществ через внешние покровы водных животных исключается, поглощение растворенных веществ может идти только через кишечник. Органические вещества, растворенные в естественных водах, в главной своей массе представляют собой соединения, недоступные использованию животными.

2. Питание с помощью симбионтов. Внутриклеточный симбиоз

Обычная первопища водных животных, будут ли то водоросли, или продукты их ассимиляции или растительный детрит, находятся вне самого животного. В явлениях так называемого *внутриклеточного симбиоза* мы имеем такие случаи, когда первопища готовится внутри самого животного. Среди простейших, кишечнорастворимых, особенно кораллов, и некоторых червей мы имеем виды и роды, ярко окрашенные в желтые, зеленые и коричневые тона. Типичными примерами могут служить зеленая амёба (*Amoeba viridis*), зеленая парамеция (*Paramecium bursaria*), зеленая гидра (*Hydra viridis*), коричневая *Polystomella crispata* и др. При отливе у берегов Англии и Нормандии можно видеть целые полосы темнозеленого цвета, тянущиеся на несколько километров; они образуются мелкими, в 3 мм длиной, ресничными червями *Convoluta roscoffensis*, которые живут в количестве до 3,35 миллиона на 1 м².

Яркая окраска вышеуказанных организмов вызывается не рассеянным в их теле пигментом, а живущими в них интрацеллюлярно водорослями. Зеленые водоросли носят общее наименование *Zoochlorellae*, а желтые и коричневые — *Zooxanthellae*; водоросль, живущая в *Penelopis*, есть жгутиковая коричневая *Cryptomonas*, а водоросль, живущая в *Convoluta* и в других животных, тоже жгутиковая зеленая *Carteria* из *Pleurococcaceae*. Эти водоросли внутри клеток животного получают себе помещение и влажную среду, а затем углекислоту и азотистые соединения, выделяемые животным; самое животное получает от них кислород, а затем пищу путем переваривания смотря по обстоятельствам большего или меньшего количества живущих в его клетках водорослей. Путем наблюдения над целым рядом кораллов — *Pocillopora*, *Madrepora* и др. — установлено, что на свету они выделяют большое количество кислорода; в гастровакулярной полости этих кораллов не находили никаких указаний на наличие оформленной пищи, а у некоторых, как *Prionastraea*, исчезает даже просвет между перегородками, и можно думать, что этот коралл питается исключительно своими водорослями. Кораллы, ярко окрашенные в желтый, желто-красный и красные тона, встречаются только в верхних, освещенных слоях воды; полипы глубинных кораллов бесцветны. *Carteria* в яйцах *Convoluta* отсутствует, но молодая личинка последней погибает, если ее лишить возможности заразиться картерией. Однако для ряда других животных это питание — путем интрацеллюлярного симбиоза — является только подсобным. Можно предположить также, что, и не поедая живущих в них водорослей, животные могут питаться выделяемыми этими водорослями ассимилятами.

3. Частичное переваривание пищи вне организма

Одной из типичных особенностей ряда водных животных является их способность к перевариванию пищи вне своего организма. Верхние челюсти личинки плавунца (рис. 179, 1, 2, 3) снабжены каналом и являются сосущим органом; несмотря на всем известный хищный образ жизни и прожорливый характер этих личинок, добычей которых являются не только мелкие организмы, но и молодые рыбешки и головастики, они не разрывают своей добычи, а высасывают ее целиком; для этого через каналы своих челюстей они впрыскивают в тело своей добычи желудочный сок, который и растворяет все ее мышцы и прочие мягкие части. Растворенная пища всасывается затем через каналы челюстей. Подобным же образом питаются и медузы-корнероты; они лишены настоя-

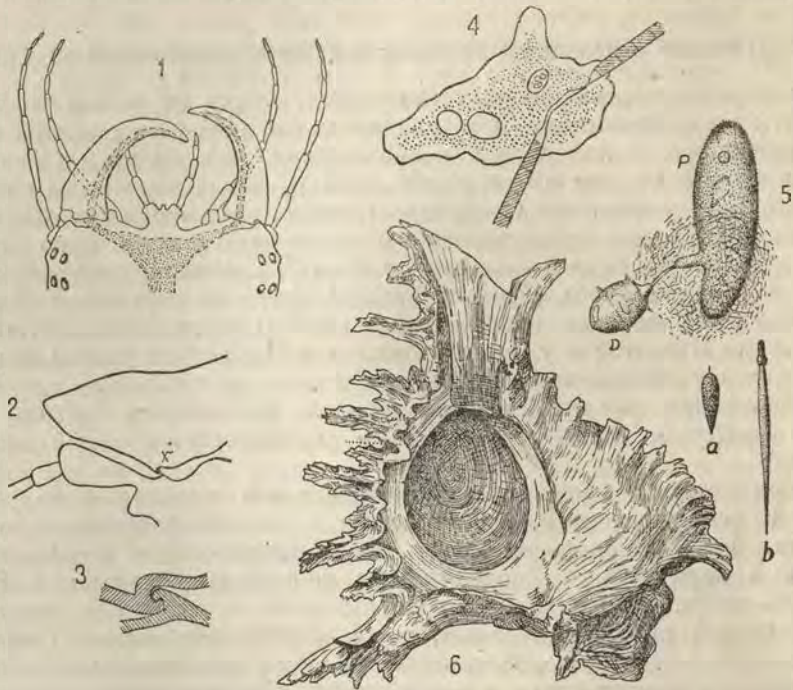


Рис. 179. 1—передняя часть головы личинки *Cybistes*; 2—продольный разрез через рот личинки *Dytiscus*; 3—часть предыдущего разреза в точке X при более сильном увеличении; 4—*Amoeba doffleini*, переваривающая водоросль; 5—*Paramecium caudatum* (*P*), подвергшийся нападению *Didinium nasutum* (*D*); видна масса трихоцист, выделенных парамецией; *a*, *б*—отдельные трихоцисты при более сильном увеличении; 6—*Murex fortispina*; на раковине виден специальный зуб, который служит *Murex* для открывания раковины двустворчатых моллюсков, мясом которых она питается.

щего ротового отверстия,—вместо него имеется ряд сильно складчатых углублений, как бы воронок, на дне которых помещаются мельчайшие поры, через ряд канальцев ведущие в общую гастровазкулярную полость. Края воронок способны сильно растягиваться и захватывать даже довольно крупную добычу, вплоть до рыбок. Добыча переваривается в этих наружных воронках, и в гастровазкулярную полость поступают уже только растворенные пищевые продукты. На суше подобное явление наблюдается редко, например у личинок муравьиного льва, которые почти совершенно не имеют ротового отверстия.

Водным организмам конечно не приходится прилагать много забот для добычания воды для питья. Скорее следует отметить

обратное явление, что повидимому многие животные способны заглатывать пищу под водой, почти не заглатывая самой воды; так, у рыб содержимое желудка нередко бывает почти сухим. Киты при ловле планктона выпускают лишнюю воду через углы рта, причем приподнимают морду над поверхностью воды.

Наличие в воде всюду рассеянной пищи в виде планктона и большая плотность воды сравнительно с воздухом обуславливают то, что только в воде существуют с и д я ч и е, п р и к р е п л е н н ы е ж и в о т н ы е, которые совершенно отсутствуют среди аэробиев. Влияние прикрепленного образа жизни на форму тела животных было уже описано выше в главе четвертой. Способы добывания ими пищи принципиально ничем не отличаются от добывания пищи другими водными животными, и потому их описание идет ниже совместно с прочими.

IV. ПИЩА ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ И НАСЕКОМОЯДНЫХ РАСТЕНИЙ

Общие пищевые взаимоотношения животных и растений изображены на двух нижеследующих схемах (см. стр. 398, 399).

Первая представляет собой пищевые взаимоотношения во всем мировом океане и во всех пресных водах.

На второй, более узкого содержания, изображены пищевые отношения в хорошо изученной р. Иллинойс (Северная Америка).

Однако эти схемы, поскольку в них приняты во внимание лишь крупные систематические единицы, могут дать конечно только общую картину, из которой можно вывести лишь то общее заключение, что в схеме для очень многих групп животных, как моллюски, раки и рыбы, пищей служат почти все остальные группы водных животных.

Ниже мы приводим более детальное описание состава пищи отдельных групп, родов и видов водных животных. Из этого описания видно, что, говоря вообще, пожалуй большинство форм является в достаточной степени эврифагами, всеядными, и что таких стенофагов, одноядных, какие имеются на суше, особенно среди насекомых, как гусеницы бабочек, которые часто питаются только одним видом растений, в водной среде сравнительно немного.

Эврифагия конечно содействует распространению животных, и с этим вполне гармонируют широкие ареалы многих морских и пресноводных форм.

Растительная пища. Мы начинаем с нее как с первого посредника между органическим и неорганическим миром.

П р о с т е й ш и е. У корненожек, амёб (рис. 179,4), солнечников, фораминифер и радиолярий, у жгутиковых, как перидиней, и пр. в качестве пищи очень часто встречаются диатомовые и зеленые водоросли. Растительная пища инфузории сравнительно редки, но некоторые, как *Nassula aurea*, питаются синезелеными водорослями, отчего и получают свою яркую фиолетовую окраску.

К и ш е ч н о п о л о с т н ы е являются почти исключительно хищниками.

Ч е р в и. Некоторые виды рода *Nereis* специально грызут водоросли, не говоря уже о питании многих червей растительным детритом; мелкие круглые и кольчатые черви питаются диатомовыми и другими одноклеточными водорослями.

М о л л ю с к и. Многие брюхоногие являются исключительно растительноядными; так, морской заяц (*Aplysia*) грызет зеленый «морской салат» (*Ulva*) и уничтожает сплошные заросли этой водоросли. Прибрежные и придонные формы, как *Patella*, *Haliotis*, *Fissurella*, *Acmea*, *Chiton*, постоянно объедают прибрежные зеленые, бурые и красные водоросли, даже из-

Пищевые отношения в р. Иллинойс

Каким водным организмам	Кто и что служит пищей															
	Детрит с суши	Бактерии	Водоросли	Высшие растения	Простейшие	Коловратки	Низшие раки	Черви	Десятиногие раки	Насекомые	Моллюски	Рыбы	Лягушки	Черепашки	Змеи	Птицы
Бактериям	+															
Водорослям	+															
Высшим растениям	+									+						
Простейшим	+	+	+		+	+										
Коловраткам	+	+	+		+	+										
Низшим ракам	+	+	+		+	+						+				
Червям	+	+	+		+	+			+		+	+				
Десятиногим ракам	+			+					+		+	+				
Насекомым	+	+	+						+		+	+				
Моллюскам	+	+	+		+	+			+		+	+				
Рыбам	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
Лягушкам	+		+				+		+		+	+				
Черепашкам				+			+		+		+	+				+
Змеям									+	+	+	+				
Птицам				+					+	+	+	+		+		
Человеку									+	+	+	+	+	+		+

вестковые, и счищают растительность со скал. Пресноводные *Limnaea* и *Planorbis* тоже счищают налеты, а затем переходят на высшие водные растения, живые и отмершие. Многие двусторчатые поедают детрит и мелкие растения. У устриц и мидий кишечник часто бывает набит диатомеями, причем применяемые в пищу человеком и высокоценные за свой вкус зеленые устрицы питаются специальными видами диатомей. Червеобразный моллюск древоточец (*Teredo navalis*) точит все деревянные подводные предметы и сооружения и несомненно переваривает древесину (рис. 87); часто наносит крупный ущерб деревянным судам и пристаням. Пресноводные двусторчатые, в том числе и пресноводная жемчужница (*Margaritana*), питаются преимущественно растительным детритом. Головоногие моллюски являются хищниками.

Ракообразные. Листоногие и веслоногие рачки питаются и животными и растениями, но в определенное время года *Sophera* истребляют в большом количестве диатомей, осцилляторий, десмидиевые и другие водоросли. Для культур с дафниями хорошей пищей оказались зеленые *Chlorella*. Среди изопод у морского таракана (*Idothea tricuspidata*) были найдены в большом количестве растительные остатки, но встречалась и другая пища—ракообразные и моллюски. Морские бокоплавцы (*Amphipoda*), как живущие в прибрежной зоне *Gammarus* и *Orchestia*, наряду с животной пищей грызут прибрежные водоросли, морской салат (*Ulva*) и морскую траву (*Zostera*). Пресноводные ослики (*Asellus*) и пресноводные бокоплавцы тоже являются растительноядными; они часто обгрызают упавшие в воду листья деревьев. Мизиды уничтожают вероятно специально диатомей и другие планктические растения.

Большинство высших раков ведет хищный образ жизни, но отличающаяся своей покровительственной окраской креветка *Hippolyte* и другие виды едят и водоросли. Пальмовый вор (*Birgus latro*), как и многие наземные крабы, является растительноядным; он питается плодами панданусов, саговой пальмой и даже кокосовыми орехами и действи-

тельно залезает на деревья. *Paratelphusa* истребляет молодые побеги сахарного тростника. Равноногий рачок *Limnobia* и амфипода *Chelura* прогрызают ходы в дереве под водой.

Рыбы. Среди морских рыб растительноядных очень мало; специально растительным планктоном бывает набит желудок у сардинок вблизи французских берегов; имеются данные относительно питания иваси (дальневосточной) фитопланктоном; растительноядным является семейство морских лещей (*Scaridae*); у *Voors* необычайно длинная, как у наземных травоядных, кишка забита водорослями, особенно *Ulva*, и морскими травами. Среди пресноводных подуст (*Chondrostoma nasus*), как показывает его название, имеет рот на нижней стороне морды, специально приспособленный для поедания растительных обрастаний. Лещ (*Abramis brama*), рыбец (*Ab. vimba*), густера (*Blicca bjoerkna*) питаются водными растениями, особенно *Isœtes* и др.; не брезгают растениями красноперка (*Scardinius erythrophthalmus*) и плотва (*Rutilus rutilus*).

Рептилии. Многие черепахи растительноядны, например *Chelone midas*. Исключительным является образ жизни морской ящерицы (*Amblyrynchus cristatus*), которая живет на Галапагосских островах и специально ныряет в море для добывания водорослей, служащих ей пищей.

Млекопитающие. Исключительно растительноядны морские сирены, или морские коровы. *Manatus*, имеющий зубы, живет под тропиками у атлантических берегов Америки и Африки и часто заходит в реки. *Nalicore* живет в Индийском и Тихом океанах; у него рано выпадают зубы, и он грызет водоросли специальными роговыми пластинками. Такой же образ жизни и такие же пластинки были у истребленной в XIX в. (последний экземпляр в 1854 г.) стеллеровой морской коровы Берингова моря (*Rhytina stelleri*).

Животная пища и детрит. Простейшие питаются другими простейшими, но иногда захватывают и более крупных животных. У корненожек *Globigerina* находили остатки веслоногих раков. Ночесветки (*Noctiluca*) нередко проявляют признаки крайней прожорливости: пищевая вакуоль, заполненная планктоном, занимает у них 2,5 оборота их тела; даже личинки червей и морские листоногие являются их жертвой.

Кишечнополостные (рис. 180, 181)—почти исключительно хищники. Гидроиды поедают рачков и сагитт; актинии, кораллы и медузы—рачков и рыбок; ктенофоры едят ктенофор и личинок сельдей. Верое у берегов Америки уничтожает большое количество рыбных мальков. Медуза *Rathkea* поедает личинок сельдей и шпротов.

Иглокожие. Морские звезды являются заклятыми врагами моллюсков; в их желудках было найдено более 12 видов различных моллюсков как одностворчатых, так и двустворчатых (*Dentalium*, *Chiton*, *Littorina*, *Terebra*, *Strombus*, *Murex*, *Mytilus*, *Tellina*, *Cardium*, *Venus*, *Ostrea*, *Pecten*, *Donax* и др.), черви, правильные и неправильные ежи, другие виды морских звезд, раки и рыбы. Убыток от звезд, нанесенный в 1888 г. в штате Коннектикут устричному промыслу, был исчислен в полмиллиона долларов. Некоторые офиуры обгрызают роговые кораллы. Ежи заглатывают песок, переваривая его мелкое население. Морская лилия *Antedon* питается планктоном (рис. 182).

Черви. *Sagitta* является известным врагом молодых сельдей (рис. 181,3); их же поедают и планктические черви (рис. 181). По способу питания среди полихет можно различать четыре основные группы: 1) в основе—хищники, как *Aphrodite aculeata*, которая питается мелкими рачками, моллюсками, кольчатыми червями, гидроидами и губками; 2) в основе—растительноядные, питаются крупными водорослями; как *Nereis*, грызущая ульву; 3) в основе—питающиеся мелкими организмами и детри-

том, как *Spirographis spalanzani* и др. *Serpulimorpha*; их часто особенно сильно развитые головные щупальца и другие придатки служат или для того, чтобы образовать около рта постоянный приток воды и пищи, или для того, чтобы фильтровать воду и получать путем фильтрации пищу; наконец 4) в основе — пожиратели детрита, как например *Arenicola marina*, которая заглатывает прямо ил. Сюда же относятся и многие пресновод-

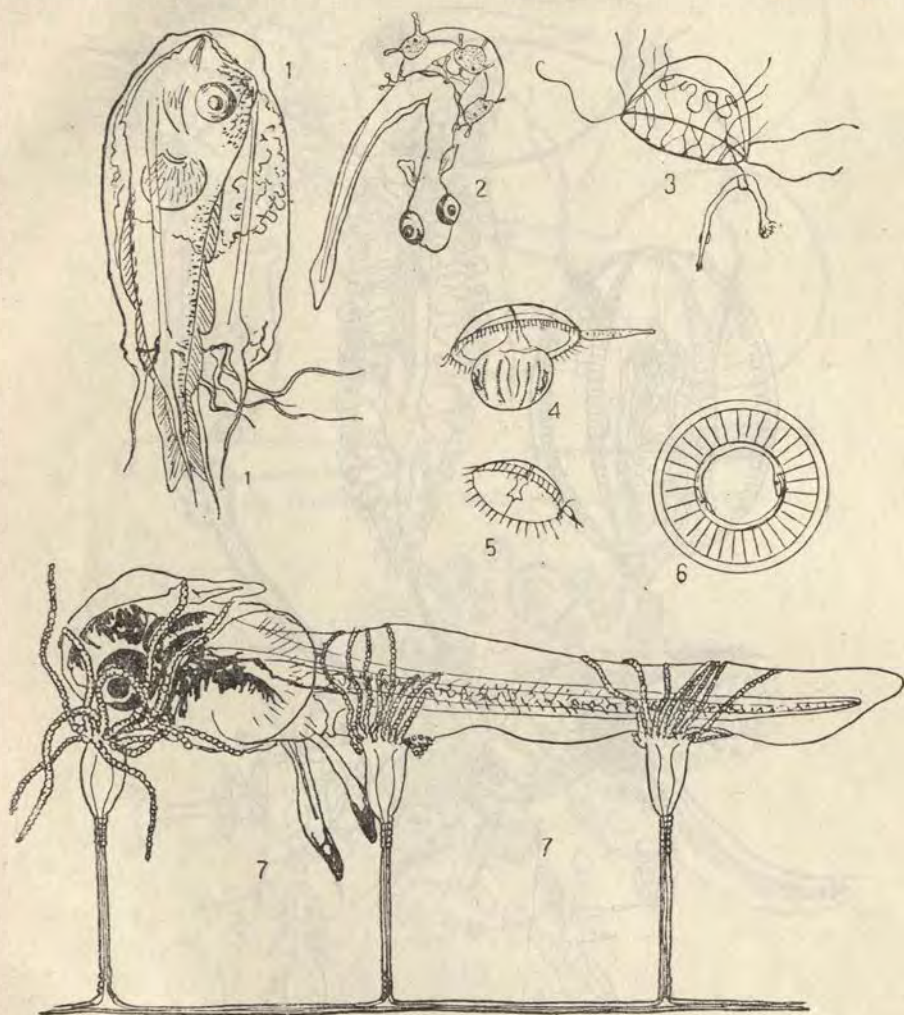


Рис. 180. Пища беспозвоночных.

1—медуза *Turris pileata*, 25 мм длиной, пожившая малька трески; 2—медуза *Bougainvillea britannica*, около 1 мм длиной, пожирающая малька *Ammodytes tobianus*; 3—медуза *Willsia stellata*, около 4 мм длиной, поймавшая сагитту; 4—медуза *Cosmetira pilocella*, поймавшая ктенофору *Pleurobranchia* и молодую зеленушку (*Labrus*); 5—медуза *Obelia*, поймавшая веслоногого рачка; 6—медуза *Aequorea*, поймавшая двух морских игл; 7—гидроиды, пожирающие умирающего малька морского чорта (*Lophius*).

ные олигохеты как *Tubifex*. Пиявки *Clepsine* питаются пресноводными моллюсками.

Червеобразные. Изобилующая в Баренцовом море *Alcyonium disciforme* питается диатомеями (рис. 183); вообще же пищей червеобразных является планктон.

Моллюски. Из низших моллюсков *Neomenia* объедает роговые кораллы. Из заднежаберных *Acolidae* объедает гидроидов. Лазурного

цвета планктический *Glaucus* выедает сифонофор, особенно *Velella*, и остатки покрывает кучками своих яиц. На счет той же пищи живет и *Janthina*. Поедание одних моллюсков другими развито необычайно. Крупные планктические килевогие *Heteropoda* и *Phyllirhoë* из *Opisthobranchia* поедают более мелких *Gymnosomata*. Последние—сами яростные хищники, часто снабжены присосками, как головоногие моллюски, и поедают *Thecoso-*



Рис. 181. Пища беспозвоночных:

1—ктенофора *Pleurobrachia pileus*, 18 мм длиной, заполненная личинками сельдей; 2—пелагический червь *Tomopteris helgolandica*, поймавший личинку сельди; 3—червь *Sagitta bipunctata*, поймавший сельдь; 4—веслоногий рачок *Anomalocera pattersoni*, поймавший личинку морского чорта (*Loraius piscatorius*); 5—личинка *Squilla*, пожирающая личинку *Urogebia*; 6—коловратка *Anaprus ovalis*, высасывающая *Ceratium hirundinella*.

mata. Например морские ангелы (*Clione*) поедают мелких *Limacina*; *Limacina* и другие *Thecosomata* питаются мелкими организмами, часто кокколитофорами и детритом. Крупные брюхоногие *Doliolidae*, *Cassidae* и *Tritoniidae* уничтожают иглокожих; *Murex* и *Urosalpinx* протачивают устриц; *Natica* и *Purpura* сверлят раковины *Littorina* и *Trochus*. Некоторые моллюски поедают червей. На раковине *Murex forbispinga* имеется специальный зуб, которым она открывает раковины двустворчатых (рис. 179).

Головоногие являются хищниками; они поедают крабов, креветок и рыб.

Ракообразные. Большинство планктических Branchiopoda добывает себе пищу путем фильтрации окружающей воды; фильтратом и

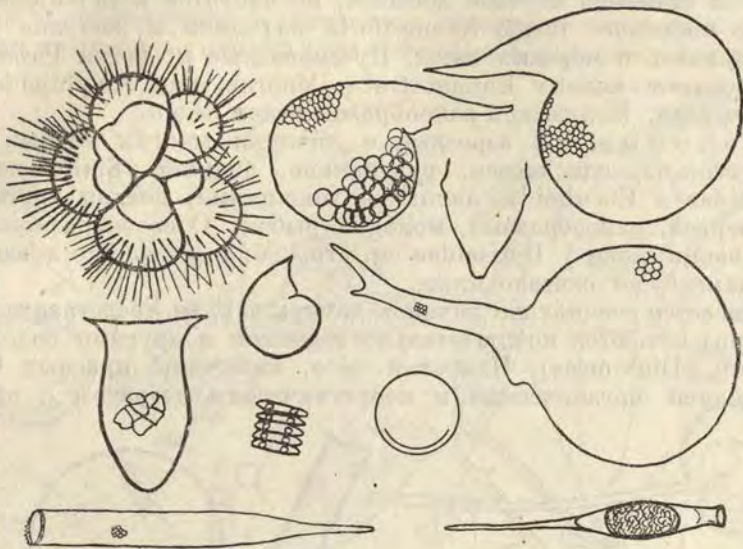


Рис. 182. Планктическая пища морской лилии *Antedon*.



Рис. 183. Пища мшанки *Alcyonidium disciforme* (по экземпляру, пойманному в Баренцовом море 3 сентября 1921 г.). По С. А. Зернову.

лицей являются голые Flagellata, мелкие Ciliata, Heliozoa, Chrysomonadinae и вообще все водоросли и мельчайшие животные организмы без панцирей и толстых оболочек. Кроме того Branchiopoda отфильтровывают себе для питания и так называемый перитриптон, т. е. мельчайший пыле-

видный детрит и органические коллоидальные вещества. Перитриптоном особенно богаты гумусные воды. Планктоном питаются и баланусы (рис. 184). Из амфипод морские козочки (*Caprellidae*) объедают гидридов; *Huregina* выедаёт медуз и оболочников; *Squilla mantis* питается рыбой; крабы питаются мертвой добычей, но охотятся и за живыми. У гигантского японского краба *Caempfferia* находили в желудке большие куски кораллов и морских звезд. Пресноводные креветки *Palaemonetes varians* поедают мелких *Entomostraca*. Многие, как *Amphipoda* и др., поедают червей. Моллюсков ракообразные едят редко.

Н а с е к о м ы е. И взрослые и личинки многих водных жуков, клопов, стрекоз, однодневок, ручейников, личинки *Sialis*, некоторые *Chironomidae* и *Euculicidae* являются хищниками, поедая других насекомых, червей, ракообразных, молодых рыбок. О своеобразном способе переваривания пищи у *Dytiscidae* см. стр. 396; о постройке ловчих сетей ручейниками будет сказано ниже.

Что касается специально личинок двукрылых, то представители группы *Tanyrus* питаются исключительно зелеными и другими водорослями (*Closterium*, *Diatomeae*). Напротив того, кишечник красных *Chironomus* заполнен органическим и неорганическим детритом с примесью

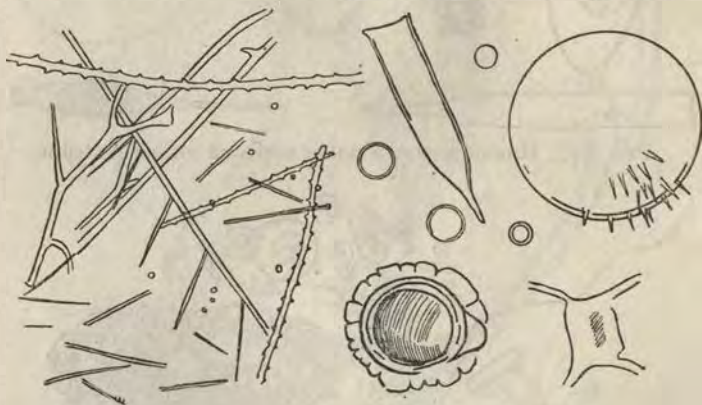


Рис. 184. Планктическая пища морского жолудя (*Balanus*).

большого количества мертвых и живых планктических организмов. *Chironomus* быть может даже и совсем неспособен переваривать живую пищу, если она к нему попадает. Те и другие получают пищу вместе с током воды, который возникает от волнообразных движений их тела. По способу питания они походят на моллюсков, червей *Serpulidae*, на ряд актиний и вообще на все те формы, обычно сидячие или малоподвижные, которые получают пищевой материал либо сверху либо в области самой поверхности ила. Этим они совершенно отличаются например от *Tubificidae*, которые берут свою пищу из глубины не менее 3 см от поверхности ила. Поэтому *Tubificidae* и *Chironomidae* могут жить вместе в большом количестве на одной площади, поскольку они не являются соперниками в пище. *Serethra* питается дафниями и особенно циклопами. Пища *Ceratopogon* не изучена.

Оболочники являются специально планктоноядными организмами; их удивительные приспособления для лова планктона будут описаны ниже, в отделе о способах лова. Насколько разнообразен видовой состав их пищи, показывает рис. 185, на котором изображено более 28 видов организмов, найденных в 1 мм³ содержимого кишечного канала асцидии *Styela rustica* из Баренцова моря. Что же касается вообще п л а н к т о н а как пищи, то им во взрослом или личиночном состоянии питаются

все основные группы водных животных, за исключением пожалуй только амфибий и рептилий.

Рыбы. В лице тех или иных своих представителей рыбы добывают себе пищу едва ли не из всех типов и классов животного мира начиная с простейших (карпы объедают заросли сидячих инфузорий) и кончая млекопитающими; последних пожирают некоторые акулы, а также так называемые карибы (род *Serrasalmo*), распространенные в бас-



Рис. 185. Состав пищи асцидии *Styela rustica*, пойманной в Баренцовом море 25 сентября 1921 г. По С. А. Зернову.

сейне Амазонки, — они нападают стадами не только на других рыб, черепаха, крокодилов, водных птиц, но и на заходящих в воду рогатый скот, лошадей, тапиров, собак и купающихся людей; их острые зубы действуют как клещи; они вырывают ими куски мяса у своих жертв, которые и погибают от кровоизлияния.

Ввиду той важной роли, которую играют рыбы в водном хозяйстве, мы ознакомимся с составом их пищи несколько подробнее. Не менее поло-

вины всех германских пресноводных рыб («мирные» рыбы) питаются донной фауной непосредственно; остальные—либо являются «хищниками» по терминологии рыбоводов, либо же «мирными» рыбами, но употребляют в пищу планктон, падающих в воду и на воду насекомых (воздушная пища) и ил (по Лундбеку).

В главе о газах мы указали уже на чувствительность рыб к количеству кислорода, растворенного в воде. Действительно:

	Достаточно см ³ O ₂ на литр	Недостаточно см ³ O ₂ на литр	Смертельно см ³ O ₂ на литр
Для форели	5—8	2—3	1,5
Для карпа	3—5	2	0,5

Между тем 2 см³ на литр—обычная величина O₂ в более глубоких слоях целого ряда озер. Поэтому кормовая зона для рыб очень часто ограничивается снизу слоем скачка температуры, которому соответствует и скачок уменьшения кислорода. Этот дефицит кислорода мешает рыбам проникать глубже и использовать часто большие запасы пищи, находящиеся ниже скачка температуры. Зато на границе этой запретной зоны рыбы истребляют запасы пищи иногда чуть не нацело. Только таким образом мы можем объяснить значительное уменьшение в этих пределах целого ряда животных, которые в большом количестве оказываются и выше и ниже этих пределов.

Граница кормовой зоны в озерах Германии весной лежит очень высоко (4—8 м), летом опускается до нижней границы сублиторали (около 12 м) и осенью лежит в верхних слоях профундали (около 15 м). Ранней осенью, в период максимальной циркуляции (сентябрь—октябрь), происходит и максимальная жировка (Fischfrass) рыб. Поздней осенью, в период полной осенней циркуляции, до зимней стагнации (ноябрь—декабрь), донные животные начинают отходить в глубину, и зимой кормовая зона почти пуста.

Фактически пищевой режим у отдельных групп и видов рыб представляется в следующем виде.

Миноги (Cyclostomata) питаются только животной пищей, в состав которой входят черви, членистоногие и рыбы; многие сосут у других рыб их кровь и пожирают их мясо. Миноги вгрызаются в полость тела других рыб.

Скаты (Batoidei) поедают моллюсков и ракообразных; для раздавливания раковин у них приспособлены мостовидные зубы (рис. 193,5).

Морские пилы (Pristidae) употребляют свое орудие, так называемые пилы, преимущественно для охоты за головоногими моллюсками; по другим указаниям они вспахивают ими дно моря в поисках за добычей.

Акулы (Selachoidi). Ниже будет указано на питание ряда крупных акул планктоном; остальные являются типичными хищниками, поедая рыб, моллюсков, ракообразных и пр. *Lamna cornubica* поедает сельдей и лососевых; *Squalus acanthias*—беспозвоночных и рыб, сельдей и скумбрию. Полярная акула *Somniosus microcephalus* поедает рыб, тюленей, остатки китов, беспозвоночных (крабов, голотурий, ракушек, *Vaccinium*) и трупы своего вида. Восьминоги и кальмары служат пищей акулам: *Scyllium*, *Lamna*, *Acanthias* и *Carcharias*; многие акулы едят ежей и офиур.

Двойкодышицы (Dipnoi). *Ceratodus* и *Lepidosiren* питаются моллюсками; в неволе едят катушек (*Planorbis*). *Protopterus* истребляет насекомых, лягушек и рыб.

Осетровые (Acipenseridae). **Калуга** (*Huso dauricus*) пожирает кеты и сазанов; в желудке одной особи было найдено 29 штук кеты; в желудке другой—13 сазанов около 15 фунтов каждый. **Белуга** (*Huso huso*) в Каспийском море ест воблу и селедок; мелкие экземпляры питаются моллюсками и ракообразными; в Черном море взрослые истребляют

султанку (*Mullus*), пикшу (*Gadus*), хамсу (*Engraulis*) и других рыб, а также медуз, креветок *Crangon*, даже гребневиков и сравнительно редко моллюсков. На Волге в желудке одной белуги было найдено 25 штук стерлядей. Шип (*Acipenser nudiventris*) в Аральском море питается преимущественно ракушкой *Dreissensia*; затем у него находили водоросли и икру шемаи; в реке он ловит насекомых, личинок стрекоз и пр. Стерлядь (*Ac. ruthenus*): мальки стерлядей едят преимущественно личинок мух *Simulium*, *Dixa*, *Chironomus* и других мелких ручейников, *Hydropsychidae*, мелких *Amphipoda* (*Gammarus*, *Corophium* и пр.), в иных случаях—личинок перепончатокрылых *Polynema*; в общем в их пище преобладают личинки мух и ручейников; взрослые стерляди истребляют главным образом личинок мух *Chironomus* и *Simulium* и икру других рыб. Осетр (*Ac. güldenstaedti*) и севрюга (*Ac. stellatus*) в Черном море питаются мелкими двусторчатками *Syndesmya*, заполняющими ил.

Сростночелюстные (*Plectognathi*) своим мощным зубным аппаратом разгрызают кораллы; в желудке одного *Diodon* нашли куски кораллов до 800 г весом; кроме того они поедают моллюсков и медуз. У луны-рыбы (*Orthogoriscus*) находят преимущественно пелагических ракообразных и медуз.

Сом (*Silurus*). Молодые сомы едят насекомых, их личинок и более крупных ракообразных, мизид и гаммарусов, взрослые хищники ловят себе на пищу все,—вплоть до лягушек и водных птиц.

Карповые (*Cyprinidae*) в большинстве случаев питаются смешанной пищей из животных и растений как живых, так и мертвых; червей и личинок добывают прямо из ила; в илу после их работы обычно остаются воронкообразные углубления. Карп (*Cyprinus carpio*) в молодости питается планктическими ракообразными, позже хирономусами, личинками насекомых, мелкими моллюсками, семенами растений. Всеядная рыба усач (*Barbus barbuis*) поедает червей, моллюсков, насекомых, ракообразных, растительные вещества и экскременты; истребляет икру других рыб. Пескари (*Gobio gobio*) предпочитают личинок хирономусов и других насекомых и крупных и мелких ракообразных. Линь (*Tinca tinca*) питается червями, ракушками, личинками насекомых, водорослями, отмершими частями растений. Головлень (*Squalius cephalus*) и жерех (*Aspius aspius*) питаются преимущественно рыбой; первый—также лягушками и водными полевками. Плотва (*Rutilus rutilus*) и вобла (*Rut. rut. caspius*): их мальки питаются сначала почти исключительно животной пищей (рачками *Bosmina* и *Chydorus*, коловратками) и в меньшем количестве циановыми водорослями; по мере роста летом питаются то водорослями (*Cladophora*, *Spirogyra*, диатомовыми *Gomphonema* и синезелеными *Nostoc* и др.) то моллюсками *Valvata* и личинками *Chironomus*; зимой в валдайских водоемах истребляют коловраток *Anuraea*, *Notholca* и рачков *Chydorus*. Плотва, как и язь, лещ, окунь и др., питается планктоном лишь временно.

Щука (*Esox lucius*)—известный хищник; мелкие экземпляры усиленно истребляют насекомых; у одной щуки в 16,3 см длиной было найдено 26 личинок стрекоз *Agrionidae* и 79 однодневок. Взрослые едят рыбу, лягушек и себе подобных; у одной щуки в 53 см длиной была найдена в желудке щука в 27 см, а у последней в ее желудке снова щука в 17 см.

Лососевые (*Salmonidae*). Виды, снабженные хорошо развитыми зубами, питаются в море другой рыбой, особенно сельдями; остальные же—мелкими водными организмами и отчасти растениями; в молодости—планктоном, мизидами.

Форель (*Salmo fario*) питается амфиподами, личинками ручейников, поденок и хирономусов, другими насекомыми и мелкой рыбой; ловит и воздушную пищу.

К о р ю ш к и (*Osmerus eperlanus*) в молодости питаются планктоном, взрослые—мелкой рыбой, собственной икрой и молодь.

С и г и (*Coregonidae*). Желудок печорских сегов заполнен мелкими двустворчатыми; ряпушка и многие другие питаются планктоном; крупные сиви питаются рыбой.

С е л ь д и (*Clupeidae*) питаются ракообразными, моллюсками и другими беспозвоночными, но иногда и мелкой рыбой; х а м с а (*Engraulis*)—планктоном.

Т р е с к о в ы е (*Gadidae*)—хищники; пищей им служит мелкая рыба, ракообразные, черви, моллюски и иглокожие. Состав пищи трески по данным для Северного моря изображен на рис. 186.

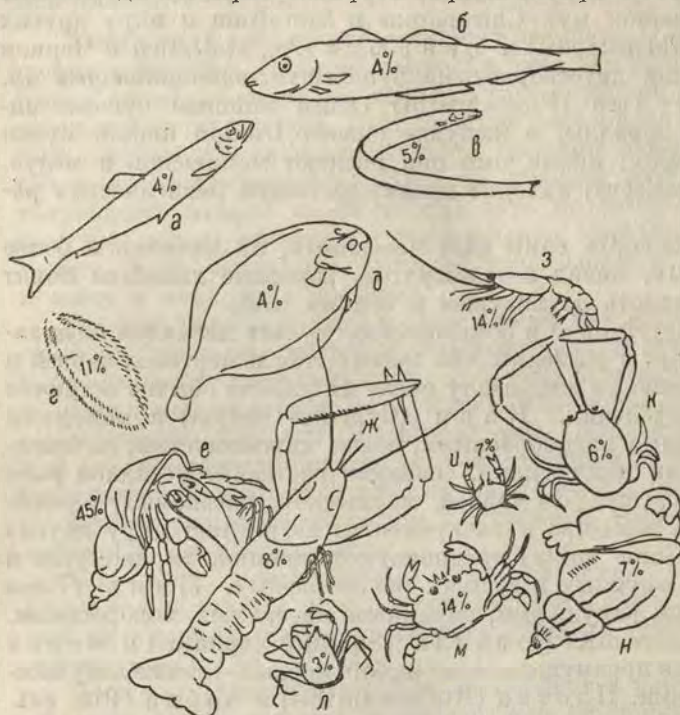


Рис. 186. Животные, служащие пищей треске (*Gadus callarias*).

a—*Clupea harengus*; *б*—*Gadus merlangus*, *в*—*Ammodytes lanceolata*; *г*—*Aphrodithe aculeata*; *д*—*Pleuronectes limanda*, *е*—*Eupagurus bernhardus*, *ж*—*Nephrops norvegicus*, *з*—*Pandalus montagui*, *и*—*Portunus pusillus*, *к*—*Corysteus cassivelanus*, *л*—*Hyas coarctatus*, *м*—*Portunus holsatus*; *н*—*Buccinum undulatum*. Проценты, написанные на каждом животном, указывают в желудках какого процента исследованных экземпляров трески было обнаружено данное животное («частота встречаемости»).

По данным М. С. Идельсона для Баренцова моря (рис. 187) треска *Gadus callarias* питается преимущественно рыбой и плавающими ракообразными, а пикша (*Gadus aeglefinus*)—преимущественно донной фауной. Соответственно этому и пути передвижений трески и пикши в поисках пищи будут различны. Однако на Канинских банках и у Шпицбергена пища трески становится похожей на пищу пикши, поскольку рыба в ее составе начинает играть подчиненную роль.

Навага (*Gadus navaga*) питается амфиподами.

Песчанка (*Ammodytes*) питается мелкими беспозвоночными, особенно червями.

К а м б а л о в ы е (*Pleuronectidae*)—хищники; питаются ракообразными, моллюсками, червями; п а л т у с—рыбой; в составе его пищи попадались даже ныряющие птицы.

К о л ю ч е п е р ы е (*Acanthopterygii*). О к у н ь (*Perca fluviatilis*)—хищник; мальки предпочитают ракообразных; во взрослом состоянии уничтожают ракообразных, моллюсков, насекомых и рыб.

Е р ш (*Acerina cernua*) массами поедает *Chironomus*, моллюсков, икру сегов.

С у д а к (*Lucioperca lucioperca*)—определенно хищник: мальки питаются преимущественно веслоногими; в дельте Волги—особенно *Eurythemora*, а также *Cladocera*; взрослые едят рыб, мизид и очень редко насекомых.

Скумбрейка (*Scombrus trachurus*) грызет медуз, под зонтиком которых находит себе убежище.

Меч-рыба (*Xiphias*) питается рыбой; очень часто нападает на китообразных и убивает их.

Макрели (*Scombridae*) питаются планктоном и рыбой, очень редко моллюсками.

Тунец (*Thynnus thynnus*) преследует сельдей, макрелей и других рыб.

Бычки (*Gobiidae*) в Азовском и Черном морях питаются моллюсками, кроме того ракообразными, насекомыми и редко мелкими рыбами.

Кефали (*Mugilidae*) заглатывают ил и песок с органическими остатками; на слизистой оболочке, одевающей у них верхние глоточные кости, имеются особые ворсинки, которые образуют сито, пропускающее дальше только одну мелкую пищу.

Планктон как пища рыб. Выше мы уже говорили о питании планктоном мальков рыб. Но планктон является пищей очень многих рыб и во взрослом состоянии. Сюда относятся сельди, сардинки, хамса, макрели, сиги и т. д. и даже акулы, как десятиметровые *Selache maxima* и *Rhinodon*. Почти у всех у них имеется конвергентное приспособление, особое сито для лова планктона. Оно состоит из частого ряда жаберных тычинок, высоких и узких, расположенных на жаберных дугах со стороны, противоположной жаберным листочкам (рис. 189, 8).

Плывущая с раскрытым ртом рыба пропускает через эти тычинки воду для дыхания жаберными листочками и одновременно задерживает планктон для питания. Такое же использование движения всего тела для собирания пищи мы видели у аппендикулярий. Кроме наличия фильтровального аппарата для планктоноядных рыб характерно еще присутствие большого желудка с длинными пилорическими выростами и короткой кишкой. Таких рыб мы можем назвать постоянными потребителями планктона. Как пример для более детального описания содержимого желудка можно указать на снетка, который питается в одних местах лентодорой (*Leptodora*), а в других, например в озерах Велье и Пестове Ленинградской

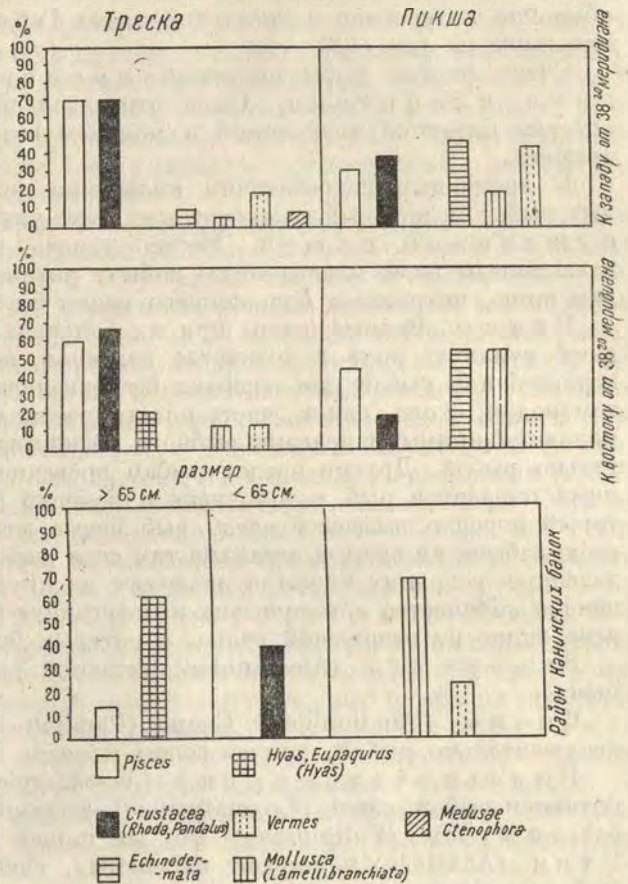


Рис. 187. Состав пищи трески (*Gadus callarias*) и пикши (*Gadus aeglefinus*). По Идельсону.

области, истребляет *Hyalodaphnia*, *Bosmina*, *Cyclops* и коловраток *Anuraea*. В желудке одного сига, *Coregonus schinzii*, было найдено 2900 рачков *Bythotrephes longimanus*, образующих глубинный планктон в *Neuenburger See*; у *Coregonus oxyrhynchus* оказалось в желудке не менее 50 000 экземпляров *Bosmina obtusirostris*. Сельдь по данным ГОИН'а питается главным образом ракообразными (*Copepoda*, *Euphausiacea*), на втором месте — личинками и пр. Сельди у западных берегов Балтийского моря питаются преимущественно веслоногими рачками *Temora* и *Oithona*, у норвежских берегов — крупными *Calanus finmarchicus*.

Насколько сложны пищевые отношения сельди разных возрастов к отдельным компонентам планктона в Северном море, показывает необычайно интересная и детальная схема Гарди (*Hardy*), воспроизведенная ниже на рис. 197.

Очень многие рыбы являются временными потребителями планктона. Сюда относятся преимущественно те виды, которые питаются планктоном в молодом возрасте и в личиночном состоянии.

К временным потребителям планктона можно отнести и тех взрослых рыб, для которых планктон, как было указано выше, является в нужденной пищей. Можно думать, что многие рыбы мальки захватывают свою планктонную добычу активно. Планктоном, как увидим ниже, питается и большинство видов беззубых китов.

Птицы. Водные птицы при их большом изобилии несомненно играют немалую роль в хозяйстве водоемов, поскольку большинство их питаются или рыбой или водными беспозвоночными. Многие из птиц как зимородок, скопа, цапли, часть пластинчатоклювых, пеликаны, бакланы, являются прямыми врагами рыбного хозяйства, питаются почти исключительно рыбой. Другие вредят рыбам косвенно, будучи распространителями паразитов рыб, в том числе и ременца (*Ligula simplicissima*), который нередко вызывает среди рыб целые эпидемии (лигулёз). Вынося свою добычу на сушу и оставляя там свои экскременты, птицы при определенных условиях навсегда изымлют из круговорота бассейна определенное количество органических и неорганических веществ, что особенно ясно видно из отложений гуано, о которых будет сказано ниже.

Зимородки (*Alcedinidae*) питаются рыбами, раками и насекомыми.

Скопы (*Pandionidae*). Скопа (*Pandion haliaëtus*) питается почти исключительно рыбой, причем ловит и очень крупных особей.

Пластинчатоклювые (*Anseriformes*). Крохали (*Merginae*) питаются рыбой; савки (*Erismaturinae*) — водными беспозвоночными и рыбой; нырки (*Fuligulinae*) — той же пищей с добавлением растений. Утки (*Anatinae*) пожирают насекомых, слизняков, лягушат, иногда рыб, затем тину, а также корни и стебли водных растений. Лебеди (*Cygninae*) питаются насекомыми, слизняками и водными растениями; гуси (*Anserinae*) — исключительно растительной пищей. Таким образом пластинчатоклювые являются более или менее всеядными кроме растительноядных — гусей и рыбоядных — крохалей.

Гагаровые (*Pygopodes*). Поганки (*Podicipodae*) едят насекомых, слизняков, рыб и лягушек; гагары (*Columbidae*) — только рыбу; тупики, чистики и другие *Alcidae* — тоже рыбу и редко слизняков.

Буревестниковые (*Tubinares*). Глупыши (*Fulmarus*) питаются мертвой рыбой, специально отбросами трескового, китобойного и тюленьего промыслов, слизняками, головоногими, моллюсками и водорослями; буревестники (*Puffinus*) — головоногими, водорослями и рыбой.

Длиннокрылые (*Longipennes*). Поморники (*Stercorarius*) питаются рыбой; чайки (*Larus*)—рыбой, рачками, леммингами, отбросами и экскрементами китообразных; крачки (*Sterna*)—рыбой, насекомыми и водными беспозвоночными.

Кулики (*Limicolae*) питаются насекомыми, личинками, червями и мелкими слизняками.

Цаплевые (*Herodiones*). Цапли (*Ardea*) питаются преимущественно рыбой; рыбоводы считают их очень вредными животными. Кроме рыб цапли истребляют лягушек, ящериц, насекомых, моллюсков.

Фламинго (*Phoenicopterus antiquorum*) питаются преимущественно моллюсками.

Пеликановые (*Steganopodes*). Пеликаны (*Pelicanus*) и бакланы (*Phalacrocorax*) питаются рыбой. Бакланы, как известно, приручаются китайцами и японцами специально для лова рыбы; с этой целью им надевается на шею кольцо, лишшающее птицу возможности проглотить пойманную рыбу, которая затем отбирается у птицы рыбаком.

Пингвины (*Spheniscidae*) питаются восьминогами, разной рыбой, ракообразными и планктоном.

У западных берегов Южной Америки, Африки и в ряде других мест водные птицы живут громадными массами. Их экскременты в районах с тропической температурой и отсутствием влаги с течением веков скопились такими массами, что образовали мощные отложения так называемого «гуано», слой которого доходит до 30 м толщины. Кроме экскрементов в гуано входят кости морских птиц, остатки их яиц, перья и пр. Кроме того гуано содержит много морских диатомей различного видового состава смотря по местонахождению гуано. Известно, что в Чили и других местах гуано разрабатывается с промышленной целью и служит удобрением. Перуанское гуано состоит из аммониевых соединений (33,2—50,6%), минеральных солей магния, калия, натрия, кальция (31,4—39,2%), органических веществ и случайных примесей (29,7—33,2%). Все гуано является конечно продуктом жизни моря и представляет собой вещества, изъятые из круговорота морской жизни и остающиеся на суше.

Млекопитающие. Насекомоядные (*Insectivora*). Водяная кутора (*Crassopus fodiens*) является одним из самых страшных хищников пресноводных бассейнов и их побережий. Кутора поедает червей, насекомых, моллюсков, раков, лягушек, рыб (особенно молодых), птиц и мелких млекопитающих (мышей). Выхухоль русская (*Myogale moschata*) по старым данным питается шивгами, червями, моллюсками, ручейниками и другими насекомыми, икрой рыб и самими рыбами; однако новейшие исследователи (Пономарев) находили в желудках выхухоли только остатки растений, вероятно корневища кувшинок.

Хищные (*Carnivora*). Белый медведь (*Ursus maritimus*) питается преимущественно тюленями и рыбой. Известными истребителями рыб являются выдра (*Lutra vulgaris*) и норка (*Putorius lutreola*). Камчатский бобр (*Enhydra lutris*), известный своим драгоценным мехом, питается морскими раками, моллюсками, мелкой рыбой и отчасти водорослями.

Ластогоние (*Pinnipedia*). Ушастые тюлени (*Otariidae*) питаются моллюсками и рыбой. Сивуч (*Eumetopias stelleri*) предпочитает головоногих. Морские котики (*Callorhinus ursinus*) питаются восьминогами и рыбой; в желудках котиков было найдено до 7 различных видов рыб (2 вида трески, из лососевых—кижич и др.).

Моржи (*Odobenidae*) питаются главным образом моллюсками *Mya* и *Saxicava*, раками *Sclerocrangon* и гефпреями *Priapulius*, которых они повидимому выгребают из ила своими бивнями или (что кажется нам

более вероятным) усами. Остатки рыб, тюленей и даже птиц гораздо реже встречаются в желудках моржей.

Тюленей (Phocidae). Пищу тюленей составляют ракообразные, моллюски, иглокожие и рыбы. В Северном море при вскрытии 500 тюленей было установлено, что основной их пищей являются крабы, креветки, камбалы и палтусы. В желудке морского зайца (*Phoca barbata*) были найдены в большом количестве планктические *Euphausiacea*.

Грызуны (Rodentia). Мускусная крыса, или ондатра (*Fiber zibethicus*), североамериканская форма, которая теперь у нас разводится в Сибири из-за ее меха, питается водными растениями и ракушками.

Парнокопытные (Artiodactyla). Бегемот (*Hippopotamus amphibius*) со своими громадными зубами является растительноядным, питается однако не только речными растениями, которые составляют его основную пищу, но нападает на поля и плантации, причиняя страшные опустошения.

Сирены (Sirenia), как мы указывали выше, питаются исключительно морскими и пресноводными растениями.

Киты (Cetacea). Беззубые киты (*Mystacoceti*). Гренландский арктический кит (*Balaena mysticetus*) и голубой кит (*Balaenoptera musculus*) питаются планктоном. В желудке голубого кита находили более 1000 л пищи, которая состояла из мелких *Euphausiacea*—*Rhoda inermis*. Летом эти *Euphausiacea* массами появляются в фиордах Северной Норвегии, а за ними идет туда голубой кит. В планктоне, пожираемом беззубыми китами, кроме *Euphausiacea* в большом количестве встречаются веслоногие рачки *Calanus finmarchicus* и *C. hyperboreus*. Мелкая рыба в желудках этих китов попадает редко, но другие беззубые киты, как *Balaenoptera physalus*, *Megaptera boops* и *Balaenoptera borealis*, кроме планктона питаются еще и рыбой, особенно мойвой (*Malotus villosus*) и сельдями (рис. 188, 4, 5, 6, 7).

Зубастые киты (Odontoceti), как кашалот (*Physeter macrocephalus*) и *Hyperoodon ampullatus* питаются преимущественно головоногими моллюсками (рис. 188, 1). В желудке у *Hyperoodon* находили тысячи роговых клювов головоногих рода *Onychoteuthis*. Вообще желудки этих китов содержат в себе целые коллекции разнообразных головоногих моллюсков, частью глубинных, которых зоологам не удалось ловить на воле и которые так и описаны только по экземплярам, найденным в желудках у кашалотов. Некоторые из этих головоногих достигают весьма значительных размеров, и кашалотам приходится вести с ними настоящую борьбу. На коже кашалотов нередко находят круглые диаметром до 25 мм следы от присосков головоногих, а в желудках куски их щупалец до 17 см в поперечнике. Целый ряд данных позволяет думать, что в глубинах, куда заходят нарвалы, живут головоногие, длина тела которых достигает 4 м и более, а длина щупальцев—11 м; общая же длина их (15 м) почти равняется длине гренландского кита. **Дельфины (Delphinidae)** в основе питаются рыбой. Только касатка (*Orca gladiator*) является единственным представителем китообразных, который питается теплокровными животными. Она нападает даже на больших китов и сильно их ранит, вырывая своими большими зубами куски их тела. Она отгоняет от китов их детенышей и пожирает их; заглатывает также мелких дельфинов и тюленей. В желудке одной касатки длиной 5 м были найдены остатки 14 тюленей и 13 дельфинов. **Африканский речной дельфин (Sotalia)** повидимому питается исключительно растениями.

Однопроходные (Monotremata). Утканос (*Ornithorhynchus anatinus*) питается водными моллюсками, насекомыми и червями, которых выбирает из ила помощью своего утинообразного клюва.

V. СПОСОБЫ ЛОВА ПИЩИ И НОМЕНКЛАТУРА ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ ПО СПОСОБУ ЛОВА И ПО СОСТАВУ ПИЩИ

По способу лова добычи всех водных животных можно разделить на 7 основных групп. В ряде случаев отдельные формы пользуются не одним,

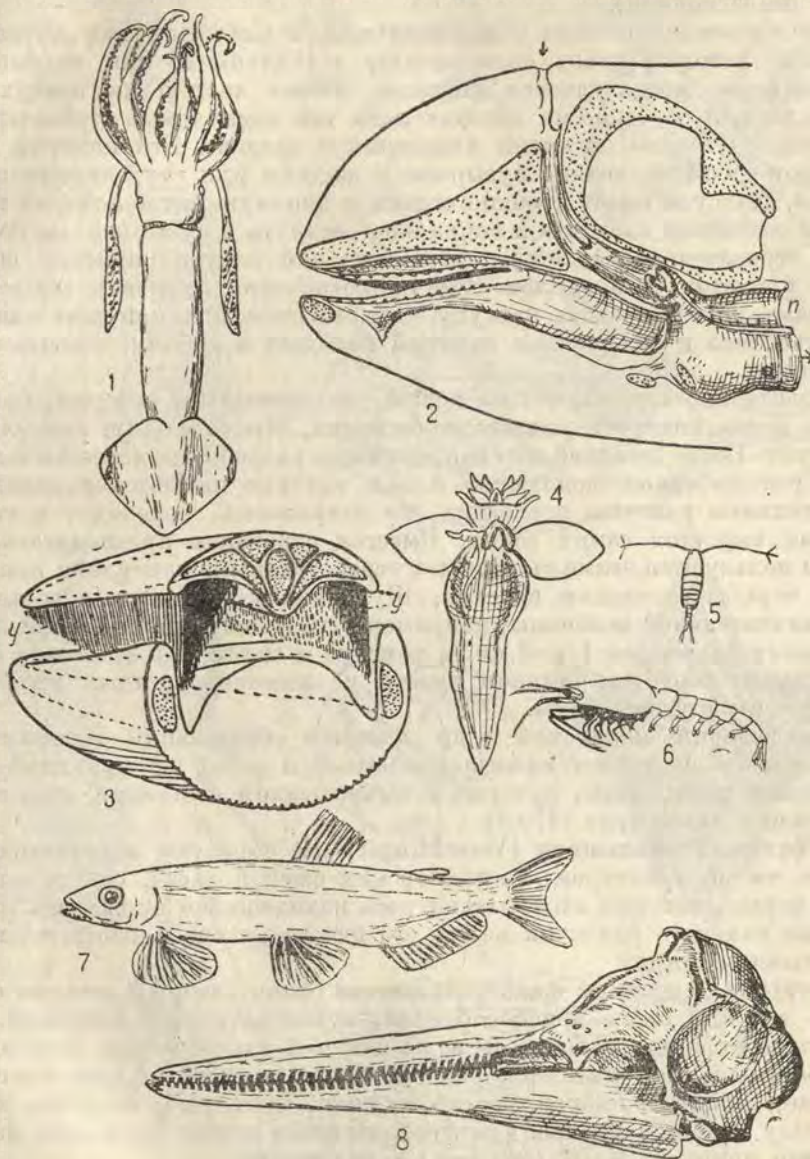


Рис. 188. Киты и их пища.

1—головногие *Illex illecebrosus* (длиной 25 см)—пища крупных зубатых китов; 2—поперечный разрез головы *Rhosaeпа* (*n*—пищевод; стрелки показывают путь вдыхаемого воздуха); 3—кип-полосатик, разрез головы. Вид сзади (*y*—пластинки так называемого китового уса); 4, 5, 6. 7—пища беззубых китов (4—*Clione limacina*, 5—*Calanus finmarchicus*, 6—*Rhoda inermis*, 7—молва); 8—череп *Delphinus delphis*.

а несколькими способами, но это явление встречается сравнительно не так часто.

I группа. Щупальщики (немецкое *Taster*), к которым относятся корненожки, актинии, сифонофоры и др., нащупывают добычу псевдоподиями или щупальцами.

Добыча состоит преимущественно из простейших, колероваток, мелких нематод и мелких ракообразных. Несмотря на всю кажущуюся простоту строения корненожек все же различаются четыре способа заглатывания ими пищи: заливание (обгекание), втягивание, обволакивание, вдавливание (инвагинация).

Все кишечнополостные (Coelenterata, или Cnidaria), как актинии и кораллы, которые ловят свою добычу щупальцами, или сифонофоры и ктенофоры, пользующиеся силками, имеют часть на поверхности своего тела, а особенно на органах лова так называемые стрекательные капсулы, служащие органами нападения и защиты. Эти капсулы представляют собой маленькие пузырьки с жидким или студенистым содержанием. Капсула имеет крепкие стенки и длинную нить, которая в спокойном состоянии вдавлена и спирально свернута в пузырьке; на поверхности стрекательной капсулы (стрекательной клетки) имеется выдающийся придаток «клиндоциль». При прикосновении добычи к клиндоцилю крышечка, прикрывающая капсулу, раскрывается, длинная нить капсулы вывертывается и содержимое капсулы попадает в добычу, обжигая ее и расслабляя.

Удивительно однако, что на целый ряд животных, которые, как мы видели выше, питаются кишечнополостными, стрекательные капсулы не действуют. Более детально этот вопрос еще не разработан; известно только, что у голожаберных моллюсков *Aeolis*, которые питаются гидроидами, стрекательные капсулы последних, не разряжаясь, переходят в стенки спинных выростов самих золид. Имеется основание предполагать, что золиды пользуются этими съеденными стрекательными капсулами как орудиями борьбы со своими врагами. Щупальца у Coelenterata достигают часто значительной величины, например у гидроидов до 25 см при длине тела самих гидроидов 1,5—2 см, а у медуз и сифонофор—даже до 30 м. При слабом развитии органов чувств у кишечнополостных щупальца заменяют им другие органы.

У инфузорий парамеций и др. имеются образования, аналогичные стрекательным капсулам кишечнополостных, и с той же функцией—так называемые трихоцисты, которые в выброшенном состоянии имеют вид мельчайших нитей (рис. 179,5).

II группа. Глотальщики (Verschlinger). Ее образуют населяющие ил и песок черви, голотурии, часть морских ежей и звезд, одним словом все те формы, которые заглатывают весь находящийся около них грунт, не делая никакого различия между его питательными и непитательными составными частями.

III группа. Активные фильтровальщики (фильтраторы), которые с помощью тех или иных приспособлений, путем активных движений, так или иначе отфильтровывают от воды нано- и ультрасестон. Активными фильтровальщиками являются ракообразные (листоногие, веслоногие и усконогие), личинки комаров, все оболочники, часть рыб, беззубые киты. По образу жизни активных фильтровальщиков можно разделить на неподвижно прикрепленных (сидячих) и подвижных.

Перистые ножки усконогих раков, ножки дафний и других листоногих, ротовые придатки веслоногих, пучки щетинок на верхней губе у личинок комаров, жаберный аппарат оболочников и пр. представляют собой образования, которые производят ток воды и фильтруют воду для лова планктона. Как обилен может быть этот лов, видно хотя бы из длинного колбасовидного скопления так называемого «предротового планктона» (планктон «ante os») у *Bosmina* (рис. 189, 4).

Как ветвистоусые рачки (*Cladocera*), так и веслоногие (*Copepoda*) являются фильтровальщиками наннопланктона и сестона. У тех и других имеются торакальные ножки, но у *Copepoda* они являются органами

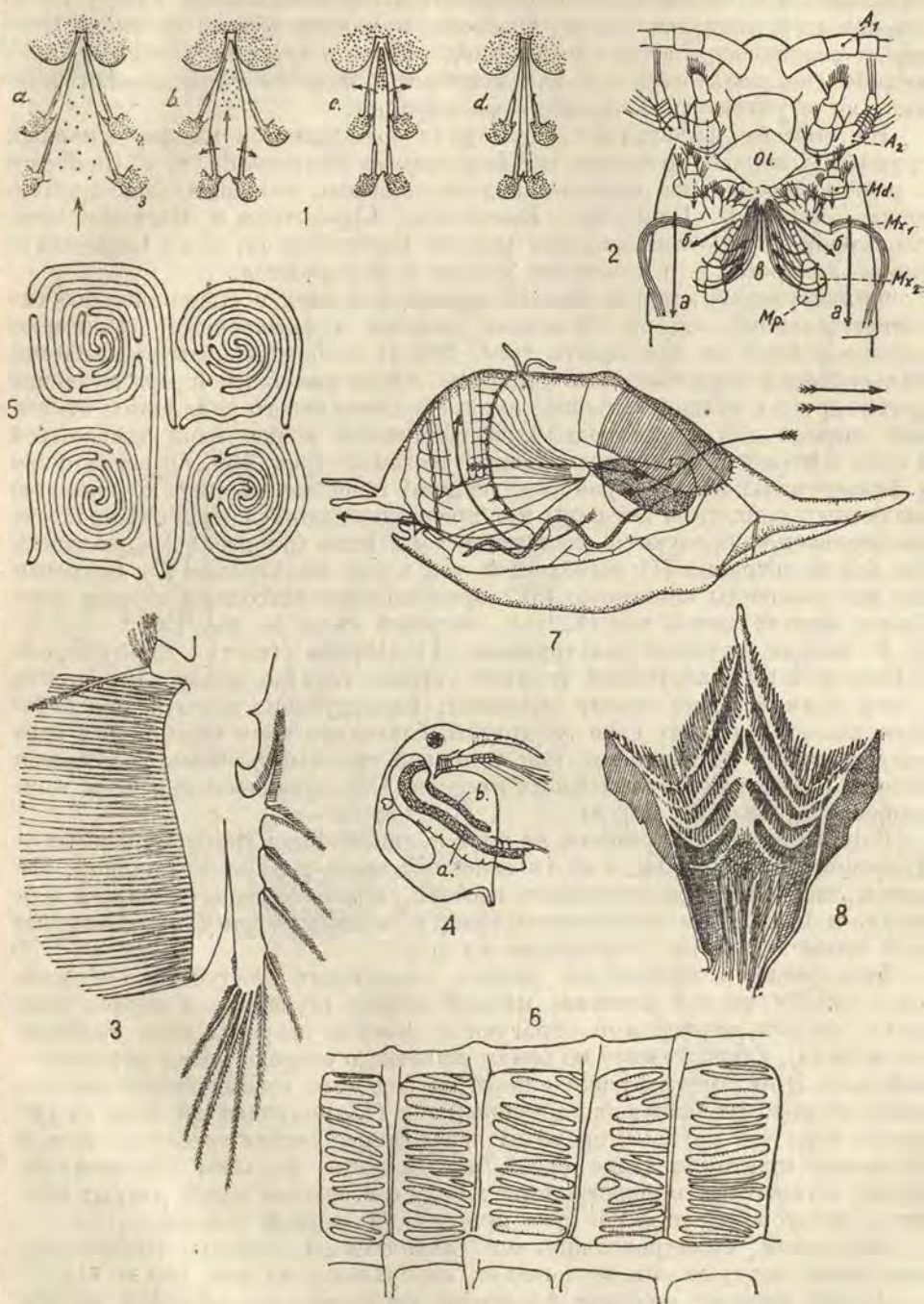


Рис. 189. Активные фильтровальщики.

1—идеальный разрез через фильтрующие ножки *Daphnia* (a, b, c, d—четыре последующие стадии фильтрации); 2—*Diaptomus* (A₁, A₂—антенны, Ol—верхняя губа, Md—мандибула, Mx₁, Mx₂—максиллы, Mp—челюстная ножка), стрелки (a, б, в) показывают ход токов воды при фильтрации); 3—фильтрующая ножка *Diaphanosoma brachyurum* с фильтрующим гребнем; 4—*Bosmina* (a—содержимое кишечника, b—plancton ante os); 5—жаберные щели асцидии *Molgula gesteri*; 6—жаберные щели асцидии *Phallusia*; 7—*Oikorieura albicana* (затушевана пунктиром) в своем домике, двойная стрелка указывает направление движения животного, остальные стрелки—пути фильтрующей и выходящей из домика воды; 8—жаберный аппарат *Clupea alosa*.

плавания, а у *Cladocera* фильтрами, отфильтровывающими пищу; единственным органом движения у *Cladocera* являются вторые антенны. Наоборот, вторая пара антенн у *Sopropoda* вместе с другими ротовыми придатками не только служит для движения, подобно торакальным ножкам, но и участвуют в процессе фильтрации.

По способу фильтрации *Phyllozoa* распадаются на две основных группы. К первой относятся так называемые *Anomopoda*, т. е. *Cladocera* с разнородными парными абдоминальными ножками; сюда принадлежат семейства *Daphnidae*, *Bosminidae*, *Chydoridae* и *Macrothricidae*. Ко второй группе принадлежат многие *Euphyllzoa*, а из *Cladocera* — триба *Stenopoda*, т. е. семейства *Sididae* и *Holopedidae*.

Фильтрующий аппарат первой группы работает в общем аналогично нагнетательному насосу. Основное участие в фильтрации принимают парные ножки; их эндоподиты (рис. 189, 3) снабжены целыми гребнями фильтрующих перистых щетинок. Тело, части раковины и прилегающие друг к другу с каждой стороны ножки образуют своего рода ящик, открытый спереди для входа воды; при сближении ножек вход замыкается и вода вытекает сквозь фильтрующие щетинки (рис. 189, 1); оставшиеся в фильтровальном пространстве (ящике) пищевые частицы с помощью челюстных придатков 2-й пары ног препровождаются ко рту. В процессе фильтрования образуются следующие токи воды (рис. 190, 2): входящий ток для фильтрации (1); выходящий ток после фильтрации (2); вихревой ток вне раковины животного (3), образующийся благодаря первым двум токам; фильтрующий ток (4); ток, несущий пищу ко рту (5).

У второй группы фильтрующих *Phyllozoa* (часть *Euphyllzoa* и *Stenopoda*) фильтрующий аппарат устроен гораздо проще. Все ножки у них одинаковы по своему строению; фильтрующие пары ножек работают последовательно одна за другой, благодаря чему фильтрация идет непрерывно, а не толчками, как у первой группы; в общем получается работа целого ряда всасывающих насосов. Образующиеся при этом токи изображены на рис. 190, 3).

Polyphemidae и *Leptodora* являются хищниками; триба *Conchostraca* (*Lynceidae*, *Limnadiidae* и др.) в основной массе является лоядной. Их ножки, лишенные фильтрующих гребней, приспособлены к подаче ила вверх, к брюшному углублению тела, и к дальнейшему продвижению этой пищи вдоль по углублению ко рту.

Фильтрация у веслоногих рачков происходит следующим образом (рис. 189, 2): вторая антенна, мандибулярное щупальце и первая максилла своими движениями образуют с каждой стороны тела сильный ток воды (а), идущий снизу по бокам животного спереди назад (двигательный ток). Этот ток, действуя наподобие водяного всасывающего насоса, вызывает косо идущий аспирационный ток (б), получающий воду из пищевого тока (с), который проходит через фильтрующие гребешки второй максиллы, представляющие собой неподвижные фильтры. Пищевые частицы, оставшиеся в пространстве между гребешками обеих вторых максилл, препровождаются ко рту придатками первой максиллы.

Активными фильтровальщиками являются и мизиды (*Mysidacea*); токи воды, которые они производят, изображены на рис. 190, 4—5).

Ловчий аппарат комаров *Anopheles* изображен на рис. 192, 6). Он представляет собой пучки щетинок на верхней губе личинки; пучки находятся в постоянном движении и дают до 200 ударов в минуту; они производят два тока воды, сходящиеся у ротового отверстия; самое отсеивание пищи, фильтрацию, производят пучки щетинок на остальных частях ротового аппарата.

Весьма совершенным фильтровальным аппаратом обладают аппендикулярии из оболочников (*Tunicata*). Как известно, они выделяют

вокруг себя студенистый домик, внутри которого и помещаются сами (рис. 189, 7). Хвост аппендикулярии производит волнообразные движения, благодаря которым образуется ток воды, выходящий из домика (по рисунку влево), а домик с аппендикулярией в силу реверсивного удара движется в противоположную сторону (на рисунке—вправо). Часть

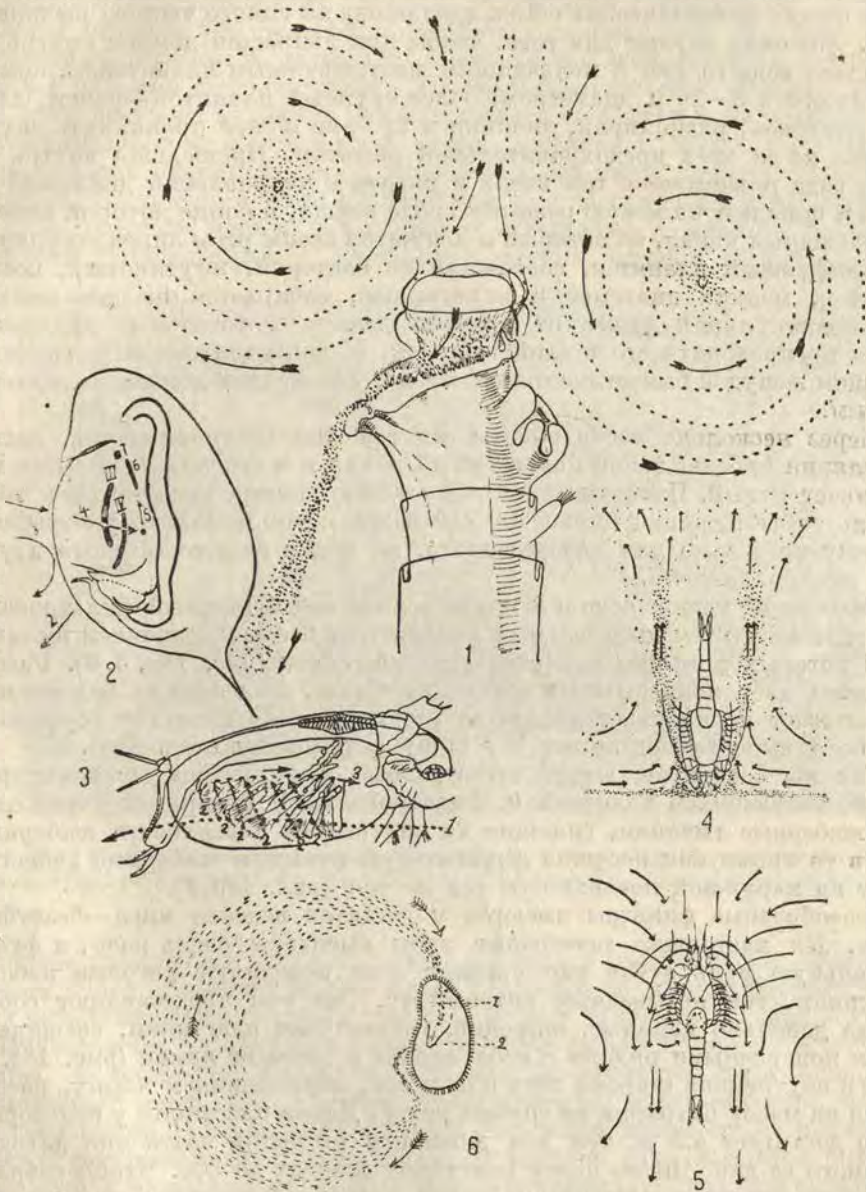


Рис. 190. Активные фильтровальщики и седиментаторы.

1—передний конец тела колдовратки из семейства Philodinae; токи, вызванные колдовращательным аппаратом, и пути пищевых частей; 2—водяные токи, вызываемые работой ножек *Daphnia* (1—входный ток, 2—выходящий ток, 3—вихревой ток, вызываемый двумя предыдущими, 4—ток, приносящий пищевые частицы через фильтры в брюшную щель, 5—ток, продвигающий пищу вперед по брюшной щели, 6—колбасовидное скопление пищи перед ртом, 7—мандибулы, III и IV—края 3-й и 4-й пары ножек); 3—водяные токи, вызываемые работой ножек *Sida cristallina* (1—главный ток, 2, 2—вертикальные приносящие токи, 3—ток, продвигающий пищу вперед по брюшной щели); 4—лизиды *Hemimysis lamorneae* добывает пищу, фильтруя детрит; 5—она же при плавании; изображены токи двигательный, дыхательный и пищевой; 6—пищевой ток *Paramecium bursaria*.

энергии движения используется животным на добывание пищи, состоящей из наннопланктона. Этот планктон аппендикулярия собирает следующим образом: на той стороне домика, в которую он движется, имеются как бы два окна, затянутые очень частой решеткой с длинными узкими щелями шириной в 9—46 μ , а длиной 65—127 μ ; ячеей этой решетки (рис. 56,5) гораздо мельче, главным образом ниже, уже, ровнее и аккуратнее, чем ячеей наших планктических сеток, сделанных из самого частого шелкового сита. Эти окна служат для того, чтобы при движении домика внутрь его попадала вода только с мельчайшим центрифужным планктоном, обычно организмы в 3—20 μ диаметром; более крупный планктон—рачки, длинные диатомеи, радиолярии, личинки и пр.—не может проникнуть внутрь домика из-за этой предохранительной решетки. Прошедшая внутрь домика вода поднимается там вверх и вперед в направлении движения домика и попадает на новую решетку вроде верши, в конце которой имеется мешковидный канал, за который и держится своим ртом аппендикулярия. Центрифужный планктон, состоящий из бактерий, жгутиковых, кокколитофор, мелких диатомей и корненожек, собирается на дне канала, и аппендикулярия время от времени делает глотательные движения, чтобы препроводить его в свой желудок. У аппендикулярий с хорошим домиком желудок бывает постоянно набит, у лишенной домика он остается пустым.

Через несколько часов работы эти решетки закупориваются, аппендикулярия бросает такой испорченный домик и в течение около часа выстраивает новый. Планктическое содержимое домика представляет собой результат фильтрации около 100 см³ воды, и домик можно употреблять поэтому не только для качественного, но и для количественного изучения наннопланктона.

Жаберный мешок асцидий представляет собой мощный фильтровальный и вместе с тем дыхательный аппарат; он весь продырявлен щелями, края которых покрыты мерцательным эпителием (рис. 189, 5, 6). Работа ресничек дает непрерывный ток воды. Слизь, выделяемая эндостием, захватывает и склеивает планктон, ресницы окологлоточной борозды и спинного выроста подгоняют эту пищу к ротовому отверстию.

Так же соединены вместе дыхательный и фильтровальный аппарат у рыб, питающихся планктоном. Фильтровальным аппаратом у них служат жаберные тычинки, сидящие на внутренней поверхности жаберных дуг, в то время как несущие дыхательную функцию жаберные лепестки сидят на наружной поверхности тех же дуг (рис. 189, 8).

Своеобразные фильтры имеются у гигантов водного мира—беззубых китов. Их настоящие зачаточные зубы выпадают очень рано, и функциональную роль зубов как органов лова исполняют роговые небные пластинки, так называемый китовый ус. Эти усы представляют собой иногда довольно длинные, широкие, треугольные пластинки, свешивающиеся поперечными рядами с неба, справа и слева от языка (рис. 188, 3, и 191); внутренняя сторона этих пластинок, обращенная к языку, распадается на массу бахромок из грубых нитей. Длина пластинок у некоторых китов достигает 4,5 м, так что даже при открытой пасти они доходят до самого ее дна. Число рядов пластинок доходит до 360. Чтобы собрать планктон, кит плавает некоторое время с открытой пастью, втянув язык, затем закрывает ее и поднимает морду из воды, чтобы дать стечь лишней воде через углы рта. Все планктические организмы застревают в пространстве между ставшим на место языком и ситом, образованным как самими пластинками, так и их бахромчатыми краями.

IV группа. Пассивные фильтровальщики фильтруют воду либо посредством специально устроенных ими сетей, не входящих в организацию их тела, как ловчие сети личинок ручейников, или же фильтруют орга-

нами своего тела, но не производят при этом никаких движений, как личинки мошек *Simulium*. Пассивные фильтровальщики свойственны текучей воде. Отсутствие движений тела им заменяет текучая вода (рис. 192, 3, 4, 5). С ее помощью работают полужилища-полуловушки, которые устраивают так называемые камподоевидные (похожие на низших насекомых *Campodea*) личинки ручейников (*Trichoptera*). В большинстве случаев эти постройки (чехлики) имеют форму так или иначе устроенных воронок и мешков из очень частой шелковистого характера ткани с мелкими, неразличимыми невооруженным глазом ячейками. Аналогом этих построек являются наши планктические сетки, а на воздухе—сооружения пауков. Большинство таких ручейников живет в проточной воде, которая распирает сеть и оставляет в ней пищу личинок—планктон и детрит. В суженной части воронки или в ее носике сидит сама личинка. В виде простого мешка, обращенного отверстием к течению, устроены ловушки *Polysentropus*; у *Neureclipsis* кончик воронки загнут наперед.

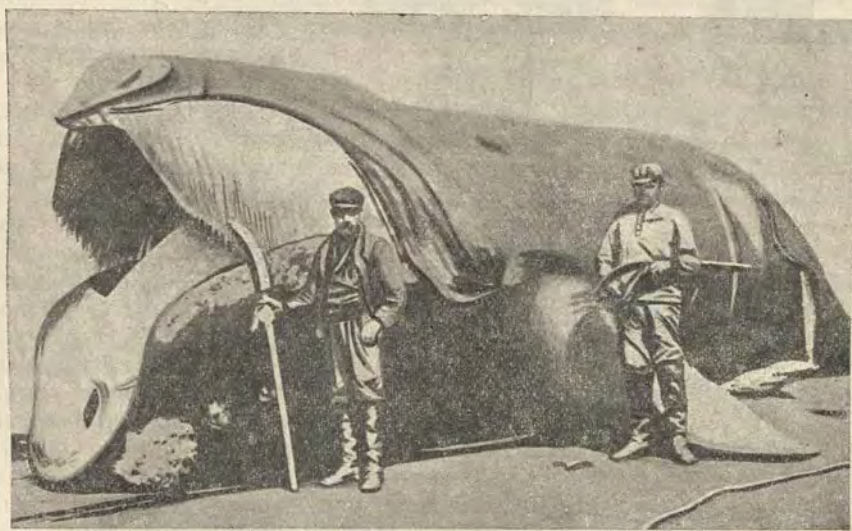


Рис. 191. Беззубый кит, пойманный в Антарктике. Ясно видны распределение усов и канал под глазом (угол рта), по которому стекает вода после ее фильтрации через усы.

Входное отверстие в воронке и сама воронка у разных родов поддерживается более или менее густой сетью неправильно расположенных клейких нитей, служащих также и для лова добычи. Наиболее сложна ловушка у *Hydropsyche*, населяющих быстро текущие ручьи. В схеме это тоже воронка, но фильтрует только часть ее, как бы затянутое сетью окно, расположенное очень косо к направлению течения; носик воронки, служащий жилищем, тоже загнут в сторону от течения, чтобы его не размывала быстро текущая вода. В зависимости от времени года планктон окрашивает сети в разные цвета; весной они коричневые от диатомей и детрита, летом — сине-зеленые от цианофиц (рис. 192, 1, 2).

Пучки щетинок на голове у москитов симулий (рис. 192, 5) очень похожи на подобные же образования у комаров. Однако у неподвижно прикрепленных симулий ловчий аппарат тоже является неподвижным и только направлен навстречу течению.

V группа. Осаждающие (седиментаторы). Относящиеся сюда инфузории, губки, коловратки, мшанки, часть моллюсков и другие формы или производят круговорот, водяную воронку, на дне которой осаждаются

мезо-, микро-, нано- и ультрасестон, служащий им пищей, или образуют ток воды, из которого пищевые частицы вылавливаются каким-либо другим способом.

Ловчие воронки. Устроить водоворот или прогнать мимо себя воду часто является задачей всех прикрепленных и даже свободно-

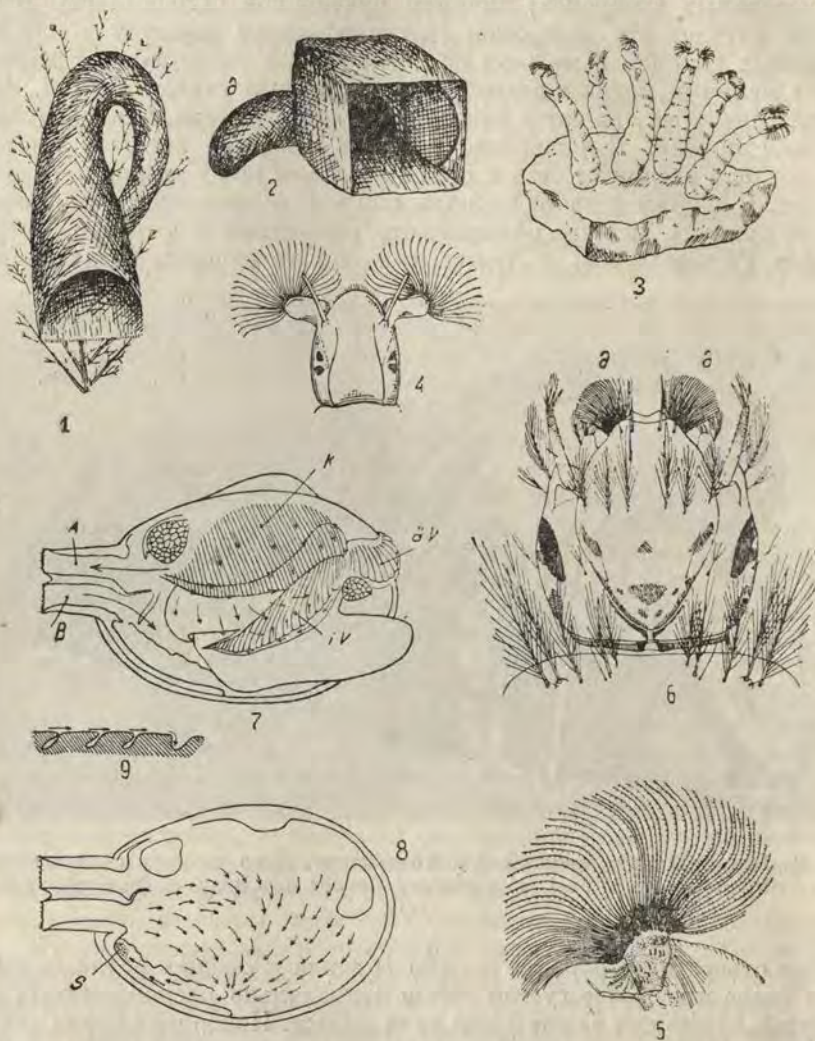


Рис. 192. Пассивные и активные фильтровальщики.

1—ловчая сеть *Neurectipsis bimaculata*; 2—схематический рисунок домика *Hydrapsyche*: в правой стенке окно, затянутое ловчей сеткой; 3—личинка *Simulium*, прикрепившаяся венчиком крючков к камню; 4—голова *Simulium* с двумя фильтровальными придатками (головными веерами); 5—фильтровальный придаток *Simulium hölleri*; 6—коловращательные аппараты (а)—придатки верхней губы—у *Aporpheles superpictus*; 7, 8, 9—двустворчатый моллюск *Schizotherus mutalli* (работа ресничного покрова); 7—вид тела *Schizotherus* после удаления правой раковины и мантии (к жабра; а, в, в—внешний и внутренний velum; А—выводной, В—вводной сифоны); 8—вид на мантию изнутри, после удаления всех органов (S—место, где собираются удаляемые материалы); 9—поперечный разрез через velum; три щели закрыты, одна открыта.

плавающих организмов, питающихся планктоном и взвешенным детритом. Для достижения этой цели у ресничных инфузорий, например туфельки (*Paramecium*), имеется околоротовое углубление тела (peristoma), у трубочки (*Stentor*)—околоротовая спираль. За этими приспособлениями лежит глотка, и таким образом всегда получается нечто вроде воронки. Окружающие перистом и спираль реснички производят в такой воронке водо-

ворот, несущий с собой планктон и детрит, которые и отлагаются в нижней части воронки, в глотке, где почти нет движения, совершенно подобно тому, как текучая вода отлагает все несомые ею предметы во всех встречных ямах, бухтах и заливах, где ее течение ослабевает (рис. 190, 6). Такого же рода ловчие воронки образуют щупальца сидячих червей, щупальца голотурий и мшанок, руки морских лилий и руки брахиопод, часто извитые—либо подковообразно аналогично мшанкам либо спирально аналогично стентору; подковообразную форму в общем имеет и плавательный аппарат многих коловраток, служащий часто также и для добывания пищи (рис. 190, 1). Большинство этих образований покрыто ресничками, дающими определенно направленный ток воды. Приспособления помещаются обычно на голове около рта, причем сама голова не обособлена.

Токи воды. Известно, что все тело губок пронизано каналами, по пути которых размещены так называемые жгутиковые камеры, выстланные воротничковыми клетками; жгутики этих клеток производят постоянный ток воды, приносящий питательные частицы, которые осаждаются на внутренней стенке жгутиковых камер и на воротничках и поглощаются клетками.

У двустворчатых моллюсков силой, производящей ток воды, необходимой для дыхания и добывания пищи, и служит мерцательный эпителий, покрывающий жабры, ротовые паруса (губные щупальца) и внутреннюю сторону мантии; образуемые им токи изображены на рис. 192, 7, 8. Ток воды входит через нижний сифон, омывает все тело животного и выходит через верхний.

Интересно наличие совершенно конвергентных образований—в виде торчащих как две, иногда очень длинных, трубы—вводного и выводного сифонов у моллюсков и ротового и клоакального отверстия у оболочников. У тех и других вода входит через одно отверстие и выходит через другое. Как и у оболочников, пищевые частицы, застревающие в слизи, которая покрывает жабры моллюска, работой ресниц переносятся к нижнему краю жабр, а затем вдоль этого края продвигаются ко рту.

Очень сложно работают мерцательные ресницы на ротовых парусах. Там можно различить четыре системы ресниц: одни гонят пищу ко рту, другие препятствуют пище попадать на нижний, брюшной край парусов; третьи гонят от рта вдоль по нижнему краю парусов те частицы, которые все же иногда туда попадают; четвертые, скрытые на дне углублений щелей парусов (рис. 192, 9), гонят пищу от рта в тех случаях, когда она является излишней или неподходящей; вообще же эти щели остаются закрытыми и не работают. Вся излишняя и ненужная пища, а равно и та, которая попадает на внутреннюю сторону мантии, собирается у заднего края мантии, около входного сифона снизу, и время от времени выбрасывается через этот сифон.

Насколько хорошо работают вышеописанные аппараты, можно легко увидеть, если посадить одну или две устрицы в соответствующего размера аквариум, загрязненный бактериями или взвешенным детритом; уже через сутки вода станет совершенно светлой, а вся грязь окажется между жабрами устриц. Подобным же образом инфузории парамеции способны очистить каплю загрязненной воды.

VI группа. Охотники. Многие моллюски, часть раков, многие рыбы, водные птицы, зубатые киты и другие водные млекопитающие активно преследуют и ловят свою добычу, а потому вполне заслуживают название охотников.

VII группа. Засадчики (Spräher) тесно связаны с предыдущей группой, охотниками, отличаясь от них только тем, что сидят обыкновенно спокойно как бы в засаде, высматривая добычу. Так поступают сидящие на скалах головоногие, закапывающиеся рыбы и пр.

У групп охотников и засадчиков повидному мало приспособлений, которые были бы свойственны специально водным организмам. Отметим лишь ряды конвергентных образований. Морды и клешни животных, хватающих в воде быстро плавающую добычу, в целом ряде случаев пред-

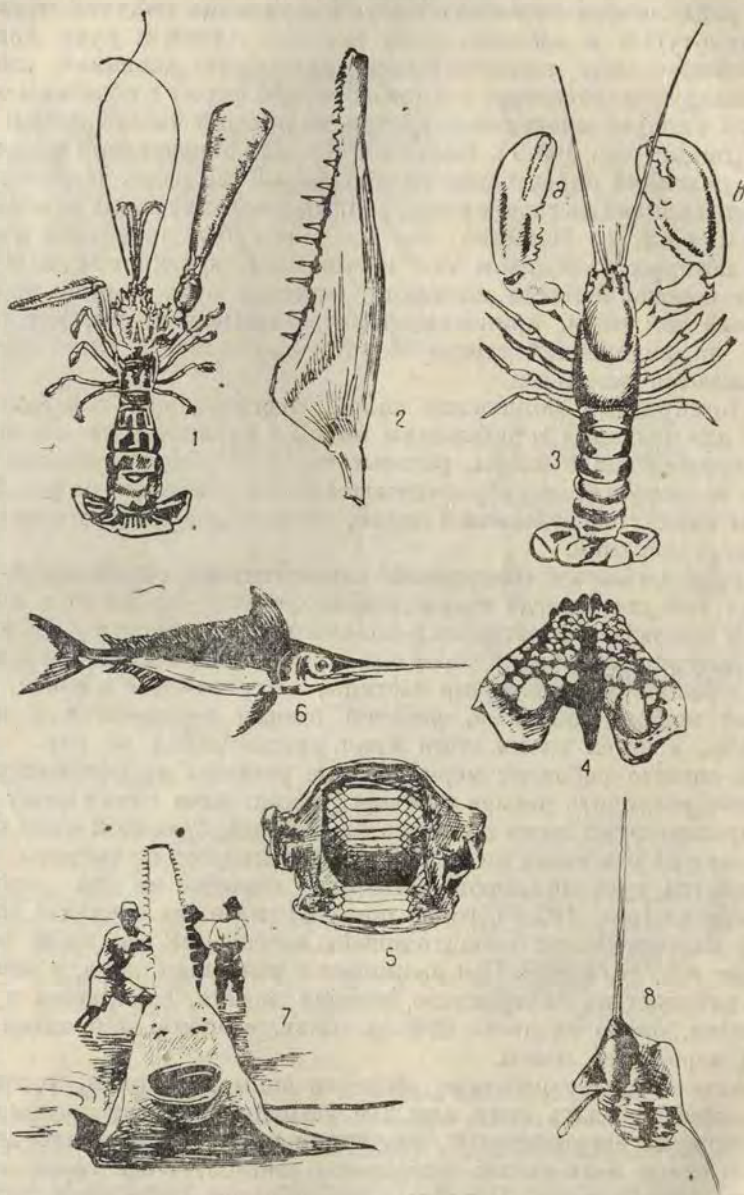


Рис. 193. Охотники и засадчики.

1—слепой глубоководный десятиногий рак *Taumastocheles zalenka*; 2—нижняя челюсть щуки (*Esox*); 3—омар *Homarus vulgaris* (а—левая клешня—хватательная, б—правая—давящая); 4—верхняя челюсть рыбы *Chrysophrys aurata*; 5—верхняя и нижняя челюсти ската *Mullibatis aquila*; 6—меч-рыба (*Xiphus gladius*); 7—пила-рыба (самец) длиной 9 м (весом 4 500 фунтов); 8—трилобит *Amplex massalumi*.

ставляют собой в схеме удлиненную пластинку, вооруженную однородными зубами или выростами. Сюда относятся челюсти дельфинов (рис. 188, 8), рептилий, ихтиозавров, костистых рыб, например шук (рис. 193, 2) и *Belone*, из *Holostei*—костистых ганоидов—*Lepidosteus*

с щучьим рылом и т. д. У беспозвоночных конвергентным образованием к этим хватательным челюстям являются хватательная левая клешня омаров (рис. 193, 3) и клешня глубоководного слепого рака *Taumastochelès* (рис. 193, 1). Даже у тюленей, несомненных хищников по происхождению, наблюдается тенденция к унификации, однородности зубов: у тюленей нет обособленных плотоядных зубов (последний ложнокоренной и первый коренной), а все ложнокоренные и настоящие коренные являются однородными.

Полной противоположностью этим хватательным зубам являются зубы и клешни, приспособленные к раздавливанию пищи с жестким скелетом, как раковины, ракообразные и кораллы. Примером служат мостовидные зубы скатов *Myllobatis* и др. (рис. 193, 5), челюсти с зубами рыбы *Chrysophrys* (рис. 193, 4) и правая клешня омара, устроенная у него совершенно иначе, чем левая. Все эти давящие приспособления имеют или совершенно плоскую форму, или состоят из ряда закругленных образований наподобие булыжной мостовой.

Специфическим образованием являются носы у пило-рыбы (*Pristidae*) из скатов и *Pristiophoridae* из акул (рис. 193, 7); они служат для вспахивания грунтов и извлечения оттуда добычи. Выросты некоторых трилобитов, как у *Amrux* (рис. 193, 8), принадлежат вероятно к серии тех же образований; их следует отличать от выростов планктических форм.

Имеются и еще ряды конвергентных образований, как например трубчатые рыла у разных рыб, игл и др., которые действуют наподобие пипеток, и другие образования, перечислять которые здесь мы не станем.

Способы лова живой пищи растениями. Пузырчатка (*Utricularia*) получила свое название благодаря своеобразным пузырькам, которые имеются на ее листьях и служат для лова добычи (рис. 194). Добыча состоит из простейших, мелких червей, личинок насекомых и особенно низших ракообразных; попадают даже мальки рыб. Каждый пузырек в общем имеет облик дафнии и снабжен небольшим клапаном, дверцей, которая может открываться только внутрь пузырька, так как имеется специальная закраинка—порог, мешающий клапану открываться наружу. Клапан и края отверстия покрыты специальными булавовидными волосками, выделяющими слизь, служащую очень лакомой приманкой. Обычно говорят, что привлеченное приманкой животное толкает дверцу, попадает внутрь пузырька, как мышь в ловушку, и там переваривается. Пузырчатка, лишенная животной пищи, развивается очень плохо. Нередко можно видеть пузыри, сплошь набитые добычей. Несомненно, что в таких бассейнах, где пузырчатки много, она благодаря своему образу питания играет специальную роль в общем круговороте веществ бассейна.

Существуют данные, согласно которым можно думать, что пузыри действуют не так, как обычно описывают и как указано выше, а наподобие

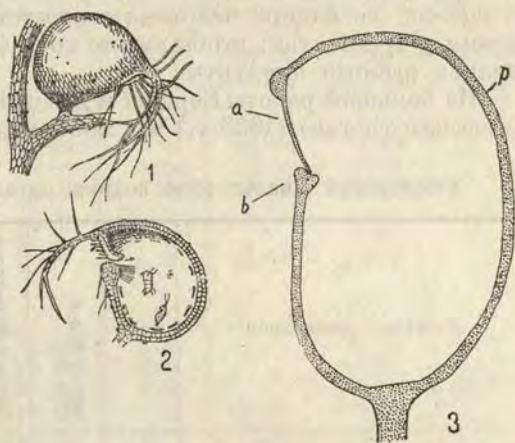


Рис. 194. Пузырьки *Utricularia vulgaris* L.:

1—снаружи, 2 и 3—продольный разрез (3—схема; на ней: а—клапан, б—утолщенный порог, в который упирается панури свободная—нижняя—часть клапана, р—стенка пузырька)

бие пузыря шипетки; при прикосновении животного сжатый пузырь *Utricularia* расширяется и вместе с током воды втягивает в себя добычу. Только при таком взгляде на этот процесс можно объяснить например те случаи, когда малек рыбы попадает в пузырь хвостовым концом тела, а голова его остается торчать наружу.

VI. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПИЩЕВЫХ ОРГАНИЗМОВ

В настоящее время по этому вопросу нет хороших сводочных материалов. Между тем он крайне важен для более глубокого изучения круговорота веществ в водных бассейнах и для перевода запаса пищевых веществ, которые могут использовать рыбы, на количество рыб, которых может прокормить или фактически прокармливает данный бассейн. Как мы указывали уже, эти две цифры далеко не всегда совпадают; в естественных бассейнах очень часто пищевые вещества, доступные вообще для рыб, откладываются в виде органических отложений на дне бассейна, и вполне во власти человека соответствующим подбором рыбного населения устроить так, чтобы вместо хотя бы части донных отложений получались рыбные продукты.

Из большой работы Бёрджа и Джедди «Планктон, его количество и химический состав» (1923 г.) мы можем извлечь следующие данные:

Химический анализ ряда водных организмов в процентах сырого веса

Названия организмов	Азот	Сырой белок (N. 6,25)	Жиры (эфирная вы- тяжка)	Пентозаны	Углеводы	Безазотистые экс- трактивные вещества	Зола	SiO ₂
Водоросли								
<i>Microcystis</i> } сине-	8,60	53,75	4,55	—	2,11	32,05	7,54	0,38
<i>Anbaena</i> } зеленые	8,27	51,69	1,11	4,81	0,63	39,40	7,17	0,95
<i>Diatomeae</i>	3,66	22,87	13,60	2,87	1,43	22,60	39,50	30,78
<i>Spirogyra</i>	3,47	21,68	2,75	10,70	0,64	65,88	9,05	0,24
<i>Cladophora</i>	2,77	17,31	2,54	8,32	18,47	35,14	26,54	7,10
Высшие растения								
<i>Potamogeton</i>	1,80	11,25	1,83	8,46	13,55	46,64	26,73	1,39
Животные								
<i>Cyclops</i>	9,57	59,81	19,80	—	10,07	4,58	5,74	—
<i>Daphnia pulex</i>	7,45	46,56	3,90	1,32	9,02	14,67	25,85	0,73
<i>Oligochaeta</i>	7,46	48,50	—	—	—	—	4,25	—
<i>Hirudinea</i>	11,13	69,56	10,67	0,06	0,33	13,56	5,88	0,74
<i>Trichoptera</i>	7,93	49,56	12,47	0,16	9,11	23,75	15,11	0,59
<i>Chironomus tentans</i>	7,36	46,00	8,00	—	5,76	35,10	5,14	0,32
<i>Gyrinidae</i>	5,74	35,88	37,65	—	14,47	10,30	1,70	0,00
<i>Hemiptera</i>	9,94	62,12	8,78	—	11,78	10,93	6,30	0,61
Планктон озера Мен- дота (среднее)	7,11	44,49	7,53	4,57	5,32	—	—	—

Из таблицы видно, что белком наиболее богаты водные животные вообще, а из водных растений только синезеленые. В среднем у тех и других белок составляет около 50% сырого веса; из животных особенно выделяются шпавки с количеством белка—69%.

Ж и р о м все животные гораздо богаче, чем растения; только диатомей имеют жира до 13%, у всех остальных растений его содержание ниже 4,5%, а у животных, кроме дафний, оно выше 8% и доходит до 37% у жуков-вертячек (*Gyrinidae*).

Максимальное количество углеводов и золы приходится, наоборот, на растения, у *Cladophora* углеводов 18%, а у диатомей золы 39%; из животных по содержанию золы к диатомеям приближаются только дафнии—25%.

Средний анализ планктона озера Мендота по количеству белка (44%) приближается к животным, а по количеству жира (7%)—как к ряду животных (*Chironomus*, *Hemiptera*), так и к диатомеям.

Ниже приведена таблица сравнительного химического анализа ряда морских организмов и наземных продуктов в процентах с у х о г о в е щ е с т в а, а не сырого веса, как дано на предыдущей таблице:

	Азот	Белки	Жиры	Углеводы	Зола	Кремний
Перидиней		13,00	1,30	41,50	5,20	
Мидии		54,86	7,07	26,00	12,00	
Устрицы		46,80	9,50	28,10	16,00	
Веслоногие рачки		59,00	7,00	20,00	9,30	
Омар		79,80	10,13	0,16	9,41	
Сельдь		56,42	35,85		7,02	
Осенний морской планктон		21,80	3,20	68,90	15,70	
Планктон Северного моря:						
в апреле	3,28	20,50	3,21		15,71	9,59
в июне	1,80	11,25	2,21		60,08	47,16
в октябре	3,19	19,94	3,08		36,14	26,40
Выгон для скота		20,60	4,50	64,60	10,10	
Лупины		20,60	2,60	72,00	4,60	
Среднее сено		9,70	1,70	39,10	5,80	
Хорошее сено		13,60	3,20	26,80	8,20	
Солома		3,50	1,50	51,30	4,70	

Вывод, сделанный из предыдущей таблицы, о богатстве водных животных белком подтверждается и здесь. Что же касается морского планктона Северного моря, то в противоположность пресноводному планктону из эвтрофного озера Мендота он содержит белка только около 20% и в этом отношении, а также по количеству жира выдерживает сравнение только с лупинами и травами на выгонах для скота. Эту бедность белком морского планктона в противоположность пресноводному планктону эвтрофных озер мне кажется можно объяснить малым количеством синезеленых водорослей, богатых белком, в море и большим их количеством в эвтрофных озерах.

Перидиней по количеству белка приближаются к хорошему сену, а по углеводам—к соломе.

Наибольшее количество золы (60%) приходится в данной таблице на планктон вероятно в силу обилия морского планктона диатомеями.

Если планктон по своему химическому составу выдерживает сравнение с рядом растительных сельскохозяйственных продуктов, то главный и, говоря вообще, последний в цепи производительности водных бассейнов пищевой продукт их—рыбы—тоже оказывается вполне сравнимым с продуктами животноводства:

Сравнительный химический анализ мяса рыб и рогатого скота

	Белки	Жиры	Зола	Вода
Осетр (мясо)	16	11	1	72
Белорыбца	20	21	2	57
Вобла (мясо)	19	2	1	78
Сазан »	17	4,5	1,5	77
Судак »	18	0,5	1,5	80
Сельдь »	19	16	1	64
Минога (цельн.)	14	26	2	58
Корова жирная	18	25	1	56
» полужирная	19	8	1	72
Баран полужирный	18	6	1	75

Ясно, что по количеству белка мясо рыб не уступает мясу рогатого скота; жирами оно вообще беднее, однако некоторые виды, как осетр и сельдь, содержат жира более, чем полужирное мясо коров; к жирному мясу коров приближается белорыбца и превосходит его минога (26 против 25 %).

VII. ПИЩЕВЫЕ РЯДЫ И ИХ ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Каждый пищевой ряд, иначе цепь, мы начинаем или с первопищи, с продуцентов, которыми являются водоросли и другие водные растения и растительный планктон, или же с детрита — в основной массе продукта разложения тоже растительных веществ. Следующим членом цепи является первый консумент, первое животное, которое питается этой первопищей; за первым консументом может идти второй, который питается первым, затем бывает третий, который питается вторым и т. д. Самая длинная цепь, известная нам состоит всего из шести членов; водоросли — рачки — кильки — мерланги — треска — человек; есть очень короткие: водоросли (*Lamina* — *gia* и др.) — человек, или: водоросли — сирены. Вот несколько пищевых рядов (цепей) различной длины:

1. Диатомовые и перидиниевые водоросли — веслоногие рачки — молодые сельди — скумбрия — человек.
2. Диатомовые и перидиниевые водоросли — веслоногие рачки — сельди — акула *Acanthias vulgaris*.
3. Диатомовые и перидиниевые водоросли — веслоногие рачки — кильки — мерланг (*Gadus merlangus*) — треска — человек.
4. Диатомовые и перидиниевые водоросли — моллюски *Cardium* — камбала — человек.
5. Диатомовые и перидиниевые водоросли — устрицы — человек.
6. Растительный планктон — рачки-мизиды — тюлень.
7. Планктон — двустворчатые моллюски — хищные одностворчатые моллюски — камбала — человек.
8. Планктон — усонogie рачки (баланусы) — хищные одностворчатые моллюски — морские птицы.
9. Планктон — губки, мшанки, оболочники — голожаберные моллюски.
10. Планктон — пингвины, кайры (*Uria*), киты, тюлени.
11. Планктон — мидии и другие двустворчатые — морские звезды, морские птицы.
12. Прикрепленные водоросли — морские ежи — человек.
13. Прикрепленные водоросли — рыбы — человек.
14. Прикрепленные водоросли — голожаберные моллюски.
15. Прикрепленные водоросли — сирены, человек.
16. Детрит — мелкие ракообразные, амфиподы — крупные ракообразные — рыбы — человек.
17. Детрит — мелкие ракообразные, амфиподы — актинии — голожаберные моллюски.
18. Детрит — черви (*Arenicola* и др.) — рыбы — водные млекопитающие, человек.
19. Детрит — двустворчатые моллюски *Sphaerium scaldianum* (р. Печора) — сиг — человек.
20. Детрит — личинки миног.

Ниже приведены схемы круговорота пищи в северной части Каспийского моря по Чугунову (рис. 195) и в Баренцовом море (рис. 196); последняя составлена по нашей просьбе В. И. Зацепиным по данным Идельсона и других.

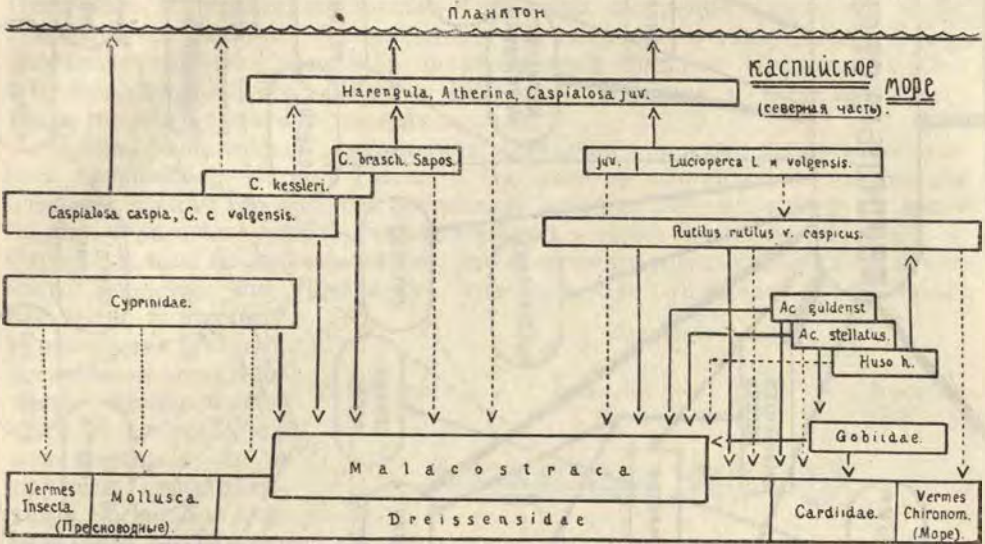


Рис. 195. Схема круговорота пищи в северной части Каспия. По Чугунову.

Планктон, как таковой, т. е. и животный и растительный вместе, конечно не является одним простым звеном цепи. Это наглядно видно из замечательной таблицы Гарди (рис. 197) по питанию сельди. В схеме пищевая цепь этой таблицы проста: водоросли—рачки—сельдь—человек

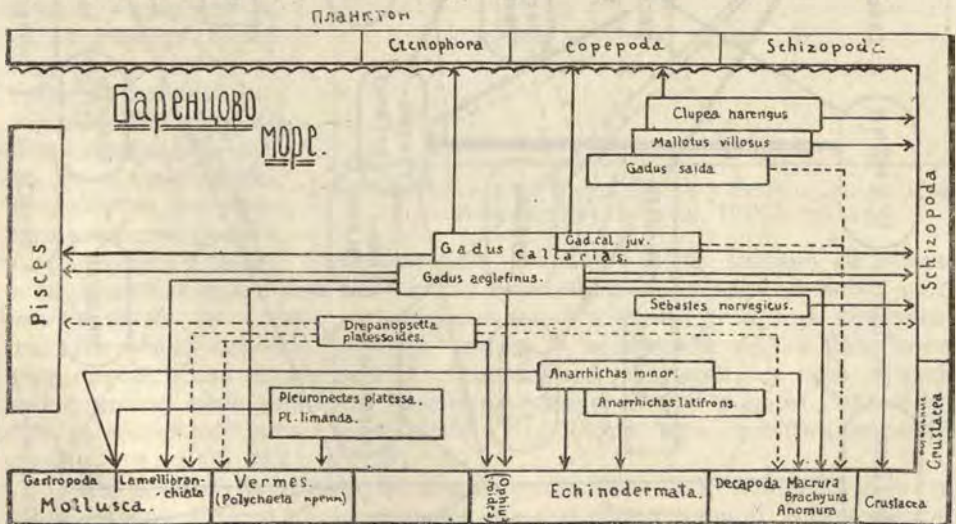


Рис. 196. Схема круговорота пищи в Баренцовом море.

или акула. Но таблица раскрывает всю сложность борьбы за пищу, большое количество членов, принимающих в ней участие (более 40 видов) и необычайную сложность их взаимоотношений. Количественные отношения на ней только намечены; чем толще линия, соединяющая поедателя с его жертвой, тем чаще жертва служит пищей поедателю.

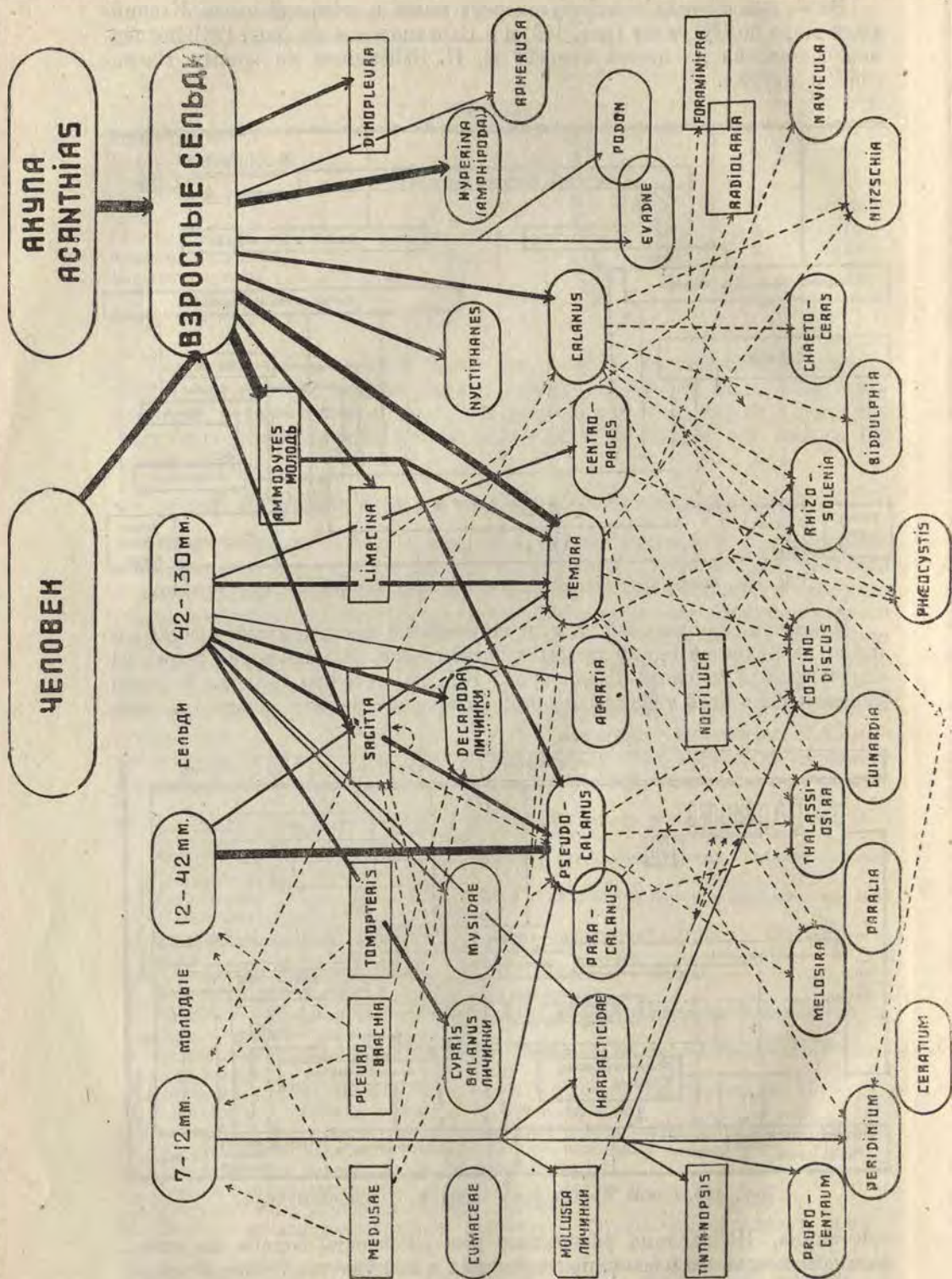


Рис. 197. Схема питания сельди. По Гарди.

В предложенной Петерсеном схеме круговорота пищи у берегов Дании (рис. 198) имеются уже и количественные отношения. Исходной пищей там является детрит zostеры; общее его количество оценивается в 24 млн. т. Им питаются «полезные» и «бесполезные» по терминологии Петерсена животные; «полезные»—это виды, входящие в пищевые цепи, кончающиеся рыбами; «бесполезные»—не входящие в такие цепи. К бесполезным относятся например двусторчатый большой моллюск *Cyprina islandica*, ежи *Echinocardium* и *Brissopsis*, которые в взрослом состоянии не встречаются в желудках рыб.

Масса бесполезных организмов составляет 5 млн. т, масса полезных организмов—только 1 млн. т. Из этого миллиона 50 тыс. т поедают камбалы, общий вес которых составляет 5 тыс. т; 500 тыс. т идут на пищу 50 тыс. т хищных ракообразных, которых поедает 6 тыс. т трески и т. д. Одним словом, по таблице видно, что количество производимого органического вещества (по Петерсену) при переходе от одного звена пищевой цепи к другому уменьшается в 10 раз;

остальное идет на процессы жизни поедателя. В главе XI мы познакомимся и с другими коэффициентами. Во всяком случае этот коэффициент всегда существует, какова бы ни была его абсолютная величина.

Если отвлечься от качества рыбы, ее рыночной стоимости и пр. и считать своей задачей только получение из данного водоема возможно большего количества рыбы, то конечно в таком случае мы должны наиболее ценить и разводить таких рыб, которые венчают собой именно короткие цепи, а не длинные. Основной запас первопищи—растений данного водоема—зависит (в схеме) от наличия солей и света, т. е. для короткого (геологически) отрезка времени является величиной более или менее постоянной. Если мы имеем 1000 т первопищи (растений), то при двучленной пищевой цепи растения—рыбы мы получаем 100 т рыбы (1000 : 10), при трехчленной цепи—10 т (1000 : 10 : 10), а при четырехчленной—только 1 т (1000 : 10 : 10 : 10).

Пища водных животных не остается постоянной и неизменной в течение целого года; в разные сезоны она бывает различной. Здесь мы приведем только один пример с *Calanus finmarchicus*, веслоногим рачком, который является основной пищей сельди у берегов Англии. В течение круглого года *C. finmarchicus* питается в основе диатомовыми и ракообразными, но в холодное время года, в период ноябрь—март, в состав его пищи в значительном количестве входят еще радиолярии, совсем отсутствующие летом. Наоборот, в теплое время года, в июне—июле, радиолярии так сказать заменяются кокколитофорами, а в период июль—



Рис. 198. Круговорот пищи в море у берегов Дании. Цифры обозначают тысячи тонн. По Петерсену.

сентябрь перидинейми; в сентябре прибавляется еще в значительном количестве *Silicoflagellata*.

VIII. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ДРУГИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ, СВЯЗАННЫЕ С ПИЩЕЙ

1. Пища и цикломорфоз

От питания водных, как и воздушных, животных в сильнейшей степени зависит их рост; поскольку питание не происходит круглый год с одинаковой интенсивностью, колебания в питании сказываются не только на темпе роста, что хорошо изучено в отношении рыб, но и на циклическом изменении наружного облика (цикломорфоз) и на смене двуполого и однополого размножения (циклическости), довольно детально изученных для коловраток, низших ракообразных и некоторых других организмов. Суть явлений цикломорфоза и циклическости была уже изложена в главе о температуре; там же было указано, что в наших условиях высокая температура и хорошее питание почти постоянно совпадают, равно как и низкая температура и плохое питание. Влияние количества пищи на двуполое и однополое размножение дафний в связи с их периодами устойчивости и неустойчивости изложены в главе первой (стр. 33). Здесь мы приведем только наблюдения над *Brachionus pala*, которые касаются того случая, когда количество пищи изменяется не параллельно изменению температуры. Коловратка *Brachionus pala* проходит в своем цикломорфозе ряд следующих форм (рис. 157): *Br. pala* с короткими передними рожками и без задних; затем *Br. amphiceros*, похожая на *Br. pala*, но с более или менее длинными задними рожками; далее *Br. dorcas*—с длинными передними, но без задних рожков и наконец *Br. spinosus*, подобной *Br. dorcas*, но с задними рожками. *Br. pala*, исследованная Саксом в Германии, является двуциклической, с наличием двух периодов полового размножения: первого в мае—июне, а второго—в сентябре—октябре. Цикломорфоз протекает у *Br. pala* следующим образом; зимой процветают типичные *Br. pala*, весной, с начала апреля, число особей увеличивается и наряду с *Br. pala* все более появляется *Br. amphiceros*; в конце мая *Br. pala* совершенно исчезает и остается одна *Br. amphiceros*; с начала июня наблюдаются обе формы, но в небольшом количестве, а господствует *Br. dorcas* и *Br. spinosus*. В июне первый цикл заканчивается, и далее вплоть до начала сентября встречаются только *Br. pala* и притом в небольшом количестве. С сентября начинается новый максимум и наряду с *Br. pala* появляется *Br. amphiceros*, а господствовавшие в июне *Br. dorcas* и *Br. spinosus* встречаются уже изредка. То явление, что весь год встречается *Br. pala*, мы можем объяснить выуплением их из стойких яиц, дающих всегда *Br. pala*, какой бы родительской формой они ни были отложены; появление *Br. dorcas* и *Br. spinosus* мы можем связать с высокой температурой (около 24°) и соответствующими условиями плавучести. Но снабженная выростами *Br. amphiceros* встречается как весной, при подъеме температуры в интервале 13—19°, так и осенью, при падении температуры от 12 до 10°. Температурные условия совершенно различны, а форма одна и та же—*Br. amphiceros*. При изучении других условий оказалось, что как весной, так и осенью имелось лишь одно сходное условие, именно увеличение наннопланктона, которым питается *Br. amphiceros*; развитие последней приходится связать таким образом с наличием одинаково большого количества пищи, а не с температурой, которая различна. С количеством пищи совпадают и периоды полового размножения, оба его цикла: весенний и осенний.

2. Годовые кольца у рыб и моллюсков

Питание и рост рыб конечно связаны с временами года; зимой у многих видов как первое, так и второй почти совершенно прекращаются. Мы не можем здесь изучать вопроса о темпе роста рыб, ко-

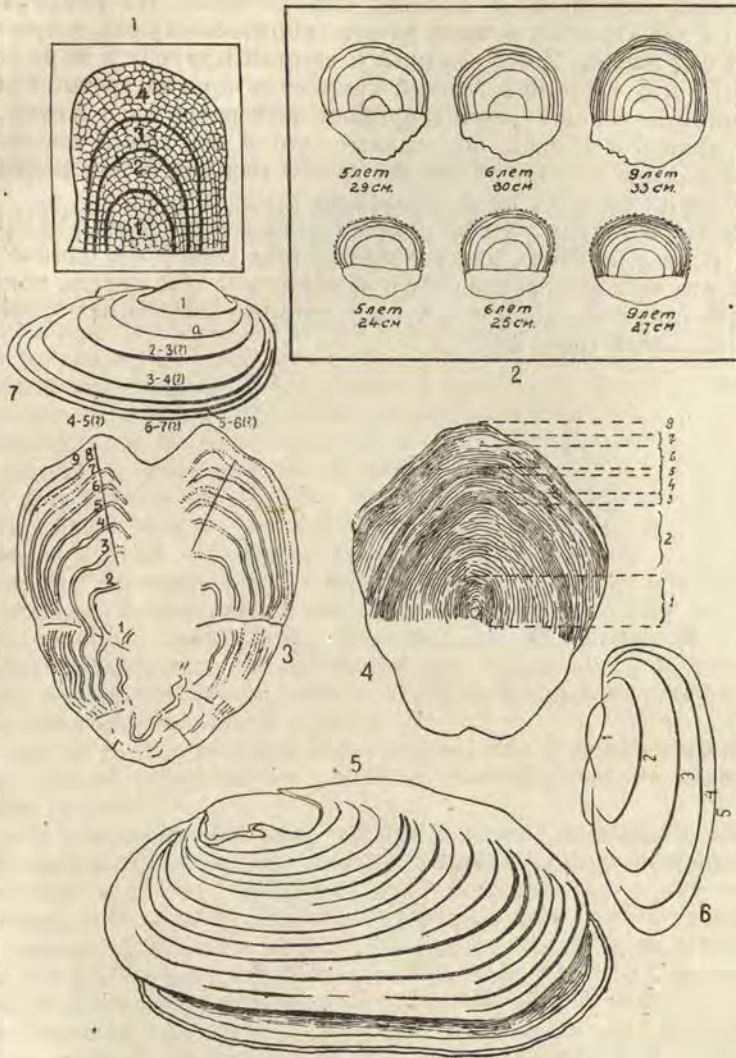


Рис. 199. Годовые кольца у рыб и моллюсков.

1—чешуя угря в возрасте 4 лет; 2—верхний ряд; чешуи, возраст и длина тела у норвежской весенней сельди; нижний ряд—то же у шотландской сельди, развивающейся осенью; 3—поперечный шлиф первого грудного луча азовской севрюги 10-летнего возраста (десятое кольцо — край шлифа); 4—чешуя лосося (1—центр чешуи, развившейся в пресной воде; 2 и 3—летний и зимний прирост в море на втором году жизни; 4 и 5—то же самое на третьем году жизни; 6 и 7—то же на четвертом году жизни, размытые края седьмого слоя указывают на процесс икротетания в пресной воде; 8—прирост чешуи летом в море на пятом году жизни); 5—створка *Margaritana margaritifera* в возрасте не менее 18 лет; 6—*Unio pictorum*, хорошо различимые годовичные дуги; 7—*Unio tumidus*, между годовичными дугами гладкая дуга (а).

торый имеет большую специальную литературу и усиленно разрабатывается ихтиологами и специалистами по рыбному хозяйству. Здесь мы отметим только, что повышенное питание рыб летом и недостаточное зимой «записывается» на строении чешуи, костей и отолитов рыб в виде так называемых годовых колец, совершенно по наружному виду сходных

с годовыми кольцами на распилах стволов деревьев (рис. 199, 1, 2, 3). Чешуя состоит из склеритов, которые зимой откладываются более узкими параллельными слоями, а летом более широкими. Кроме зимних и летних периодов на чешуе многих рыб, например лососевых, входящих из моря для метания икры в реки, запечатлеваются также неясными, разъединенными контурами и периоды икрометания. На рисунке 199, 4 мы видим: 1—центральную часть чешуи, образовавшуюся в пресной воде за первый год жизни; 2 и 3—летний и зимний прирост в море за второй год жизни; 4 и 5—летний и зимний прирост в море за третий год жизни; 6 и 7—летний морской и зимний прирост четвертого года жизни, причем размытые края 7-й полосы показывают, что в это время лосось входил в пресную воду в первый раз после своего рождения для икрометания; 8—снова летний прирост по возвращении в море.

Подобного же рода линии прироста, годовичные дуги, наблюдаются например и на раковинах двустворчатых (рис. 199, 5, 6); однако там эти дуги прироста не всегда совпадают с количеством лет; иногда появляются так называемые г л а д к и е д у г и, которые затрудняют определение возраста моллюска (рис. 199, 7).

ГЛАВА ОДИННАДЦАТАЯ

ОБЩЕЕ УЧЕНИЕ О ПРОИЗВОДИТЕЛЬНОСТИ ВОДОЕМОВ

1. ПОВТОРНЫЙ ОБЗОР ОСНОВНЫХ ИСТОРИЧЕСКИХ, ФИЗИЧЕСКИХ, ХИМИЧЕСКИХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА КОЛИЧЕСТВО НАСЕЛЕНИЯ В ВОДОЕМАХ

Из всего предыдущего ясно, что нет ни одного из всех действующих в водной среде факторов, который в той или иной мере, в ту или иную сторону не влиял бы на количество населения в водоемах.

Каждый вид животных и растений относится повидимому к каждому из факторов окружающей среды весьма специфично.

Экологические спектры отдельных видов весьма разнообразны, как можно видеть на примерах отношения *Cyclotella*, *Ceratium* и *Holopedium* к N, P и к гумусу среды (рис. 200). Изучение экологических спектров отдельных видов еще только начинается, и на сколько и на какие группы распадается в этом отношении водный мир совершенно неизвестно. Между тем это изучение должно конечно лечь в основу детального понимания причин, влияющих на количество населения; пока же мы можем говорить только о самых общих условиях, дающих абрис общей картины, еще сравнительно мало позволяющей нам сознательно и уверенно перedelывать жизнь бассейнов, чего в отдельных случаях настоятельно требует хозяйственная жизнь страны.

Не малую роль в развитии как состава, так и количества водного населения играют историческое прошлое, топографические границы и само строение водоема.

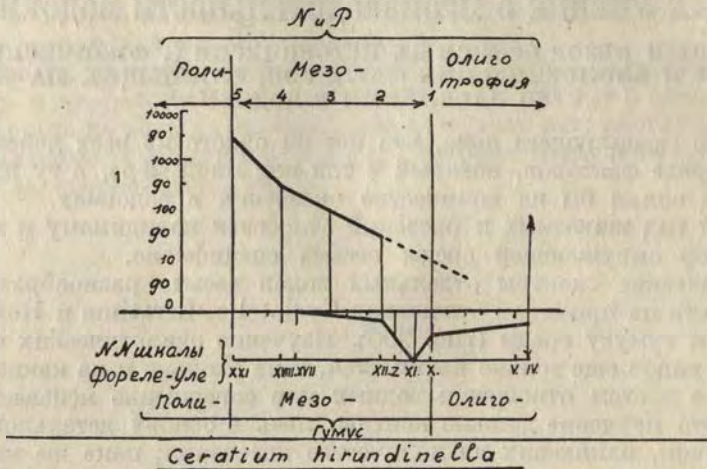
Нельзя сомневаться в том, что историческое прошлое и топографические границы обуславливают распространение водных организмов. Топографические границы, прошлые или современные, могут совершенно уничтожать возможность перехода организмов из одного бассейна в другой, особенно для таких форм, которые не могут быть занесены через воздух. От протекшего времени зависит конечно, будет ли заселен и на сколько всякий вновь образовавшийся бассейн. В главе о химическом составе пищевых организмов было уже указано на одну трудность, с которой приходится сталкиваться при переводе наличной промежуточной пищи (беспозвоночных животных и др.) на количество рыбы, которое может прокормить, а не фактически прокармливает данный бассейн. Эта трудность заключается в том, что нередко в естественных бассейнах большие количества промежуточной пищи, которые могли бы быть использованы рыбой, фактически ею не используются, а отлагаются на дне бассейна. Мы указывали там, что во власти человека устроить так, чтобы все или часть этих отложений были использованы теми или иными рыбами, и таким образом была бы повышена общая рыбная производительность бассейна.

Ботаники склонны думать, и к ним приходится присоединиться и гидробиологам, что большое значение в фауне водоема имеет то, какие формы первыми заселят вновь образовавшийся бассейн, а от первых поселенцев

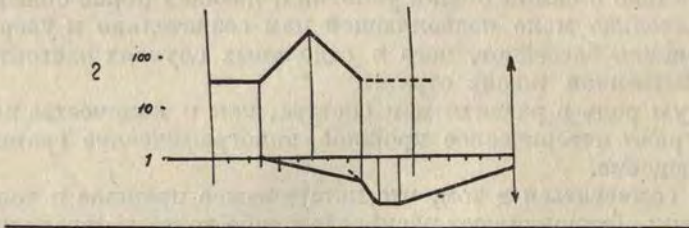
будет зависеть в значительной степени отбор и всех последующих. Естественные биотопы и биоценозы в силу всего вышеуказанного постоянно испытывают внедрение новых форм и дают большой простор человеку для искусственного изменения качественного и количественного состава населения.

Историческое прошлое и топографические границы влияют на качественный состав населения и таким образом на общую производительность бассейна. Легко подобрать два бассейна, одинаково богатых планктоном, из которых в один, в силу вышеуказанных факторов попали питающиеся

Cyclotella comta



Ceratium hirundinella



Holopedium gibberum

	Поли-	Мезо-	Олиго-
термика			
O ₂			
N+P			
гумус			
pH			
CaO			

Рис. 200. Экологические спектры.

планктоном сити, а в другой—нет. Во втором основная пищевая линия будет кончатся ракообразными, в первом—рыбами. Органическая производительность, а также и общий круговорот веществ будут в них разные. При наличии рыб процессы минерализации пойдут быстрее, при отсутствии—большие количества ракообразных будут отлагаться на дне и из года в год увеличивать органическое вещество донных отложений.

Равным образом можно подобрать два озера с совершенно одинаковыми площадями, с одинаково устроенными берегами, но разной глубины. Освещенный слой воды, дающий первичищу, трофогенный, будет в них

почти одинаков, но лежащий ниже слой воды, который заключает в себе отмирающий и отмерший планктон, слой разрушающий пищу, трофолитный, в мелком озере будет очень мал, в глубоком—будет в несколько раз превышать объем трофогенного слоя. Кислород трофогенного слоя мелкого озера исчерпывается в процессах окисления, разрушающего органическое вещество почти нацело. В трофолитном слое глубокого озера кислорода и после окисления остается еще очень много. В его илу, как мы уже указывали в главе четвертой, живут хиროномусы группы *Tanytarsus*, особенно *Lauterbornia coracina*. Над илом плавают мизиды, из рыб процветают сиги. В мелком озере процветают хиროномусы—*Chironomus liebeli* и *Ch. plumosus*. Мизиды и сиги в нем жить не могут, хотя поверхность обоих озер и толщина трофогенного слоя в них совершенно одинаковые.

Громадную роль играет водосборная площадь не только в пресноводных бассейнах, но и в океане. Совершенно разная вода стекает с удобренной пашни, с болотистой местности, с пустыни, с заселенных районов и т. д., а разная вода обуславливает и разное по количеству и качеству водное население. Примеры влияния рек на океаническое население уже были приведены выше—бедность населения Великого океана при подходе к западным берегам Южной Америки и др.

Что касается зонального деления водоемов по глубинам, то несомненно, что более мелкие зоны в пресной воде от уреза до начала свала, а в море—вся континентальная ступень населены несравненно богаче, чем более глубоко лежащие зоны.

На рис. 99 изображены внизу те площади северной половины Атлантического океана, которые изобилуют морской фауной и специально рыбой; сверху показана площадь глубины того же района от 0 до 100 морских (6-футовых) сажений; тут ясно видно, что те и другие площади почти целиком совпадают. И действительно, хорошо известно, что все основные рыбные промыслы северной части Атлантического океана и прилегающих морей (наши Канинские банки, Лофотенские в Норвегии, Доггер-банка и другие районы Северного моря, ловы у берегов Исландии, Ньюфаундлендские—у берегов Северной Америки и т. д.) производятся на сравнительном мелководье, не выходя за пределы континентальной ступени.

Огромная площадь глубин Атлантического океана является сравнительно с мелководьем бедно заселенной.

Следующий пример, взятый из экспедиции Челленджера, тоже подтверждает вышеприведенное положение.

Все морские отложения распадаются на две большие группы: пелагические отложения, которые образуются в глубокой воде, далеко от берегов суши, и терригенные отложения, которые образуются как у берегов, так и в глубокой воде, но ближе к материкам.

К первой группе относятся: птероподовый ил, диатомовый, радиоляриевый и красная глина, которые были описаны в главе пятой.

В терригеновые отложения входят: пески, гравий, илы литорали и сублиторали и более глубоко лежащие илы.

Если распределить количество животных, пойманных во время экспедиции Челленджера тралом и драгой на разных грунтах, то получится следующая картина (см. табл. на стр. 436).

Отсюда видно, что наиболее богаты жизнью области всех терригеновых отложений и глобигериновых илов в Южном океане (в области глобигериновых илов, поскольку дело касается животных, ловимых тралом); наоборот, поражает бедность драгажных ловов в области красных глин и глобигериновых илов.

Громадную роль в увеличении водного населения играет поднятие и вертикальное перемешивание воды, обусловленное столкновением

Количество животных в одном лове

Грунты	Трал	Драга
Красная глина		
Атлантический океан	40,0	4,2
Тихий океан	20,3	—
Южный океан	50,0	13,3
Глобигериновый ил		
Атлантический океан	21,1	5,2
Тихий океан	56,5	9,0
Южный океан	97,7	5,0
Терригеновые отложения		
Атлантический океан	108,5	55,3
Тихий океан	71,4	59,0
Магелланов пролив	100,0	—
Южный океан	—	93,6

теплых и холодных течений и другими причинами, изложенными нами выше.

Новейшей иллюстрацией этого положения могут служить произведенные Л. А. Зенкевичем исследования по вопросу о распределении в Баренцовом море площадей с повышением донной фауны (биомассы) и о местонахождении полярного фронта.

Под полярным фронтом в Атлантическом океане (он имеется и в других океанах, см. стр. 139) разумеется линия встречи более теплых и соленых атлантических вод ($t^{\circ} > 5$ и $S^{\circ}/_{00}$ около $35^{\circ}/_{00}$) с местными водами, более холодными и менее солеными. При этом атлантические воды охлаждаются и опускаются вниз. Получается мощная вертикальная циркуляция, как всегда несущая вниз кислород, а вверх органогенные питательные соли. Эти факторы, как мы уже не раз указывали содействуют развитию жизни. И действительно по рис. 201, составленному Л. А. Зенкевичем, ясно видно, что именно в этих районах, соответствующих полярному фронту, и наблюдается повышенная донная биомасса в Баренцовом море.

По данным о количестве планктона можно проследить далее, что полярный фронт от Медвежьего острова идет к Шпицбергену и Гренландии, далее к берегам Северной Америки и наконец заканчивается у Флориды.

Гарвей в своей работе «Физика и химия моря» следующим образом резюмирует причины, повышающие продуктивность в прибрежных областях:

1. Нитраты и фосфаты, вновь образованные на дне, переносятся в верхние слои вертикальной циркуляцией воды, вызываемой приливными течениями и конвекционными токами, возникшими вследствие охлаждения поверхности моря зимой.

2. Такие области подвержены притоку вод, богатых фосфатами и нитратами, поднимающихся из глубоких слоев океана.

3. Регенерация фосфатов и нитратов происходит быстрее в придонной воде на умеренных глубинах, где вода не столь холодна, чем в глубинах открытого океана.

4. В относительно мелких береговых областях некоторое количество питательных солей приносится реками и потоками.

5. В прибрежных областях сильные стоиные ветры вызывают поднятие глубинных вод.

6. Простейшие, бактерии и «трупоеды», питающиеся мертвыми организмами на дне, и собственно донные животные, питающиеся за их счет, находятся в тех же условиях питания, как и многие другие животные в мелких водах, будь то береговая или изолированная банка, тогда как обитатели глубин океана в этом отношении отличаются от фауны, населяющей умеренные глубины. Повидимому этим объясняется большая продуктивность неглубоких датских фиордов, дно которых покрыто морской травой (зостерой), а также мелких египетских озер.

Одним из наиболее мощных факторов, регулирующих население вод, является температура; ее роли была посвящена глава восьмая. Основным выводом было то, что наибольшее количество жизни дают воды более холодные, бореальные, а не тропические и не арктические. Для тропиче-

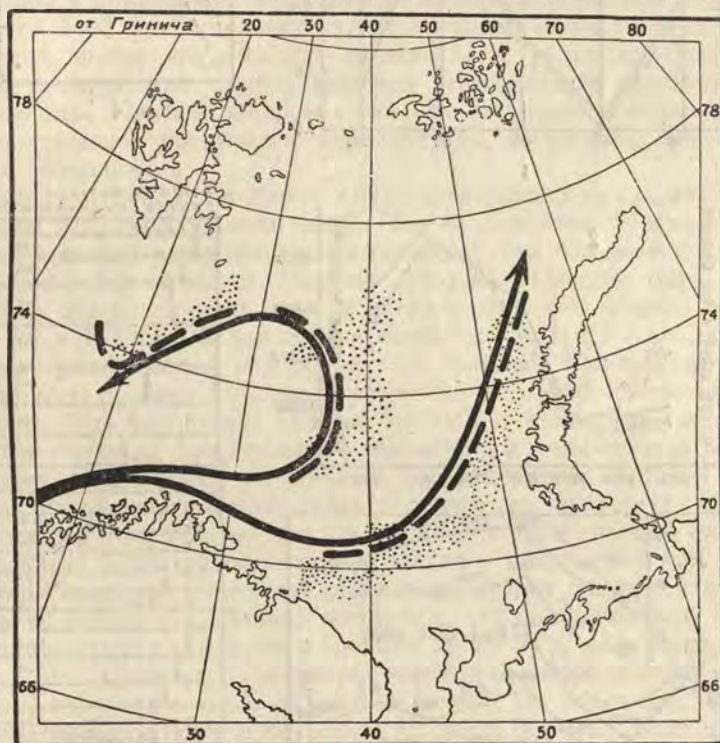


Рис. 201. Распределение донной биомассы в Баренцевом море в области полярного фронта. По Л. А. Зенкевичу.

ских вод типично обилие видов, но при этом и в общей сложности они никогда не могут дать такого количества особей и такого большого размера, как дают бореальные воды. В виде дополнительного материала приведем здесь данные по вопросу о возможности предсказания температуры океанических вод в определенных районах.

Все богатство Баренцова моря треской обусловлено продвижением в него теплых атлантических вод. Эти воды представляют собой смесь вод Гольфстрима с арктическими водами, идущими вдоль восточных берегов Исландии. Температура этих вод и количество приносимого ими к нам тепла не постоянны, а подвержены колебаниям; чем больше этих вод и чем они теплее, тем больше будет трески в Баренцевом море и тем далее она продвинется на восток.

Интересно, что по данным Гелланд-Гансена и Нансена, зная температуру атлантических вод у берегов Южной Норвегии по разрезу Согне-

фиорда (около 61° с. ш.), мы можем почти за два года вперед предсказать температуру воды у нас в Баренцовом море.

На рис. 202,3 кривая I изображает ход средней температуры атлантической воды у Согнефиорда за период 1900—1906 гг.; кривая II—то же у Лофотенских островов. Ход этих кривых совершенно совпадает, и только

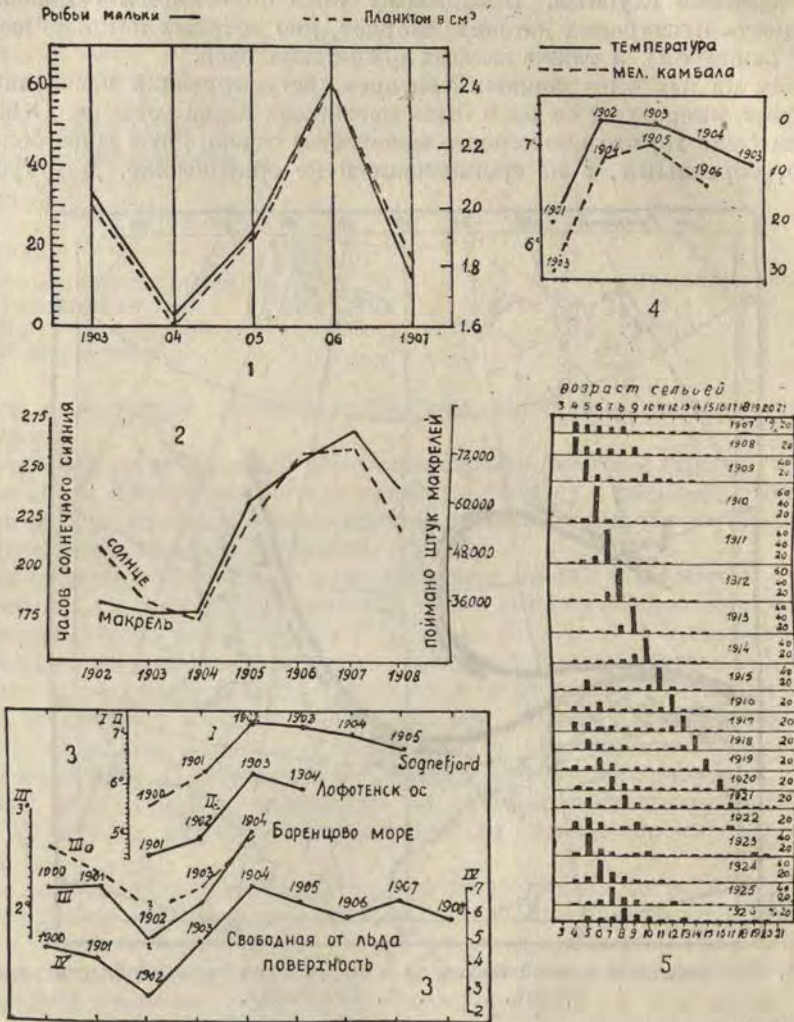


Рис. 202. 1—количество планктона и мальков камбалы в Южном Каттегате в январе—феврале 1903—1907 гг.; 2—количество часов солнечного сияния в феврале—марте и количество рыбы, доставленной в Плимут и др., в мае за 1902—1908 гг.; 3—I, II, III и III a—средняя температура атлантической воды на разрезах у Согнефиорда, Лофотенских о-вов и в Баренцовом море; IV—свободная от льда поверхность в Баренцовом море (в 10 000 км²); 4—разрез Атлантического океана у Согнефиорда (температура воды и среднее количество мелких камбал, ловимых за 1 час тралирования); 5—диаграмма, показывающая в процентах возрастной состав сельдей, пойманных в Норвегии с 1907 по 1926 г.; ясно выступает господство за ряд лет сельдей, родившихся в 1904 г.

все подъемы и снижения температуры у Лофотенских островов происходят годом позднее; например максимальный подъем температуры у Согнефиорда в 1902 г. имеет место и у Лофотен, но только в 1903 г.

Отсюда в общем можно сказать, что атлантическая вода проходит путь от Согнефиорда до Лофотен приблизительно в течение года. От Ло-

фотен она идет далее на восток к меридиану Кольского залива (кривые III и IIIa), и там все колебания повторяются снова, но уже годом позднее, чем у Лофотен (высокая температура Баренцова моря в 1904 г.), и значит двумя годами позднее, чем у Согнефиорда.

Зная ход температуры у Согнефиорда, мы можем за год вперед предсказывать ход температуры у Лофотен и за два года вперед ход температуры по Кольскому меридиану в Баренцовом море. Приходится очень сожалеть, что норвежские работы у Согне-фиорда и у Лофотен по-видимому совсем прекратились.

Кривая IV показывает свободную от льда поверхность Баренцова моря. Легко видеть, что эта кривая совпадает с ходом кривой температуры Баренцова моря в те же годы без всяких передвижек.

Рис. 202,4 показывает зависимость между количеством мелких камбал в возрасте 2—3 лет, ловимых за час времени, и ходом температуры два года назад, когда эти камбалы родились. В условиях Северного моря высокая температура сопровождается уменьшением количества «рожденных» камбалы. Кривая построена так, что ход кривой температуры снизу вверх показывает увеличение температуры, а такой же ход кривой камбал—их уменьшение.

Одним из основных факторов, обуславливающих то или иное количество населения, является наличие пищи. Чем больше имеется в каком-либо бассейне первопищи, растительного планктона, тем большее количество животных может им питаться. Поэтому вполне объяснимо (рис. 202, 2) совпадение за целый ряд лет кривой часов солнечного сияния в Плимуте и кривой количества пойманных макрелей; чем больше света, тем лучше и роскошнее развиваются водоросли, тем большее количество рачков они могут пропитать и тем большее количество макрелей соберется, чтобы использовать богатую пищу. Однако прямой и обязательной зависимости между количеством растительного планктона и количеством животных не существует. Совершенно несомненно, что в периоды осеннего и весеннего развития планктона нередко очень большие его количества не поедаются животными и, отмирая, частью разлагаются нацело, частью отлагаются на дне бассейна; часто развиваются в большом количестве такие виды, как например *Phaeocystis*, который вообще не служит пищей основным представителям планктона. Ломани вычислил, что для Кильской бухты планктические растения образуют в среднем около 56%, а животные около 44% объема всего планктона. Зимой растений становится меньше, и они образуют едва одну треть всего планктона, летом же водоросли преобладают над животными и занимают около $\frac{3}{4}$ всего объема. Если принять, что фитопланктон увеличивается каждый день на 30% и что эти 30% животные истребляют без вреда для основной массы растительной жизни и если допустить, что простейшие берут ежедневно в качестве пищи количество растений, равное половине их объема, а остальные животные—равное одной десятой части, то, зная ежемесячное количество планктона, можно составить таблицу, из которой будет видно, в какие месяцы ее будет нехватать. В качестве примера мы приводим здесь данные по четырем месяцам.

1905 год	Общее количество растительного планктона в мм ³ на 1 м ³	Общее количество животного планктона в мм ³ на 1 м ³	Сколько остается (+) или сколько нехватает (-) растительной пищи в мм ³ на 1 м ³
Август	1 095	464	+290
Ноябрь	262	371	+ 45
Февраль	31	145	- 8
Май	462	495	+ 85

Отсюда видно, что во все решающие месяцы года с точки зрения наличия пищи для животного планктона мы имеем своего рода перепроизводство, кроме зимы, февраля, когда имеем дефицит. В других районах дефицит повидимому наступает летом, в период между осенним и весенним максимумом планктона. Так, наблюдения на Ламанше показали, что в определенные годы в июне и июле рН падает, реакция воды становится более кислой вследствие большого количества выделяемой животными в процессе дыхания углекислоты, — количества, которое не используется растительными организмами.

Эти суммарные данные показывают, что в определенные месяцы часть растительной планктической пищи не поедается животными. Однако отсюда конечно нельзя делать вывода о том, что вообще все животные в водных бассейнах всегда обеспечены пищей. Приведенные в десятой главе материалы показывают (стр. 388), что это имеет место далеко не всегда. Вспомним карликовые голодающие формы взрослых рыб в перенаселенных бассейнах, наличие у рыб так называемой «вынужденной пищи», передвижение рыб в поисках за пищей и пр.

Поразительный пример зависимости роста рыбы от пищи приводит Бушкиль в своей статье (1932) о росте рыб в тропиках. Мальки одного помета, вылупившиеся 7 июня 1931 г. в мальковом пруду, попали в большой пруд, где не имели никаких конкурентов; 29 июня, т. е. меньше чем через месяц, они достигли величины 5,5—6,5 см и весили от 2,080 до 3,460 г¹. Несколько яиц из того же помета были положены в аквариум размером 60×28×26 см. Там они вылупились в тот же день, как и мальки в пруду, но при измерении 8 июля, т. е. в возрасте больше месяца, длина их оказалась равной только одному сантиметру, а вес всего 0,007 г.

Поскольку мальки камбал, как и других рыб, питаются планктоном, неудивительно (рис. 202, 1), что по данным для Каттегата за период 1903—1907 гг. кривая, выражающая количество мальков, и кривая количества планктона в январе—феврале совпадают. Чем больше пищи, тем меньшее количество мальков погибает. Замечательно, что благоприятные условия для мальков в определенном году дают им возможность развиваться в таком количестве, что затем в течение целого ряда лет в уловах будут преобладать над всеми другими возрастными особи, родившиеся именно в этот благоприятный год.

На (рис. 202, 5) приведена диаграмма, показывающая по годам в процентах возрастной состав сельдей, пойманных в Норвегии с 1907 по 1926 г. Совершенно ясно, что четырехлетние особи, родившиеся в 1904 г., господствуют в условиях 1908 г., в 1909 г. господствуют они же, став пятилетками; в 1910—они же, как шестилетки и т. д., и даже в 1926 г. выступает еще господство их уже в качестве шестнадцатилетних особей. Отсюда вывод, что при надлежащем точном и непрерывном наблюдении за количеством мальков и условиями их развития можно за 16 лет вперед предсказать состав косяков ловимой рыбы.

II. НЕОБХОДИМОСТЬ ИЗУЧЕНИЯ БИОЦЕНОЗОВ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЬНОСТИ ВОДОЕМОВ

Во второй главе, трактовавшей об основных чертах распределения гидробионтов, уже было указано, что организмы распределены в бассейнах не равномерно, а в виде так называемых биоценозов—определенных

¹ Вообще в тропиках карповые рыбы отличаются необыкновенно быстрым ростом, совершенно неизвестным в Европе, очень ранней половой зрелостью, большой изменчивостью в форме и окраске и большой пластичностью в отношении внешних условий.

комбинаций животных и растений, соответствующих отдельным биотопам, т. е. комбинациям условий жизни. В качестве примера были приведены биоценозы Черного моря (стр. 54).

Для изучения производительности водоема прежде всего необходимо выяснить его биоценозы, их границы и занимаемые ими площади (для бентоса) или объемы (для планктона). Количественное изучение и вычисление биомассы (количества животных и растений) в данном бассейне обычно производится только на сравнительно небольших участках каждого из биоценозов, а затем уже производят перечисления на определенные общепринятые площадки или объемы для сравнения биомассы одинаковых биоценозов разных бассейнов или перечисления на площади и объемы биоценозов данного бассейна для выяснения его общей биомассы.

Мы уже говорили в первой главе, что изучение трех основных единиц, над которыми работает гидробиология—водного организма, биоценоза и типа водного бассейна, производится по всем трем направлениям, по которым вообще работает биология, именно с точек зрения морфологии, физиологии и т. д.

В работе В. Н. Беклемишева «Основные понятия биоценологии» (1931) дана схема изучения морфологии биоценозов или, употребляя его терминологию, схема изучения синморфологии. Основные задачи, выдвигаемые Беклемишевым в его программе изучения морфологии биоценозов, сводятся к следующему.

Какого бы порядка ни был биоценоз (биоценозы внутри биоценозов), будем ли мы изучать например биоценоз морских скал в целом или только биоценоз цистозир, растущих на скалах, или, наоборот, биоценозы, которые ютятся в толще самих скал, мы всегда должны будем прежде всего дать границы биоценозов и списки входящих в их состав видов. Для возможности сравнения разных биоценозов и то и другое должно быть дано или в круглогодичном разрезе, по временам года, или в разрезе одного и того же времени года, одинаковой погоды, одинакового часа дня,—и при этом во всех случаях при условии одинаковой методики изучения. При наличии годового и сезонного изменения биоценозов нельзя например сравнивать биоценоз скал по летним данным с биоценозом более глубокого ила зимой. Относительно числа видов различных биоценозов установлено («основной биоценотический закон» Тинеманна, известный впрочем еще раньше ботаникам), что экологически оптимальные биотопы, как например литораль умеренных и теплых морей, населены большим количеством видов, чем неблагоприятные биотопы, как например самосадочные озера, где весь биоценоз в определенных условиях сводится иногда всего к трем видам: *Dunaliella*, *Asteromonos* и *Artemia salina*. При изучении количества видов по определенным площадкам биотопа, в общем среднее количество видов увеличивается по мере увеличения площадки, например от 0,25 м² к 0,50 м² и далее к 1 м².

После определения границ биоценоза и количества входящих в него видов необходимо изучить так называемое «обилие», т. е. количество, вес или объем данного вида животных на ту или иную единицу площадки или объема, занимаемого данным биоценозом.

В работе В. Н. Беклемишева имеется математическая обработка вопросов о размерах исследуемых площадок, о количестве проб, о среднем количестве видов. Мы этих математических данных и доказательств не приводим, отсылая интересующихся к работе Беклемишева.

Все гидробиологические приборы, касающиеся количественного изучения биоценозов, подсчета видов, обилия и пр., делаются стандартного образца: так например количественные планктические сетки изготавливаются в основе трех размеров: малые сетки с входным отверстием 92 см², средние с входным отверстием 155,3 см² и большие морские. Дночерпатели изго-

товляются преимущественно двух размеров: малые, которые захватывают грунт и все его население с площадки около $0,04 \text{ м}^2$, и большие, захватывающие площадки в $0,25 \text{ м}^2$.

Под термином «встречаемость» понимается процент проб, в которых были найдены особи данного вида, по отношению ко всему числу взятых проб, вне всякой зависимости от количества особей, найденных в той или другой пробе. Встречаемость зависит от того, насколько равномерно распределяется данный вид в биоценозе, и от размера взятых площадок.

При сравнении данных обилия с данными встречаемости оказалось, что организмы с одинаковым обилием могут обладать разной встречаемостью и, наоборот, при одинаковой встречаемости — разным обилием. Путем этого сравнения определяется «равномерность распределения». Хорошо известно, что одни организмы распределены по площадке даже и на больших пространствах совершенно равномерно, а другие встречаются пятнами, гнездами. Примером равномерного распределения являются баланусы, сплошь покрывающие скалы или днища судов; примером гнездового распределения — некоторые моллюски. Математическое выражение равномерности распределения называется «коэффициентом дисперсии».

«Коефициент общности» есть процентное отношение числа видов, общих двум сравниваемым площадкам или объемам, к сумме всех видов, которые были найдены на обеих площадках или в обоих объемах.

«Верность» определяется путем сравнения встречаемости и обилия данного животного в данном биоценозе с его встречаемостью и обилием во всех других биоценозах, где оно только может жить (сравни кривые термо-, гало- и батонатии Шорыгина, стр. 46).

На стр. 35 был описан процесс зарастания озер, при котором происходит смена одних сообществ другими. Для обозначения этих изменений биоценозов в отличие от суточных и сезонных изменений употребляется термин «смена сообществ или сукцессия».

Этим заканчивается программа изучения морфологии биоценозов.

Как мы уже говорили, геологическое прошлое, географическое распространение, физиология и т. д. водных биоценозов частью только начали исследоваться, частью еще совсем не исследуются.

Все фактическое изучение производительности водоемов, как оно в настоящее время разрабатывается у нас и за границей, это почти только изучение границ биоценозов и их видового состава, а также вопросов обилия. К изложению этих данных мы сейчас и переходим.

III. БИОМАССА И ПРОДУКЦИЯ

1. Терминология

До сих пор мы говорили вообще о производительности водоемов, считая само собой понятным, что дело идет о развитии в водных бассейнах органического вещества; в настоящее время в ходе изучения вопросов производительности выдвинулись два основных понятия: первое — биомасса, второе — продукция.

Б и о м а с с а — это количество органического вещества в живых организмах на единицу поверхности или объема. Можно определять биомассу данного биоценоза или всего данного бассейна или определенного типа водоемов, можно решать вопросы о биомассе в момент исследования, о месячной, сезонной и годовой биомассе.

В понятие органического вещества либо входит все тело животного и растения либо из него исключаются скелетные части, что делается часто например в отношении раковин моллюсков.

П р о д у к ц и я (аналогия урожая) — это количество органического вещества, производимого (даваемого) организмами за определенный пе-

риод времени как путем накопления (увеличения) органических веществ в своем теле, так и путем размножения, воспроизведения себе подобных, за вычетом естественно отмирающих особей, особей, поедаемых другими как водными, так и воздушными организмами, и видов, нормально остающихся бассейна, как многие насекомые в момент их превращения во взрослую форму (стрекозы, ручейники и др.).

Подобно биомассе можно изучать продукцию или данного бассейна или же различных типов водоемов; можно определять продукцию месячную, годовую, сезонную и т. д.

В связи с вопросами хозяйственной жизни выработались понятия «потенциальная биомасса» и «потенциальная продукция», под которыми подразумеваются биомасса и продукция, которые могут быть получены в результате перестройки природы человеком.

Для обозначения биомассы употребляется латинская буква «В», для продукции — «Р».

2. Сравнение биомассы и продукции ряда пресноводных и морских бассейнов

До последнего времени понятия биомассы и продукции различались очень мало. Например под заголовком «годовая смена количества планктона» часто приводились и приводятся просто объемы планктических ловов, сделанных 1—2 раза каждый месяц, без всякого учета вопросов поедания, размножения и пр., то же и в отношении бентоса. Иногда даже без первоисточников является невозможным точно установить, что именно подразумевается под заглавием «годовая смена производительности» и под другими аналогичными терминами.



Рис. 203. Путь планктической экспедиции Гензена (1889). Вдоль пути отложен объем планктона, пойманного сеткой с глубин 0—200 м.

П л а н к т о н

Количество морского планктона в разных пунктах мирового океана различно, причем как правило планктона всего меньше у экватора и всего больше в умеренных зонах к северу и к югу от экватора, начиная приблизительно с 40° северной широты и с 20° южной широты. Это наглядно видно из рис. 203 и 204. Рис. 203 изображает путь планктической экспедиции проф. Гензена 1889 г.; вдоль пути отложен объем планктона (в куб. сантиметрах), пойманного сеткой с глубин 0—200 м. На рис. 204 показан путь экспедиции Ломанна на судне «Германия» в 1911 г.; здесь вдоль пути нанесена плотность микро- и наннопланктона в слоях воды с глубины 0—200 м. Сомнение в справедливости положения о бедно-

сти планктона у экватора может возбудить только сравнительно значительное количество планктона у берегов Африки (рис. 203), но оно объясняется специфическими условиями этого пункта, именно близостью к теплomu Гвинейскому течению холодного Бенгуальского, идущего с юго-запада. О причинах увеличения производительности в таких районах см. стр. 145—147.



Рис. 204. Путь экспедиции Ломанна на судне «Германия» в 1911 г. Вдоль пути отложена плотность микро- и наннопланктона в слоях воды с глубины 0—200 м.

В общем, по данным Гензена и Брандта, планктона под тропиками в 8 раз меньше, чем на севере, а у Мессины (теплое Средиземное море) его в 10 раз меньше, чем в Кильской бухте на севере Германии и в 20 раз меньше по сравнению с планктоном у берегов Гренландии.

Количество растительного планктона в открытом океане под разными широтами на глубинах от 0 до 400 м приведено на таблице (см. внизу этой страницы).

Отсюда видно, что по мере увеличения широты места действительно увеличивается годовая производительность планктона и, во-вторых, что увеличение это идет неравномерно, а имеется падение производительности около 20—10° с. ш. и увеличение ее как к северу, так и к югу — к экватору.

Такое увеличение к северу объясняется тем, что в высоких широтах разница в плотностях воды по вертикали гораздо меньше, чем у экватора, и зимнее охлаждение воды

легко вызывает конвекционные токи, производительная роль которых нам известна. Ведь глубина эпиталассы, а также и разница в плотностях, которая следует за температурой, в высоких широтах гораздо меньше, чем в низких. В более высоких широтах одно и то же количество фитопланктона может поддержать большее животное население вследствие замедле-

Широта	50—40° с. ш. В мае	40—30° с. ш. В июне	30—20° с. ш. В июле	20—10° с. ш.	10—0° с. ш.	0—10° ю. ш.	10—20° ю. ш.	20—30° ю. ш.	30—40° ю. ш.
Найдено в литре	6 000	2 000	600	500	600	600	500	2 000	3 000
Вероятное количество в среднем в течение года	3 000	1 000	600	500	600	—	—	—	—

ния процесса метаболизма на севере. Увеличение производительности в широтах 0—10° объясняется имеющимся в этом месте подъемом воды из глубины и соприкосновением холодных и теплых течений, о чем мы уже говорили выше. В литре воды под тропиками наибольшее количество организмов по Ломанну равняется 763 экз., т. е. 0,763 в 1 см³, а в холодной воде северной части Атлантического океана—76 915, т. е. 76,915 в 1 см³.

Наибольшие количества наннопланктона в тропических морях, в холодных, в Кильской бухте у берегов и в пресной воде относятся друг к другу, как 1 : 10 : 988 : 9017 (Гессе).

В Ирландском море в апреле планктической сеткой было поймано в 8 м³ воды около 6 000 000 (точнее 5 853 384) организмов, а именно:

<i>Chetoceras</i> spp.	4 969 809
<i>Rhizosolenia</i> spp.	20 585
<i>Coscinodiscus</i> spp.	206 689
<i>Biddulphia</i> spp.	122 543
<i>Guinardia flaccida</i>	18 998
<i>Lauderia boreale</i>	324 628
<i>Thalassiosira</i> spp.	157 666
<i>Ceratium tripos</i>	2 968
<i>Peridinium</i> spp.	1 307
<i>Noctiluca miliaris</i>	29
Личинки иглокожих	590
Личинки гастропод	251
Личинки усногих	11 061
<i>Sagitta bipunctata</i>	15
<i>Calanus finmarchicus</i>	131
<i>Paracalanus parvus</i>	14
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	3 261
<i>Centropages hamatus</i>	25
<i>Oithona similis</i>	1 370
<i>Acartia clausi</i>	458
<i>Temora longicornis</i>	1 012
<i>Anomalocera patersoni</i>	97
Гонифоры медуз	54
Личинки червей	5 369
Личинки десятиногих раков	14
Личинки двустворчатых	1 440

Это количество дает в среднем около одного организма на 1 см³ (немного менее). Если бы подсчитать и наннопланктон, то на 1 см³ пришлось бы около 15 организмов, а в специальных культурах в той же самой воде получилось бы не менее 464 организмов.

Количественное преобладание растительных особей над животными выступает на этой таблице с полной ясностью. То же указывает Ломанн, который вычислил, что в Кильской бухте (Laboe) на одного Metazoa (как Ephyra, Sagitta и пр.) приходится 1 000 экземпляров Protozoa и 7 000 экземпляров Protophyta.

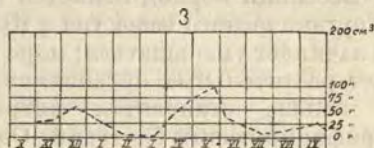
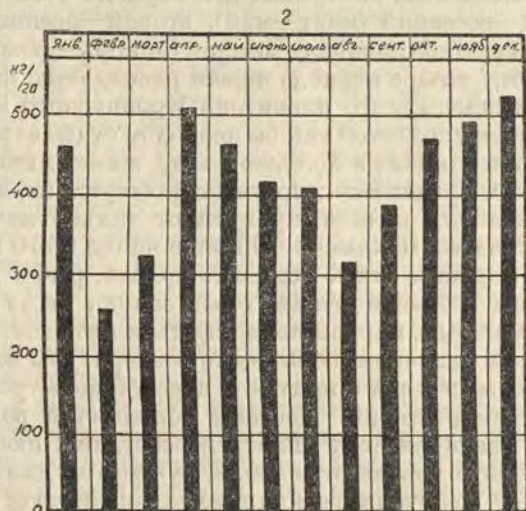
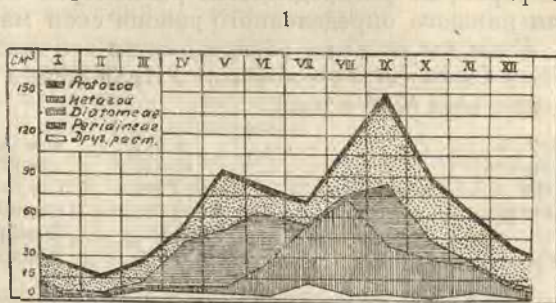


Рис. 205. 1—годовой цикл изменений объема планктона в Кильской бухте по отдельным группам животных и растений; 2—годовой цикл всего планктона в озере Мендота в пределах изобаты 20 м по данным за период 1915—1917 гг. в килограммах сырого органического вещества на 1 га; 3—годовой цикл планктона в Нейенбургском озере в куб. сантиметрах в столбе воды глубиной 40 м.

В силу того, что все основные факторы, обуславливающие жизнь водных организмов—температура, свет, S⁰/₁₀₀, вязкость воды, ее реакция, — имеют свой годовой цикл, понятно, что и планктон, зависящий от этих факторов, не распределяется равномерно по всем месяцам года, а имеет для каждого определенного района свои максимумы и минимумы.

Если мы возьмем распределение основной, ведущей и массовой водоросли *Chaetoceras* по месяцам в Ирландском море, то получим следующие цифры (для 8 м³ воды):

Январь	6 519	Июль	9 451
Февраль	13 422	Август	58 231
Март	537 702	Сентябрь	826 401
Апрель	4 969 809	Октябрь	418 281
Май	7 951 585	Ноябрь	52 978
Июнь	274 009	Декабрь	11 511

Здесь ясно выступают два периода с максимумом для *Chaetoceras*; первый—весенний (март—май), второй—осенний (сентябрь—октябрь). Остаются еще два периода—зимний (ноябрь—февраль) и летний (июль—август). На эти четыре периода жизни распадается не только развитие *Chaetoceras*, но и жизнь всего планктона Ирландского моря в целом. Зима (ноябрь—февраль) является как бы периодом отдыха: при минимальном сиянии солнца (инсоляции) в холодной воде живет минимальное количество планктических организмов; почти отсутствуют перидинеи и диатомеи, очень мало веслоногих рачков, процветают только личинки одностворчатых и двустворчатых моллюсков. Лишь в конце этого периода начинается размножение морских ежей, полихет, крабов, рыб и др. Весной, с марта, весенние дожди и тающие снега, омыв землю, несут с собой в море растворенные кремнеземы, карбонаты, фосфаты и нитраты. Обилие солей, увеличение солнечной радиации, повышение температуры воды и частичное понижение солености в связи с притоком пресной воды усиливают развитие хлорофиллоносных растений. Массами появляются водоросли, количество которых все увеличивается вплоть до середины июня. В окружающей среде они находят в изобилии все соли, нужные им для питания и постройки панциря. Более щелочная реакция воды содействует процессам оплодотворения и деления клеток. В мае в громадном количестве появляются веслоногие раки. Весенний период является временем максимальной производительности органического вещества в Ирландском море. С июня количество диатомей начинает уменьшаться; море как бы истощило свои силы на весенний расцвет растительных организмов; исчезают фосфаты, уменьшается кремний, меньше становится нитратов, так как увеличивается работа денитрифицирующих бактерий. Однако количество планктических животных все увеличивается. Появляется масса медуз, ктенофор, ноктилук; *Soropoda* увеличиваются в числе вплоть до сентября; питаясь, они в свою очередь содействуют уменьшению количества растительного планктона. С повышением температуры воды ослабляется ее вязкость, ухудшаются условия плавучести, и к этому же времени личинки беспозвоночных заканчивают свои превращения и переходят к бентическому образу жизни. Диатомеи достигают своего минимума в августе, перидинеи позднее. В сентябре осенние дожди снабжают море новым запасом питательных солей, и начинается второй, осенний, расцвет водорослей, который однако не достигает такого размаха, как весной, так как инсоляция уменьшается. Затем с падением температуры снова наступает зимний покой.

Годовой цикл изменений объема планктона в Кильской бухте по отдельным группам организмов изображен на рис. 205, I.

Два планктических максимума в течение года, весенний с максимальным развитием планктона в апреле—мае и осенний—в сентябре, являются типичными для всех северных берегов Западной Европы. У берегов Гренлан-

дии в условиях более холодной воды эти два максимума сливаются в один летний период май—август. В условиях Скагеррака, в более теплой воде, летний промежуток между двумя максимумами, наоборот, увеличивается, и максимумы имеют место в марте и ноябре. На теплом юге, в условиях Адриатического моря, эти ранне-весенний и поздне-осенний максимумы сливаются уже в один зимний период декабрь—февраль, в полную противоположность летнему периоду в Гренландии. Однако имеются некоторые указания, что в условиях Адриатики бывает еще, правда слабо выраженный, летний максимум, приходящийся на июнь—июль.

Химический анализ морского планктона был дан в главе десятой (стр. 425). В общем Штейер полагает, что 1 м^2 поверхности моря умеренной зоны производит органического вещества в планктоне столько же, сколько 1 м^2 обработанной земли, т. е. около 150—180 г на 1 м^2 или 15—18 ц на га. Действительно урожай ржи на суглинках и глинистых почвах дает в СССР от 8 до 19 ц на гектар без удобрения, а с навозом—от 16,5 до 26 ц; однако урожай картофеля уже значительно больше—до 138 ц и выше.

Количество пресноводного планктона по различным бассейнам при разнообразии их типов колеблется конечно еще больше, чем морского. На прилагаемой схеме (рис. 206), составленной преимущественно по максимальным ловам для 14 разных озер, видно, что количество планктона колеблется от 1 до 650 см^3 на 1 м^3 воды бассейна. Колебания по месяцам тоже весьма значительны. На рис. 205,3 дано годовое изменение планктона для Нейенбургерского озера в Германии. Обращает на себя внимание бедность планктоном южноевропейских озер; тропическое озеро Ньясса (Африка) отличается, наоборот, богатым планктоном.

На рис. 205,2 дано среднее распределение по месяцам количества планктона (как сетевого, так и наннопланктона) для озера Мендота в килограммах сырого органического вещества на гектар поверхности. Из этой диаграммы видно, что количество планктона колеблется от минимума 257,7 кг в феврале до максимума 524,5 кг в декабре. Эту планктическую производительность воды нельзя не признать очень большой, особенно если мы сравним ее с годовой продукцией (годовым приростом) рыбы в прудах и озерах. Средняя годовая рыбная продукция наших озер—15 кг с гектара при максимуме 60 кг с гектара в озерах Псковском и Чархале. Даже годовая продукция рыбоводных прудов колеблется от 100 до 640 кг (максимум) на Украине и Северном Кавказе, причем в Германии, да и у нас, прирост от 200 до 400 кг считается очень хорошим.

На обоих рисунках 205, 2 и 3 как для средневропейского, так и для североамериканского озера ясно выступают два максимума: весенний (в других случаях летний) и осенний (в других случаях зимний). Объясняются эти два максимума теми же причинами, что и два максимума в море, о которых было сказано выше. Если мы возьмем в качестве примера озеро средней полосы Европы, то картина годовой смены планктона представится приблизительно в следующем виде. Зимой растительный планктон очень беден.

В небольшом количестве диатомовые водоросли, из животных—колловратки, как *Aureocera aculeata* и *Notholca longispina*, и веслоногие рачки, как *Diatomus*. Как колловратки, так и рачки относятся преимущественно к тем видам, которые живут в планктоне круглый год. По мере весеннего нагревания воды начинают развиваться диатомеи и увеличивается количество особей и видов веслоногих рачков. К лету весенние виды диатомей заменяются другими видами, появляются летние формы дафний и колловраток и летние виды колловраток, как *Rattulus carpicinus*. При повышении температуры выше $15\text{--}16^\circ$ место диатомей занимают жгутиковые, как *Scenedesmus*. С дальнейшим повышением температуры наступает обычное летнее цветение воды, вызываемое массовым развитием синезеленых водорослей—

Aphanizomenon flos aquae, *Anabaena spiroides*, *Anabaena flos aquae* и др. С началом осеннего охлаждения воды синезеленые отмирают, и начинается второй осенний максимум диатомей, в котором участвуют или виды диатомей, господствовавшие весной, или другие.

В озере Пестово Ленинградской области весенний максимум планктона образуют массы диатомей *Tabellaria* и *Asterionella*, а осенний максимум—диатомей *Melosira*. Летнее цветение озера обусловлено кроме *Aphanizomenon* еще и родами *Microcystis* и *Clathrocystis*; летом же развиваются и зеленые водоросли, как *Pediastrum*, *Eudorina* и *Staurastrum*. Из веслоногих рачков в озере Пестово процветают роды *Diaptomus* и *Eurytemora*; из ветвистоусых—холодноводная *Bosmina longirostris*; в марте—апреле разви-

ваются виды рода *Cyclops* (*C. leucartii* и *C. oithonoides*); в мае—тепловодные коловратки и рачки, как *Hyalodaphnia cucullata* и *Leptodora kindtii*. В октябре обычно с быстрым понижением температуры тепловодные формы и виды коловраток и ракообразных исчезают.

В главе пятой (стр. 197) было уже указано на роль количества и качества планктона для определения типа водоема.

В начале девяностых годов считалось твердо установленным (Вальтер), что количество планктона (в прудах) стоит в прямом отношении к количеству прибрежной фауны и что поэтому бонитировку прудов можно производить путем определения количества одного животного планктона (среднего количества за год). Вальтер

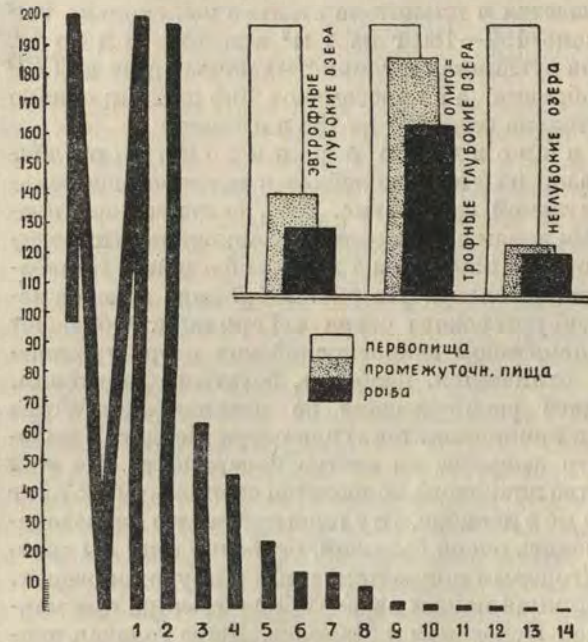


Рис. 206. Слева—объем планктона в куб. сантиметрах на 1 м³ воды в 14 разных озерах. Справа—количественные соотношения между первопищей, промежуточной пищей и рыбой в озерах трех разных типов.

различал: 1) пруды мало и слабо продуктивные с количеством планктона до 5 см³ на 1 м³, 2) пруды средней продуктивности с 5—15 см³ и 3) пруды хорошей, очень хорошей продуктивности с 15—50 см³ планктона.

Теперь этот метод бонитировки почти оставлен, поскольку основной пищей рыб, особенно разводимых в прудах, является не планктон, а донная фауна, для количественного изучения которой мы обладаем достаточно разработанной методикой, которой не было во времена Вальтера.

Для различия типов озер существенную роль играет количество и качество растительного планктона,—цветет озеро или нет, и какими водорослями. Имеется очень детальная работа Утермбля над германскими озерами, в которой он на основании количества и качества водорослей (в камере Кольквитца) разделил все озера на 5 ступеней трофичности (слабая эвтрофия, умеренная, средняя, хорошая и сильная) в связи с увеличением в воде количества N+P. Оказалось, что не существует водорослей, которые были бы эвтрофными и развивались одинаково хорошо во всех

частях спектра N+P; большинство водорослей является стенотрофными, давая совершенно разное количественное развитие в разных частях спектра N+P.

Насколько мне известно, нет еще количественных сопоставлений между планктоном и рыбой, между планктоном и бентосом, аналогичных сопоставлениям между количеством рыбы и бентосом (так называемый F/B—Fisch/Bottom—коэффициент).

Бентос

Относительно количества высшей растительности в пресноводных бассейнах и в море имеется еще очень мало данных. Для Северной Америки указывается, что эвтрофное озеро Мендота производит на 1 га 18 000 кг сырого веса или 2 100 кг сухого веса высшей растительности, а олиготрофное Greenlake соответственно 15 000 и 1 900 кг. В переводе на азот и фосфат это дает 27,56 кг N и 8,35 кг P₂O₅ на 1 га в эвтрофном озере и 24,94 кг N и 7,60 кг P₂O₅ на 1 га в олиготрофном. Это среднее количество сухого вещества—около 2 000 кг на 1 га—в пресноводных озерах ровно в 6 раз меньше количества zostеры, растущей в море у берегов Дании, именно 12 000 кг сухого вещества на 1 га. Это обстоятельство казалось бы стоит в полном противоречии с вышеприведенными данными о том, что в море сравнительно с пресными водами как фосфаты, так и нитраты находятся в состоянии олиготрофии, т. е. в недостаточном количестве. Указанное противоречие объясняется главным образом тем, что основные питательные соли zostера получает через свою корневую систему, а не только осмотически из окружающей воды.

В работах агрономов (В. Р. Вильямс) мы имеем указания, что «урожай травы на поле лишь в редких случаях может быть выше 40 ц на 1 га, тогда как на лугу урожай сена колеблется около 100 ц на 1 га». Отсюда мы видим, что средний урожай пресных вод, около 20 ц на 1 га, приближается к урожаю травы в поле, а урожай zostеры в море, 120 ц на 1 га, даже превышает средний урожай сена на лугу.

Годовая производительность. Дночерпатель дает нам количество отдельных животных на определенной площади бассейна; отсюда легко вычислить годовую биомассу бассейна. Однако это вычисление касается только момента исследования и вовсе конечно не выражает всей годовой продукции бассейна, поскольку например масса животных погибает как пища для других организмов.

Для тех животных (гомтопные), которые постоянно присутствуют в водоеме, но жизнь которых тянется не более года, за годовую продукцию, на основании ряда соображений и данных Лундбека можно считать удвоенное наименьшее количество этих организмов, которое было определено дночерпателем в течение года. Однако для таких гомтопных животных, которые, как например моллюски, живут более года (в среднем около 3 лет), можно принять в качестве годовой производительности приблизительно лишь одну треть их количества в данный момент.

Для некоторых гетеротопных животных, как определенные виды *Chironomus*, которые закономерно каждый год исчезают из озера и не имеют постоянного ядра населения, за годовую продукцию принимается их утроенное летнее общее количество. Для других организмов применяются другие масштабы. В общем весь вопрос о годовой продукции разработан еще очень мало, но ввиду крайней важности этого вопроса для хозяйственных целей существенно необходимы хотя бы и первоначальные соображения. Для ряда германских озер Лундбек дает такие цифры годовой продукции беспозвоночных животных:

Количество озер		Годовая продукция беспозвоночных животных в кг на га
абсолютное	в % к общему числу озер	
1	2	более 1 000
10	19	» 500
14	27	» 200
15	29	» 100
12	23	» 50

Отсюда можно заключить, что годовая производительность в 1 000 кг встречается редко, другие же масштабы производительности (50—500 кг) распределяются более или менее равномерно.

Среднюю годовую продукцию хирономид и моллюсков северогерманских озер (исключая литораль) Лундбек определяет в 350 кг на га, причем в состав ее входят *Chironomus* 150—160 кг, остальные хирономиды 130 кг, моллюски 50—70 кг, при средней биомассе для тех же животных в 282,7 кг на га: *Chironomus* 53,8 кг, остальные хирономиды 57 кг, моллюски 171,9 кг (без раковин). Средняя же общая биомасса бентоса, включая раковины моллюсков, оказалась равной 798,5 кг на 1 га (с колебаниями от 13,1 до 4 061,3).

На рис. 207 изображены графически как эти данные, так и ряд других материалов по биомассе пресноводных и морских водоемов.

Несмотря на то, что дночерпатели—морская модель Петерсена и пресноводная Эгманна и Берджа—были изобретены сравнительно давно (Петерсен—1909 г.), усиленно работать с ними начали только с 20-х годов текущего века. Так в 1922—1925 гг. велись работы по донному исследованию в Плимуте, у Гельгоlanda, в Шотландии и др. У нас первое исследование было произведено в 1923 г. Н. Л. Чугуновым на Каспийском море и в 1926 г. по производительности Азовского моря. В 1927—1928 гг. был сделан ряд работ по нашим пресноводным бассейнам. В том же 1927 г. начались работы Л. А. Зенкевича и его сотрудников по Океанографическому институту на Баренцовом море. В 1933 г. вышли работы Н. К. Дексбаха по Переяславскому озеру и Л. Г. Миклашевской по производительности Байкала.

На прилагаемой карте (рис. 208) нанесены различные биотопы Печорско-Канинского района Баренцова моря и спиртовой вес¹ животных в граммах на 1 м² поверхности каждого биотопа. Этот вес выражает собой биомассу, массу жизни (по терминологии Демолля, принятой Л. А. Зенкевичем и др.) в момент исследования. Вместо терминов биотоп, биоценоз Л. А. Зенкевич предпочитает говорить о грунтах и комплексах населения.

На рис. 209 изображено распределение биомассы Баренцова моря, так же как и на рис. 208, в граммах на 1 м². Биомасса в различных районах Баренцова моря, у Мурмана и пр. (в открытых частях моря) оказалась различной: от минимума в 4 и до максимума >1 000 г. Но основные площади заняты биомассами <50 кг и до 100 г—200 г—250 г—300 г—500 г и наконец порядочная площадь с биомассой >500 г. Наиболее богатыми оказались районы у Медвежинской банки, полоса между 35 и 40 меридианами, район у Канина носа и район к западу и югу от Новой Земли.

Мы уже говорили о том, что если нанести на карту (рис. 201) эти наиболее богатые районы, основные линии течений по Нансену и ли-

¹ Вес животных при определении консервированного в спирту материала.

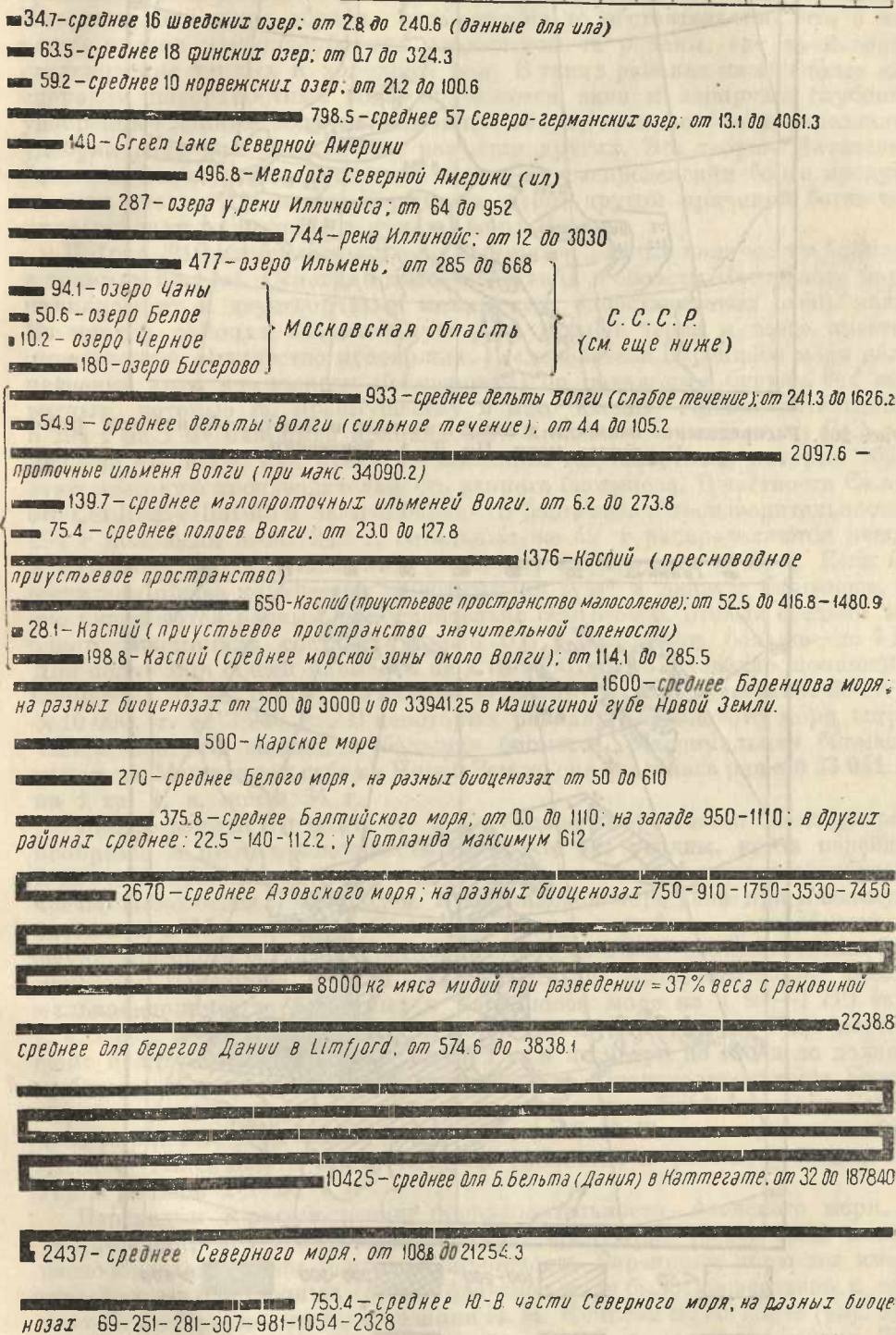
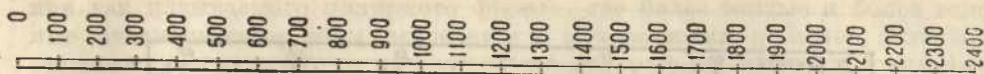


Рис. 207. Биомасса беспозвоночных животных в килограммах на гектар для различных пресноводных и морских бассейнов.

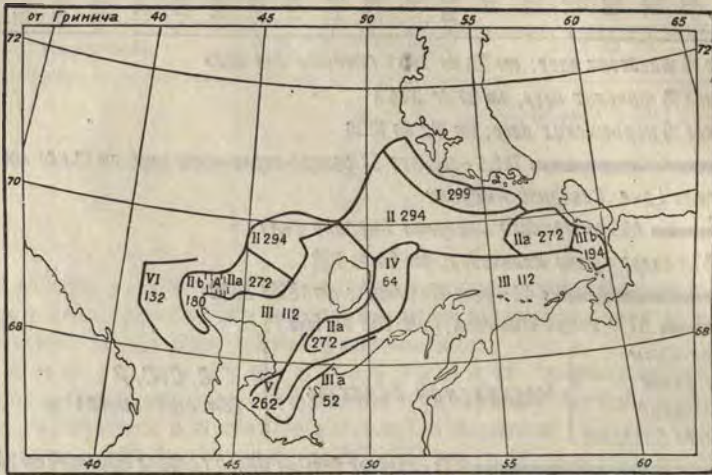


Рис. 208. Распределение биомассы донных животных в Печорско-Канинском районе Баренцова моря. По Л. А. Зенкевичу.

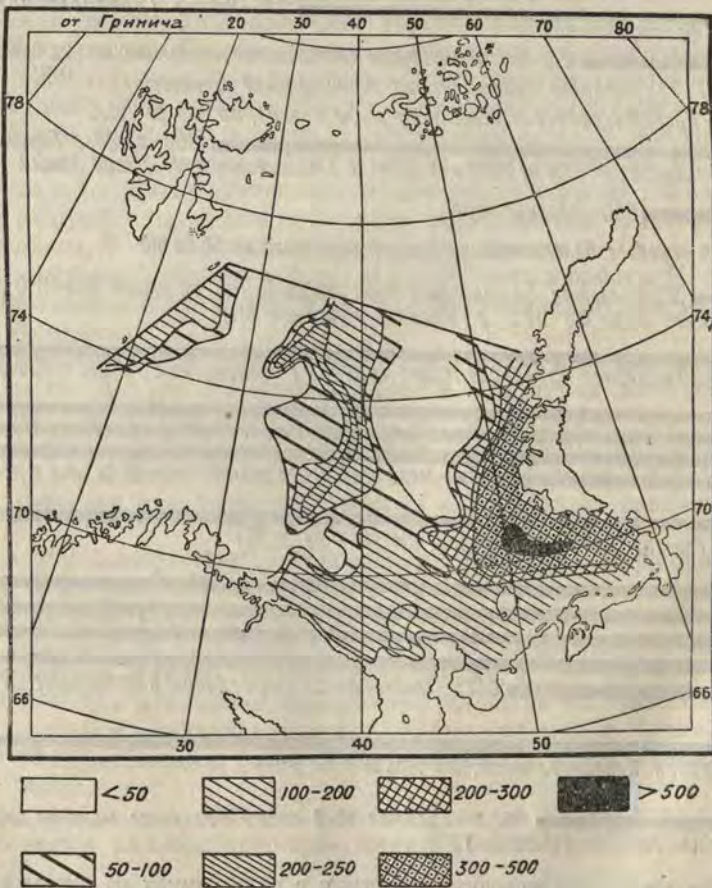


Рис. 209. Распределение биомассы в Баренцовом море.

нии так называемого полярного фронта, где более теплые и более соленые атлантические воды встречаются с холодными и менее солеными арктическими водами, то окажется, что эти районы и линии совпадают. Натансон уже давно обратил внимание на то обстоятельство, что в мировом океане наиболее богаты планктоном те районы, где происходит столкновение теплых и холодных вод. В таких районах насыщенные кислородом поверхностные воды опускаются вниз и аэрируют глубины; удобренные донные воды поднимаются вверх; отмирает часть населения, удобряя воду для усиленного развития других. Эта теория Натансона блестяще оправдалась в данном случае на распределении более продуктивных участков бентоса Баренцова моря; другой причиной богатства ряда районов являются, я думаю, воды Печоры.

На рис. 210 изображены площади кругов, равные количеству биомассы в граммах на 1 м^2 . Основная масса населения в области Печорского моря принадлежит к двустворчатым моллюскам, одностворчатых очень мало. Во многих районах значительную роль играют черви и везде имеется определенное количество иглокожих. Исследователи Баренцова моря дали название этим комплексам (биоценозам) по начальным буквам тех животных, которые по преимуществу в него входят. Производительность в 294 г на 1 м^2 например принадлежит биоценозу, называемому *Ca. a. c. t.* Это — не что иное, как буквы из названий тех животных, которые образуют массовую производительность данного биоценоза. В частности *Ca. a.* — это *Cardium ciliatum* и *Astarte banksi*. В биоценозе с производительностью 294 г моллюски весят 245 г , остальные же 49 г распределяются между 9 группами прочих животных (червями, амфиподами и пр.). Если мы считаем общее количество животных на 1 м^2 в данном биоценозе, то оно оказывается равным приблизительно 500 особей, отсюда средний вес одного экземпляра составит только $0,6 \text{ г}$ (моллюски больше — до 4 г). Для получения общей биомассы на 1 га необходимо очевидно помножить биомассу 1 м^2 на $10\,000$; для рассматриваемого случая это составит $294 \text{ г} \times 10\,000$, т. е. $2\,940 \text{ кг}$. В некоторых районах Баренцова моря встречается, как мы видели, и большая биомасса. Максимальная биомасса найдена в Машигиной губе на Новой Земле; она оказалась равной $33\,941 \text{ кг}$ на 1 га , т. е. почти 34 т .

Надо отметить тот факт, что в Баренцовом море состав биомассы разнообразен в противоположность тому, что мы увидим, когда перейдем к изучению Азовского моря, где состав биомассы в смысле разнообразия чрезвычайно беден и однороден. В Баренцовом море даже при максимуме биомассы в Машигиной губе мы имеем чрезвычайно разнообразие ее фаунистического состава — противоположность между полимикстными биоценозами Баренцова моря и олигомикстными Азовского моря. Максимальное количество животных в Баренцовом море на 1 м^2 — $7\,710 \text{ экз.}$, т. е. 7 экз. на 10 см^2 поверхности моря. Вес их тоже чрезвычайно небольшой: 70 штук этих животных весит 1 г , и несмотря на это дело доходит до биомассы, выражающейся тоннами на 1 га . Производительность Белого моря в силу целого ряда условий гораздо ниже общей биомассы Баренцова моря. Она колеблется от 5 до 61 г на 1 м^2 . Точно так же мала биомасса и Балтийского моря, которая равняется в разных участках 95 ; 111 и меньше 1 г на 1 м^2 .

Переходим к рассмотрению производительности Азовского моря. Я уже говорил, что его биоценозы характеризуются чрезвычайно малым разнообразием видов; в противоположность Баренцову морю мы имеем здесь весьма однородный состав. Азовское море было исследовано и изучено Н. Л. Чугуновым в экспедиции Н. М. Книповича. На карте (рис. 211) показаны районы биоценозов Азовского моря и соответствующие биомассы. Биомасса Азовского моря определяется следующими цифрами:

...иногда встречаются и другие организмы, но они не являются основными. В состав биомассы входят также различные виды моллюсков, ракообразных и других животных.

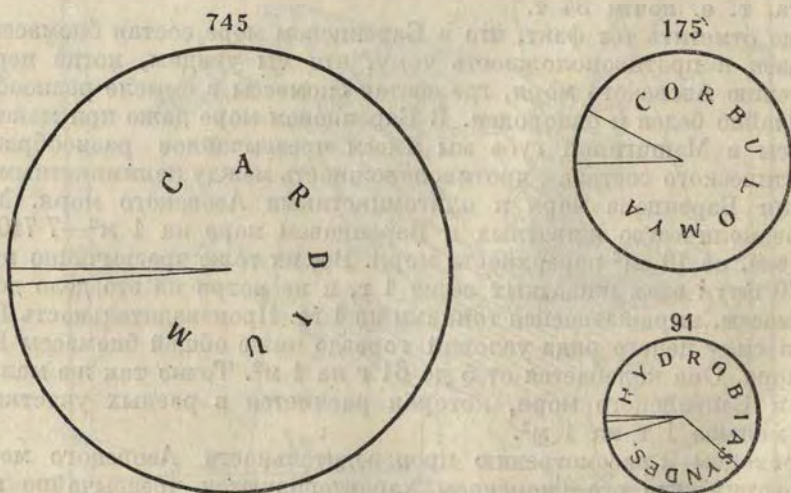
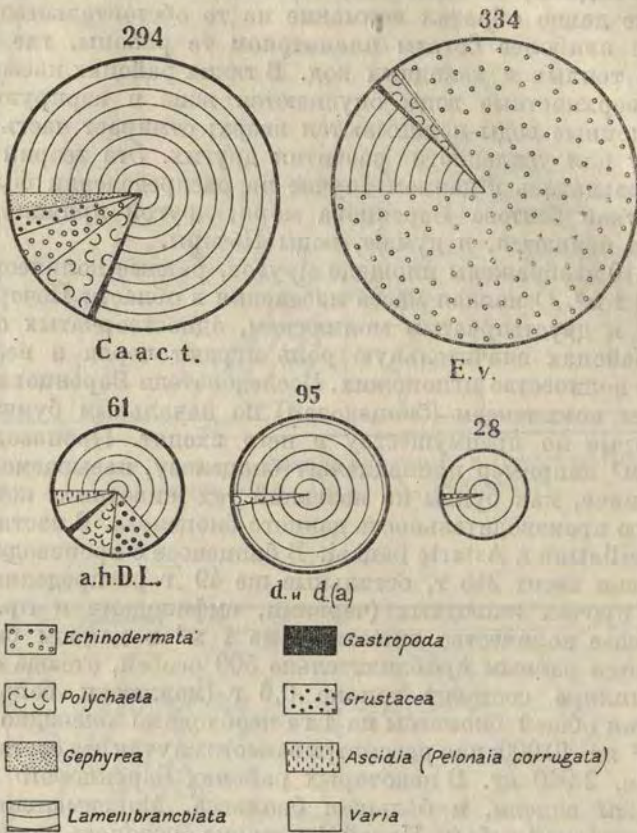


Рис. 210. Комплексы населения дна Баренцева моря с указанием биомассы (в граммах на 1 м² поверхности). Секторы представляют весовые количества (в процентах) всех составляющих биомассу животных. Ca. a. c. t., E. v., a. h. D. L., d. и d. (a) — условные обозначения биocoнозов (начальные буквы названий главнейших представителей данного биocoноза).

весьма бедная биомасса—от 1 до 8 г на 1 м², затем более богатая, или просто бедная—от 13 до 49, следующая—от 23 до 130 г и наконец наиболее богатая от 150 до 1 174 г на 1 м². Мелкие животные в Азовском море дают массовую продукцию. Так например брюхоногий моллюск *Hydrobia* живет в количестве 15 600 экз. на 1 м²; 300 штук этой *Hydrobia* весят всего 1 г и 15 штук живут на поверхности в 10 см². В Баренцовом море в 1 г веса входило 70 штук животных, в Азовском—350.

Если мы рассмотрим распределение производительности в Таганрогском заливе, нас поразит, что, идя из залива, мы имеем сначала высокую биомассу, затем весьма бедную, потом просто бедную и наконец опять высокую. Здесь чередуются районы повышенной биомассы с районами совершенно бедными. Гидробиологи считают это общим явлением в устьях рек. Такая же картина имеется в устьях Волги и Северной Двины. Подобные наблюдения сделаны не только у нас, но и в Гельсингфоргской бухте. Когда пресноводные организмы сталкиваются с соленой водой, то в известном пределе солености (около 2 г соли на 1 000 г воды) пресноводные организмы необычайно размножаются, даже в большем количестве, чем в настоящей пресной воде, затем количество их падает—соленость становится для них невыносимой; но и морские формы тоже не могут выносить этой солености, она для них мала, вследствие чего населенность уменьшается. Еще далее в море соленость повышается, и морские формы получают возможность развиваться.

Перейдем к биомассе Каспийского моря. Летом 1932 г. там работала экспедиция Океанографического института, работал тот же Л. А. Зенкевич с учениками, которые изучали биомассу Баренцова моря, но данные их работ еще не опубликованы. Согласно старым данным Н. Л. Чугунова (1923 г.), относящимся только к северным частям Каспийского моря, биомасса прудестьего пресноводного пространства достигает 137 г; повышенная биомасса солонатоводной зоны перед падением—148; затем идет падение по районам до 41, до 5 и до 2 г и опять подъем уже в морской зоне Каспийского моря до 28 г на 1 м² (рис. 212).

Что касается пресноводных бассейнов, то донная биомасса финляндских и норвежских озер—34, 63, 59 кг на 1 га, средняя биомасса германских озер 798 кг (по данным для 58 озер), производительность северо-американского озера Мендота—458, Байкала—максимум 334 (средняя—130). Остальные данные по пресноводным водоемам СССР см. на рис. 207.

Если мы возьмем биомассу продуктивных районов Баренцова и Северного морей, биомассу Дании, то эта биомасса окажется гораздо больше пресноводной. Получается такая картина, что биомасса донных беспозвоночных в морях вообще больше, чем биомасса в пресной воде. Только в определенных участках Азовского моря или в Балтийском и Белом морях она очень мала, но зато в определенных районах биомасса моря выражается громадными цифрами, например 8 000 кг на 1 га—это количество мяса двустворчатой ракушки мидии. Ведь старый средний урожай хлеба составлял—40 пудов на десятину, т. е. 640 кг, урожай хлебов в Индии равняется 10 000 кг, а здесь мы имеем 8 000 кг мидий. Конечно сравнивать мясо с урожаем пшеницы не приходится; но все же цифры биомассы мяса мидий на 1 га действительно велики. Если же считать биомассу мидий с их раковинами, то у берегов Дании она доходит до 187 тыс. кг на 1 га.

Рыбная продукция, т. е. годовой прирост рыбы для Северного моря, по имеющимся данным равен 17 кг на 1 га; по исследованиям Н. М. Книповича в Каспийском море мы имеем 14 кг на 1 га, при расчете же на глубины от 0 до 50 м, где живет основное количество рыбы,—26 кг на 1 га.

Рыбная продукция пресноводных озер больше, она доходит до 40 кг на 1 га в тех бассейнах, где живет рыба, питающаяся в основе донными организмами, и до 96 кг в тех районах, где имеются снетки и ряпушки,

СХЕМА
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКТИВНЫХ
ПЛОЩАДЕЙ В
АЗОВСКОМ МОРЕ

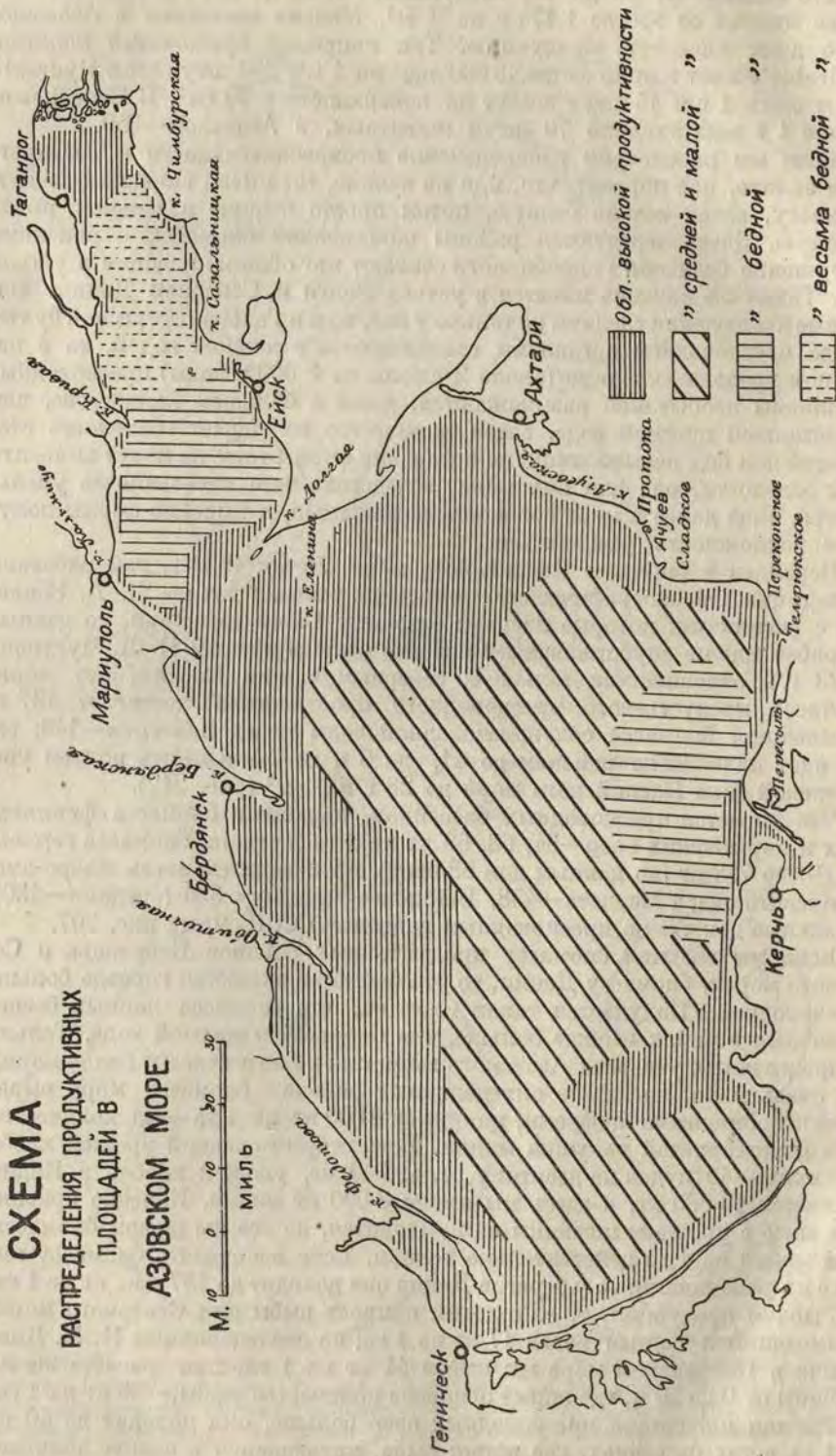


Рис. 211. Схема распределения продуктивных площадей в Азовском море.

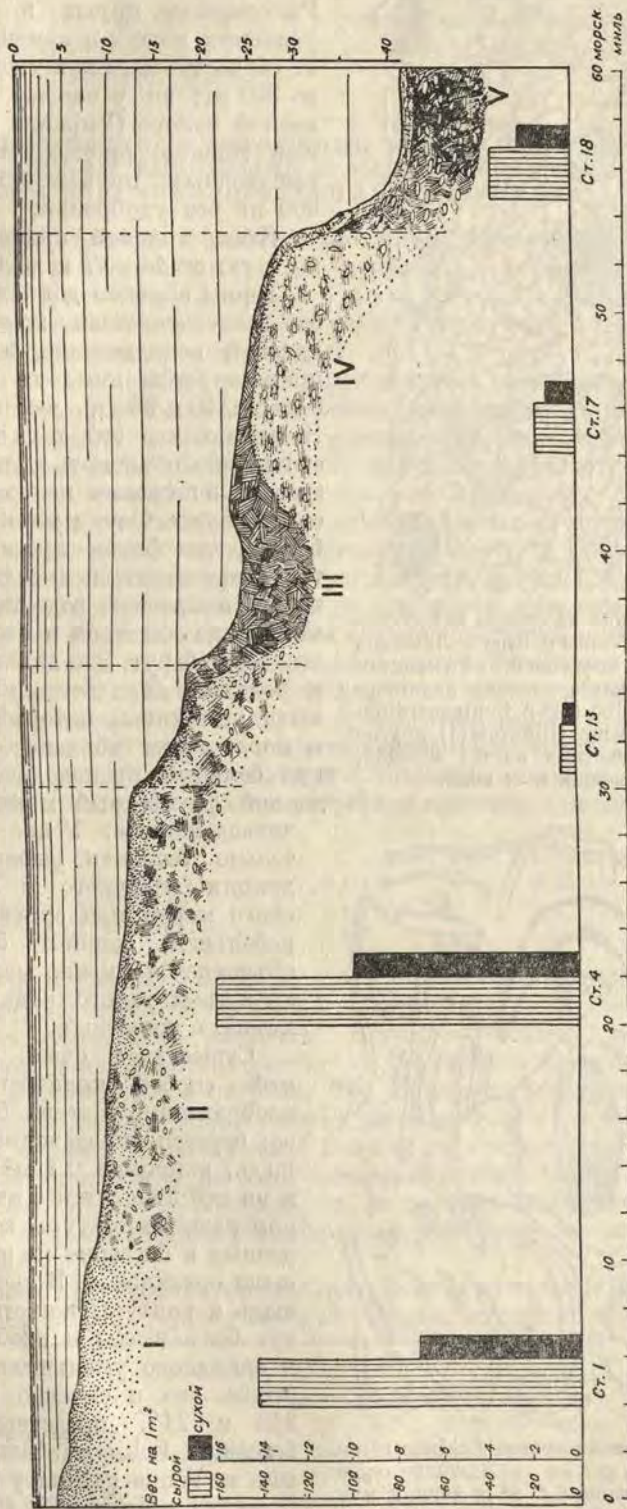


Рис. 212. Изменения биомассы предутровьевого пространства Волги и прилегающей части Каспийского моря (разрез через пять станций).

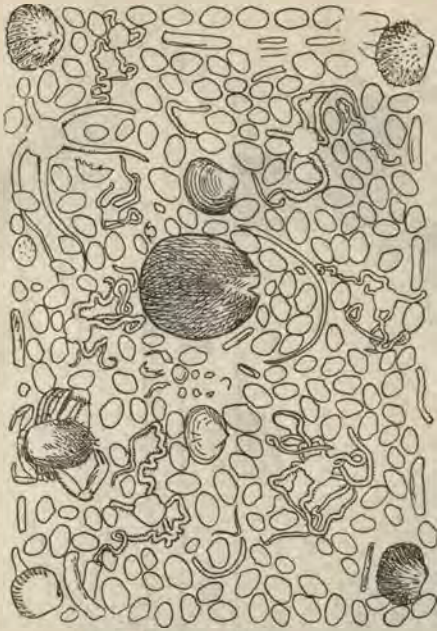


Рис. 213. Население биоценоза *Echinocardium cordatum* и *Venus gallina* в Ламанше около Плимута на площади $0,1 \text{ м}^2$ в илистом песке: основная масса—мелкие двусторчатки *Sydosmya alba* (188); *Echinocardium cordatum* (1), *Amphiura filiformis* (1), другие виды (45); всех животных на $0,1 \text{ м}^2$ —235, принадлежащих к 31 виду.



Рис. 214. Население биоценоза *Echinocardium cordatum* и *Venus gallina* в Ламанше около Плимута на площади $0,1 \text{ м}^2$ в черном илу. Всего 22 экземпляра, принадлежащих к 21 виду, и много обрывков трубок *Melinna*.

которые питаются планктоном. Рыбоводные пруды в обычных условиях наших и немецких дают от 60 до 160 кг, а при удобрении — до 300 кг; но у нас же в черноземной полосе (Украина и Северный Кавказ) производительность рыбоводных прудов доходит до 600 кг без удобрений.

Итак, годовой прирост рыбы на 1 га: от 14—17 и до 600 кг.

Таким образом донная биомасса беспозвоночных животных в пресной воде меньше, а годовой прирост рыбы на 1 га в общем больше (40 и 96 кг), чем в морях. Я думаю, что это хотя бы отчасти можно объяснить количеством звеньев в пищевых цепях и богатством фауны. Фауна моря гораздо богаче, чем фауна пресных вод, там встречаются целые типы, которых в пресной воде нет. Им в море надо питаться и свою часть пищи они берут. Эти длинные цепи и большое количество «беспольных» животных, которые живут в море, могут объяснить то, что при большей производительности донной фауны рыб может получиться меньше.

У нас сравнительно большая рыбная продукция Азовского и Каспийского морей при сравнительно небольшой донной биомассе объясняется именно малым количеством такого рода «беспольных» животных.

Существует очень наглядный способ количественного изображения состава биоценоза: берется определенная площадь, например $0,1 \text{ м}^2$ бумаги и на ней наносится в натуральном размере контуры всех найденных в бассейне на этой площади организмов. Конечно площадь и контуры животных могут быть взяты и изображены в одинаково уменьшенном масштабе, что и сделано на рис. 213 и 214, представляющих биоценоз *Echinocardium cordatum* и *Venus gallina* у берегов Плимута в Англии. В условиях илистого песка этот биоценоз

заклучает на 0,1 м² 235 особей, относящихся к 31 виду животных (рис. 213). Тот же биоценоз в условиях черного ила заклучает только 22 особи, относящихся к 21 виду, не считая большого количества обрывков трубок Mellina (рис. 214).

IV. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ, БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ ЖИВОТНЫМИ И РЫБОЙ (ПЕРВИЧНАЯ, ПРОМЕЖУТОЧНАЯ И КОНЕЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ). КОЭФИЦИЕНТЫ P/V И P/V

Исходя из интересов рыбного хозяйства, все население водных бассейнов можно разделить на три «продуктивных группы»: первичная продукция—растения, промежуточная продукция—животное население и конечная продукция—рыбы, которые питаются животным населением.

Между этими продуктами для бассейнов одинакового типа должны существовать определенные числовые отношения. Выяснение этих отношений, крайне важных для ведения хозяйства, однако еще только началось; больших обобщений мы еще совершенно не имеем и можно привести, собственно говоря, лишь ряд примеров.

Дело в том, что определенное количество пищи не превращается прямо в такое же количество тела того организма, который этой пищей питается. Значительная часть энергии, заключающейся в пище, идет на процессы жизнедеятельности, в частности на движение питающегося организма, и только меньшая часть в лучшем случае (растущий организм) откладывается в его теле как потенциальная энергия. Отношение энергетического обмена веществ (Betriebsstoffwechsel) к конструктивному (Baustoffwechsel) у рыб равно 2 : 1 или 3 : 1, т. е. откладывается в их теле только $\frac{1}{3}$ и $\frac{1}{4}$ часть всей энергии, заключающейся в их пище. Гораздо меньшие коэффициенты были получены для Chironomus—именно $\frac{1}{7}$ — $\frac{1}{8}$.

На 1 кг живого веса в 1 час потребная кинетическая энергия вычислена для:

Chironomus	1	б. кал.
Oligochaeta	0,32	» »
Amphipoda	1	» »
Ephemera	2	» »

Отсюда делается тот вывод, что в рыбохозяйственном отношении два бассейна с одинаковой весовой производительностью донной фауны могут быть совершенно различны. Наиболее богатый рыбой будет тот, в котором донная фауна состоит из организмов с наименьшей потребностью в кинетической энергии. Ряд наблюдений позволяет думать, что и вообще в бедных пищей озерах относительный расход кинетической энергии меньше, чем в богатых. Вообще же следует признать, что количество потенциальной энергии, заключающейся в определенном весовом количестве донных организмов, не стоит ни в каком постоянном отношении к весу полученной этими организмами пищи; все зависит от состава населения.

Годовая производительность Green Lake в Висконсине (США), где детрит используется в достаточно высокой степени, выражается такими цифрами:

Организмы	Сырой вес в кг на га	Сухой вес в кг на га
Донные растения	4 300	50
Планктические растения	26 470	2 650
Все растения	30 770	2 700
Донные животные	350	60
Планктические животные	530	53
Все животные (без рыб)	880	113

Т. е. годовая производительность растений в 35, а по сухому весу в 24 раза превосходит годовую производительность животных (без рыб).

Для ряда озер Швеции Альм вычислил так называемый им F/V-коэффициент (Fisch—рыба, Boden—почва), т. е. отношение между количеством рыбы и количеством донных беспозвоночных на 1 га; это отношение выражается числами порядка $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$, падая до $\frac{1}{31}$. Однако Альм вычислял свои коэффициенты, считая биомассу беспозвоночных с момента исследования равной годовой производительности и принимая во внимание лишь иловое население озера; поэтому его коэффициенты надо считать слишком высокими.

Лундбек, принимая во внимание годовую производительность, получил для озер с илом, бедным органическими остатками, но богатым O_2 , коэффициент, равный $\frac{1}{100}$ — $\frac{1}{200}$; для озер с илом, богатым отложениями диатомовых и циановых, — коэффициент $\frac{1}{120}$; для разных неглубоких озер — $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{30}$. Блевад (Blegwad) считает ежедневный пищевой рацион рыб в $\frac{1}{30}$ их живого веса, — тогда годовой рацион их, если рыба питается весь год, будет равен 12-кратному весу тела; отсюда F/V-коэффициент мы можем считать равным 12.

Этот коэффициент был принят П. Ф. Домрачевым при выяснении рыбной продукции, которую может дать озеро Ильмень. Сырой вес продуктивного и малопродуктивного бентоса (т. е. бентоса без крупных моллюсков) он определяет для момента исследования в 8 999 т. Вес непродуктивного бентоса 44 972 т. Количество органического вещества (23% сырого веса) в планктоне Ильменя в августе определяется в 8 887 т. Складывая вместе планктон и бентос, получаем пищевой запас для рыб 17 886 т.

Эту подсчитанную продукцию Домрачев увеличивает приблизительно вдвое за счет прибрежной фауны (флоры) и других производительных моментов. Тогда мы получаем производительность Ильменя около 38 400 т; деля 38 000 на 12, т. е. принимая F/V-коэффициент равным $\frac{1}{12}$, получаем 3 200 т рыбы. Фактический годовой улов рыбы в годы исследования был равен приблизительно 2 400 т.

Общие вычисления производительности морских вод, от морской травы *Zostera* до рыб, были сделаны Петерсеном для берегов Дании (рис. 198). Цифры показывают тысячи тонн; площади четырехугольников пропорциональны цифрам.

Основой производительности донного населения является *Zostera*; ее количество летом во всей Дании 24 млн. т. За счет гниющей zostеры живет около 5 млн. т бесполезных (непосредственно для рыб) животных, куда относятся большая с толстыми створками *Cyprina islandica* и морские ежи *Echinocardium* и *Brissopsis*. Кроме этих бесполезных животных за счет той же zostеры живет около одного миллиона тонн полезных животных, т. е. главным образом червей и мелких двусторчатых моллюсков, служащих пищей рыбам через посредство других животных, питающихся ими и являющихся вместе с тем пищей рыб, или непосредственно. F/V-коэффициент и коэффициент при питании одних беспозвоночных другими Петерсен принимает равным $\frac{1}{10}$. Вылавливаемые ежегодно в Каттегате 5 000 т камбалы съедают из полезных животных 50 000 т, 6 000 т трески съедают 50 000 т хищных ракообразных и брюхоногих моллюсков и 10 000 т мелкой рыбы, а хищные ракообразные и мелкая рыба в свою очередь съедают 500 000 и 100 000 т полезных животных. Отсюда видно, что из определенного количества полезных животных камбал получается в 10 раз больше, чем трески. F/V-коэффициент полезных животных будет для камбалы $\frac{1}{10}$, а для трески, поскольку она питается хищными ракообразными и др., которые в свою очередь питаются полезными животными, F/V-коэффициент будет уже $\frac{1}{10} \cdot \frac{1}{10}$, т. е. $\frac{1}{100}$. Вредные животные, как морские звезды

(25 000 т), съедают около 200 000 т полезных и часть бесполезных животных. Таким образом из одного миллиона тонн полезных животных 50 тыс. уничтожается камбалами, 500+100 тыс. через других животных идет на треску, 200 тысяч поедаются морскими звездами. На схеме изображена еще сельдь (7 000 т), она питается в основе планктоном и сама служит пищей треске и другим рыбам.

Уже Ломани обращал внимание на громадную продукцию бактерий и фитопланктона, имеющую место благодаря их необычайно быстрому размножению. Л. А. Зенкевич сделал попытку наглядно, в схеме и цифрах, сопоставить продукцию с биомассой бактерий, фитопланктона, зоопланктона, бентоса и рыб. Это отношение продукции к биомассе он называет Р/В-коэффициентом.

Коэффициент Р/В для всего Баренцова моря при продуктивности его в 35 млн. и биомассе в 140 млн. равен $\frac{35\ 000\ 000}{140\ 000\ 000} = 1/4$. Р/В для фитопланктона Баренцова моря определяется в $\frac{5\ 600\ 000\ 000}{120\ 000\ 000} = 46,6$. Р/В для рыб принимается равным $1/6$; для зоопланктона—около $4/3$, для бактерий—1 000.

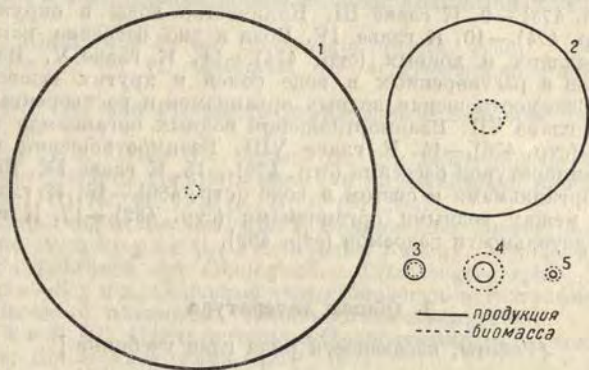


Рис. 215. Схема соотношения продукции и биомассы у бактерий (1), фитопланктона (2), зоопланктона (3), бентоса (4) и рыб (5) в Баренцовом море. По Л. А. Зенкевичу.

Соотношение биомассы и продукции для разных групп населения Баренцова моря выражается наглядной схемой, изображенной на рис. 215. Здесь поражает громадная продукция бактерий при малой биомассе, большая продукция фитопланктона при небольшой ее биомассе, малая продукция зоопланктона, едва превышающая биомассу, а затем уже обратные картины: небольшие биомассы бентоса и рыб, превышающие их продукцию. Эта схема далека еще конечно от точности. Когда мы получим такие схемы и притом вполне точные для всех основных водоемов, применим их к практике рыбного хозяйства и проверим на ней, тогда один из этапов развития гидробиологии будет закончен и начнется новый, одним из моментов которого будет возможность широких предсказаний.

УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

В указатель введены только основные работы и те, которые так или иначе были использованы автором при составлении настоящего курса.

Содержание: 1. Общая литература (стр. 462). Японская литература (стр. 466).— 2. Планктон (стр. 466).—3. Определители и монографии (стр. 468).—4. Гидрология (стр. 469).—5. Журналы, серии, библиографии (стр. 470).—6. Методика (стр. 472).— 7. К главе I. Возникновение, задачи и работа гидробиологии (стр. 473).—8. К главе II. Основные черты распределения гидробионтов, их взаимоотношения с окружающей средой (стр. 473).—9. К главе III. Количество воды в окружающей среде и в организмах (стр. 474).—10. К главе IV. Вода и дно бассейна как опора водных организмов плавающих и донных (стр. 474).—11. К главе V. Взаимоотношения водных организмов и растворенных в воде солей и других веществ (стр. 474).— 12. К главе VI. Взаимоотношения водных организмов и растворенных в воде газов (стр. 477).—13. К главе VII. Взаимоотношения водных организмов и активной реакции (рН) воды (стр. 478).—14. К главе VIII. Взаимоотношения между водными организмами и температурой бассейна (стр. 479).—15. К главе IX. Взаимоотношения между водными организмами и светом в воде (стр. 480).—16. К главе X. Пищевые взаимоотношения между водными организмами (стр. 482).—17. К главе XI. Общее учение о производительности водоемов (стр. 483).

1. Общая литература

[Работы, касающиеся ряда глав учебника.]

Allen E. J., *Science of the Sea*, Oxford, 1928.

Алехин В., *Что такое растительное сообщество*, Москва, 1928.

Alm G., *Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna und-flora in ihrer Bedeutung für die theoretische und angewandte Limnologie* [Verhandlungen der internationalen Vereinigung für Limnologie, Innsbruck, 1923], Stuttgart, 1924.

Alm G., *Prinzipien der quantitativen Bodenfaunistik und ihre Bedeutung für die Fischerei* [Verhandlungen der Internat. Vereinigung für Limnologie, Kiel, 1922], Stuttgart, 1923.

Ancóna d'U., *Influence des agents chimiques du milieu sur les organismes marins*, «Rapports et procès-verbaux des réunions de la commission pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée», vol. V, 1930, IV.

Аржанов, *Среди вод и болот*, Петербург, 1917.

Артари А., *К вопросу о влиянии среды на форму и развитие водорослей*, «Иzv. Моск. техн. училища», Москва, 1903.

Архангельский А. Д. и Страхов Н. И., *Геологическая история Черного моря*, «Бюллетень Моск. о-ва испытателей природы, отд. геологии», т. X (1), 1932.

Баранов Ф. И., *К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства*, «Иzv. Отд. рыбоводства и научнопромысл. исслед.», т. I, 1.

Behning Arvid, *Das Leben der Wolga. Zugleich eine Einführung in die Fluss-Biologie*, «Die Binnengewässer», Bd. V, 1928.

Bethe Albrecht, *The permeability of the surface of marine animals*, «The Journal of general Physiology», V. 13, № 4, 1930.

Берг Л., *Аральское море*, «Иzv. Турк. отд. имп. рус. геогр. общ.», т. V, С. Петербург, 1908.

Берг Л. С., *Климат и жизнь*, Москва—Петроград, 1922.

Берг Л. С., *Новые данные по вопросу о происхождении фауны Байкала*, Докл. Акад. наук СССР, 1928.

Берг Л. С., *Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран*, 3-е изд., ч. 1—2., Ленинград, 1932—1933.

- Die Binnengewässer hrsg. von A. Thienemann, Bd. I—XII, Stuttgart, 1926—1932:
- Bd. I. Thienemann A., Die Binnengewässer Mitteleuropas, 1926.
 Bd. II. Lundqvist G., Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen, 1927.
 Bd. III. Chappius P., Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer, 1927.
 Bd. IV. Thienemann August, Der Sauerstoff in eutrophen und oligotrophen Seen, 1928.
 Bd. V. Behning Arvid, Das Leben der Wolga, 1928.
 Bd. VI. Naumann E., Grundlinien der experiment. Planktonforschung, 1929.
 Bd. VII. Harnisch Otto, Die Biologie der Moore, 1929.
 Bd. VIII. Pesta Otto, Der Hochgebirgssee der Alpen, 1929.
 Bd. IX. Naumann E., Einführung in die Bodenkunde der Seen, 1930.
 Bd. X. Haempel Oskar, Fischereibiologie der Alpenseen, 1930.
 Bd. XI. Naumann Einar, Grundzüge der regionalen Limnologie, 1932.
 Bd. XII. Maucha R., Hydrochemische Methoden in der Limnologie, 1932.
- Borradaille L. A., The Animal and its Environment, London, 1923.
- Bоресч К., Kreislauf der Stoffe in der Natur, «Handb. d. norm. u. pathol. Physiologie», Band I. Allgemeine Physiologie, Berlin, 1927.
- Боровский В. М., Сравнительная физиология, Москва, 1929.
- Beauchamp P. de, Les Grèves de Roscoff, Paris, 1914.
- Brandt K., Ueber den Stoffwechsel im Meere, «Wiss. Meeresunters. Ab. Kiel.», Bd. IV, Bd. VI, Bd. XVIII, 1899—1902—1920.
- Brazier Howell, Aquatic Mammals, their Adaptations to Life in the Water, Illinois, 1930.
- Brehm E., Einführung in die Limnologie, Berlin, 1930.
- Buddenbrock W. v., Grundriss der vergleichenden Physiologie, Berlin, 1924—1928.
- Buchner P., Tier und Pflanze in intrazellulärer Symbiose (обширный указатель литературы до 1921 г.).
- Wagler Erich, Ueber die Sistematik, die geographische Verbreitung und die Abhängigkeit der Daphnia cucullata Sars von physikalischen und chemischen Einflüssen des Milieus, «JRHН», II, 1923 (Z. B. 3, 1924, 347).
- Walter, Einleitung in die Geologie, I. Bionomie des Meeres, Jena, 1893—1894.
- Ward H. and Whipple G., Fresh-Water Biology, New-York, 1918.
- Warming's Lehrbuch der Ökologischen Pflanzengeographie, Berlin, 1918.
- Везенберг—Лунд. Основные черты биологии и географического распространения пресноводного планктона, Иваново-Вознесенск, 1921.
- Вещагин Г. Ю., Предварительные соображения о происхождении фауны и флоры Байкала, Докл. Акад. наук СССР, 1928.
- Вернадский В. И., Химический состав живого вещества в связи с химией земной коры, Петербург, 1922.
- Вернадский В. И., Живое вещество в химии моря, Петроград, 1923.
- Виноградов А. П., Геохимия живого вещества, Ленинград, 1933.
- Handbuch der vergleichenden Physiologie, hrsg. v. H. Winterstein, Jena, 1910—1921 (многотомное издание).
- Вислоух С. М., Биологический анализ воды (в книге Златогорова «Учение о микроорганизмах», стр. 225—305), Петроград, 1916.
- Woltereck R., Beobachtungen und Versuche zum Fragenkomplex der Artbildung, I. Wie entsteht eine endemische Rasse oder Art? «Biol. Cent.», B. 51, 1931.
- Woltereck R., Grundzüge einer allgemeinen Biologie, Stuttgart, 1932.
- Воронков Н. В., Планктон пресных вод, Москва, 1913.
- Handbuch der Seefischerei Nordeuropas, hrsg. von Lübbert u. Ehrenbaum, Stuttgart, с 1928 (продолжает выходить).
- Harnisch Otto, Die Biologie der Moore in: Die Binnengew., Bd. VII, 1929.
- Гартман М., Общая биология, ч. 1—2, Москва—Ленинград, 1929, 1931.
- Holland-Hansen B. and Nansen F., Die jährlichen Schwankungen der Wassermassen in Norweg. Nordmeer in ihrer Beziehung zu den Schwankungen der meteor. Verhältniss, «J.R.H.N.», 2, 337, 1909.
- Гендерсон Л. Ж., Среда жизни, Москва, 1924.
- Hentschel Ernst, Grundzüge der Hydrobiologie, Jena, 1923.
- Hentschel E., Das Leben des Weltmeeres, Berlin, 1929.
- Геншель, Жизнь пресных вод, Москва, 1914.
- Hesse R., Die ökologischen Grundlagen der Tierverbreitung, «Geogr. Zeitschr.», B. 19, Heft 5 (и дальше).
- Hesse Richard, Tiergeographie auf ökologischer Grundlage, Jena, 1924.
- Hesse and Doflein, Tierbau und Tierleben, Bd I—II, Leipzig, 1910 (первый том имеется в русском переводе).
- Гримм О. А., Каспийское море и его фауна, «Труды Арало-Каспийской экспедиции», в. 2, СПб., 1876—1877.

Hüber-Pestalozzi G., Experimentelle Studien über Entwicklung und Formgestaltung bei *Ceratium hirudinella*, «Verh. int. Ver. Limnologie», I, 1923 (Z. B. 13, 4, 1924, 132).

Dacqué, Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere, Berlin, 1921.

Dahl Fr., Oekologische Tiergeographie, Jena, 1921 и 1923.

Danois Ed. le., Consequences des phénomènes hydrobiologiques sur la biologie des poissons comestibles, «Rapp. Proc. Verb. Réunions, Conseil int. Expl. Mer.», 31, 1923 (Z. B., 3, 1924, 499).

Demel, Biologia Morza (Marine biology), Varsovie, 1927.

Demollund Maier, Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, Stuttgart, 1925, I—VI (продолжает выходить).

Дерюгин К. М., Фауна Кольского залива и условия ее существования, Записки Акад. наук физ.-мат. отд., т. 34, 1915.

Дерюгин К. М., Фауна Белого моря и условия ее существования, «Исследования морей СССР», № 7—8, Ленинград, 1928.

Derjugin K. M., Hydrologie und Biologie, «Explorat. des Meeres Russ.», fasc. II, 1930.

Догель В. А., Курс сравнительной анатомии беспозвоночных, вып. II, Нервная система и органы чувств, Ленинград, 1925.

Доктуровский В. С., Болота и торфяники, развитие и строение их, Москва, 1922.

Долгов Г. И., О неоднородности воды в реке, «Рус. гидробиол. ж.», 1928.

Jennings H. S., Behavior of the lower organisms, 4-е изд., New-York, 1931.

Джонстон Джемс, Условия жизни в море, Петроград, 1919.

Johnstone J., An introduction to Oceanography, Liverpool, 1923.

Johnstone James, A study of the Oceans, London, 1926.

Еленкин, Биология низших растений, Ленинград, 1925.

Елеонский А. Н., Основы рыбоводства, Москва, 1932.

Elton Charles, Animal ecology, London, 1927.

Elton C., Animal Ecology and Evolution, Oxford, 1930.

Jordan H. J., Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere, Berlin u. Leipzig, 1929.

Joubin L., Elements de biologie marine, Paris, 1928.

Завадовский М., Динамика развития организма, М.—Л., 1931.

Загоровский Н. А., Життя Чорного моря, Харьков—Одесса, 1928.

Загоровский Н. А., Лимани, їхнє життя и значення, Харьков—Одесса, 1930.

Закс И. Г., К познанию донных сообществ Шантарского моря, «Изв. Тихоокеанск. научно-промысл. ст.», т. 3, 1929.

Зернов С. А., К вопросу об изучении жизни Черного моря, «Записки Акад. наук физ.-мат. отд.», т. 32, 1913.

Jhering H. von, Die Geschichte des Atlantischen Ozeans, Jena, 1927.

Кашкаров Д. Н., Среда и сообщество (основы синэкологии), Москва, 1933.

Келлер, Жизнь моря, 2-е изд., СПб., 1905.

Кевдин В. А., Современное рыболовство России, Москва, 1915.

Quénou, L'influence du milieu, Paris.

Quinton R., L'eau de mer, milieu organique, 2-е изд., Paris, 1912.

Книпович Н. М., Каспийское море и его промыслы, Берлин—Петербург, 1921.

Collet L., Les dépôts marins, Paris, 1908.

Костычев С., Физиология растений, ч. 1. Химическая физиология. М.—Л., 1924.

Chun C., Aus den Tiefen des Weltmeeres, 2. Aufl., Jena, 1903.

Handbuch der Zoologie. Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. Gegründet v. Dr. W. Kükenthal. Unter Mitarbeit v. Dr. Th. Krumbach. Много- томное издание; продолжает выходить.

Kükenthal W., Ueber die Anpassungen der Säugetiere an das Leben im Wasser, «Zool. Jahrb. Syst.», B. 5, 1890.

Lang A., Die festsitzenden Tiere, Jena.

Ламперт, Жизнь пресных вод, СПб., 1900 (Имеется 3-е нем. изд.).

Ласточкин Д. А., Стоячие водоемы, озера и пруды, Иваново Вознесенск, 1925.

Lauterborn R., Süßwasserfauna, «Handwörterbuch der Naturwissensch», B. IX, 1903.

Лёб Ж. Вынужденные движения, тропизмы и поведение животных, Москва—Ленинград, 1924.

Леб Ж., Динамика живого вещества, Одесса, 1910.

Леб Жак, Организм как целое с физико-химической точки зрения, М.—Л., 1926.

- Lenz Friedrich, *Biologie der Süßwasserseen*, Berlin, 1928.
- Лепнева, *Очерки из жизни пресных вод, Руководство к экскурсиям в окрестностях Ярославля, Ярославль*, 1916.
- Липин А. Н., *Пресные воды и их жизнь*, М.—Л., 1926.
- Lohmann H., *Untersuchungen über das Pflanzen- und Tierleben der Hochsee. «Veröffentlichungen des Instituts für Meereskunde an der Universität Berlin. A. Geographisch—naturwissenschaftliche Reihe», Hft. I*, 1912.
- Lotka Alfred, *Elements of physical biology*, Baltimore, 1925.
- Lorenz J. R., *Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Quarnerischen Golfe*, Wien, 1863.
- Любименко В. Н., *Биология растений*, М.—Л., 1924.
- Любименко В. Н., *Курс общей ботаники*, Берлин, 1923.
- Martner H. A., *The Sea*, New-York, 1930.
- Мартонне Еммануел (de), *Traité de Géographie physique*, Paris, 1909.
- Möbius, *Die Auster und Austernwirtschaft*, Berlin, 1877.
- Мейснер В. И., *Основы рыбного хозяйства*, вып. I, Москва, 1925, 2-е изд., 1933.
- Мейснер В. И., *Промысловая ихтиология*, М.—Л., 1933.
- Murray and Hjort, *Depths of the Ocean*, London, 1912.
- Меррей, *Океан. Общий очерк науки о море*, Харьков—Одесса, 1923.
- Месяцев И., *Материалы к зоогеографии русских северных морей. «Тр. Плов. Морс. Инст.»*, т. I, в. 13, 1924.
- Наливкин Д. В., *Учение о фациях*, Л.—М., 1933.
- Naumann Einar, *Die Arbeitsmethoden der regionalen Limnologie*, «Handbuch d. Biolog. Arbeitsmethoden», Berlin.
- Naumann Einar, *Einige Grundlinien der regionalen Limnologie*, Leipzig, 1921.
- Naumann Einar, *Einige Hauptprobleme der modernen Limnologie*, «Handbuch d. biolog. Arbeitsmethoden», Berlin.
- Naumann Einar, *Methoden der experimentellen Aquarienkunde*, «Handbuch d. biolog. Arbeitsmethoden», Berlin.
- Naumann Einar, *Vorlesungsversuche über Limnobiologie*, «Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden», Berlin.
- Никитинский Я. Я., *Микробиология воды*, стр. 276—307 в учебнике: Худяков Н. Н., *Сельскохозяйственная микробиология*, Москва, 1926.
- Osburn R. C., *Aquatic adaptations, № 1, Adaptations to aquatic arboreal, fossorial and cursorial habits in mammals*, «Amer. Nat.», vol. 37, 1903.
- Основы курортологии*, том I, Москва, 1932.
- Ortmann, *Grundzüge der marinen Tiergeographie*, Jena, 1896.
- Oltmanns, *Morphologie und Biologie der Algen*, Jena, 1922.
- Пирожников П. Л., *Исследование и использование водоемов Сибири, «Советская Азия»*, Москва, 1932.
- Pearse A. S., *Animal ecology*, New-York, 1926.
- Plate Ludwig, *Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, Teile I—II*, Jena, 1922—1924.
- Przibram Hans, *Experimental-Zoologie. Eine Zusammenfassung der durch Versuche ermittelten Gesetzmässigkeiten tierischer Formen und Vorrichtungen, B. I—V*, 1907—1914.
- Przibram Hans, *Einleitung in die Physiologische Zoologie (Physikalische und Chemische Funktionen des Tierkörpers)*, Leipzig u. Wien, 1928.
- Реклю Элизе, *Земля*, вып. II. *Круговорот воды на земном шаре*, Петербург, 1899.
- Реклю Элизе, *Человек и земля*, Петербург, издание Сойкина.
- Рессель Ф. С. и Ионг Ч. М., *Жизнь моря*. М.—Л., 1934.
- Roux W., *Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung; I Stuktur eines hoch differenzierten bindegewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphin)*, «Archiv, Anat. Phys.», pp. 76—162, 1883.
- Рубинштейн Д. Л., *Физико-химические основы биологии*, 2-е изд., М.—Л., 1932.
- Рылов В. М., *Жизнь пресных вод, Планктон*, Ленинград, 1924.
- Rylov W. M., *Einige Bemerkungen betreffs des regional-limnologischen Studiums, «Verhandlungen d. Int. Vereinigung. f. theoret. u. angew. Limnologie», Bd. IV*, 1929.
- Семпрег К., *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere*, Leipzig, 1880.
- Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод*. Под редакцией С. Н. Скадовского, Москва, 1928.
- Совинский В. К., *Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, «Труды Киевского общества естествоиспытателей»*, Киев, 1902.
- Солдатов В. К., *Рыбы и рыбный промысел. Курс частной ихтиологии*, М.—Л., 1928.

- Strelnikow I. D., Les conditions écologiques d'existence de la faune de la mer de Kara, «С. R. Ac. Sc.», CLXXXVIII, 1931.
- La faune de la mer de Kara et ses conditions écologiques, *ibid.* 1008, 1929.
- Сукачев, Растительные сообщества, Л.—М., 1928.
- Талиев В. И., Биология наших растений, М.—Л., 1925.
- Танфильев Г. И., Моря Каспийское, Черное, Балтийское, Ледовитое, Сибирское и Восточный океан, М.—Л., 1931.
- Tauson A., Die Abhängigkeit der Verbreitung von *Holopedium gibberum* Zadd. von einigen Faktoren des äusseren Mediums, «Willhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik d. Organismen», B. 125, H. 4., 1932.
- Тильден Д. Е., Океан как источник витаминов на земле, Карельско-Мурманск. край, 1928.
- Thiенемапп А., Tropische Binnengewässer, «Ar. f. Hydrob.», Suppl. VIII, 1930.
- Titcomb J., The Lake George Survey with recommendations of the Fish Culturist. A biological Survey of Lake George, New-York, 1922.
- Tressler D., Marine products of Commerce, New-York, 1923.
- Ульмер, Пресноводные насекомые, Москва, 1922.
- Федченко Флеров, Водная флора Европейской России, Москва, 1913.
- Федченко Б. А., Биология водных растений, Ленинград, 1925.
- Festschrift der Preussischen Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere zu Kiel. Aus Anlass ihres 50-jährigen Bestehens, Kiel u. Leipzig, 1921.
- Филиппенко Ю. А., Экспериментальная зоология, М.—Л., 1932.
- Fischer Edward, Recherches de Bionomie et d'Océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche, «Ann. de l'Inst. Ocean», tom. 5, fasc. 3, Paris, 1929.
- Fowler G. H. and Allen E. J., Science of the Sea, an elementary Handbook of Practical Oceanography etc., Oxford, 1928.
- Фридрикс К., Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии, М.—Л., 1932.
- Charman R. N., Animal Ecology with especial reference to Insects, New-York and London, 1931.
- Чугунов Н. Л., Биология молодежи промысловых рыб Волго-Каспийского района (К изучению биологических основ рыбного хозяйства), Труды Астраханск. научной рыбо-хоз. станции, т. VI, в. 4, 1923.
- Шелл А. Ф., Общая биология, ч. I и II, М.—Л., 1933.
- Shelford V. E., Animal communities in temperate America, Chicago, 1913.
- Shelford V. E., Laboratory and Field Ecology, Baltimore, 1929.
- Schnackenberg W., Zum Rassenproblem bei den Fischen, «Zeitschrift f. Morph. u. Oekologie d. Tiere», B. 21, Hft. 3/4, 1931.
- Schott G., Geographie des Atlantischen Ozeans, 2 Auf., Hamburg, 1926.
- Spandl Hermann, Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer, Wien, 1926.
- Steuer A., Biologisches Skizzenbuch für die Adria, Leipzig, 1910.
- Schulze, Biologie der Tiere Deutschland's (выходит).
- Uexküll v. J., Umwelt und Innenwelt der Tiere, Berlin, 1909.
- Janisch Phil. E., Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie, «Abhandlungen zur Theorie der organischen Entwicklung», Hft. 11, Berlin, 1927.

Японская литература

(Переводы имеются в Мосрыбтузе.)

- Кавая, Очерки рыбной промышленности.
- Кураками Масамики, Водные животные и растения.
- Окамура Кинтаро, Асакуса-нори, Porphyra.
- Сугиура Хоко, «Водная наука», головоногие моллюски.
- Такахаси Ейдзи, Водная химия.
- Иноуэ, Лекции о водных продуктах.

2. Планктон

Вся основная литература по планктону до 1910 г. собрана и изложена в работе: Steuer, Planktonkunde, Leipzig, 1910. Ниже приводятся только некоторые работы, вышедшие позднее, и работы, специально использованные для учебника.

- Allen E. J. and Nelson E. W., On the artificial Culture of marine plankton organism, «Quart. Journ. micr. Sc.», v. LV, pp. 361—431, 1910.
- Allen E. J., On the culture of the Plankton Diatom *Thalassiosira gravida* Cleve in artificial Sea Water, «Journ. mar. biol. Ass.», v. X, pp. 417—439, 1914.
- Allen E. J., A contribution to the quantitative study of Plankton, *Ibid.*, v. XII, pp. 1—8, 1919.

- Allen W. E., Quantitative studies on marine Phytoplankton at La Jolla in 1919, «Univ. Calif. Publ. Zool.», v. XXII, pp. 329—347, 1922.
- Brandt K., Beiträge zur Kenntniss der chemischen Zusammensetzung des Planktons, «Wiss. Meeresunters., Ab. Kiel», Bd. III, H. 3, 1898.
- Wattenberg H., Bezeichnungen zwischen Kalkgehalt des Meereswassers und Plankton, «Special Scientific Meeteng. Int. Congr.», Kopenhagen, 1931.
- Wesenberg-Lund, Plankton—Investigations in danish Lakes. Part. I, 1908.
- Виркетис М., Зоопланктон Белого моря, «Исследование морей СССР», в. 3, изд. Гос. гидр. ин-та, 1926.
- Виркетис М. А., Некоторые данные о зоопланктоне Баренцова моря по Кольскому меридиану, «Тр. Ин-та по изуч. Севера», в. 37, 1928.
- Hentschel E. und Wattenberg H., Plankton und Phosphat in der Obeflächenschicht des Südatlantischen Oceans, «Archiv für Hydrobiologie», LVIII, VIII, 273, 1930.
- Herdman W. A., Scott A. et Lewis H. M., Intensive Study of the Plankton in the Irish Sea, «Ann. Rep. Lancash. Sea Fish Lab.», 1907—1920.
- Grahn H. H., The Plankton production in the North European Waters in the spring of 1912, «Bull. Plankt. 1912. Publ. Conseil. intern. permanent pour l'exploration de la mer», 1915.
- Griffith, Le phytoplankton des amas d'eau douce et les facteurs qui determinent sa présence et sa composition, «Journ. of Ecology», t. II, № 2, London, 1923.
- Johnstone J., Scott A. et Chadwick H. U., The marine Plankton, Liverpool et London, 1924.
- Esterly C. O., Preliminary statistical Report on the occurrence of marine Copepoda in the Plankton at La Jolla, California, «Univ. Calif. Publ. Zool.», v. XXII, pp. 417—433, 1923.
- Киселев И., Фитопланктон Белого моря, «Исследование русск. морей», изд. Гидрол. ин-та, в. 2, 1925.
- Киселев И., К вопросу о распределении и составе фитопланктона в Баренцовом море. Материалы по биологии Баренцова моря, «Тр. Ин-та по изучению Севера», в. 37, 1928.
- Lebour M. V., The Microplankton of Plymouth Sound, «Journ. mar. biol. Ass.», v. XI, 1917.
- Линко А. К., Исследования над составом и жизнью планктона Баренцова моря, СПб, 1907.
- Lloyd B., Character and conditions of Life of marine Phytoplankton, «Journ. of Ecology», 14, 1926.
- Lohmann H., Ueber das Nannoplankton und die Zentrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben in lebendem Zustande, «I. R. H. H.», Bd. IV, 1911.
- Marshall S. M. and Orr A. P., The Relation of the Plankton to some chemical and physical factors in the Clyde Sea area, «J. Marine Biol. Assoc.», v. 14, № 4, 1927 (изд. в «J. du Conseil», v. 3, 1928, p. 251).
- Nathanson A., Ueber die Bedeutung vertikaler Wasserbewegungen für die Production des Plankton im Meere, «Abhand. König. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch.», 39, 3, Leipzig, 1906.
- Naumann Einar, Grundlinien der experimentellen Planktonforschung, «Die Binnengew.», Bd. VI, 1929.
- Nikitine B., Les migrations verticales saisonnières des organismes planktoniques dans la mer Noire, «Bull. Inst. Oc.», № 540, Monaco, 1929.
- Rapport M., Das Oberflächenplankton der Küstengewässer Lettlands im Jahre 1925, «Folia Zoologica et Hydrobiologica», I, 63—104, 1929.
- Rayss T., Le Coelestrum proboscideum Bohl. Etude de Planktologie experimentale, «Beitr. z. Krypt. fl. d. Schweiz.», 5, 2, 1915.
- Rose M., Contribution à l'étude de la biologie du plankton, le problème des migrations verticales journalières, «Arch. de Zool. Exper.», t. 64, Paris, 1925.
- Rose Maurice, Le plankton et ses relations avec la temperature, la salinité et la profondeur, «Ann. de l'Inst. Ocean.», T. 3, f. 4, 1926.
- Russel F. S., The vertical Distribution of Plankton in the Sea, «Biological Reviews», v. 2, № 3, June, Cambridge, 1927 (излож. в «J. du Conseil», v. 3, 1928).
- Russel F. S., The vertical Distribution of Marine Macroplankton, IX. The Distribution of the Pelagic Young of Teleostean Fishes in the Day time in the Plymouth area, «Journal Marine Biol. Ass.», № 5, v. 16, № 2, Plymouth, 1930.
- Рылов В. М., Что понимать под «планктонным» организмом, «Рус. гидробиол. ж.», т. I, Саратов, 1922.
- Рылов В. М., Планктон озера Ильменя. Из «Материалов по исследованию р. Волхова и его бассейна», в. X, Л., 1926.
- Rylov W. M., Einige Gesichtspunkte zur Biodinamik des Limnoplanktons, «Verhandl. d. Intern. Verein. f. theor. u. angew. Limnologie», B. III, 1927.
- Усачев П. И., О фитопланктоне Азовского моря, Сборник в честь Н. М. Книповича, 1885—1925, М., 1927.

U t e r m ö h l H a n s, Limnologische Phytoplanktonstudien, «Arch. f. Hydrob.», Suppl. B. V, Stuttgart, 1925.

S c h n e i d e r G e o r g, Das Zooplankton der Eifelmaare; insbesondere die Cyclo- morphose von Anuraea cochlearis und Notholca longispina, «Verh. Rheinlande», 77, Bonn, 1922 (Z. B. 2, 1923, 219).

S t e u e r, Planktonkunde, Leipzig, 1910.

3. Определители и монографии

А р т а р и А. И., Руководящие принципы оценки воды по ее флоре, М., 1913.

А р н о л ь д и В. М., Введение в изучение низших организмов, М., 1925.

Б и а н к и В. Л. и К и р и ч е н к о А. Н., Насекомые полужесткокрылые, М.—Л., 1923.

Б о г а ч е в В. В., Пресноводная фауна Евразии, «Труды Геол. комит.», нов. серия, вып. 135, 1924.

B e d d a r d F. E., A book of Whales, London, 1900.

B o h n G. et D r z e w i n a A., Les Convoluta, Introduction à l'étude des processus phys. chim. chez l'être vivant, «Ann. Sc. Nat. Zool.», XI, 299—398, 1928 (An. Biol., 1931, 156).

B r a u e r, Die Süsswasserfauna Deutschland's, 1—19, Jena, выходит с 1910 (известная сводка).

W u n d s c h, Beiträge zur Biologie von Gammarus pulex, «Ar. f. Hydrobiologie», Bd. 13, 1922.

W e s e n b e r g - L u n d v. E., Biologische Studien über netzspinnende Trichopterenlarven, «J. R. H. N.», 1911.

H a y e s F. R., Contributions to the study of marine Gastropods. II. Development growth and behaviour of Littorina, «Contrib. to Canad. Biol. and Fish.», N. S., IV, 413—430, 1929 (An. Biol. 1930, стр. 1599).

H a v i n g a B., Der Granat (Crangon vulgaris Fabr.) in den holländischen Gewässern, «Journ. d. Conseil.», vol. 5, Copenhagen.

G a s c h o t t O t t o, Die Mollusken des Litorals der Alpen- u. Voralpenseen im Gebiete der Ostalpen, «I.R.H.N.», t. 17, 5/6, 1927.

Г у р ь я н о в а Е. Ф., Морские арктические равноногие раки (Isopoda), Л., 1932.

Д ь я к о н о в А. М., Наши стрекозы, М.—Л., 1926.

Д ь я к о н о в А. М., Иглокожие северных морей, Л., 1933.

Ж а д и н В. И., Исследования по экологии и изменчивости Vivipara fasciata Müll., Монографии Волжской биологической станции, 3, 1928.

Ж а д и н В. И., Наши пресноводные моллюски, Муром, 1926.

Ж а д и н В. И., Пресноводные моллюски СССР, М.—Л., 1933.

Comm. Inter. p. l'Expl. de la Mer Mediter. Faune et flore de la Mer Méditerranée, 1—8, Paris, 1929.

L e a E i n a r g, The Oceanicetages, «Life History of the Norwegian Herring» (J. du Conseil, t. 4, 1929).

Л и п и н а Н. Н., Личинки и куколки хирономид, М., 1929.

L o t h E d o u a r d, Les trous transversaires des vertèbres cervicales des Cetacés et Sireniens, «Bull. Inst. Oc.», № 403, 1921.

М а р т ы н о в А. В., Ручейники, М.—Л., 1924.

M e z, Mikroskopische Wasseranalyse, Berlin, 1898.

M i a l l A., Aquatic Insects, London, 1912.

П а в л о в А. П., Неогеновые и последнедевонские отложения Южной и Восточной Европы, «Мемуары геол. отд. Общ. люб. ест.», в. 5, 1925.

P a s c h e r, Die Süßwasserflora Deutschland's, с 1914 (изв. сводка).

Р е й х а р д т А. Н., Наши водные жуки, М.—Л., 1926.

R u s s e a u E., Les larves et nymphes aquatiques des insectes d'Europe, Bruxèlles, 1921.

Р ы л о в В. М., Свободно живущие веслоногие ракообразные, М., 1922.

С м и р н о в Н. А., Определитель ластоногих (Pinnipedia) Европы и Северной Азии, «Изв. отд. прикл. ихт.», IX, в. 3, Л., 1929.

Ф р а н с е, Мир малых существ, М., 1913.

S c h o n i c h e n W a l t e r, Einfachste Lebensformen des Tier- und Pflanzenreiches. Bd. I—II, Berlin, 1925 (изв. сводка).

S p ä r g e r R., Studies on the Biology of the Oyster (Ostrea edulis L.), II—IV, «Rept. Dan. Bio. St.», 33, 1927 (излож. в «J. du Conseil», 3, 1928).

T h o r p e W. H., The biology of the petroleum fly, Psilopa petrolei, «Science», 101, 1931 («An. Biol.» 1931, 1237 стр.).

F e j g i n B., Etudes sur les microbes marins, «Bull. Inst. Ocean. Monaco», № 484, 1926.

F a u v e l P., Faune de France. Annelides Polychetes, Paris, 1923.

4. Гидрология

- A non, Limits of Oceans and Seas, «Sp. publ. Int. Hydrogr. Monaco», № 23, 1928.
- Atkins W. R. G., Seasonal Changes in the Nitrite Content of Sea Water, «Journ. Marin biol. Assoc.», 16, 515, 1930.
- Berget A l f o n s e, Leçons d'Océanographie physique, «Annales de l'Institut Océanographique», т. IX, Paris, 1930 (большой курс).
- Б р у е в и ч С. В., Гидрохимические работы Океаногр. ин-та в Баренцовом море в 1927—1930 гг., «Докл. первой сессии ГОИН'а», 1931.
- W a t t e n b e r g, Die Durchlüftung des Atlantischen Oceans, «J. du Conseil», v. 4, 1929.
- В е р н а д с к и й В. И., История минералов земной коры, т. II. История природных вод, ч. I, 1933.
- W ü s t G e o r g, Der Golfstrom, «Zeitschr. der Gesellsch. für Erdkunde zu Berlin», № 1/2, pp. 42—50, 1930.
- W ü s t G e o r g, Meridionale Schichtung und Tiefenzirkulation in den Westhälften der drei Ozeanen, «Journ. du Conseil», vol. 5, 1930.
- W u l f f A., Die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Meereswassers, «Tabulae biologicae», v. 4, 1927.
- Д а н и л ь ч е н к о П. Т. и Ч и г и р и н Н. И., К вопросу об обмене веществ в Черном море, «Записки Крымск. о-ва естеств.», 9, 5, 1929.
- D e f a n t A l b e r t, Die Vertikale Verteilung von Temperatur und Salzgehalt im Weltmeere, «Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin», 1930, № 1/2, pp. 28—42, Berlin, 1930 (изд. в «J. du Conseil», 6, 1931).
- D e f a n t A., Dynamische Ozeanographie. Einführung in die Geophysik, Bd. 3, Berlin, 1929.
- Д о б р ж а н с к а я М. А., Щелочность воды Черного моря, Изв. Акад. наук СССР, № 4, 1930.
- З е н к е в и ч Л. А., К вопросу о вентиляции придонного слоя при помощи вертикальной циркуляции, «Бюлл. Гос. Океан. ин-та», в. 5, М., 1932.
- З у б о в Н., К вопросу о вентиляции придонных вод моря, «Исслед. морей СССР», в. 12, 1930.
- C l a r k F. W., The data of Geochemistry, Washington, 1924 (Un. St. geolog. sur., Bull. 770).
- K n a u t h e K a r l, Das Süßwasser, chemische, biologische und bakteriologische Untersuchungsmethoden, Neudamm, 1927.
- К н и п о в и ч Н., Основы гидрологии Евр. Ледовитого океана, «Записки по общей географии Рус. геогр. общ.», т. XLII, 1906.
- К н и п о в и ч Н. М., Гидрологические исследования в Каспийском море (1914—1915 гг.), «Тр. Каспийск. экспед. 1914—1915 гг.», Петроград, 1921.
- К н и п о в и ч Н. М., Гидрологические исследования в Черном море, «Тр. Азовско-Черноморской научно-промысл. экспедиции», в. 10, М., 1932.
- К р е п с Е. М., О соотношении CO_2 и pH в морской воде при разных соленостях, «Изв. Гос. гидр. ин-та», 16, 1926.
- К р е п с Е., О равновесии угольной кислоты в морской воде, «Изв. Гос. гидр. ин-та», 19, 1927.
- K r ü m m e l O t t o, Handbuch der Oceanographie, I u. II, Stuttgart, 1911.
- К у р н а к о в Н. С., О связи между метеорологическими и химическими факторами при образовании и использовании соляных озер Западной Сибири, «Проблемы Урало-Кузбасского комбината», т. II, Л., 1933.
- К у ч и н М. И., Соляная проблема в Западной Сибири, «Проблемы Урало-Кузбасского комбината», т. II, Л., 1933.
- М и л ь ш т е й н М. (ред.), Современное положение вопроса о соляных куполах, Л.—М., 1933.
- Н и к и т и н В., Гидрологические исследования Черного моря (1923—1925), «Записки Крымск. общ. естеств.», т. VIII, 1925.
- Н и к о л а е в В. И., Соляные проблемы в СССР и физ.-хим. анализ, Л., 1931.
- Н и к о л а е в А. В., Общие итоги Кулундинской экспедиции 1931 г., «Проблемы Урало-Кузбасского комбината», т. II, Л., 1933.
- С о в е т о в С. А. (ред.), Основы гидрологии, М.—Л., 1933.
- Х а р в е й Х. В., Биохимия и физика моря, Л., 1933.
- Ч и г и р и н Н. И., Концентрация водородных ионов в Черном море, Докл. Акад. наук СССР, 1927.
- Ч и г и р и н Н. И. и Д а н и л ь ч е н к о П. Т., Азот и его соединения в Черном море, «Тр. Севаст. биол. станции», 2, 1, 1930.
- Ч и г и р и н Н. И., Фосфор в воде Черного моря, «Тр. Севаст. биол. станции Акад. наук СССР», т. II, 1930.
- Ш о к а л ь с к и й Ю. М., Физическая океанография, Л., 1933 (1-е изд., П., 1917).
- S c h o t t, Physische Meereskunde, Leipzig, 1903.

- Шотт Г., Физическое мореведение, Рига, 1914.
 Ш у л е й к и н В. В., Очерки по физике моря, М.—Л., 1927.
 Ш у л е й к и н В. В., Современные задачи физики моря, «Социалистическая реконструкция и наука», в. 3, М., 1933.

5. Журналы, серии, библиографии

- Allen E. J., A selected bibliography of marine bionomics an Fishery investigations, «J. du Conseil», vol. I, Copenhagen, 1926 (большая сводка).
 Annales de biologie lacustre, vol. 1—XV, Bruxelles, 1906—27.
 Annales de l'Institut Océanographique, Blondel de la Bongery, éditeur (серия, продолжает выходить), Paris.
 Arbeiten aus dem Fischerei-Institut der Universität Königsbergs, печатаются в Zeitschrift für Fischerei.
 Archiv für Hydrobiologie», Bd. 1—20, Stuttgart, с 1906 (основной журнал, продолжает выходить).
 Б е р г Л. С., Очерк истории исследования озер России в гидрологическом отношении. Изв. Росс. гидр. ин-та, № 5, 1923.
 Б е р г Л. С., Обзор исследования озер за 1923—1927 гг., Труды II гидр. съезда, П., 1929.
 Berichte der Deutschen wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung, № 5, Bd. 1—6, 1933 (продолжает выходить).
 Biological bulletin published by the Marine biological laboratory, vol. 1—45.
 Большая Советская Энциклопедия, М., с 1926 г.
 Бюллетень Всеукраинской государственной черноморско-азовской научно-промысловой опытной станции, Херсон, с 1922 г.
 Бюллетень Главного управления по рыболовству и рыбной промышленности (Главрыба), М., с 1921 г. (с 1924 наз. Бюллетень рыбного хозяйства).
 Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции, год издания первый, Баку, 1932.
 Bulletin of the Scripps Institut of Oceanographic, L. Jolla, Technical Series, vol. I, № 15, California, 1928.
 Bulletin de l'Institut Océanographie, №№ 1—638, с 1904 (выходит).
 Вестник Карело-Мурманского края, с 1923 г. (с 1927 г. наз. «Карело-Мурманский край»).
 Вестник Рыбпромышленности, 32 тома, СПб. 1886—1917.
 Handbuch der Seefischerei Nordeuropas, herausgegeben von H. Lübbert und E. Ehrenbaum, Stuttgart (продолжает выходить).
 Д е а н В. А., Bibliography of fishes, vv. 1—3, New-York, 1916—1923.
 Долгов Г. И. и Никитинский Я. Я., Гидробиологические методы исследования, в книге «Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод», М., 1927 (хороший указатель литературы).
 Ergebnisse der Plankton-Expedition, 1889. В. 1—4 (с большим числом выпусков).
 Ergebnisse (wissenschaftliche) der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer «Valdivia», 1898/99, В. 1—23 (с большим числом выпусков). Продолжает выходить.
 Journal du Conseil, vv. I—VII, 1926—1932 (Conseil permanent international pour l'exploration de la mer), Copenhagen (продолжает выходить).
 Journal of the Marine biological Association of the United Kingdom, Plymouth (основной журнал), Новая серия: тт. 1—18.
 Записки Государственного гидрологического института, тт. 1—6, с 1932.
 Записки Волшевской биологической станции, вв. 1—6, М., 1925—1932.
 Збірник праць державного рибного заповідника «Конча Заспа», т. I, Київ, 1928.
 Збірник праць Дніпровецької біологічної станції, ч. 1—5, у Києві, 1926—1930.
 Известия Бакинской ихтиологической лаборатории, том 1—2, Баку, 1922—1929.
 Известия Российского гидрологического института, с 1921 г. (с 1924 г. наз. «Известия Государственного гидрологического института»), вып. 1—29, Л., 1921—1930 (продолжает выходить).
 Известия отдела рыбоводства и научно-прикладных исследований, с 1918 г. (с 1925 г. наз. «Известия отдела прикладной ихтиологии при ГИОА», с 1932 г.— «Известия Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного хозяйства», т. 1—14, 1918—1932, т. 15, 1932, т. 16, 1933 (продолжает выходить). К той же серии: «Известий отдела рыбоводства» и т. д. относятся «Труды института рыбного хозяйства и промысловых исследований. Ленинградское отделение», т. I, II, 1929—1931.
 Известия Тихоокеанской научно-промысловой станции, Владивосток, с 1928 г.
 Internationale Revue der gesamen Hydrobiologie und Hydrographie¹, t.t. 1—16, Leipzig, с 1908. (основной журнал).
 Известия Никольского рыбоводного завода, вв. 1—13, 1899—1911.

¹ В настоящем указателе приводится при названиях работ сокращенно: «I. R. Н. Н.».

- Исследования морей СССР, вып. 1—16, 1925—1932 (продолжают выходить).
- Книпович Н. М., Задачи гидрологических исследований в морях России, Изв. Росс. гидр. ин-та, № 5, 1923.
- Conseil permanent international pour l'exploration de la mer, Copenhague (много-томное, многосерийное издание, продолжает выходить).
- Serie A. Rapports et Procès. Verbaux des Réunions (более 40 томов).
- Serie B. Bulletin (trimestriel) des résultats acquis pendant les croisières périodiques etc.: a) Bulletin hydrographique, b) Bulletin planktonique, c) Résumé des observations sur le plankton.
- Serie C. Publications de circonstance.
- Serie C¹. Journal du Conseil (см. выше).
- Serie D. Bulletin statistique.
- Материалы к познанию русского рыболовства. Многотомное издание, Петербург, 1902—1916.
- Meeresuntersuchungen (wissenschaftliche), hrsg. v. d. Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel und der Biologischen Anstalt auf Helgoland, N. F. Abt. Helgoland, 1—19 (продолжает выходить), Abt. Kiel.
- Mohr Erna W., Bibliographie der Alters- und Wachstumsbestimmung bei Fischen, Journ. du Conseil., vol. 2, 1927, и vol. 5, 1930 (указано 437+248 работ).
- Работы Волжской биологической станции, Саратов, 1902.
- Работы Костромской биологической станции, в. 1, Кострома, 1929; Биологический сборник (из работ Биологич. станции общества), «Тр. Костромск. научн. о-ва по изучению местного края», в. 37, Кострома, 1926.
- Работы Мурманской биологической станции, 3 тома, Александровск, 1925.
- Работы Новороссийской биологической станции им. В. М. Арнольди, вып. 1—4, Новороссийск, 1930.
- Работы Окской биологической станции, т. 1—6, Муром, 1919—1931.
- Работы научно-промысловой экспедиции по изучению р. Оби и ее бассейна, тт. 1 и 2, Сибирская науч. рыб. хоз. станция, Красноярск, 1928—1930.
- Работы Северокавказской гидробиологической станции, Владикавказ, с 1925 г.
- Report of the Danish Biological Station to the Ministry of Shipping and Fisheries, I—XXVII, Copenhagen, 1890/91—1932 (много основных работ; продолжают выходить).
- Русский гидробиологический журнал, т. 1—8, 1911—1919.
- Труды Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции под редакцией Н. М. Книповича, в. 1—10, 1926—1933 (продолжают выходить).
- Труды Астраханской ихтиологической лаборатории (отчет о деятельности за 1904—1906 гг. в 1908 г.), т. 1—7, Астрахань, 1909—1930 гг.
- Труды Астраханской научно-промысловой экспедиции, 1914—1915.
- Труды Балтийской экспедиции, в. 1—2, 1910—1913.
- Труды Всеукраинской государственной Черноморско-Азовской научно-промысловой опытной станции, Херсон, 1925.
- Труды Днепровской биологической станции, кн. 1—2, Киев, 1914.
- Труды Ин-та по изучению Севера, вып. 1—49, с 1931 (продолжают выходить).
- Труды Карадагской биологической станции, в. 3—4, Крымгосиздат, 1930—1931.
- Труды Каспийской экспедиции 1904 г., т. 1—4, 1908—1914.
- Труды Косинской (биологической) лимнологической станции, вып. 1—16, М., с 1924 (продолжают выходить).
- Труды Морского научного института, тт. 1—4, 1921—1930; их продолжение: Труды Государственного океанографического института, тт. 1—2, 1931—1932. К той же серии относятся: Бюллетени Гос. океанограф. ин-та, тт. I—III.
- Труды Научного института рыбного хозяйства, М., с 1924.
- Труды Олонейской научно-промысловой экспедиции, чч. I—VIII, Л., с 1920.
- Труды Петергофского естественно-научного института, с 1925.
- Труды Пресноводной (Бородинской) биологической станции, СПб., 1901—1917, тт. I—IV, с 1927 наз. «Труды Бородинской пресноводной станции в Карелии Л. о-ва ест.», т. V.
- Труды промысловой научной экспедиции по изучению Псковского водоема, т. I, в. 1—4; т. II, вв. 1—3, Псков, 1912—1915.
- Труды Севанской озерной станции НКЗ Армении, тт. 1—2, Эривань, с 1927.
- Труды Северной научно-промысловой экспедиции, с 1920; с 1925 наз. Труды института по изучению Севера, Л.
- Труды Сибирской ихтиологической лаборатории, Красноярск, с 1924; потом «Труды Сиб. научн. рыбохоз. станции».
- Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie, Bd. 1—5, с 1923.
- Zeitschrift für Fischerei, Berlin, более 20 томов (основной журнал).
- Schulz, Bericht über die Fortschritte der Oceanographie, 1915—1924, «Geogr. Jahrb.» 1) B. 40, Gotha, 1926, 2) B. 42, Gotha, 1929.
- Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie Abt. A. Zeitschrift für Morphologie und Oekologie der Tiere, Bd. 1—27, Berlin, 1924—1933 (продолжает выходить).

«Challenger», Scientific results of the «Challenger» expedition 1872—1876, 41 vol. with 2800 plates, 300 maps and charts, 1880—1891.

Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана под ред. Н. М. Книповича, т. I (1902), т. II, ч. 1 (1904)—отчет за 1902, 1903, 1904 гг. (Л. Л. Брейтфуса). Труды Мурманской научно-промысловой экспедиции, 1905, 1906 (работы Брейтфуса Л. Л., Исаченко В. Л.).

6. Методика

Allen W. E., Methods in Quantitative Research on Marine Microplankton, «Bull. Scripps Inst. of Oceanography», Tech. Ser., v. 2, № 8, pp. 319—329, Berkeley, 1930.

Birg E. A., Limnological Apparatus, «Trans. Wisc. Acad. Sci. A. u. L.», 20 (несколько выпусков).

Blegvad H., Methoden der Untersuchung der Bodenfauna des Meereswassers, «Handb. d. biol. Arbeitsmethoden (Abderh.)», Ab. 9, T. 5, H. 2, 1928.

Близняк Е. В., Производство исследований рек, озер и водоразделов, М., 1933.

Богоров В. Г., К методике обработки планктона (новая камера для обработки планктона), «Рус. гидр. ж.», т. VI, 1927.

Богоров В. Г., К методике обработки бентоса, «Бюлл. Гос. ок. инст.», вып. 6, М., 1932.

Bückmann A., Die Methodik fischereibiologischer Untersuchungen an Meeresfischen, «Handb. d. Biol. Arbeitsmethoden (Abderh.)», Ab. 9, T. 6, Berlin, 1929.

Walther-Schurig, Hydrobiologisches und Plankton-Praktikum, Leipzig, 1910.

Werescagin G. J., Methoden der hydrochemischen Analyse in der limnologischen Praxis, «Internationale Vereinigung für theoret. u. angewandte Limnologie. Arbeiten der Standardisations-Kommission», № 1, Stuttgart, 1931.

Henze M., Untersuchungen an Seetieren (Deals with the methods for estimating the physical and chemical conditions of sea water and the effects on animal life), «Handb. d. Biol. Arbeitsmethoden (Abderh.)», Ab. IX, T. 5, 1927.

Долгов Г. И. и Никитинский Я. Я., Гидробиологические методы исследования. Стандартные методы исследований питьевых и сточных вод, ч. 4, стр. 142—217, М., 1927.

Инструкция для исследования озер, И. Рус. геогр. о-ва, СПб, 1908.

Инструкция по биологическим исследованиям вод, под ред. К. М. Дерюгина, часть I. Биология морей. Раздел А. Исследование бентоса, в. 1—2, ч. II. Биология материковых вод. Раздел А. Исследование бентоса, в. 3—4. Раздел Б. Исследование планктона, в. 1. Изд. Гос. гидр. ин-та, Л., 1931.

Issatschenko V. L., Apparat für Entnahme von Wasserproben aus bedeutenden Tiefen, «I. R. N. H.», 22, 95—98, 1929.

Карзинкин Г. и Кузнецов С., Новые методы в лимнологии, «Тр. лимнологической станции в Косине», 13—14, 1931.

Clark W. M., The Determination of Hydrogen Ions, Baltimore, 1922.

Крепс Е. М., Инструкция для определения щелочного резерва в морской воде, «Изв. Гос. гидр. ин-та», № 22.

Малинина В. С., Руководство для практических занятий по исследованию воды пресноводных водоемов (физико-химическое исследование), 2-е изд., М.—Л., 1933.

Methoden der Süßwasserbiologie (Hälfte 1, 2); Methoden der Meereswasserbiologie (Hälfte 1, 2), «Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden» (Abderhalden), Abt. IX, 1930.

Methoden der Meereswasserbiologie, «Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden» (Abderhalden), Abt. IX, Teil 5, Hft. 4, Berlin, 1930.

Pettersen, Wilhelm Irgens, Apparatus for quantitative Measurements of Plankton in situ, «J. du Conseil», v. 3, 1928.

Pettersen O., Water-bottle with apparatus for current measurement and quantitative catch of Plankton, «Svenska Hydrografisc. Biologiska Komm. Skrift», N. S., Hydrografi, 13, 1929.

Программы исследования водоемов, I. Программа предварительного исследования озера, в. 1, 1917, в. 2, 1924, Петроград.

Райков и Римский-Корсаков, Зоологические экскурсии, Л., 1925.

Russell, A net for catching Plankton near the Bottom, «J. Mar. Biol. Assoc.», 15, 105—108, 1928.

Рылов В. М., Краткое руководство к исследованию пресноводного планктона, Саратов, 1926.

Rylov W. M., Zur Methodik der Neuston-Untersuchungen, «Arch. f. Hydrobiol.», B. XVI, 1926.

Rylov W. M., Die Exkursionsuntersuchungen des Limnoplanktons, «Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden», Abt. IX, Teil 2, II.

Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод, изд. Постоянного бюро всесоюзных водопроводных съездов, № 75, М., 1927.

Сорохтин, Спутник руководителя по зоологическим экскурсиям, М.—Л., 1920.

Хлопин Г. В., Методы санитарных исследований, т. I. Анализ питьевых и сточных вод, 3-е изд., Л., 1928.

Steiner G., Untersuchungsverfahren und Hilfsmittel zur Erforschung der Lebenswelt der Gewässer, «Handbuch d. mikros. Tech.», 1919.

Schiller C., Ueber Kultur und Methodik beim Studium der Meerespflanzen, «Handb. biol. Arbeitsmeth.», Abt. IX, T. 5, H. 2, 1928.

Schreiber E., Die Methoden einer physiologischen Meereswasseranalyse, «Rapp. et Proc. Verb.», LIII, 75—79, 1929.

Steinmann, Praktikum der Süßwasserbiologie, Berlin, 1915.

7. К главе I

Возникновение, задачи и работа гидробиологии

Bateson N., Materials for the study of Variation, London, 1894.

The Woods Hole Oceanographic Institution, «J. du Cons.», t. 5, 1930.

Wolterек R., Races, associations and stratification of pelagic Daphnids in some lakes of Wisconsin and other regions of the United-States and Canada. Reprinted from the Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters, v. 27, 1932.

Heinke F. et Bückmann A., Die Ueberfischung der Nordsee und die Wirkungen der Kriegsschonzeit auf ihren Schollenbestand, «Der Fischerbote, Norddeutsche Fischerei-Zeitung», XVIII Jahrg., H. 3, 1926.

Henking H., Die Wirkung des Krieges auf den Fischbestand der Nordsee, 2 u. 3. Der Schellfisch und der Wittling, «Ber. D. Wiss. Komm. Meeresforschung», N. F., 1, 103—138, 1925 (1 Scholle in: «Mt. d. Seef. Ver.», 37, 112, ff., 1921).

Дерюгин К., Организация Тихоокеанской научно-промысл. станции Дальневосточн. упр. рыбовод. и ее исследовательской работы, «Изв. Тих. научно-пром. станции», т. I, 1927.

Hjort Johan, Fluctuations in the year classes of important food fishes, «Jour. du Cons.», v. I, 1926.

Caullery M., Histoire des sciences biologiques, 1925.

Морозов А. В., Биометрический анализ систематических отношений каспийско-вожских сельдей, «Труды Ин. рыб. хоз.», т. 2, вып. 4.

Petterson Otto, Hydrographie, Climate and Fisheries in the Transition Area, «Jour. d. Cons.», v. I, 1926.

Тихий М. И., Рыбоводство в водоемах общественного пользования СССР, «Сборник в честь Книповича», Л., 1927 (сводка).

Schnakenbeck W., Zum Rassenproblem bei den Fischen, «Journal du Conseil», vol. 6, No. 1, Copenhagen, 1831.

Schnakenbeck W., Zum Rassenproblem bei den Fischen, «Zeitschr. f. Morphol. u. Oekologie d. Tiere.», Bd. 21, H. 3/4, 1931.

Steuer Adolf, Rassenbildung bei einem marinen Planktoncopepoden, «Z. Wiss. Zool.», 125, 91—101, 1925/6.

8. К главе II

Основные черты распределения гидробионтов и их взаимоотношения с окружающей средой

Wesenberg-Lund v. E., Die littoralen Tiergesellschaften unseren grösseren Seen, «I. R. H. H.», T. I, 1908/09.

Thienemann, Lebensgemeinschaft und Lebensraum, «Naturw. Wochenschrift», Bd. 33, 1918.

Martinov A., Données écologiques applicables à la zoogéographie des animaux bentoniques d'eau douce, «Rev. zool. russ.», IX, 3—38, «An. biol.», стр. 1591, 1930.

Nikitin W. N., Die untere Planktongrenze und deren Versuchung im Schwarzen Meere, «I. R. H. H.», XXV, 102—130, 1930 («An. biol.», 31, стр. 1251).

Raymond et Stetson, A new factor in the transportation and distribution of marine sediments, «Science», 105, 1931.

Rylov W. M., Ueber das Nekton in einem Teiche der Umgebung von Alt-Peterhof (Gouv. Petersburg), «Archiv f. Hydrobiologie», B. 15, 1925.

Fischer E., Recherches de Bionomie et d'Océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche, «An. Inst. Océanographique», t. V, 201—429, 1929 (An. biol., 1931, стр. 1253).

9. К главе III

Количество воды в окружающей среде и в организмах

Bilski Fr., Ueber den Einfluss des Lebensraumes auf das Wachstum der Kaulquappen, «Pflügers Arch.», 188, 1921.

Varigny de, Recherches sur le nanisme exp. Contr. à l'étude de l'influence du milieu sur les organismes, «Journ. Anat. Phys.», 30, 1894.

Willer A. und Schnigenberg E., Untersuchungen über das Wachstum bei Fischen, I. Ueber den Einfluss des Raumfaktors auf das Wachstum der Bachforellenbrut, «Z. f. Fischerei», 25, 1927.

Wolterreck Ilse, Experimentelle Untersuchungen über die Blattbildung amphibischer Pflanzen, «Flora», CXXIII, 30—61, 1928 («An. biol.») 259, 1930.

Goetsch W., Die Körpergrösse der Tiere und die sie bestimmenden Faktoren, «Die Naturwiss.», Heft 39, 1927.

Goetsch W., Lebensraum und Körpergrösse, «Biol. C.», 44, 529/560, 1924.

Goetsch W., Versuche über den Einfluss des Lebensraumes auf d. Körpergrösse von Hydren, Planarien und Kaulquappen, «V. D. Z. G.», 29, 124.

Hoffbauer C., Ueber d. Einfluss des Wasservolumens auf das Wachstum der Fische, «Alg. Fisch. Z.», 27, N. F. 12, 1902, «Allg. F. Z.», 28, N. F., 15, 1903.

Засухин Д. Н., Кабанов Н. М., Неизвестнова Е. С., О сочащихся родниках аллювиальных берегов реки Оки, «Рус. гидробиол. ж.», 1928.

Morosow B. D., Beiträge zur Frage der Lebensfähigkeit getrockneter Gewebe von Wirbeltieren, «Biol. Centrbl.», 51 Band, 1931.

Richet Ch., Vachrach E. et Gardot H., De l'adaptation des animaux marins à la mise à sec, «C. R. Ac. Sc.», CLXXXVII, 832—65, Paris, 1928.

Рылов В. М., К биологической характеристике населяемого личинками *Apocheilus plumbeus* Steph. биотопа по анализу воды из дупла ясеня (*Fraxinus excelsior*), Доклады Акад. наук СССР, 1927.

10. К главе IV

Вода и дно бассейна как опора водных организмов, плавающих и донных

Васнецов В., Мускулатура грудного плавника *Lophinus piscatorius* (отд. отгиск).

Васнецов В., О функции *Mesocoracoeideum* костистых рыб, «Рус. зоол. ж.», т. 3, в. 1 и 2, М., 1922.

Hill C. L. et Kofoid C. A., Marine Borers and their relation to marine construction on Pacific Coast, California, Berkley, 1928.

Dabelow Adolf, Die Schwimmanpassung der Vögel, Ein Beitrag zur biologischen Anatomie der Fortbewegung, «Morphol. Jahrb.», 54/2, 288—321, 1925 («Z. B.», 1925, 14/15 т.).

Johansen A. C., On the influence of currents upon the frequency of mackerel etc., «Medd. Komm. f. Havunders», Serie Fisk., 7, № 8, 1925.

Порецкий Ц. С., Материалы к изучению обрестаний в водоемах Карелии, «Труды Богород. пресновод. ст.», т. 5, 1927.

Fountainе, Recherches experimentelles sur les reactions des êtres vivants au fortes pressions, «Annales de l'Institut océanographique», vol. 8, fasc. 1, Paris, 1930 («An. biol.», 1931, 1111 стр.).

Schott Gerhard, Die Wasserbewegungen im Gebiete der Gibraltarstrasse, «J. du Conseil», v. 3, 1928.

11. К главе V

Взаимоотношения водных организмов и растворенных в воде солей и других веществ

Алабышев В. В., Зональность озерных отложений, «Изв. Сапроп. комитета», в. 6, Л., 1932.

Allen E. J. et Nelson E. W., On the artificial culture of marine Plankton Organisms, «Quart. Journ. Micr. Sc.», t. 55, pp. 361—431.

Altен von, Der Einfluss der Düngung auf die Algen, insbesondere auf die Diatomeen, «Z. f. Fischerei», Bd. 20, 1919.

Амеиуа Iku saku, Observations on the early stages of the development of the Oyster and the effect of salinity upon it, «Suisan Gakkwai», No 3, 1921 («Z. B.», 3, 1924, 226).

d'Ansona V., Biologie generale, III. Influence de la concentration saline du milieu sur les organismes marins, «Comm. int. pour l'Expl. de la Mer Méditerranée, Rapp. et Proc. Verb.», N. S., IV—77—96, 1929.

Annandale N., The marine element in the fauna of Ganges, «Bijdr. Dierk. Festnummer», 1924 («Z. B.», 5, 1925, 474).

Atkins W. R. G., The Phosphate content of fresh and salt waters, «Journ. Mar. Biol. Assoc.», 13, 119, 1923.

- Atkins W. R. G., The phosphate content of fresh and salt waters in its relationship to the growth of algal Plankton, «Journ. mar. biol. Ass.», t. 13 (119—150), 1923.
- Atkins W. R. G., Seasonal variations in the phosphate and salikate content of sea water in relation to the Phytoplankton Crop., Part V, Nov. 1927—Apr. 1929 compared with earlier years from 1923, «J. Mar. Biol. Assoc.», N. S., 16 (821—52), 1930.
- Beklemischev W., Ueber verschiedene Arten tödlicher Wirkung von Electrolytenlösungen auf Entomostraca, «Bull. Inst. rech. biol. Stat. Biol. Univ. Perm.», 3, 1924 («Z. B.», 5, 1925, 512).
- Bethe A., Jonendurchlässigkeit der Körperoberfläche von wirbellosen Tieren des Meeres als Ursache der Giftigkeit von Seewasser abnormer Zusammensetzung, «Pflügers Arch.», 1929, 221, pp. 344—362, CCXXI («An. biol.», 1929, 518/912).
- Boas Y. E. V., Ueber den ungleichen Entwicklungsgang der Salzwasser- und Süßwasserform von Palaemonetes varians, «Zool. Jahrb.», B. 4, 1889.
- Brandt K., Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Planktons, «Wissenschaftliche Meeresunters.», Kiel, 1888.
- Brandt K., Phosphate und Stickstoffverbindungen als Minimumstoffe für die Produktion im Meere, «Rapp. et Proc. Verb.», LIII (5—35), 1929.
- White F. D., Studies on marine wood borers. The toxicity of various substances on *Limnoria lignorum*, «Contr. to Canadian Biol. and Fish.», N. S., IV, 1—7, 1929.
- Vernadsky W., Sur le radium dans les organismes aquatiques, C. R. As. Sc., CXCI, 421, 1930.
- Vialli, Neue Zusammenstellung der osmotischen Drucke bei Wirbellosen, Arch. Physiol., 23, 577, 1925.
- Willer A., Studien über das Frische Haff, «Z. f. Fischerei», 23, N. u. B., 1925.
- Willer A., Die Seentypenfrage und die praktische Fischerei, «Fischerei Zeitung», Bd. 28, H. 8, Neudamm, 1925.
- Гаевская Н. С., Изменчивость *Artemia salina*, «Труды особ. зоол. лаб. Акад. наук», серия 2, № 3, Петербург, 1916.
- Harvey H. W., Oxidation in sea water, «Journ. Mar. Biol. Assoc.», 13, 953—69, 1925.
- Herpin R., L'influence du mazout sur les animaux marins, «C. R. Ass. f. av. d. Sc.», 53 Sess., Le Havre, 442—43, 1929 («An. biol.», 1931, 1263).
- Hofer B., Teichdüngungsversuche, «Allg. Fischerei Ztg.», 1914, 1915.
- Gibitz Anton, Verbreitung und Abstammung mariner Cladoceren, «Verh. Zool. bot. des Wien», 71, 85—105, 1922 («Z. B.», 2, 1923, 389).
- Gran H. H. and Rund B., Untersuchungen über die im Meereswasser gelösten organischen Stoffe, «Avhand. utgift av Det Norske V. Akad. i. Oslo, Matem. Naturvid. Klasse», № 6, 1926.
- Gurney R., The origine and conditions of existence of the fauna of Fresh-water, «Transact. of the Norfolk Naturalistes Soc.», v. IX (реферат в «I. R. H. H.», t. VII, 1914).
- Догаева В. А., Наблюдения над жизнью соленого озера Круглой бухты у Севастополя, «Изв. Акад. наук», № 15—17, Л., 1927.
- Dakin W. J., Aquatic Animals and their environment. The Constitution of the External Medium and its effect upon the blood, «Intern. Rev. Hydrobiol. u. Hydrog.», 5, 53, 1912.
- Delff, Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung Wirbelloser Meerestiere, «Wissenschaftliche Meeresunters.», Kiel, 1912.
- Demoll Reinhardt, Teichdüngung, «Handbuch d. Binnenfischerei Mitteleuropas», Bd. IV, Stuttgart, 1925.
- Дерюгин К., Реликтовое озеро Могильное, «Тр. Петергофского естеств.-научн. ин-та», № 2, 1925.
- Duval, Recherches physico-chemiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques. Modifications sous l'influence du milieu extérieur, «Ann. Ins. Ocean.», N. S., t. 2, fasc. 3, Paris.
- Duval Marcel, Recherches sur le milieu intérieur de *Tephusa fluviatilis* Latr., «Bull. Inst. Océan.», № 490, 1927.
- Ekmann Sven, Die südbaltischen marine glacial Relikte und die Stauseetheorie, «I. R. H. H.», Bd. 24, Leipzig, 1930.
- Ермаков Н. В., Жизнь соленых водоемов (Эльтон и Баскунчак), Саратов, 1928.
- Исаченко Б. Л., Микробиологические процессы в соляных озерах Кулундинской степи, «Проблемы Урало-Кузб. комбината», II, Л., 1933.
- Krebs E. and Verjbinskaja N., Seasonal changes in the phosphate and nitrate content and in Hydrogen ion concentration in the Barents Sea, «J. du Conseil», V. 5, 1930.
- Krebs E. and Verjbinskaja N., The consumption of Nitrient salts in the Barents Sea, «Journ. du Conseil», 7, 25, 1932.
- Cretin M., Les reactions histologiques du calcium, «C. R. Ass. Anat.», t. 18, pp. 100—105, 1922.
- Krikenky J., Ueber die nutritive Bedeutung der im Wasser aufgelösten organischen Substanzen für die Wassertiere, «Arch. Hydrol.», 16, p. 169, 1925.

Lunde Gulbrand, Boe Jens and Closs Karl, Jodine content of American marine animals, «J. du Conseil», v. 5, pp. 216—225, 1930.

Lundqvist G., Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen, «Die Binnengewäs.», Bd. II, 1927.

Mac Callum A. B., The Palaeochemistry of the Ocean, «Trans. Canadian Institute», v. VII, 1904 (изложено в James Johnstone, Conditions of the life in the Sea, Cambridge, 1908).

Meyer, Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung wirbellos. Tiere, Kiel, 1913.

Naumann Einar, Untersuchungen über die Eisenorganismen, «Schweden K. Sv. Vet. Akad. Hand», 62, 1921.

Naumann Einar, Einführung in die Bodenkunde der Seen, «Die Binnengew.», Bd. IX, 1930.

Naumann E., Einige neue Gesichtspunkte zur Systematik der Gewässertypen mit besonderer Berücksichtigung der Seetypen, «Arch. f. Hydrol.», XX, 1929 («An. biol.», 1931, стр. 294).

Neubaur R., Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna des Stettiner Haff und der Swinemünder Bucht, «Z. f. Fischerei», 25 (1927), стр. 245—263, N. u. B., 1927.

Needham J., On the penetration of marine organisms into fresh water, «Biol. Zbl.», 50, 504—509, 1930.

Николаев В. И., Соляные проблемы в СССР и физико-химический анализ, Л., 1931.

Orton J. H., Experiments in the Sea on the Growth—Inhibitive and Preservation Value of Poisonous Paints and other Substance, «J. Mar. Biol. Assoc.», 16, 373—452, 1930.

Pauly Maria, Die Einwirkung von Mineraldüngung auf die planktonischen Lebewesen in Teichen, «Z. f. Fischerei», Bd. 20 (N. F. IV), Berlin, 1919.

Percival E., A report on the fauna of the Estuaries of the River Tamar and the River Lyncha, «J. Mar. Biol. Assoc.», N. S., v. 16, № 1, Plymouth, 1929.

Pirozhnikov P. L., Zur Limnologie der Baraba-Seen in Verbindung mit der Lehre von den Gewässertypen, «Archiv. für Hydrobiologie», Bd. XXIV, 1932.

Ranson Gilbert, L'absorption des matières organiques dissoutes par la surface extérieure du corps chez les animaux aquatiques, «Ann. Inst. Océan.», tome 4, fasc. 4, Paris.

Redeke H. C., Zur Biologie der Niederländischen Brackwassertypen, «Bijdr. Dierk.», 22, 329—335, 1922 («Z. B.», 2, 292, 1923).

Рылов В. М., К вопросу о ледниковых реликтах в пресноводной фауне, «Изв. Росс. гидробиол. ин-та», 1, 1920.

Савич В. Г., Влияние реакции среды на пресноводных инфузорий, «Изв. Ин-та exper. биологии», в. 1, М., 1921.

Sollas W. J., On the origin of freshwater faunas, «Sc. Tr. R. Dublin Society», v. III (Ser. II), Dublin, 1884.

Соловьев М. М., Проблема сапропеля в СССР, Л., 1932.

Stowell F. P., The adsorption of Ions from Sea Water by Sand, «Journ. of the Marine Biol. Assoc.», 14, № 4, 955—966, 1927.

Teichdüngungsversuche in Sachsenhausen (Mark). Ergebnisse der ersten drei Versuchsjahre, «Z. f. Fischerei», Bd. 20, Berlin, 1920.

Тильден Д. Е., Океан как источник витаминов на земле, «Карело-Мурманский край», № 3, 1928.

Thienemann A., Die Salzwassertierwelt Westphalens, «Verhandl. deutsch. Zool. Ges.», 1913.

Успенский Е. Е., Марганец в растениях, «Журн. опытно. агр.», Петроград, 1915.

Успенский Е. Е., Железо как фактор распределения водорослей, «Тр. Ботан. ин-та при физ.-мат. фак. 1 МГУ», М., 1925.

Fischer E., Sur la faune littorale, du facies rocheux en particulier, dans un milieu à salure très variable, «Bull. Inst. Océan.», 511, Monaco, 1928.

Fischer H., Die Entwicklung der Teichdüngung als Wissenschaft, «Allg. Fischereizeitung», 1916.

Fountain M., Sur le parallelisme existant chez les poissons entre leur resistance aux variations de salinité et l'indépendance de leur milieu interieur, «C. R. A. Sc.», CXCI, 798—8, Paris, 1931.

Fredericq Leon, Action du milieu marin sur les invertébrés, «Arch. int. Physiol.», 19, 309—351, 1922 («Z. B.», 2, 1923).

Chomkovic G., Ueber die Permeabilität der Haut bei Fischen f. Lösungen von organischen Nährsubstanzen, Glukose, Sacharose, Pepton, 6 Mitt., «Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiologie», 211, 1926.

Czensny R., Welchen Zweck verfolgt die Bestimmung der organischen Substanz im Wasser?, «Z. f. Fischerei», 26 (1928), N. u. B., 1928.

Schermmer Ernst, Süßwassermollusken im Salzwasser, «Mon. Schr. Seeaquarien und Meeresk.», H. 4, 1924 («Z. B.», 5, 1925, 89).

Schliefer O., Die biologische Bedeutung der Salzconcentration der Gewässer, «Naturwiss.», 16, 1928.

Schlienz Walter, Verbreitung und Verbreitungseigungen der höheren Krebse im Mündungsgebiet der Elbe, «Arch. Hydrob.», 14, 1923 («Z. B.», 3, 1923, 47).

Schlieper Carl, Ueber das Eindringen mariner Tiere in das Süßwasser, «Biolog. Centralbl.», B. 51, 1931.

Schlieper Carl, Die Osmoregulation wasserlebender Tiere, «Biolog. Reviews», Cambridge, V, 309—356, 1930 («An. Biol.», 1931).

Schlieper C., Ueber die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen, «Zeitschrift der vergleichenden Physiologie», IX, 478—514, 1929 («An. biol.», 1931, 671).

Шманкевич В. И., Некоторые ракообразные соляноозерных и пресных вод и их отношение к среде, «Записки Новороссийского общества естествоиспытателей», т. 3, Одесса, 1875.

12. К главе VI

Взаимоотношения водных организмов и растворенных в воде газов

Aesterberg, Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden. Eine experimentell-physiologische Untersuchung auf oekologischer Grundlage, «Lunds Universitäs Handlingar», N. F., 33, 1922; см. еще 35, 1924.

Biernatzki Reichart, Unsere Kenntniss vom Atmungs Stoffwechsel der Wassertiere (Fische und Wirbellose), «I. R. H. H.», Bd. III, 1910—1911.

Birge E. d. und Juday Ch., The inland lakes of Wisconsin The dissolved gases of the water and their biological significance, «Wisconsin, Geol. and Natur. Hist. Survey», Bulletin № 22, Madison Wis., 1911 (важная работа).

Bohn G., Des mecanismes respiratoires chez les Crustacés decapodes, «Bull. scient. Fr. et Belg.», t. 36, 1903.

Bruce J. R., The respiratory Exchang of the Mussel (Mytilus edulis), «Bioch. Journ.», 20, 829—846, 1926.

Brutschy A. et Güntert A., Gutachten über den Rückgang des Fischbestandes im Hallersee, «Arch. Hydrob.», 14, 1923 («Z. B.», 4, 1924).

Bull H. O., Resistance of Eurytemora hirudinoides Nord, a brackisch copepod to oxigen depletion, «Nature», 406, 1931 («An. b.», 1931, стр. 1234).

Buch Kurt, Die Verwendung von Stickstoff- und Sauerstoffanalysen in der Meeresforschung, «J. du Conseil», v. 4, 1929.

Welch Paul S., The respiratory Mechanism in certain aquatic Lepidoptera, «Tr. Amer. micr. Soc.», 41, 1922 («Z. B.», 4, 1924, 90).

Willer A., Untersuchungen über das Wachstum bei Fischen. II, III und IV. Weitere Untersuchungen über den Einfluss äusseren Faktoren auf das Wachstum der Bachforellenbrut, «Z. f. Fischerei», 26 (1928), N. u. B., 1928.

Henze M., Ueber den Einfluss des Sauerstoffdrucks auf den Gaswechsel einiger Meerestiere, «Biochem. Z.», Bd. 26, 1910.

Dakin and Dakin, The oxygen requirments of certain animals and its beating on the food supply, «Brit. Journ. Exp. Biol.», 2, 1925.

Dodson R., The Problem of Polluted Shellfish, and its solution, «J. du Conseil», t. 5, 1930.

Исаченко Б., Исследования над бактериями Сев. Ледовитого океана, «Тр. Мурм. научн. пром. экспед. 1906», Деп. земл., 1914.

Issatschenko V., Ueber Nitrifikation im Meer, «Cpt. rend. hebdom. de l'Acad. des Sciences», v. 182, p. 185, 1926.

Калабина М. М., Применение биологического метода для оценки работы очистных сооружений, «Тр. Центр. комит. водоохраны», в. 9, 1930.

Книер August, Ueber die Assimilation und Athmung des Meeresalgen, «I. R. H. H.», VII, 1914.

Kreisel Christa, Untersuchungen über den Einfluss von Sauerstoff, Kohlensäure und Neutralsalzen auf Culicidenlarven und Puppen. Ein Beitrag zur Atmungsphysiologie der Insekten, «Zool. Jahrb. Phys.», 39, 1923 («Z. B.», 5, 1925).

Крепс Е., К физиологии и биологии асцидий, Л., 1925.

Крепс Е., Untersuchungen über den respiratorischen Gaswechsel bei Balanus crenatus bei verschiedenem Salzgehalt des Aussenmilieus. I Mitteilung. Ueber den Sauerstoffverbrauch im Wassermilieu bei verschiedenem Salzgehalt. II Mitteilung. Ueber den Einfluss von verschiedenen Ph auf den O-Verbrauch und über die CO₂-Abgabe bei verschiedenem Salzgehalt des Aussenmilieus, «Pflüger's Archiv», B. 222, Berlin, 1929.

Krogh A., The abnormal CO₂ Percentage in the air in Greenland and the general reactions between atmospheric and oceanic Carbonic Acid, «Meddelels om Grönland», t. 26, p. 409, 1904.

Lecher Hermann, Der respiratorische Wert, «Z. f. Fischerei», 26 (1928), N. u. B., pp. 449—457, 1928.

- Митрофановский С. А., «Сгар» рыбы в бассейне р. Ахтубы, «Тр. нхт. лаб. упр. касп.-волж. рыбол. и тют. пром.», т. I, в. 1, 2, Астрахань, 1909.
- Nikitinsky, J. Ueber die Wirkung der Kohlensäure auf Wasserorganismen, «Cent. Bakt. Paras.», t. 37, 1928.
- Pentacelli E., Influenza dello condizioni di vita sulle sviluppo di alcune alche marine, «Arch. Sc. biol.», t. 4, 21—87, 1923.
- Ruttner F., Bemerkungen über den Sauerstoffgehalt der Gewässer und dessen respiratorischen Wert, «Die Naturwissenschaften», 1237—1239, 1926.
- Ruttner Fr., Ueber den insbesondere von der Temperatur abhäng. respiratorischen Wert des im Wasser enthaltenden Sauerstoffs, «Naturwissenschaften», S. 1237, 1926.
- Rylov W. M., Einige Beobachtungen über den Einfluss der Schwefelwasserstoffgärung in den Schlammsschichten kleiner Gewässer auf die Produktion und die vertikale Verteilung des Zooplanktons, «Verhandl. d. Int. Vereinigung f. Limnol.», 2, 1924 («Z. B.», 6, 1925, 449).
- Строганов С., Об очистке сточной жидкости продуванием воздуха, 1906 (оттиск.).
- Thienemann, Der Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffgehalt und der Zusammensetzung der Tierfauna unserer Seen., «I. R. H. H.», Bd. 6, 1913.
- Thienemann A., Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Fauna in Norddeutschen Seen (Erste Mittel.), «Arch. f. Hydrob.», 12, 1918.
- Thienemann A., Die beiden Chironomus-Arten der Tiefenfauna der norddeutschen Seen., «Arch. Hydrob.», 13, 609—649, 1922 («Z. B.», 2, 1923, 232).
- Thienemann August, Misis relicta im sauerstoffarmen Tiefenwasser der Ostsee und das Problem der Atmung im Salzwasser und Süßwasser, «Zool. Jahrb., Abt. Allg.-Zool. u. Phys.», t. 45, 1928.
- Thienemann August, Der Sauerstoff im eutrophen und oligotrophen See. Ein Beitrag zur Seetypenlehre, «Die Binnengew.», Bd. IV, 1928.
- Trawinsky A., Etudes sur la putrefaction des Ascidies, «Bull. Inst. Oc.», № 541, Monaco, 1929.
- Verwey, Einiges über die Biologie Ostindischer Mangrove Krabben, «Treubia», XII, 167—261, 1930.
- Feitel R., Beiträge zur Kenntnis denitrifizierender Meeresbakterien, «Wiss. Meeresunt.», 7, Kiel, 1903.
- Föyon Brigitte and Gran H. H., Ueber Oxydation von organischen Stoffen im Meereswasser durch Bakterien, «Det Norske Videnskaps Akad., Oslo, Matem.-Naturv. Klasse», № 3, 1928 (изложение в «Journ. du Conseil», v. 4, 1929).
- Cernayev N. und Willy Nowax, Ein Beitrag zur Frage des Gasstoffwechsels im Wasser mit besonderer Berücksichtigung des Sauerstoffgehalts und der Kohlensäuremenge etc., «Arch. f. Hydrob.», B. 21, 1930.
- Schäperclaus Willi, Untersuchungen über den Stoffwechsel insbesondere die Atmung niederer Wassertiere, «Z. f. Fischerei», Bd. 23 (1925), N. и В., 1925.
- Schoenem und Eduard, Beiträge zur Biologie der Plecopteren-Larven mit besonderer Berücksichtigung der Atmung, «Arch. f. Hydrob.», B. 15, 1924.
- Шмидт П. Ю., Анабиоз, Петергоф, 1923.
- Jacobowa Lydia und Malm Eugen, Die Beziehungen einiger Benthosformen des Schwarzen-Meeres zum Medium, «Biologisches Zentralblatt», Bd. 51, H. 3, 1931.

13. К главе VII

Взаимоотношения водных организмов и активной реакции рН воды

Вся основная литература собрана в работе Legendre (см. ниже) до 1925 г. по морской воде и у Bresslau и Скадовского до 1927—по пресной.

Atkins W. R. G., The Hydrogen-Ion Concentration of Sea Water I, «Journ. Mar. Biol. Assoc.», 12, 717, 1922.

Bresslau E., Die Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration für die Hydrobiologie, «Verh. Intern. Ver. Limnol.», t. 3, 1927 (сводка).

Harnisch O., Die Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration für die Eigenart der Meerfauna, «Verh. d. Zool. Ges.», 29, 1924 («Z. B.», 5, 1929, 220).

Kändler Rudolf, Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserstoffionen-Konzentration, freier Kohlensäure und Alkalinität im Meerwasser, «I. R. H. H.», B. 24, 3/4, Leipzig, 1930.

Clark W. M., The determination of Hydrogenions, Baltimora, 1929 (важная работа).

Koltzoff N. K., Ueber die Wirkung von H-Ionen auf die Phagozitose von Carcinium Lachmani, «Intern. Zeitschrift f. Physik.-chem. Biologie», Bd. 1, H. 1 u. 2, 1914.

Labbé Alphons, Influence du Ph ascendant de l'eau de mer sur la rapidité de la segmentation des oeufs d'*Halosydna* et de *Sabellaria*, «C. R. Ac. Sci.», 167, Paris, 1923 («Z. B.», 3, 1924, 285).

Labbé Alphonse, Une lignée phylogénétique expérimentale, «C. R. Ac. Sci.», 179, Paris, 1924 («Z. B.», 6, 1925, 144).

Legendre, La concentration en Ions hydrogène de l'eau de mer, Paris, 1925 (сводка).

MacClendon F., The Composition, especially the Hydrogen Ion concentration of Sea Water in Relation to marine Organisms, «Journ. biol. Chem.», t. 28, 135—152, 1916.

Lehmann Conrad, Die Bedeutung der Alkalinität im Stoffhaushalte der Gewässer unter besonderer Berücksichtigung ihres fischereibiologischen Wertes, «Z. f. Fischerei», 23 (1925), pp. 298—317, N. u. B., 1925.

Naumann Einar, Notizen zur experimentellen Morphologie pflanzlichen Limnoplankton, I—II, («Botanica Notiser», 1925 (Synura uvella).

Никитин В. Н. и Мальм Е. Н., Влияние кислорода, концентрации водородных ионов и углекислоты на вертикальное распределение зоопланктона в Черном море, «Севаст. биол. ст. Ак. Н. СССР», т. III.

Powers E. B., The variation of the Condition of Sea Water, especially the Hydrogen-Ion concentration and its Relation to marine Organisms, «Bull. Puget Sound biol. Stat.», v. 2, 369—385, 1920.

Powers E. B., The relation between pH and aquatic animals, «American Naturalist», LXIV, 342—66, 1930.

Saunders M. A., The effect of the Hydrogen Ion concentration on the behavior, growth and occurrence of *Spirostomum*, «Proc. of the Cambridge Philosophical Society», v. I, № 3, 1924.

Skadowsky S. N., Hydrophysiologische und hydrobiologische Beobachtungen über die Bedeutung der Reaktion Mediums für die Süßwasserorganismen, «Verh. Intern. Verein. Limnologie», I, 1923.

Smith H. W. and Clowes G. H. A., The influence of Hydrogen Ion concentration on unfertilized *Arbacia Asterias* and *Chaetopterus* eggs, «Biol. Bull. of the Mar. Biol. Labor. Woods Hole, Mass.», t. 47, № 5, 1924.

Smith H. W. and Clowes G. H. A., The influence of Hydrogen Ion concentration on the development of normally fertilized *Arbacia* and *Asterias* eggs, «Biol. Bull. of Mar. Biol. Labor. Woods Hole, Mass.», t. 47, № 6, 1924.

Таусон А., Влияние водородных ионов и антагонистическое действие катионов на выживаемость животных, «Изв. Научно-исслед. биол. ин-та при Пермском унив.», т. II, в. 10, т. III. вып. 2 и 6.

Fischer Edouard, Sur la tolerance de quelques espèces animales du littoral, vis-à-vis des variations du pH., «Bull. Inst. Oc.», № 505, 1927.

Shelford V. E. and Powers E. B., An experimental study of the Movements of Herring and other fishes, «Biol. Bull.», t. 28, pp. 315—334, 1915.

Шербаков А. П., О концентрации водородных ионов в Глубоком озере, «Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере», т. 6, в. 4.

Кроме упомянутых имеется еще ряд работ Савича, Таусон, Скадовского, Румянцева, Кана, Успенского—на русском языке.

14. К главе VIII

Взаимоотношения между водными организмами и температурой бассейна

Asterberg Gustav, Die thermischen und chemischen Ausgleiche in den Seen zwischen Boden und Wasserkontakt sowie ihre biologische Bedeutung, «I. R. H. N.», Bd. 24, Leipzig, 1930.

Arzybaschew S. und Jushakow V., Das Wärmeleitvermögen des natürlichen Eies, «An. der Hydrob. und maritim. Met.», LVII, 213, 215, 1929.

Atkins W. R. G., On the thermal stratification of Sea Water and its importance for the Algal plankton., «Journ. Mar. Biol. Assoc.», 13, 693, 1925.

Blegvad H., Mortality among animals of the littoral Region in Ice Winters, «Rep. Dan. Biol. St.», № 35, p. 1929.

Britton S. W., The effects of extreme temperatures of Fishes, «Amer. J. Physiol.», 67, 1924, («Z. B.», 4, 1924, 371).

Britton S. W., The body temperature of Fishes, «Contrib. to Canad. Biol.», N. S., I, 3—6, 1924 (Русский гидробиол. журнал, 3, 1924).

Bronstein Z., Zur Biologie der Winterer der Daphniden, «Russ. Hydrob. Z.», I, Saratov, 1922 («Z. B.», 2, 1923, 224) (есть русский текст).

Brues Charles T., Observations on animal life in the termal water of Yellowstone Park, with a consideration of the termal environment, «P. Amer. Ac. Art. Sci.», 59, 1924 («Z. B.», 6, 1925, 451) (богатая сводка и литература).

W u n d s c h, Beiträge zur Frage nach dem Einfluss von Temperatur und Ernährung auf die quantitative Entwicklung von Süßwasserorganismen, «Zool. Jahrb.», B. 38 (Abt. f. allg. Zool. u. Phys.), 1921.

H a r n i s c h O., Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit, Arch. Hydrob., 15, 1924 («Z. B.», 6, 1925, 451).

D a n n e v i g A l f, The Death of Fish in very cold winters, «Jour. du Conseil», vol. 5, 1930.

D a n o i s E d., Etude hydrologique de l'Atlantique-nord. «Ann. l'Inst Océanograph.», I, 1—52.

E f i m o f f W. W., Ueber Ausfrieren und Ueberkältung der Protozoen, «Arch. Protistk.», 49, 1924 («Z. B.», 6, 1925).

З е р н о в С. А., О зимовке водных организмов во льду и мерзлой земле, «Р. Г. Ж.», 1928.

I s s e l R., Sulla biologia termale, «I. R. H. H.», v. I, 1908.

K a n i t z A., Temperatur und Lebensvorgänge, Berlin, 1915 (сводка).

К а ч и н с к и й Н., Замерзание, разморозание и влажность почвы в зимний сезон в лесу и на полевых участках, «Тр. Научно-исследов. ин-та почвовед. при физ.-мат. фак. I МГУ», М.

C a u l l e r y M., Effects des grands froids sur les organismes de la zone intercotidale dans le Boulonnais, «Bull. Soc. Zool. France», LIV, 267—269, 1929 («An. biol.», 1931).

Л ю б и м е н к о В. Н., Биология растений. Анализ приспособительной деятельности растений, в. I. Приспособление к среде, М.—П., 1922.

L u m b y J. R. and A t k i n s o n G. F., On the mensual mortality amongst Fisch during March and April 1929 in the North Sea, «J. du Conseil», v. 4, 1929.

Материалы по исследованию р. Волхова и его бассейна, в. XIV. Зимний режим р. Волхова, 1927.

N a k a i N o b u t a k a, On the influence of water temperature upon the development of the eggs of *Lauciscus hakuensis* Günter, «J. of the S. Fisher. Ins.», t. 32, № 4, 1927.

O r t o n J. H., Sea temperature, breeding and distribution of marine animales, «Journ. mar. Biol. Ass.», 12, p. 339, 1920.

P a n t i n C. F. A., On the physiology of amoeboid movement. II, The effect of temperature, «Brit. Journ. exper. Biol.», I, 1, 1924 («Z. B.», 5, 1925).

P e s t a O., Ueber Hochgebirgsseen der Ostalpen und über die Glazialreliktenhypothese der Eiszeit, «Z. allg. Eiszeitforsch.», I, 1925 («Z. B.», 6, 1925, 453).

R a h m G., Weitere physiologische Versuche mit niederen Temperaturen, «Verh. Zool. Ges.», 29, 1924 («Z. B.», 5, 1925, 219).

R u n n s t r ö m S., Ueber die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihren geographischen Verbreitung, «Bergens Museum Aerbok.», 1927, H. 1, 1928.

С м и р н о в Н. А., Биологические отношения некоторых ластоногих ко льдам, «Сборник в честь Книповича», Л., 1927.

S p ä r c k, Studies on the Biology of the oyster (*Ostrea edulis*) in the Limfjord, with special reference to the influence of Temperature on the Sex Shange, «Rep. Dan. Biol. St.», v. 30, 1925 («J. du Conseil», 2, 1927; «Z. B.», 6, 1924).

T h i e n e m a n n A., Hydrob. Untersuchungen an den kalten Quellen und Bächen der Halbinsel Jasmund auf Rügen, «Arch. f. Hydrob.», 17, 1926 («I. R. H. H.», t. 17, 5/6, 1927).

F r e u n d, Stoffwechsel und Temperatur, «Die Naturwissenschaften», 1923.

S h e l f o r d V i c t o r, The determination of Hydrogen Ion concentration in Connection with fresh-water, «Biological Studies, State of Illinois, Division of the Natural History Survey», Bull., v. XIV, Art. IX, Urbana, 1923.

15. К главе IX

Взаимоотношения между водными организмами и светом в воде

A l v e r d e s F r i d r i c h, Das Verhalten positivphototaktischen Daphnien gegen eine doppelte Lichtquelle, «Z. Wiss. Zool.», 123, 1924 («Z. B.», 6, 1925).

A l l e n E. J., Mackerel and Sunshine, «Journ. Mar. Biol. Assoc.», 8, 394—405, 1909.

A m i r t h a l i n g a m C., On lunar Periodicity in Reproduction on *Pecten opercularis* near Plymouth in 1927—1928, «Journ. Mar. Biol. Assoc.», 15, 605—42, 1928.

A t k i n s W. R. G., A quantitative consideration of some factors concerned in plant growth in water, «Jour. d. Conseil», v. I, 1926.

A t k i n s W. R. G. et P o o l e H. H., The distribution of Red Algal in relation to Illumination, «Natur», CXVIII, 155—156, 1926.

A t k i n s W. R. G. et P o o l e H. H., Photoelectric measurement of Illumination in relation to plant distribution, «J. Sci. Proc. R. Dublin. Soc.», 18, 1926.

Башкирцева А., О проникновении света в глубины моря, «Труды Морского научн. ин-та», IV, в. 2, М., 1929.

Birge E. A. and Juday C., Penetration of solar radiation into lakes, as measured by the thermophile, «Bull. Nat. Res. Council», № 68, 1929.

Birge E. A. and Juday C., Transmission of solar radiation by the waters of inland lakes, «Trans. Wisconsin Ac.», v. 24, 1929 («I.R.H.H.», t. 24, 3/4, 1930).

Birge E. A. and Juday C., A second report on solar radiation and inland lakes, «Trans. Wisconsin Ac.», v. 25, 1930.

Birge E. A. and Juday C., A third report on solar radiation and inland lakes «Trans. Wisconsin Ac.», v. 26, 1931.

Birge E. A. and Juday C., Solar radiation and inland lakes, fourth report, observations of 1931, «Trans. Wisconsin Ac.», v. 27, pp. 523—562, 1932.

Brauer A., Tiefseefische, «Ergebnisse d. deutschen Tiefsee-Expedition», 1908.

Buddenbrock W., Untersuchungen über den Mechanismus der phototropen Bewegungen, «Wiss. Meeresuntersuchungen. Helgoland», 15, 1923.

Вавилов С. И., Действия света, М., 1922.

Willer A., Untersuchungen über das Wachstum bei Fischen, II, III u. IV. Weitere Untersuchungen über den Einfluss äusserer Faktoren auf das Wachstum der Bachforellenbrut, «Z. f. Fischerei», 26 (1928), N. u. B., 1928.

Harvey E., The production of night by the fishes Photoblepharon and Anomalops, «Publ. Carnegie Inst. Washington», № 312, 1922 («Z. B.», 2, 1923, 342).

Gamble F. u. Keeble F. W., Hyppolyte varians. A study in colour change, «Quart. Journ. micr. Sci.», v. 43.

Hess v. E., Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen, «Arch. Augenheilk.», v. 64.

Dofflein F., Die Augen der Tiefseekrabben, «Biol. Zentrbl.», v. 23, 1903.

Erhard H., Zur Kenntnis des Lichtsinnes einiger niederer Krebse, «Zool. Jahrb. Phys.», 39, 65—82, 1922 («Z. B.», 2, 1923, 224).

Kammerer P., Experimente über Fortpflanzung, Farbe. Augen und Körperreduction bei Proteus anguineus, «Laur. Arch. f. Enthw.», v. 33, 1912.

Cuenot L., Recherches sur la valeur protectrice de l'Homochromie chez quelques animaux aquatiques, «An. Sc. Nat. Zool.», X. 123—151, 1927 («Ann. Biol.», 1930, 1588).

Keeble F. and Gamble F. W., The bionomics of Conolyta roscoffensis with especial reference of its green cells, «Quart Journ. micr. Sci.», Bd. 47, 1903.

Loopen K., Origine des couleurs des eaux, «Ann. Biol. lac.», t. V, Bruxelles, 1911.

Liubimenko V. et Tiechovskaja L., Recherches sur la photosynthese et adaptation chromatique chez les algues marines, «Труды Севаст. биолог. ст.», том. I, 1929.

Mangold E., Tierisches Licht in der Tiefsee, «Meereskundesammlung volkstümlicher Vorträge zum Verständnis der nationalen Bedeutung von Meer- und Seewesen», Ht. 68, Berlin, 1912.

Minskiewicz, Versuch einer Analyse des Instinkts nach objektiver vergleichender und experimenteller Methode, «Zool. Jahrb.», v. 28.

Naumann Einar, Die Sestonfärbung des Süswassers, «Arch. Hydrob.», 13, 647—692, 1922 («Z. B.», 2, 1923, 281).

Parker A., Ueber das regionale Auftreten roter Organismen in Süswasserseen, «Bot. Arch.», 3, 311—314, 1923 («Z. B.», 2, 1923, 541).

Pincussen L., Photobiologie, Grundlagen, Ergebnisse, Ausblicke, Leipzig, 1930 («Biol. Zentrbl.», 51, 1931).

Plotnikov J., Ueber die Fluorescenz verschiedener Lebewesen vom Adriameer und mancher anderer Objekte, «Biol. Zentrbl.», B. 51, 1931.

Poole H. H. and Atkins R. W. G., Further photo-electric measurements of the Penetration of light into Sea-Water, «Journ. Mar Biol. Ass.», XI, N 2, pp. 455—483, 1928.

Poole H. H. and Atkins W. R., Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year, «Jour. Marine. Biol. Ass. of United Kingdom», 15, 297—324, Plymouth, 1929.

Pratje André, Das Leuchten der Organismen, I. Eine Uebersicht über die neuere Literatur, München, 1923.

Russel F. S., The vertical distribution of marine macroplankton, «Journ. Mar. Biol. Ass.», v. 13, 1925, v. 14, 1926, Plymouth.

Rose M., Contribution à l'étude de la biologie du plankton. Le problème des migrations verticales journalières, «Arch. zool. exper.», t. 64, 387/542, 1925.

Ruttner F., Lichtklima im Wasser, «I.R.H.H.», t. 15, 1/2.

Ruttner, Eine biologische Methode zur Untersuchung des Lichtklimats in Wasser, «Naturwiss.», 1924, p. 1166.

Рылов В. М., О биосестонных окрасках воды в водоемах окрестностей Старого Петергофа, «Русск. гидроб. журнал», т. 4, 1925.

Садовский А. А., Xiphocaridinella kutaissiana n. g. et sp. (сем. Athyidae) из подземной пещеры под Кутаисом, «Закавказ. краеведч. сборник», серия А. Естественное знание, Тифлис, 1930 (Закавказ. ком. унив., Научно-иссл. краевед. комбинат).

Fage L. et Legendre R., Essais de pêche à la lumière dans la baie de Concarneau, «Bull. Inst. Oc.», № 431, 1923.

Fage L. et Legendre R., La pêche à la lumière moyen d'étude de la faune littorale, «C. R. Ac. Sci.», 175, Paris, 1922 («Z. B.», 5, 1924, 218).

Fage L. et Legendre R., Pêches planctoniques à la lumière, effectuées à Bangols sur Mer et à Concarneau, I. Annelides Polychètes, «Ar. Zool. exper. gener.», t. 67, 23—222 pp. («J. du Conseil.», v. 3, 1928).

Frisch v. K., Zur Frage von dem Farbensinn der Tiere, «Verhandl. der Naturforsch. Versammlung», Wien, 1913.

Frisch v. K., Sind die Fische farbenblind? «Zool. Jahrv., Abt. f. allgem. Zool. und Physiol.», v. 33, 1922.

Chappius P. A., Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer, «Die Binnengew.», Bd. III, 1927.

Shelford, Victor E., and Gail Floyd W., A study of light made with the Kunz photoelectric cell with particular reference to the distribution of plants, «Publ. Puget Sound Biol. St.», 3, 1922.

Shelford, The penetration of light in to Puget Sound waters as measured with Gas filled photoelectric Cells and Ray filters, «Publ. Puget Sound Biol. Stat.», vol. 7, pp. 151—168, Washington, 1929. («Journ. du Conseil», v. 6, 1931).

Schiller J., Ueber autochtone pflanzliche Organismen in der Tiefsee, «Biol. Zentralbl.», B. 51, 1931.

Spandl Hermann, Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer, Wien, 1926.

16. К главе X

Пищевые взаимоотношения между водными организмами

Blegvad H., Food and Conditions of Nourishment among the Communities of invertebrate Animals found on or in the Sea Bottom in Danish Waters, «Rep. Danish Biol. Stations», 22, 1914.

Bond Richard M., A contribution to the study of the natural foodcycle in aquatic environments, «Bulletin of the Bingham oceanographic collection», v. IV, art. 4, New-Haven, 1933.

Brandt K., Ueber die morphologische und physiologische Bedeutung des chlorophyls bei Tieren, «Mitteil. Zoolog. Station Neapel», v. 4, 1883.

Wille r., Nahrungsuntersuchungen bei niederen Wassertieren, II. Asellus, «Z. f. Fischerei.», Bd. 19, 1917; III Gammarus, «Z. f. Fischerei.», Bd. 21, 1922.

Wille r. A., Die Nahrungstiere der Fische, «Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas», Bd. I, Stuttgart, 1924.

Hertwig O., Die Symbiose im Tierreich, Jena, 1883.

Hunt O. D., Food of the Bottom Fauna of the Plymouth Fishing grounds, «Journ. Mar. Biol. Ass.», 13, 560—99, 1925.

Galtsoff Paul S., Experimental study of the function of the Oyster Gills and its bearing on the problems of Oyster cultur and sanitary control of the Oyster industry, «Bull. of Bureau of Fish.», XLIV, Doc. № 1935, Wash., 1921. («Journ. du Conseil», 4, 1929).

Geng Hugo, Der Futterwert der natürlichen Fischnahrung, «Z. f. Fischerei», 23., 137—167, N. u. B., 1925.

Hardy A. C., The Herring in relation to its animate environment, part 2. Report on Trials with the plankton indicator, «Fish. Invest.», Ser. 2., v. 8., № 7, 1925 (1926).

Hertling H., Untersuchungen über die Ernährung von Meeresfischen, I. Quantitative Nahrungsuntersuchungen an Pleuronectiden und einigen anderer Fischen der Ostsee, «Ber d., Wiss. Kom. f. Meeresuntersch.», N. F., 4, H., 2, 1928. («Journ. du Conseil», 4, 1929).

Hickling C. F., The Fleetwood Exploratory Voyages for Hake, «J. du Conseil», V. 3, 1928.

Hunt, Food of the bottom fauna of the Plymouth Fishing Grounds, «Journ. Mar. biol. Ass.», 13, 560—599, 1925.

Dodgson R., The problem of polluted Shellfish and its Solution, «J. du Conseil», t. 5., 1930.

Jordan, Vergleichende Physiologie der Wirbellosen Tiere, Bd. I, Ernährung, Jena, 1913.

Зенкевич Л. (под редакцией), Материалы по питанию рыб Баренцова моря, I—Идельсон, «Рус. гидроб. ж.», т. 8, 1929; 2—Зенкевич и др., Доклады первой сессии Гос. океаногр. ин-та, М., 1931.

Idelson M. S., On the Nourishment of the Food Fishes in the Barents Sea, «Русск. гидроб. ж.», т. 8, 1929.

Johansen A. C., On the remarkable quantities of Haddock in the Belt Sea during the Winter of 1925—26 and Causes leading to the same, «J. du Conseil» V. I, 1926.

- Jonge C. M., Feeding mechanismus in the invertebrates, «Biol. Reviews et biol. Proc. of the Cambr. Phil. Soc.», 3, 21—76, 1928.
- Kříženecký Jaroslav, Experimentelle Untersuchungen zur Frage nach der Ernährung der Wassertiere durch gelöste Nährstoffe, «Zool. Anz.», 58, 1924.
- Kříženecký Jaroslav und Podradský Jan, Studien über die Funktionen der im Wasser gelösten Nahrungssubstanzen im Stoffwechsel der Wassertiere, I—4, «Pflüger's Arch.», 203, 204, 1924.
- Kříženecký Jaroslav, Untersuchungen über die Assimilationsfähigkeit der Wassertiere für im Wasser gelöste Nährstoffe, «Biol. gen.», I, 1925.
- Krogh A., Ueber die Bedeutung von gelösten organischen Substanzen bei der Ernährung der Wassertiere, «Zeit. Vergleich. Physiol.», 12, 668, 1930.
- Krogh A., Dissolved Substances as food of aquatic organisms, «Biol. Review, Camb. Phil. Soc.», VI, 4., pp. 412—442, Cambridge, 1931.
- Lundbeck J., Die Bedeutung der Bodentiere für die Fischerei, «Mitt. d. Fischereiverh. d. Prov. Brandenburg» 18, 3, 1926.
- Lundbeck J., Die Bodentierwelt Norddeutscher Seen, «Arch., f. Hydrob.», Suppl., B. VII, 1926.
- Lundbeck J. Ergebnisse der quantitativen Untersuchungen der Bodentierwelt norddeutscher Seen, «Z. f. Fischerei.», 24, T, 1926.
- Mann A., The food value of the Bottom Diatomus, «Proc. 3-rd Pan Pacific. Science Congress, Tokyo, 1926, II, 2241—2248, 1928.
- Monti R., Biologia dei coregoni nei laghi italiani. L'Alimentazione del coregoni. «Rev. di Biologia», XI, 709—732, 1929 («An. biol.», 1931, 919).
- Naumann Einar, Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons, Lund, I, 1920; II, 1923.
- Potier Jacques, Etude sur les possibilités d'utilisation des plantes marines tunisiennes pour la nourriture du bétail, «Ann. d. l'Inst. Océan», Tome 6, fasc. 3, Paris, 1929.
- Pruvot, M-me, Note sur un rare Mollusque de la Méditerranée, «Bull. Soc. Zool. Franc.», LIV, 467—76, 1929.
- Pütter Aug., Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer, Jena, 1909.
- Pütter A. Die Ernährung der Copepoden, «Arch. f. Hydrob.», 15, 70—117, Stuttgart, 1925.
- Ranson Gilbert, La filtration de l'eau par les Lamellibranchia et ses conséquences, «Bull. Inst. Oc.», № 469, 1926.
- Savage R. E., The food of the Oyster, «Ministry of Agric. and Fish. Fishery investigations, S. 2, v. 8, № 1, 1925. («Jour. du Conseil», v. 1).
- Scheuring Ludwig, Beziehungen zwischen Temperatur und Verdauungsgeschwindigkeit bei Fischen, «Z. f. Fischerei», Bd. 26, pp. 231—235, N. u. B., 1928.
- Schiemenz P., Die Nahrung unserer Süßwasserfische, «Die Naturwissenschaften», 12, 1924 (сводка).
- Schiemenz P., Wie finden die Fische ihre Nahrung? «Mitt. d. Fisch. Ver. Prov. Brand.», № 5, 1928.
- Spärcck, R., On the food problems in relation to marine zoogeography, «Physiol. Papers dedicated to prof. A. Krogh», 268—283, London, 1926. («Jour. du Conseil», 3, 1928).
- Steven G. A., Bottom fauna and the food of fishes, «Journ. mar. biol. Ass.», XVI 677—705, 1930. («An. biol.», 1930, 1341 p.).
- Susta Jos., Die Ernährung des Karpfens und seiner Teichgenossen, Stettin, 1905.
- Thienemann A., Der Nahrungskreislauf im Wasser, «Verh. d. deutsch. zool. Ges., E. v. auf der 31 Jahresversamml. zu Kiel», Leipzig, 1926.
- Storch O., Morphologie und Physiologie des Fangapparates der Daphniden, «Ergebn. und Fortsch. d. Zool.», Bd. 6, 1924.
- Storch O., Der Fangapparat der Daphniden für Nannoplankton, «Verh. d. Zool. Gesellsch.», Bd. 27, 1922.

17. К главе XI

Общее учение о производительности водоемов

- Alm Gunnar, Bottenfaunan och Fiskens Biologi, «Meddel från Kungl. Lantbruksstyrelsen, №, 236, 1922.
- Alm Gunnar, Bodenfauna und Fischertrag in Seen, «Naturwiss.», 1922, t. 10, p. 724.
- Alm G., Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna und flora in ihrer Bedeutung für die theor. u. angew. Limnologie, «Verh. I. Limn.», Innsbruck, Stuttgart, 1924.
- Alsterberg Gustav, Die Nahrungszirkulation einiger Binnenseetypen, «Ar. f. Hydrob.», B. 15, Stuttgart, 1924.

Арнольд И. В., Материалы по изучению донной продуктивности озера Севан, «Труды Севан. оз. станции», т. 2, вып. 1, 1929.

Bethge H., Einige Fälle von Massenentwicklung bei Diatomeen, «Ber. deutsch. Bot. Ges.», XLVIII, 490—503, 1931.

Bickett H. W., A quantitative study of the larger aquatic plants of Green Lake Wisconsin, «Rep. f. the Transactions of the Wisconsin. Academy of Sc.», v. XXI, 1924.

Blegvad H., Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Limfjord 1910—27 with special reference of the plaice-food, «Rep. of the Dan. Biol. Stat.», 34, Copenhagen, 1928.

Blegvad H., Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Kattegat with special reference of the plaice-food, «Rep. Dan. Biol. St.», 36, 1930.

Blegvad H., Investigations of the bottom fauna of outfalls of Drains in the Sound, «Rep. Dan. Biol. St.», 37, 1932.

Boysen Jensen, Studies concerning the organic matter of the Sea bottom, «Rep. Dan. Biol. St.», 22, 1914.

Wasmund, Biocoenose and Thanotocoenose, «Arch. f. Hydrob.», 17, 1926.

Вережагин Г. Ю., К вопросу о биоценозах и стадиях в водоемах, «Рус. гидроб. ж.», т. II, № 3—4, 1923.

Volterra Vito, Variations and fluctuations of the Number of individuals in animal species living together, «Journ. du Conseil.», V. 2, 1927.

Wundsch, Studien über die Entwicklung der Ufer- und Bodenfauna, «Z. f. Fischerei», Bd. 20, 1919.

Wundsch H. H., Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna und flora für die theoret. und angew. Limnologie, Stuttgart, 1924.

Haempel O., Ueber Vitaminversuche bei Fischen, «Z. f. Fischerei», 25, N. u. B., 1927.

Hessle Chr., Bottenboniteringar i inre Oestersjön, «Meddel. fr. Kungl. Lantbruksstyrelser. № 250 (№ 3 åt 1924), Stockholm.

Gauthier H., Contribution à l'étude des populations animales. La notion de biocoenose en Limnologie, «C. R. Soc. Biogeograph.», 65—72, 1929. («An. biol.», 1930).

Gwendolen F. Coit., Nouvelles recherches sur le sedimentation dans le lac de Genève (présentée par Collet), «C. R. Cong. intern. de Geogr.», t. 2, Kairo, 1925.

Гурьянова Е., Закс И. и Ушаков П., I. Сравнительный обзор литорали русских северных морей; II, Литораль Кольского залива, «Тр. общ. любит. ест.», т. LVIII, в. 2, 1928.

Гурьянова Е. и Ушаков П., К фауне Черной губы на Новой земле, «Иссл. морей СССР», вып. 6, 1928.

Дексбах Н. и Грандиловская-Дексбах М., Донное население и продуктивность дна Переяславского озера, «Тр. лимнол. станции Косино», 13—14, 1931.

Домрачев, Рыбохозяйственная оценка биологической продуктивности озера Ильменя, «Мат. по исследованию р. Волхова», в. 10, 1927.

Еленкин А., Закон подвижного равновесия в сожительствах и сообществах растений, «Изв. главн. бот. сада», т. XX, в. 2, Л., 1921.

Segerstråle Sven G., Quantitative Studien über den Tierbestand der Fucus Vegetation in dem Schären von Pellinge (an der Südküste Finnlands), «Soc. Sc. Fennica, Comment. Biol.», III, 2, 1927.

Segerstråle Sven G., Kommt bei Tellina baltica eine Wanderung aus der Uferzone vor, «Soc. Sc. Fen. Comment. biol.» II, 2, 1926.

Карвинкин Г., Попытка практического разрешения понятия «биоценоз», «Русск. зоол. ж.», т. VI, в. 4, 1926.

Ласточкин Д. А., Ассоциации животного населения береговой области Переяславского озера, Изв. Иваново-Возн. полит. ин-та, т. 17, 1930.

Ливанов Н., Система биоценозов моря, «Тр. I Всерос. съезда зоол., анатом. и гистол.», 1923.

Ливанов Н., Система биоценозов морского бентоса, «Тр. II Всерос. съезда зоол., анатом. и гистол.», 1927.

Lohmann H., Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehalts des Meeres an Plankton, «Wiss. Meeresunters.», 10, Kiel., 1908.

Lunbeck, Ergebnisse der quantitativen Untersuchungen des Bodentierwelt norddeutscher Seen., «Z. f. Fischerei», t. 24, I, 1926.

Lundbeck J. O., Der Fb-Koeffizient für Teiche, «Z. f. Fischerei», 25, N. u. B., 1927.

Martini E., Gedanken und Rechnungen über Vermehrung und Verbreitung der Lebewesen mit Anwendung auf Steckmückenfragen, «Arch. f. Hydrobiol.», 14, 1924.

Материалы по количественному учету донной фауны Баренцова, Белого и Карского морей: 1. Зенкевич Л. А., Количественный учет донной фауны Печорского района Баренцова и Белого морей, «Тр. Мор. н. ин-та», т. II, вып. 4, 1927. 2. Zenkewitsch L., Brotsky V. und Idelson M., Materials for the study of the productivity of the seabottom in the White, Barents and Kara-Sea, «Journ. du Conseil, v. III, N. 3,

1928. 3. Зенкевич Л. А., Количественный учет донной фауны Приканинского района, «Тр. Мор. научного ин-та», т. IV, в. 3, 1930. 4. Идельсон М. С., Материалы по количественному учету донной фауны Шпицбергенской банки (Баренцево море), «Тр. Мор. научного ин-та», т. IV, вып. 3, 1930. 5. Броцкая В. А., Материалы по количественному учету донной фауны Стурфиорда (Вост. Шпицберген), «Тр. Мор. научного ин-та», т. IV, в. 3, 1930. 6. Броцкая В. и Зенкевич Л., Количественный учет донной фауны Чешской губы, «Тр. Мор. научн. ин-та». 7. Идельсон М. С., Распределение биомассы бентоса в южной части Баренцева моря (печатается).

Миклашевская Л. Г., Новые данные о продуктивности дна Байкала, «Доклад Акад. наук СССР», № 12, 1932.

Морозова-Водяницкая Н., Наблюдения над экологией водорослей Новороссийской бухты, «Тр. Черном. научно-иссл. ин-та ВСНХ», в. 52, 1927.

Münster Strom K., Produktion Biology of Temperate Lakes, «IRHN», t. 19, 1928.

Naumann Einar, Die regionale Gliederung von Süd- und Mittelschweden in pflanzengeographischer bzw. limnologischen Hinsicht, «Botanika Notiser», Lund, 1928.

Озеров С. А., К вопросу о химическом определении продуктивности озер, «Тр. н. инст. рыб. хоз.», т. I, 1924.

Petersen C. G. Joh., A brief survey of the Animal Communities in Danish Waters based upon quantitative Samples, taken with the bottom Sampler, «Amer. Journ. Sci.», 7, 343—353, 1926.

Petersen C. G. Joh., On works concerning the valuation of the southern north Sea, «Journ. du Conseil», v. I, 1926.

Петерсен К. Г. Иог., Предварительный вывод исследований по оценке моря, «Вестн. рыбопром.» (оттиск).

Потонье Г., Сапропелиты, из серии журнала «Нефтяное и сланцевое хозяйство», Петроград. 1920.

Резвой П., К определению понятия «биоценоз», «Русск. гидроб. журн.», т. III, № 8—10, 1924.

Solowiew M. M., Ueber die Rolle des Tubifex in der Schlaumergänzung, «I.R.H.N.», XII, N. I, 1924.

Thienemann, Ueber biologische Seetypen und ihre fischereiliche Bedeutung. «Allg. Fischerei Zeitg.», Bd. 46, 1921.

Thienemann A., Der Produktionsbegriff in der Biologie, «Arch. f. Hydrob.», 22, 1931.

Чугунов Н. Л., Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны в Северном Каспии и типичных водоемах дельты Волги, «Тр. Астрах. ихт. лаб.», т. 5, в. I, Астрахань. 1923.

Чугунов Н. Л., Предварительные результаты исследования продуктивности Азовского моря, «Тр. Азовско-Черном. эксп.», в. I, 1926.

Schmidt E., Biocänologie und Soziologie, «Naturw. Woch.», t. 37, N. F. 21, 1922.

Schreiber E., Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meereswassers, «Wiss. Meeresunters. Abt. Helgol.», 16, N. 10, 1927.

УКАЗАТЕЛЬ ПРЕДМЕТОВ И ИМЕН¹

I

- Абиссаль** 312, 346
Абиссальные организмы (см. Глубинные организмы) 312, 313
Авикулярии 121
Автотрофные растения 384, 385, 387, 346
Автохтоны 179
Агалинные бассейны 155, 163, 168
Агаассиц А. 17, 329
Азот, в водных бассейнах 226 и сл.
 — значение для организма 224
 — как удобрение для прудов 238, 239
 — количество его в воде 251, 252
Азотсобирающие бактерии 223
Азотгусворящие бактерии 225, 235, 239
Аналефы 112, 381
Акклиматизация рыб 24, 25, 26
Аксолотли 109
Активная реакция см. pH
Актии 248
Активный ил 248, 249
Актинии 44, 56 (табл.), 58, 77, 80, 83, 85, 161, 163, 182, 259, 266, 269, 273, 277, 329, 334, 370, 371, 390, 400, 413, 414, 426
Акулы 49, 50, 87, 90, 103, 115, 159, 214, 264, 311, 313, 405, 406, 409, 423, 426, 427
Аккумулятивное действие изменений среды 178
Алкалиотрофные озера 197, 201
Аллигаторы 109
Алярия 134
Альм 460
Альционарии 193, 222
Амеба дизентерийная 23
Амебы 135, 213, 215, 264, 277, 318 395, 397
Амебодное движение 135
Аммониты 89
Амфибии 43, 58, 69, 148, 159, 185, 214, 215, 246, 335, 371, 398, 405
Амфибные организмы 43, 44
Амфибиоты 43
Амфигония 327
Амфиподы 56 (табл.), 70, 71, 94—96, 161, 164, 181, 183, 310, 311, 313, 364, 365, 367, 369, 400, 404, 407, 426, 453
Амфитрофные растения 387
Амфиура 56 (табл.)
Анабиоз 55, 67 и сл.
 — солевой 187
 — тепловой 336
Анадромия 169
Ананасовые 60
Анаэробноз 265, 266
 — факультативный 267
Анаэробные организмы 266, 267, 272
- Андромеда** 73
Аноксобиоз 266, 267
Аноксобиоты 272
 — факультативные 267
Антагонизм ионов 231
 — солей 222, 223
Антарктические формы 303
Антомедузы 362
Анчоус 311, 320
Аплизии 213
Аппендикулярии 77, 85, 92, 94, 101, 409, 416—418
Апштейн 14
Аргиллографные озера 201
Арктические формы 303, 304, 319, 320, 324
Арктическо-бореальные формы 304
Аррениус 342
Артемия 186, 215
Архангельский А. Д. 172, 257
Аскарита 23, 267
Ассимиляты, растворенные в воде бассейна 393, 394
Ассимиляция углекислоты растениями 269, 271
Астраханская ихтиологической лаборатория 17
Асцидии 56 (табл.), 77, 85, 101, 161, 194, 311, 332, 363, 386, 390, 404, 405, 415, 418
Атерина 163
Афотный ярус планктона 353, 370
Афродита 135
Апидотрофные озера 201
Ациклические организмы 328
Аэробология 9
Аэробонты 36
Аэробноз 36
Аэробные организмы 266
Аэротанки 248, 249
Аэрофильтры 249
- Бабочки** 44, 117, 118, 246, 248, 275, 281
Багульник 73
Бакланы 133, 367, 410, 411
Бактерии 91, 133, 152, 190, 192, 193, 245, 246, 249, 254, 266, 301, 390, 392—394, 398, 399, 418, 421, 437, 461
 — гнилостные 141, 153, 383
 — патогенные 22, 23, 250
 — светящиеся 380, 381
Баланус 44, 179, 267, 322, 404, 442
Банки, их богатство рыбой 146
Барий в организмах 194
Батибиоты 81, 82
Батифильные организмы 82
Батопатия 46
Бегемот (см. Гиппопотам) 313, 412
Беззубка 127
Бейеринг 226
Беклемишев Б. Н. 394, 441
Белемниты 88
- Белуга** 63, 323, 406
Белуха 311
Белорыбица 426
Бенинг А. Л. 12, 121
Бенталь 47, 48, 49, 53
Бентические организмы 48, 119
Бентонектические организмы 48
Бентос 47, 48, 55, 56, 129, 197, 201, 247, 256, 336, 441, 461
 — вес и количество 137
 — годовая производительность 449 и сл.
 — годовая смена 323
 — малопродуктивный 460
 — отношение к качеству грунта 137
 — продуктивный 460
Бентофаги 386
Берг Л. С. 179, 312
Бердож 424, 450
Беспозвоночные 81, 94, 335, 361
«Беспользные» организмы 429, 458, 460
Бессветовой планктон 353
Бессточные озера 164, 165
Биологические станции см. Гидробиологические станции
Биологическая оценка вод 22
Биологическая очистка сточных вод 247 и сл.
«Биологическая» пленка 140, 141
Биологический анализ вод 17, 18, 141
«Биологический слой» 235
Биологические фильтры 248
Биомасса 436, 437, 442, 443, 449, 450—457, 461
Биоты 36
Биотип 28
Биотоп 36, 45, 49, 54
Биофильтры 249
Биоценозы водные 9, 29, 47, 53—55, 56 (табл.), 669, 353, 441, 442, 453, 454, 458
Биоценогические факторы 11
Биполлярные организмы 303, 304, 311, 312, 319
Бипиннария 100
Вириля А. А. 335
Влевад 480
Влунка правило 339
Влюдецидная форма 134
Вобер камчатский 279, 411
Вобры 112, 280
Возров В. Г. 359
Воклопавы 56 (табл.), 265, 266, 399
Волота 55, 74, 207
Волотник 41
 — весенний 42
Волотный газ 253
Вонтировка прудов 448
Бореальные формы 303, 304, 311, 320, 324
Бореоарктические формы 304
Ботании 39
Брандт 14, 31, 225, 257, 444

¹ Все фамилии выделены курсивом. Курсивом же выделены страницы, на которых имеются рисунки, относящиеся к данному объекту.

- Бранхипус 77, 186
 Брахиподы 36, 64, 121, 123, 124, 125, 129, 135, 193, 267, 275, 421
 Бродский А. Л. 72
 Брюхоногие 78, 120, 123, 124, 126, 128, 129, 131, 134, 161, 163, 167, 169, 171, 294, 331, 354, 397, 402, 455, 460
 Буревестники 410
 Буревестниковые 410
 Бурье водоросли 56 (табл.), 90, 124, 159, 204, 219, 309, 370, 374, 377—379, 397
 Бурные растворы 287, 292
 Бушкиль 440
 Бычки 87, 88, 163, 175, 178, 257, 324, 409
 Бычок четырехрогий 182
 Вальтер 448
 Ванадий в организмах 194
 Вант Гофф 216, 222, 232, 266
 Варминг 318
 Ватты 131
 Вахта 74
 Ведам 170
 Везенберг-Лунд 52, 316, 325, 352
 Величина холодоводных и тепловодных организмов 329, 330
 Венерин пояс 94, 95, 99
 Вениер 69
 Верески 74
 Вернадский В. И. 188
 «Верность» 442
 Вертячки 110, 116, 117, 364
 Версбюнская 228
 Верховка 246
 Весенне-осенние формы планктона 322
 Веслоногие рачки 63, 68, 91, 94, 96, 98, 267, 293, 311, 315, 319, 321, 322, 332, 334, 372, 373, 386, 388, 391, 393, 399—402, 408, 410, 412, 414, 416, 425, 426, 429, 446, 447
 Веснянки 44, 148, 150, 254, 275
 Ветвистоусые раки 91, 159, 267, 315, 322, 328, 386, 397, 414, 448
 Ветры, перемешивание ими слоев воды 145
 Вибан 21
 Винклер 269
 Виктория-регия 48
 Вислокрышки 44
 Витамины 20
 Включения газовые 87 и сл.
 — жировые 87 и сл.
 Влаголюбивые организмы 69
 Влажный воздух 69, 70, 71
 Власоглав 23
 ВНИРО 25, 34
 Вобла 117, 406, 407, 426
 Вода, внутреннее трение ее 86
 — вязкость ее 86
 — давление ее 81 и сл., 82
 — движение ее 138 и сл., 145 и сл.
 — диссоциация ее 286
 — кипячая, действие на организмы 254
 — количество ее в водных организмах 58, 59, 86
 — количество ее в среде, окружающей гидробионтов 59 и сл.
 — поверхностная пленка ее 115 и сл.
 — поверхностное натяжение 115 и сл., 117
 — пригодность для жизни 36 и сл.
 — прозрачность ее 351, 352
 — скорость диффузии газов в ней 264
 — сопротивление движению 100, 101
 — физико-химические особенности 38 и сл.
 — циркуляция ее в природе 59
 Водные бассейны 9—41
 — глубины их 83
 — изменение солености на протяжении геологического времени 171 и сл.
 Водные бассейны, неустойчивость солености в них 171 и сл.
 — особого химического состава 190 и сл.
 — подразделение их по солености и населению 168
 — рамеры их 59
 — солевой состав их 187 и сл.
 Водный организм 9, 10, 11
 Водокрас 333
 Водолюб 262, 276, 281, 282
 Воломерка 116, 117, 118, 364
 Водородное число 286
 Водородные бактерии 384
 Водоросли 31, 63, 72, 85, 89, 91, 95, 99, 137, 140, 152, 153, 163, 170, 171, 193, 202, 215—217, 223, 229, 242, 253, 254, 272, 277, 301, 307, 309, 311, 317—319, 333, 334, 346, 350, 352, 353, 370, 371 и сл., 424, 426, 427
 — дыхание 271
 — дыхательный коэффициент 271
 — как пища водных организмов 14
 — сверлящие 127
 Водосборная площадь, ее роль в определении состава населения бассейна 435
 Водяная кутора 411
 Водяной клоп 78, 101, 110, 118, 147, 242, 262, 281, 283, 356, 364, 404
 — орех 90
 — ослик 64, 276, 282, 399
 — паук 118, 281, 282
 — скорпион 78, 80, 262, 282
 Воздушные камеры 88, 89
 — организмы 36, 37
 Воздуховодные организмы 43, 44
 Возрастной состав (сельдей) 438, 440
 Волны 139
 Вольвокс 97, 333
 Волтекер 12, 27, 32, 33, 325, 326, 358
 Воронихин Н. И. 171
 Воронковидная форма 122, 123
 Восстановители 387
 Восьминог 112, 113, 265, 406, 411
 «Вредные» животные 460
 Времена года в воде 320, 321
 Временные бассейны 63 и сл.
 «Встречаемость» 442
 Вторичноводные организмы 41, 116, 264, 275, 277, 279
 Входные пруды 236
 Выделительные органы, более сильное развитие их у пресноводных беспозвоночных 215
 Выдра 112, 279, 280, 411
 Высокоарктические формы 304, 311
 Высыхание организмов 66, 67
 Выухоль 109, 411
 Выюны 66, 246, 273
 Выст 139
 Гагаровые 410
 Гагары 106, 108, 410
 Газовые вакуоли 89
 — камеры 333
 — полости у водорослей 272
 Газовый обмен, низкая величина его у первичноводных животных 264
 Газообмен у высших водных растений 283, 284
 Газы, принос их в море рекам 145
 — растворенные в воде, количество их 251 и сл.
 — пропорции их 251 и сл.
 Гализотонические животные 211, 214
 Галобии 166, 167
 Галобиионты 166
 Галоксены 46, 166, 167
 Галопапии 46
 Галофиллы 166, 167
 Галофильные организмы 46
 Галофиты 216
 Галофобные организмы 46
 Гаммариды 181
 Гаммарус 25, 132, 388, 407
 Ганоидные рыбы 180
 Гарвей 436
 Гарди 410, 427, 428
 Гастроподы 445
 Гебер 222
 Гексакораллы 121, 125
 Гелиотропизм 344, 354 и сл., 356
 Гелланд-Гансен 437
 Геммулы 67, 161, 332
 Гензен В. 13, 14, 310, 373, 443, 444
 Геотропизм 76 и сл., 79, 80, 81, 137, 340
 Гербст 222
 Гесперорнис 108
 Гебер 319, 445
 Гетерогалинные организмы 32
 Гетерогенность организмов 31, 32, 46, 169
 Гетерогония 328
 Гетеронериды 101
 Гетеротонные животные 449
 Гетеротрофные организмы 385, 387, 389
 Гедфрен 159, 212, 311, 312, 411
 Гиббернация 332
 Гигантостраки 180
 Гиганфильные организмы 69
 Гира 64, 77, 119, 160, 184, 277, 318, 395
 Гидробиологические станции 11, 15, 17, 34, 35
 Гидробиологические учреждения 34, 35
 Гидробиология, определение 9, 19
 — журналы 11
 — и борьба с малярией 24
 — методика 26 и сл.
 — орудия исследования 27
 — практическое значение 13—15
 — преподавание ее 33, 34
 — пути развития 11
 Гидробионты 9, 36, 47
 Гидробиос 36
 Гидроидные медузы 112, 159, 311
 Гидроиды 44, 80, 81, 120—122, 126, 161, 299, 310, 311, 329, 332, 340, 341, 400, 401, 414
 Гидроионтанис 297
 Гидроморфозы 43
 Гидростатический аппарат 87, 88
 Гидрофиты 90
 — газовые вместилища 90
 Гильзен 257
 Гипобатный хвост 103, 104
 Гиполимнион 52, 203, 258—260, 315, 351
 Гиппопотам нильский (см. также бегемот) 279
 Гипоталасса 52, 303
 Гития 10, 132, 202 и сл.
 — водоросленая 202, 203
 — глинистая 202, 204
 — диатомовая 203
 — известковая 202, 203
 — крупнодетритная 203, 204
 — мелкодетритная 203, 204
 Гири 34
 Гладыш 75, 117, 262, 282
 Глаза водных животных 358, 361, 362, 365, 366
 — глубоководных и пещерных животных 367, 368, 369, 370
 — отсутствие их 363
 — редукция их у глубинных и других животных 367 и сл.
 Глобигеринный ил 194, 195, 196, 435, 436
 Глотальчики 414
 Глубинные организмы 77, 278, 312, 329, 350, 363 и сл., 371

- и сл., 376, 379, 382, 383, 389, 392, 422, 423
- Глубоководная станция 17, 19
- Глубины 410
- Иснение гидробионтов 254
- Годовые кольца рыб и моллюсков 331, 431
- ГОИИ 25, 143
- Гольяк 75, 407
- Голец 246
- Головоногие 49, 50, 64, 86—89, 96, 101, 104, 112, 113, 133, 159, 170, 280, 312, 329, 361, 363, 364, 369, 375, 376, 380—383, 402, 403, 406, 410, 412, 413, 421
- Голодание у водных организмов 388, 390, 440
- Голонаберные 159, 273, 414, 426
- Голомянна 371
- Голотурии 76, 77, 80, 100, 112, 113, 212, 213, 265, 273, 310, 324, 406, 414, 421
- Голотурия планктоническая 85
- Гомоглинные организмы 32
- Гомойотермные животные 320, 335
- Гомотермия 315
- Гомотопные животные 449
- Гомохромия 371
- Гомохромия активная 373 и сл.
- Гольян 246, 264—266, 377
- Горгонии 380
- Горячие бассейны, их население 317
- Горлячие источники, их население 317
- Горьковский гидрологический институт 16
- Гофлер 248
- Гобстен 304
- Грам 144
- Граптолиты 88, 121
- Гребневки 99, 363, 407
- Грей 103
- Гребные образования 110
- Грениха земноводная 41, 42
- Грибовидная форма 123
- Грибы 121, 246
- Грязевые месторождения 211
- Грунтоядные 386
- Грунты (см. Биотоп) 137, 450
- Грызуны 412
- Гуано 146, 410, 411
- Губка красная 56 (табл.)
- Губки 36, 58, 63, 67, 85, 99, 120—123, 125, 127, 148, 152, 159, 161, 179, 194, 221, 229, 245, 265, 273, 311, 332, 370, 371, 376, 390, 398—400, 419, 421
- известковые 220
- кремневые 124, 193, 220, 222, 310
- пресноводные 160
- роговые 123, 220
- стеклянные 126
- Гурами 278
- Гурьнова Е. 31
- Гуси 410
- Густера 400
- Давильные органы** 423
- Дарвин 15
- Дафнии 67, 77, 86, 117, 161, 246, 326, 328, 333, 344, 354, 356—358, 364, 377, 399, 404, 414, 425, 430, 447
- Двойственной солености бассейны 167, 168
- Двойнодышащие 67, 159, 279, 406
- Двукрылые 24, 62, 63, 71, 88, 131, 133, 180, 184, 268, 275, 337, 400
- Двустворчатка 25, 76, 81
- Двустворчатые 40, 66, 85, 120, 122, 123, 126, 128, 129, 132, 134, 136, 159—161, 164, 180, 236, 267, 269, 274, 309, 321, 329, 331, 361, 370, 396, 399, 400, 402, 407, 408, 420, 421, 426, 445, 446, 453, 458
- Двуустка китайская 23
- кошачья 23
- печеночная 23
- Двуустки раздельнополые 24
- Диссиди 424
- Джигалести способ определения pH 289
- Дексбах Н. К. 450
- Дельфины 49, 106, 108, 111, 264, 279, 280, 313, 326, 364, 412, 422
- Демоль 234, 235, 239, 450
- Денитрифицирующие бактерии 218, 225, 226, 239, 251, 319, 446
- Депрессия соков и жидкостей тела животных 214, 212, 214
- Дерксин К. М. 304, 312
- Десмидиевые 91, 137, 193, 219, 237, 315, 338, 399
- Десмопланктон 95
- Дестилированная вода, ядовитость ее 155,
- Деструкторы 133
- Десульфуризирующие бактерии 191
- Десятиногие раки 70, 95, 98, 161, 170, 361, 422, 445
- Детрит 47, 56, 202, 204, 242, 386, 387, 397, 398, 400 и сл., 419—421, 426
- пылевой 393
- растительный 392
- Детритоядные 386, 387
- Дефант 139
- Дефицит кислорода 260 и сл.
- Диатомовые 41, 71, 72, 90, 94—97, 114, 136, 137, 141, 144, 145, 159, 170, 193, 196, 201, 204, 216, 229, 240, 245, 246, 260, 271, 311, 314—317, 321, 322, 333, 338, 352, 373, 387, 397, 399, 401, 407, 411, 418, 419, 425, 426, 429, 435, 446—448, 460
- Диатомовый ил 194, 195, 196
- Дисконидная форма организмов 94, 98
- Дископланктон 94
- Дисодонтные формы 131
- «Дисперсии» коэффициент 442
- Диссоциация воды 286
- Дистрофные водоемы 257, 292
- Дистрофные озера 197—200, 201, 204 207
- Дициклические организмы 328
- Длиннокрылые 411
- Дно бассейнов 119 и сл.
- Дночерпатель 14, 27, 28, 441
- Добавочные пруды 248
- «Дождь трупов» 388, 392, 393
- Домрачев П. Ф. 460
- Донные организмы 48, 133, 134, 135, 136, 137, 371, 379, 380
- Дорн 17, 35
- Древовидная форма тела 98
- Древоотец 399
- Дрейссензиды 174
- Дрожжевые грибки 192
- Дудник 62
- «Духовой» промысел 262
- Дыхание водных млекопитающих 279, 280
- Дыхание водорослей 271
- гидробионтов 263 и сл.
- диффузное 273
- низших водных животных 282
- подо льдом 281
- Дыхания органы 273 и сл.
- «Дыхательное значение кислорода» 266
- Дыхательный аппарат рыб 114
- Дыхательный коэффициент водных животных 265
- водорослей 271
- Дыхательные органы 273 и сл., 274, 276
- Дьи 204, 207
- гиттневые 204, 207
- Дюгонь 49, 109, 280
- Ежевидная форма организмов** 96, 98
- Еленкин 318
- Ерш 330, 388, 408
- Жаба-повитуха** 389
- Жаброногие 159
- Жгутиковые 23, 55, 65, 91, 99, 112, 113, 115, 120, 166, 191, 245, 246, 249, 277, 296, 297, 331, 337, 338, 352, 363, 373, 380, 388, 395, 397, 418, 447
- Жгуты 99, 100, 135
- Железо, значение для организма 223
- Железные воды 191, 192
- Железные организмы 193
- Железобактерии 191, 192, 201, 224, 266, 317, 384
- Жемчужница 399
- Жерех 407
- Жесткая флора 44
- Живар 334
- Живорождение у северных форм 334
- «Живцы» 262
- Жизнь, ее возникновение в море 37, 39, 180, 233, 385
- Жир, большие подножные скопления его 330, 331
- Жировка рыб 406
- Жировые включения 90
- Жорданов 28
- Жуванцы 110
- Жуки водные 101, 110, 117, 118, 150, 166, 180, 275, 281, 283, 317, 404
- Загрязнение водоемов** 11, 13, 22, 141, 158, 244 и сл.
- вторичное 246
- морских вод 249, 250
- Заднежаберные 401
- Заканывающиеся организмы 128, 129, 130, 131, 273, 371, 421
- Замор 257, 261, 262, 263, 268
- Замораживание организмов 67, 301
- Засадачки 421, 422, 423
- Засушливые зоны 164, 165
- Зацелен В. И. 427
- Защитное действие ионов 229 и сл.
- Звенигородская станция 16
- Зеленые водоросли 56 (табл.), 69, 90, 91, 94, 95, 143, 153, 159, 219, 240, 245, 246, 324, 348, 370, 372, 373—379, 395, 397, 404
- Зеленушка 56 (табл.), 401
- Зенкевич Л. А. 137, 138, 436, 450, 461
- Зиготы 333, 334
- Зимние почки 332
- Зимние формы планктона 322, 325
- Зимние пшца 333, 336, 388
- Зимородок 410
- Зимующие почки растений 332
- Зимова Е. С. 171
- Змеи 88, 102, 399
- Змеи водные 101, 102, 103, 109
- Зограф 17
- Золотая рыба 376, 390
- Зонтичные 62
- Зоны 49, 52
- Зооксантеллы 277
- Зоопланктон 132, 197, 201, 256, 270, 315, 322, 461
- Зоохлореллы 277
- Бостера 56 (табл.), 125, 126, 269, 374, 429
- Иванов** 194
- Иваки 400
- Иглокожные 41, 44, 77, 85, 119, 120, 123, 128, 130, 135, 136, 159, 161, 169, 193, 212, 222, 250, 273, 275, 311, 321, 329, 334, 335, 398, 400, 402, 408, 412, 445, 453
- Иглы 130, 131
- Идельсон М. С. 408, 409, 427
- Идеогонические виды 214, 215
- Идиографическая ступень 9, 10
- Известковые бактерии 218
- Известковые водоросли 63, 64

- 119, 121, 122, 153, 167, 194, 196, 218, 219, 222
- Замечивость флюктуирующая бентических организмов 119, 120
- Изобатный хвост 103
- Изопланкты 142
- Изоподы 161, 164, 269, 276, 310, 313, 364
- Изурье 50
- Икрометание рыб 32
- Ил озерный 254
- прудовой 235
- Иловые организмы 387
- Илоядные 416
- Илы 194 и сл., 195
- Иммигранты 179
- Индукция 33
- Интенсивность жизни, районы ее 145—147
- Интерферометр (водяной) Леве 157
- Инвауна 138
- Инфузории 62, 67, 94, 113, 115, 120, 126, 155, 169, 192, 230, 237, 245, 246, 249, 267, 271, 293, 294, 296, 297, 317, 330, 332, 340, 397, 409, 414, 419, 421
- ресничные 99, 101, 246, 275, 331, 420
- Инцистирование 331
- Иод в организмах 194
- значение для организмов 229
- Ионы, защитное действие 229
- Иорсенен 86
- Ихтиозавры 49, 82, 84, 103, 109, 111, 367, 422
- Иабомба 42
- Иалий в организмах 194
- значение для организмов 217
- как удобрение рыбных прудов 236, 237
- Калуга 406
- Кальмар 102, 406
- Кальциевые организмы 193, 194, 196, 218, 219, 233
- Кальций, значение для организмов 217—222
- как удобрение рыбных прудов 235, 236
- отложение его в скелете 329, 331
- Кальцифильные организмы 219
- Камбала 13, 32, 56 (табл.), 75, 87, 90, 95, 128, 129, 133, 163, 184, 201, 214, 265, 266, 339, 371, 375, 376, 412, 426, 438, 440, 460, 461
- Камбаловые 330, 408
- Каммерер 367
- Камыш 44, 159, 236
- Канализационные воды 248
- Каплевидная форма тела 49
- Карась 63, 246, 262
- Кардиды 174
- Карп 26, 63, 64, 84, 88, 103, 238, 246, 265, 266, 335, 339, 388, 389, 405, 406, 407
- Карповые 67, 83, 119, 160, 314, 407, 440
- Касатка 412
- Катадромия 169
- Катаробия 244
- Катаробиянты 22
- Катушка 406
- Кашалот 108, 280, 331, 421
- Кашкаров Д. Н. 53
- Кета 406
- Кефаль 163, 409
- Кияки 411
- Киленогие моллюски 76, 85, 159, 196, 307, 363, 369, 402
- Килы 113, 115
- Кильки 311, 359, 426
- Кипарис болотный 180
- Кислород в водных бассейнах 256
- вертикальное распределение в водоемах 344
- влияние на распределение организмов 270, 271
- Кислород, дефицит его в водных бассейнах 253, 256
- «дыхательное значение» его 266
- количество его в воде 251, 252
- потребители его 254
- производители его 251
- производство и потребление его в водоемах 253, 254, 266, 268, 406
- распределение его в морских бассейнах 254, 255
- Кислые полионные бассейны 296
- Кит голубой 412
- гренландский 108, 111, 280, 330, 412
- синий 280
- Китовый ус 413, 418, 419
- Китообразные 100, 101, 103, 106, 115, 278, 280, 386, 409, 411
- Киты 41, 49, 63, 82, 84, 88, 90, 99, 106—109, 111, 121, 171, 279, 280, 311, 325, 367, 397
- беззубые 78, 279, 280, 410, 412, 413, 414, 418, 419
- зубатые 280, 412, 413, 421
- ископаемые 102
- Кишечножаберные 159
- Кишечнополостные 41, 99, 120, 162, 179, 212, 273, 277, 334, 376, 381, 397, 398, 400, 414
- Кладофора 237
- Кларк 219
- Клаве 143
- Клещ прудовой 151
- ручьевой 151
- Клещи водные 98, 148, 150, 273, 275, 336, 337, 340
- Клидоциль 414
- Климат, колебания его в истории земли 308
- Клубеньковые бактерии 224, 240
- Клюква 73
- Ключи, распределение кислорода в них 260, 261
- Ключович Н. М. 35, 158, 359, 453
- Клюш 222
- «Ковалевский», судно Мурманской станции 24
- Севастопольской станции 22
- Кожки 47
- Кокколитофориды 91, 92, 142, 218, 219, 331, 393, 402, 418, 429
- Кокколиды 218
- Кокциды 121
- Количество видов, убыль его в верховьях рек 147
- Коловратки 55, 62, 63, 66, 67, 68, 71, 91, 94, 115, 140, 160, 166, 169, 180, 237, 245, 246, 249, 258, 267, 271, 294, 296, 301, 315, 317, 318, 322, 326, 328, 333, 336—338, 345, 372, 386, 399, 402, 407, 410, 414, 417, 419, 421, 430, 447, 448
- Колональные организмы 121
- Колькитц 18, 27, 244, 448
- Кольраши 156
- Кольчатые черви 164, 212, 273, 381, 397, 400
- Кольчеперые рыбы 330
- Кольчатые формы организмов 96, 98
- Колошка 166, 246
- Комары 62, 117, 119, 166, 180, 278, 282, 414, 416, 419
- Кон 18
- Конвергенция 48, 49, 50, 94 и сл., 101, 108, 109, 112, 115, 123, 129, 134, 379, 422, 423
- Конгерии 173
- Консументы 245, 385, 387
- Конусовидная форма 122
- Конфервовые водоросли 193
- Концентрация водородных ионов 285 и сл.
- Конъюгаты 136, 333
- Кораллиновые тротуары 378
- Кораллоцидная форма 122
- Коралловодная форма 122, 123
- Коралловые полипы 159, 169, 307, 308, 329
- их геологическое прошлое 308
- область их распространения 305, 307
- Коралловые рифы 122, 331, 371
- их геологическое прошлое 121
- Кораллы 36, 81, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 151, 152, 193, 194, 218, 221, 229, 305, 308, 319, 371, 372, 380, 395, 400, 401, 404, 407, 414
- Коретра 388
- Кореножки 45, 62, 67, 71, 72, 73, 82, 88, 98, 120, 135, 147, 160, 169, 193, 194, 196, 222, 246, 296, 297, 307, 317, 329, 331, 397, 400, 413, 418
- Корнерот 396
- Корюшка 178, 184, 408
- Корюшка морская 63
- Космополитические формы 160, 161, 303, 304, 312, 314, 315, 317, 320
- Костистые рыбы 148, 214, 277, 422
- Костичев С. 224
- Котки 109
- Краб японский 329
- Крабы 56 (табл.), 70, 81, 96, 110, 119, 128, 134, 137, 147, 150, 164, 213, 250, 259, 266, 273, 274, 276, 311, 313, 321, 335, 369, 374, 399, 403, 404, 412, 446
- Кравков 69
- Красная глина 194, 196, 435, 436
- Красная рыба 389
- Красноперка 387, 400
- Красные водоросли 56 (табл.), 127, 159, 167, 219, 309, 348, 370, 374, 377, 378, 379, 384, 397
- Креветки 56 (табл.), 58, 75, 77, 79, 147, 164, 178, 180, 185, 265, 266, 307, 311, 317, 329, 368, 373, 403, 407, 412
- Кремневые организмы 193, 196
- Крепс 227
- Кретчмер 328
- Крипланктон 338
- Криптофильные организмы 319
- Криптозоаны 254, 379
- Крог А. 395
- Круговая кривая 341
- Крозье 342
- Крокодилы 109, 280, 313, 405
- Кроне 222
- Крохаль 410
- Круглые черви 71, 72, 162, 333, 397
- Крылоногие моллюски 85, 159, 196, 311, 331, 363
- Крыска 246, 278
- Ксероморфизм 74
- Ктенофоры 56 (табл.), 58, 76, 77, 94, 99, 135, 265, 312, 322, 380, 400, 401, 402, 414, 446
- Кувшинка белая 284
- Кувшинки 44, 159, 201
- Кузовки 182
- Кулики 411
- Кун 48
- Кустовидная форма тела 98
- Кухонные отбросы 12
- Лабиринтовые рыбы 278
- Ламантии 109, 279, 313
- Ламинарии 215
- Лангуст 134
- Ланцетник 265
- Ластогоние моллюски 411, 411
- Ласты 99, 101, 105, 107, 109, 111
- Лаутерборн 192
- Лебеди 410
- Лев Ж. 230, 231, 318, 354—356
- Левенчук 67
- Легочные моллюски 41, 82, 159, 278
- «Ледяные» органы 336

- Лемминги 411
 Ленивые 69
 Лептец широкий 23
 Лены 139
 Лептодора 86, 409
 Летальные границы жизни 45
 Летние формы планктона 322, 325
 Летование 240
 Летучие рыбы 103, 104
 Лещ 389, 400, 407
 Лещи морские 387, 400
 Либих 29
 Лициенталь 105
 Лимнология 9
 Лимнологическая ступень 9, 10
 Лимнология 9, 12
 — региональная 15
 Лимномезогаляинные бассейны 167, 168
 Лимнополигаляинные бассейны 167, 168
 Лимнострогаляинные организмы 169
 Лимноультрагаляинные бассейны 167, 168
 Линнеевский вид 28
 Линнеон 28
 Личь 246, 407
 Листоногие раки 36, 399, 400, 414
 Листья, влияние водного образа жизни на их форму 41, 42, 43
 Литоральные организмы 277
 Литостиль 76
 Литогамные водоросли 127, 219
 Литторина 172
 Личинки летние 283
 — осенние 283
 Ловен 175
 Ловчие воронки 420
 — сети 419, 420
 Локальные формы 160
 Ломан 48, 310, 352, 443, 445, 461
 Лососевые 63, 147, 339, 406, 407, 411, 432
 Лососи 84, 169, 214, 388, 389, 431
 Лотце 222, 233
 Лузжанка 282
 Луна-рыба 90 407
 Лупдбек 449, 450, 460
 Лютик водной 41, 42, 43
 Лягушечник 90
 Лягушка 43, 58, 64, 69, 148, 214, 215, 217, 246, 299, 301, 317, 318, 330, 341, 399, 406, 407, 411
 Магниево-организмы 193, 222
 Магний, значение для организма 222
 — угнетающее действие на организмы 222
 Мадрепоры 222
 Мак Интом 12
 Мак Каллум 223, 233
 Мак Клендон 232
 Макрель 105, 409
 Макропланктон 90
 Макроподы 278, 376
 «Макрослоистость кислорода» 357
 Малоцетинковые черви 67, 71, 159, 267, 332, 363
 Малярийный комар 24, 141
 Мангровые заросли 125, 126, 127
 Мангровые растения 284
 Манник 201
 Мантйные глаза 362, 363
 Марганец в организмах 194
 Марсон 18, 244
 Мартенс 313
 Мартынов А. В. 180
 Марши 131
 Маскировка 374, 375
 Материновая ступень 49
 Материновый склон 50
 Мезопланктон 94
 Медведь белый 411
 Медузы 36, 56 (табл.), 58, 75, 77, 85, 86, 94, 112, 113, 167, 212, 213, 265, 307, 312, 322, 329, 359, 361, 363—365, 371—373, 380, 390, 400, 401, 404, 407, 409, 414, 445, 446
 Медь в организмах 194
 Мезо- 45
 Мезогаляинные бассейны 161, 163, 168
 Мезоинные бассейны 290
 Мезопланктон 91, 94
 Мезосапробные бассейны 22
 Мезосапробы 18, 22, 244 и сл.
 Мезосетон 420
 Мезотрофия 189, 190, 226, 244
 Мезофотный ярус планктона 353, 370
 Мерланг 426
 Меррей 218, 221
 Мери 139
 Мерцательные пластинки 99
 Металлимон 52, 258—260, 315
 Метан, количество его в воде 253
 Метаталасса 52
 «Метеор» 21
 Мезитонические виды 214
 Меч-рыба 326, 409, 422
 Мечехвост 356
 Мешковидная форма 50
 Миграции суточные планктона 359, 360, 361
 Мидевый пл 257
 Мииды 28, 31, 44, 56 (табл.), 121, 250, 265, 299, 399, 425
 Миизды 76, 108, 175, 183, 311, 359, 364, 365, 369, 382, 399, 407, 408, 416, 417, 426, 435
 Миклашевская Л. Г. 450*
 Мироводоемы 62
 Микрозоны 208, 209, 210
 Микропланктон 91, 94
 Минросетон 420
 «Микрослоистость кислорода» 257, 258
 Минсофронные растения 387
 Минога 406, 426
 «Мирные» животные 386
 — рыбы 406
 Митчерлих 29
 Михаэлиса способ определения pH 288, 289
 Млекопитающие водные 41, 69, 101, 179, 214, 264, 278, 330, 398, 400, 405, 411, 421, 426
 — — биполлярность 311
 — — особенности дыхания 279 и сл.
 Многоножки 273
 Многоцетинковые черви 161, 162, 274
 Модель Г. 160
 Мозазавр 111
 Мойна 412, 413
 Моллюски 36, 40, 41, 44, 55, 56 (табл.), 58, 63, 64, 66, 71, 75—78, 83, 85, 94, 98, 99, 101, 112, 115, 119, 120—122, 129, 133, 134, 141, 150, 159, 160, 162, 163, 169, 171, 175, 179, 182, 184, 193, 212, 214, 215, 218, 221, 222, 235, 127, 236, 245, 246, 250, 267, 269, 274, 275, 278, 299, 311, 313, 317, 319, 335, 336, 337, 354, 371, 372, 376, 380, 381, 387, 388, 397—412, 419, 421, 426, 429, 431, 450, 460
 — съедобные 12
 Монзакский океанографический институт 16
 Монофаги 386
 Моноциклические организмы 323
 Море, вертикальные зоны 49, 50, 51, 352 и сл.
 — окраска его 347, 348
 Моржи 107, 411, 412
 Морозова-Водяницкая Г. В. 170
 Морская вода 212
 — — изменение ее состава вследствие жизнедеятельности организмов 193 и сл.
 Морская вода, искусственная 232
 — — приспособление пресноводных организмов к жизни в ней 170
 — — состав ее 158, 187 и сл., 193
 — — сходство по составу с кровью и соками тела 212, 213, 222, 233
 — — физико-химические свойства 157
 Морская игла 32, 56 (табл.), 163, 401
 Морская корова 400
 Морская пшала 406
 Морская собачка 324
 Морские бассейны 157, 161, 163, 168
 — — состав населения 159 и сл.
 Морские воды, загрязнение их 249
 Морские козочки 404
 — организмы 167, 168, 180
 — — в пресной воде 170, 179, 182
 — — в солоноватоводных бассейнах 183
 — — переход к пресноводному образу жизни 181 и сл.
 Морские ежи 56 (табл.), 64, 76, 98, 127, 129, 130, 135, 213, 216, 217, 222, 274, 294, 297, 331, 334, 338, 340, 341, 386, 400, 406, 414, 426, 429, 446, 460
 — — влияние солевого состава и температуры на развитие их 218
 Морские звезды 75, 77, 83, 98, 100, 128, 135, 137, 265, 299, 310, 329, 334, 335, 348, 361, 378, 400, 404, 414, 426, 460, 461
 Морские лилии 120 121 123, 125, 426, 400, 403, 421
 Морской антел 402
 — гребешок 56 (табл.), 75, 113, 300
 — жолудь 404
 — заяц 397, 412
 — конек 56 (табл.), 103
 — котик 111, 411
 — летух 265
 — салат 399
 — слон 013, 311
 — таракан 175, 373, 399
 — финик 127, 028
 — чорт 98, 401, 402
 — язык 51, 134
 Москиты 419
 Мотыль 25, 132, 246
 Мох водный 153
 Мурепы 101, 103, 109
 «Мурман» 23
 Мурманская станция 16, 49
 Мускусная крыса 281, 283, 412
 Мухи 116, 117, 245, 146, 278, 282, 338, 407
 Мхи 69
 — листовые 59
 — печеночные 41
 Мшанки 44, 67, 85, 120—124, 148, 179, 161, 162, 193, 245, 246, 250, 332, 333, 419, 421
 Мюллер А. 18
 Мягкоперые 369
 Навага 408
 Нагон воды ветрами 139, 229, 303, 305
 Нагонный 69
 Налим морской 324
 Наземные организмы 36, 37
 Наннопланктон 91, 92, 94, 142, 307, 326, 345, 391, 392, 394, 414, 445, 447
 Нанносетон 414, 420
 Нансен Ф. 143, 337, 437, 450
 Нарвал 171, 412
 Наросты 121, 245, 387
 Население, влияние на количество его в бассейне исторических и других факторов 433

- Населения комплекс (см. Биопленозы) 450
Насекомоядные 411
Насекомоядные растения 62
Наскомые водные 41, 44, 55, 78, 101, 110, 115, 116, 159, 160, 180, 235, 240, 273, 275, 277, 278, 283, 301, 317, 336, 338, 387, 404, 409, 423
Натансон 453
Натриевые организмы 193
Натрий, значение для организмов 216
— накопление его в океане 217
Науманн 52, 197
Наутилус 88
Неаполитанская станция 15, 16, 17
Нейстон 47, 48, 55, 56, 115, 119
Нейтральные мезонинные бассейны 290
Некτικές организмы 84, 142
Нектонические организмы 120
Нектон 48
Нектофаги 386
Нельма 262
Нематоды 67, 192, 268, 338, 414
Немертины 67, 69, 70, 94, 119, 136, 159, 164, 269, 332, 363
Нептунова чаша 123
Нереида 358
Нефитические формы 145
Нефитический район 50
Несмачивающиеся организмы 116, 117, 118
Нефть, ее происхождение 204, 244, 257
Николаев А. В. 192
Нимфеи 91
Нитратные бактерии 225, 266, 385
Нитритные бактерии 225, 385
Нитрифицирующие бактерии 225, 384, 385
Нитрозные бактерии 385
Нитчатые водоросли 41, 237, 246, 386
Нитчатый планктон 314
Ноктилука (см. Ночесветка) 322, 446
Нотальные формы 303
Ночесветка 380, 400
Нуллипоровые банки 378
Нырок 410
Ньюпортская станция 17
«Обилие» какого-либо вида животных 441
Оболочки растений и животных, их солевая проницаемость 213, 272, 284
Оболочки 41, 77, 120, 121, 159, 162, 250, 275, 307, 380, 383, 398, 404, 414, 416, 421
Обрастания (оброс) 121, 245, 387
«Общности» коэффициент 442
Однодольные 159
Однодневки 78, 79, 117, 148, 150, 141, 246, 275, 276, 282, 317, 407
Однопроходные 412
Односторчатые 85, 136, 164, 273, 278, 282, 321, 329, 370, 400, 446, 453.
Одноядные 397, 386
Озера арктические 325
— балтийского типа 258, 259
— вертикальные зоны 49—52
— высокогорные 315, 325, 329, 372
— дистрофные 10
— зарастание их 55
— олиготрофные 10
— основные типы их 194 и сл., 257 и сл., 313
— пелагиаль 51
— переход одного типа в другой 207, 208
— прибрежная область в них 51
— распределение температур, кислорода и пр. 258, 259
— субальпийского типа 258, 259
Озера субарктические 325
— теплые 313
— торфяные 10
— тропические 313, 314
— умеренные 313
— — годовой ход температуры в них 315, 316
— холодные 313
— эвтрофные 10
Озерные отложения донные 202
— железистые 204
— — исторический ход их образования 208—210
— — карты их 205, 206
Озерные пруды 201
Океан, области, определяемые температурой верхних слоев 303 и сл., 305
Океанский район 50
Океанобиология 9
Океанологическая ступень 9, 10
Океанология 9, 12
Окисляемость органического вещества 242
Окраска гидробионтов 371 и сл., 377—379
Окская станция 16
Окунь 88, 278, 408
— морской 82
Олиго- 45
Олигогалинные бассейны 158, 163, 168
Олигосапробные бассейны 22
Олигосапробные организмы 18, 22, 153, 224 и сл.
Олиготрофия 189, 190, 225, 244
Олиготрофные бассейны 197—202, 207, 257—261, 268
Олигофотный ярус планктона 353, 370
Олигохеты 166, 401
Омар 119, 134, 179, 212, 213, 250, 265, 266, 330, 422, 423, 425
Ондатра 281, 283, 412
Опреснение, влияние его на организмы 182 и сл.
— способность водных организмов переносить его 170
Организм, мозаичность его 32
— скрытые потенции его 32
Организмы гетерогенные 32
— гомогенные 32
Органические удобрения 239, 240
Органическое вещество, содержание его в водных бассейнах 158, 242 и сл.
— — принос его в море реками 145
— — химич. определение его в растворах 242
Ортманн 312
Осадальщики 419—421
Осборн 384
Осетр 169, 407, 426
Осетровые 104, 406
Осмотическая зависимость и независимость организмов от окружающей среды 216
Осмотическое давление 215
«Осмотическое очоенение» 214
Осока 44, 74, 159, 201, 219, 236
Осолонение, влияние на организмы 182 и сл.
Остальд В. 85, 86, 91, 99
Остракоды 36, 63, 95, 164, 267, 329, 382
Острица 23
Осциллятори 399
Отливы 139, 140
Отложения морские 194 и сл.
— озерные 194 и сл.
— — их историческое прошлое 194 и сл.
— пресноводные 194 и сл.
Офюры 310, 381, 400, 406
Охотники 421, 422
рН 222, 285 и сл., 344, 440
— влияние на движение мерцательных ресниц мидий 299
рН, влияние на организмы 293 и сл.
— — на размножение и пр. 297 и сл.
— — на фагоцитоз сувоек 299
— — фотосинтетических процессов на рН 292
— зависимость от температуры 292
— — от организмов 291
— методы определения 288
— распределение в водных бассейнах 290
— сравнение рН внешней и внутренней среды 299
— суточные и годовые колебания 291, 292
Павловский Е. Н. 22
Пагон, 47, 55, 336, 337
Палоло 358, 363
Палочковидная форма организмов 94, 95, 96
Палтус 32, 330, 408, 412
Пальмовый вор 70, 276, 278, 399
Панцирь черепах, редукция его 112
Папоротники 41, 44, 69, 90
Паразиты 192, 387 289
Парамеция 100, 391, 395, 414, 421
Паращитные формы 94
Парнокопытные 412
Партеногенез 33, 327
— цикличность и ограничение его на севере 328
Паукообразные водные 159, 336
Парящие организмы 84
Пеганка 403
Пелагиаль 47—50, 53
Пелагические организмы 48
— отложения 194, 435
— яйца 324
Пелагос 48
Пелагида 179
Пеликаны 410, 411
Пелоген 210
Первичноводные организмы 41, 180, 320
«Первичные едоки» 384
Первопища, основной запас ее в водоеме 429
Перепончатокрылые 275, 407
Перселенцы 179
— активные 179
— пассивные 179
Пересолоненные бассейны 163, 168
Перидиней 91, 94, 96, 145, 245, 321, 322, 363, 373, 379, 380, 387, 397, 425, 426, 429
Перитриптон 403, 404
Перифитон 121
«Персей» 25
Перфильев Б. В. 201, 208, 209
Пескарь 262, 407
Петерсен 14, 243, 429, 450, 460
Петролизация водоемов 119
Пещелогония 185
Пещерные животные 363, 367 и сл.
Пигменты водорослей 368
— растений 384
Пикногон 329
Пища 143, 407—409
Пища-рыба 182, 422, 423
Пингвины 88, 90, 105, 106, 107, 109, 110, 411
Пирозомы 86, 112, 310, 380
Питание водных организмов растворенными в воде веществами 389 и сл.
Питательные вещества, растворенные в водных бассейнах 393 и сл.
Пища водных организмов 384 и сл.
— влияние на цикломорфоз 430
— — цикличность размножения 430
— вынужденная 388, 410, 440
— главная 388
— животная 400 и сл.

- Пища заменяющая 388
 — китов 413
 — круговорот ее 427, 428, 429
 — отношение к температуре 345
 — планктона, распределение ее по месяцам 439, 440
 — побочная 388
 — растительная 397
 — рыб, годовые колебания ее 28, 29
 — случайная 388
 — состав ее 397 и сл.
 — способылова ее животными 413 и сл.
 — трески 408, 409
 Пищеварение вне организма 396
 Пищевой дождь 392
 Пищевые организмы, химический состав их 424—426
 — ряды (цепи) 426
 Пивьяк цейлонская 70
 Пивьяк 25, 69, 101, 102, 119, 136, 150, 159, 163, 265, 277, 336, 362, 363, 401, 411, 424
 Планарии 64, 69, 70, 141, 147, 148, 149, 150, 294, 318, 363, 371
 Плавание 84 и сл.
 — активное 84 и сл., 99 и сл., 102
 — с помощью жгутов и ресниц 99 и сл.
 — с помощью мышц 100 и сл.
 — с помощью рычагов 110 и сл.
 — (движение) рыбы 104, 105
 — пассивное 84 и сл.
 — путем змеевидных движений 101
 — путем изгибания хвоста 101
 Плавательные перепонки 107, 112
 «Плавательные пузыри» водорослей 272
 Плавательный пузырь 87, 88
 — связь его со статическим аппаратом 83
 Плавики 99, 111, 115, 134
 — анальные 103
 — грудные 103
 — непарные 103
 — спинные 103
 — хвостовые 103
 — гипобатные 103
 — изобатные 103
 — эпобатные 103
 Плавулец 83, 118, 214, 262, 281, 282, 339, 396
 Плазма, удельный вес ее 84
 Плазмолит 213
 Планктонеры, их размеры 91
 Планктоническая сеть Нансена 26
 Планктонические календари 321
 Планктонические организмы 44, 84, 142
 Планктонические сети 26, 27, 92, 441
 Планктон 14, 47, 48, 55, 56, 85, 86, 90, 94, 97, 133, 140—145, 147, 228, 229, 236, 255—257, 260, 307, 310, 336, 348, 426, 438, 441
 — арктический 311
 — животный 315
 — растительный 315
 — вертикальные передвижения его 81
 — годовая производительность в прудах 241, 242
 — годовая смена его 315, 321, 322
 — годовой цикл изменений его 445
 — деление на ярусы по вертикали 353, 370
 — животный 315
 — как пища 388, 391, 398, 404 и сл., 408—412, 414, 418, 420, 421
 — колебания количества его 28, 29
 — количественное определение его 14
 Планктон морской, количество его 443—447
 — сезонные изменения его 446, 447
 — озер умеренной области 316
 — океанический, деление на ярусы 353
 — окраска планктонических животных 372
 — окрашивание им воды 373
 — отношение к физическим факторам среды 318, 352, 439
 — предтровой 414, 415
 — пресноводный, количество и сезонные изменения его 447, 448
 — распределение по вертикали 270
 — — — — — зимой 271
 — растительный 197—200, 229, 314, 315
 — свечение его 380
 — сетевой 447
 — суточные миграции его 359, 360, 361
 — теневой 352, 353
 — тропический 307
 — пресноводный 313
 — растительный 314
 — химический состав его 391—393, 424, 425, 447
 — центрифужный 418
 — цикличность его 315
 — формы весенне-осенние 322
 — — — — — зимние 322, 325, 326
 — — — — — летние 322, 325, 326
 — — — — — постоянные 322
 Планктоноядные 386, 404, 409
 Пластинчатоклювые 410
 Плевозавры 107
 Плейротомарии 135
 Плейстические организмы 44
 Плейстон 47, 48, 90, 372
 Пленская станция 17, 20
 Пленчатые 85, 126
 Плимутская морская лаборатория 16
 Пловучесть 85, 86, 342, 343
 Плоские черви 135
 Плетьва 75, 115, 388, 389, 400, 407
 Плотоядные растения 423, 424
 Поганки 106, 410
 Подбел 73
 Поденки 44, 132, 388
 Подземные воды, их население 367 и сл., 371
 — ручьи 182
 Подошны 332
 Подуры 116, 338
 Подуст 400
 Позвонки, увеличение их количества у северных рыб 330
 Пойкилоосмотические животные 211
 Пойкилотермные животные 320, 335
 Показательные организмы 244 и сл., 247
 Покровительственная окраска 371, 372, 375
 Покоящиеся споры 333
 Полевка 407
 «Полезные» животные 429, 460, 461
 Поли- 45
 Полигалинные бассейны 157, 163, 168
 Полигидрогенционные организмы 294
 Полионные бассейны 290
 Поликлады 182
 Поликсибионты 272
 Полипы 80, 85, 277, 370
 Полисапробные бассейны 22
 Полисапробы 18, 22, 244 и сл., 269
 Политрофия 189, 190, 226, 227, 244
 Полифемус 354
 Полифитный ярус планктона 353, 370
 Полихеты 94, 135, 170, 182, 222, 267, 270, 307, 311, 356, 358, 363, 400, 446
 Полициклические организмы 328
 Полосатик 63, 90, 280, 413
 Полуводные организмы 44
 Полупронизаемые перепонки амфибий 214
 Полусетевой планктон 353
 Поля орошения 248
 Полярный фронт 139, 436, 453
 Полярные воды, их население 309—311
 Поморники 411
 Пономарева 411
 Пост фон 210
 Постоянные формы планктона 322
 Потамопланктон 140
 Потенци организмов скрытых 31, 32
 Потребители органического вещества 385
 Преиндукция 33
 Пресноводная фауна, древность ее 180
 — происхождение ее 180 и сл.
 Пресноводные бассейны 158, 161, 163, 168
 — кратковременность их существования 161
 — состав населения 159 и сл.
 — спектры солей 190
 Пресноводные выходы в солоноватоводных бассейнах 162, 164, 166
 — организмы 167, 168, 180
 — выживание в соленой воде 170
 — — — — — разнообразие вариаций у них 160, 161
 — — — — — широкое географическое распространение 160
 Пресные воды, температурный диапазон и население 313 и сл.
 — — — — — вертикальные районы, определяемые светом 352 и сл.
 Прибрежные воды, отношение их населения к температуре 319
 Прибой 139
 Прибойная зона, население ее 44
 Приливо-отливная зона, население ее 43, 44, 267, 277, 310
 Приливы 139, 140
 Прикрепленные формы (см. также Сидячие формы) 120, 123, 124, 269, 420
 Присаивание водных организмов к субстрату 150
 Присоски 137, 150
 Продуктивность в прибрежных областях, причины повышения ее 436, 437
 Продукция 442
 — конечная 459 и сл.
 — первичная 459 и сл.
 — потенциальная 443
 — промежуточная 459 и сл.
 — рыбная в озерах 447
 — рыбоводных прудов 447
 — соотношение с биомассой 461
 — сравнение продукции ряда бассейнов 443 и сл.
 Продукты 245, 384, 385, 387
 Прозрачность водных бассейнов 351, 352
 Прозрачные организмы 86, 371, 372
 Производители органического вещества 384, 385
 Производительность Азовского моря 453, 455, 456
 — Баренцова моря 450, 452, 453, 454
 — водоемов 12, 20—22, 384, 433 и сл.
 — — — — — и биоценозы 440 и сл.
 — годовая растений и животных и отношение между ними 459, 460
 — Каспийского моря 455, 457
 — моря 14
 — рыбоводных прудов 458

- Проницаемость оболочек 213, 272, 284
- Простейшие 23, 41, 55, 67, 72, 90, 91, 112, 120, 135, 269, 273, 277, 294, 331, 336, 363, 386, 397—400, 405, 414, 423, 437
- Протей 367, 368
- Протококковые 41, 71, 91, 94, 170, 291, 316, 386
- Протококкус 219
- Прототрофные организмы 384
- Прудовик малый 23
— озерный 64
- Прыгун 127
— ильный 366
- Прыгунцы 110
- Псаммон 70, 71 и сл.
— глубинный 72, 73
- Псевдоредикты 179, 185
- Психида 70
- Психоды 248
- Психофильные организмы 192
- Птероподовый ил 194, 195, 196, 435
- Птицы водные 105, 110, 112, 214, 278, 398, 399, 407, 410, 421
- Пузырчатка 126, 333, 423
- Пума 366, 367
- Пурпурные бактерии 191, 254
- Пухокрылые 44, 63
- Пушица 74
- Рабберфер 312
- «Пыльцевой спектр» 210
- Радлиметр 350, 351
- Роттер 244, 388—391, 394, 395
- Равноногие раки 400**
- Радиолярии 75, 85, 94, 98, 159, 169, 193, 196, 277, 343, 353, 370, 397, 429
- Радиоляриевый ил 194, 195, 196, 197, 435
- Разлив рек 246, 247
- Размножение 331 и сл.
- Размножение, периоды его 323, 324
— устойчивые и неустойчивые периоды 33
- Рак-отшельник 56 (табл.), 70, 71, 259, 311
— речной 134, 184, 214, 276
— пещерный 363, 369
- Раковины моллюсков, годичные дуги на них 431, 432
- Ракообразные 41, 49, 55, 58, 65, 71, 75—77, 85, 87, 90, 91, 94, 98, 109, 110, 115, 119, 120, 123, 134, 140, 159, 160, 162—164, 179, 182, 184, 185, 194, 204, 212, 221, 236, 245, 246, 250, 260, 267, 273, 275, 294, 296, 297, 299, 301, 307, 310, 311, 314, 316, 317, 331, 333, 336, 349, 364, 369, 371, 372, 376, 379, 380, 381, 383, 387, 397—399, 403, 404, 406, 407, 408, 410, 411, 412, 414, 421, 423, 426, 427, 429, 430, 448, 460
- Ракушковые раки 117, 267, 317
- Распространение организмов 140
— пресноводных организмов 161
- Растения водные 91, 126, 147, 159, 215, 219, 245, 291, 332 и сл., 336
— — вегетация под льдом 283
— — приспособление к движению воды 152
— — приспособления к газообмену 283, 284
— — цветящиеся 381
- Растительные 386, 387
- Расы 28, 143
- Рдест 44, 159, 333
- «Ржавец» 262, 263
- Реактивное движение 112, 113
- Ревровики 85
- Ревсивный удар 113, 417
- Регенерация 80, 340
- Региональные организмы 160
- Редукенты 387
- Редукция организма 332
- Резвой 54
- Реки, распределение кислорода в них 260, 261
— — скорость течения в них 140
- Реликты 162, 175, 178, 179, 180, 268, 312, 314, 317
— — адаптивные 178, 180, 181
— — консервативные 178
- Ремнец 410
- Реньяр 83
- Ретроанизм 147
- Реофильные организмы 148, 150
- Рептилии 69, 101, 111, 179, 214, 278, 335, 398, 399, 400, 405, 422
- Ресницы 99, 100
- Реснички 135, 136
- Ресничное движение 135
- Ресничные инфузории см. Инфузории
- Ресничные черви 71, 135, 136, 162, 164, 169, 282, 319, 333, 363, 395
- Ризостома 390
- Ризофора 127
- Ришта 23
- Рогоз 284
- Роголист 126, 246
- Розе 360
- Ролан 222
- Рост 185, 440
- Росанка 74
- Рубинштейн Д. Л. 231
- Рудисты 123
- Руконогие 120, 159
- Рули 112, 113, 115, 325, 326
- Руттнер 266
- Ручейники 44, 121, 132, 147, 148, 150, 151, 185, 275, 337, 407, 411, 418, 419
- Рыба как пища 20
— — количество на 1 га водного бассейна 20, 21
- Рыбец 400
- Рыбий жир 20, 90
- Рыбная продукция в морях и пресных водоемах 455
- Рыбные запасы 13
— — промыслы 146
- Рыбоводные пруды 248
— — годовая производительность 458
— — изменение состава населения при удобрении 240—242
— — прирост рыбы в удобренных прудах 234
— — прирост в удобренных и не-удобренных прудах 234, 239
— — спуск их 337
— — удобрение их 234 и сл.
- Рыболовство 12, 14, 15
— — падение его 11, 13
— — размер уловов рыбы 19
- Рыбы 41, 44, 49, 50, 58, 66, 67, 71, 75, 76, 81—83, 86—90, 94, 100—106, 109, 112, 114, 115, 119, 147, 148, 159, 162, 163, 179, 191, 235, 245, 246, 250, 262, 266, 269, 273, 277, 297, 299, 301, 307, 311—314, 317, 321, 324, 326, 335, 339, 363, 364—369, 371—373, 376—377, 379—387, 386—389, 397—400, 403—409, 412, 414, 418, 421, 423, 426, 431, 434, 435, 446, 459, 460, 461
— — как промежуточные хозяева гидр 23
— — морские 161
— — пресноводные 161
- Рыпушка 25, 408, 455
- Рыска 90
- Савка 410**
- Сагитта 85, 86, 108, 307, 312, 400, 401
- Сазан 406, 426
- Саламандра 148, 273
- Сальпы 58, 75, 85, 86, 94, 96, 112, 265, 307, 310, 380, 390
- Самозагрязнение водоемов 246, 247
- Самоочищение рек 18, 244 и сл., 247
- Саярность 244
- Саярные бассейны 158, 159
— — организмы 141, 246
- Саярпеллевый ил 254
- Саярпеллеты 203, 204
- Саярпели 10, 194 и сл., 203, 204, 207, 208, 210
— — кремнистые 204
— — лечебное значение их 211
— — прикладное значение их 210 и сл.
— — продукты их перегонки 211
— — сухая перегонка их 211
- Саярфиты 387
- Сардинка 409
- Саргассум 147
- Сардиночные промысла 146
- Свал 50
- Сверлящие организмы 127, 128, 129, 371
- Светящиеся бактерии 383
— — организмы 379 и сл.
— — органы 364, 365
- Свет, взаимоотношения с водными организмами 346 и сл.
— — органы восприятия его 361 и сл., 358
— — проникновение в глубь водных бассейнов 350, 351
— — распределение его в воде 346 и сл.
— — сезонное распределение его в море 349
- Световой диапазон водных бассейнов 346 и сл.
- Световой планктон 353
- Светлолюбивые организмы 349, 377
- Свечение моря 379 и сл.
- Свечения органы 381, 382
- Сгон воды ветрами 139, 229, 303
- Севастопольская станция 16, 17, 18
- Севрюга 60, 407, 431
- Седиментаторы 419
- Седьяшко 333
- Сезонные вариации 142, 324 и сл.
— — формы 324 и сл.
— — явления в жизни водоемов 320 и сл.
— — — гидробионтов 323 и сл.
- Селахии 90, 148
- Сельские 83, 90
- Сельди 13, 32, 169, 330, 400, 402, 406—410, 412, 425—427, 431, 438, 460
— — расы их 28, 30
- Сельдяной король 87
- Семга 32
- Семпер 64
- Сепия 128, 133, 134, 250
- Септиктагии 247, 248
- Сердцевидка 12
- Сервенса способ определения pH 288
- Серные воды 190
- Серобактерии (серные бактерии) 191, 245, 246, 249, 254, 266, 317, 384
- Сероводород в термах 317
— — действие на организмы 253
— — количество его в воде 252, 253
- Сероводородное брожение 147, 168, 190, 244, 255 и сл., 257
- Сероводородные бактерии 56 (табл.)
- Серпулиды 331
- Сессильные формы 120
- Сестон 47, 56, 398, 414
- Сестофаги 386
- Сивуч 311, 411
- Сиг волховский 25
— — чудской 25
- Сиги 63, 160, 169, 386, 408, 409, 410, 426, 435
- Сиговые 262, 263
- Сидеротрофные озера 201
- Сидящие организмы 120, 307, 397, 414

- Сидячие организмы, приспособленность к анаэробным условиям 269
 — упрощение формы и организации 120 и сл.
 Силикофлагеллаты 91
 Симбиоз водорослей и животных 277
 — внутриклеточный 395
 Симулии 419
 Синапта 76, 77, 100
 Синевеленые 69, 72, 90, 95, 96, 97, 191, 192, 204, 246, 291, 352, 373, 378, 384, 397, 407, 424, 447, 448
 Сиреновые 108, 280
 Сирены 88, 107, 108, 111, 400, 412, 426
 Сифоней 215
 Сифонофоры 44, 85, 88, 90, 94, 121, 143, 159, 307, 310, 312, 363, 372, 373, 402, 413, 414
 Складовский С. Н. 9, 294
 Скатовидная форма 50
 Скаты 50, 87, 102, 104, 133, 159, 182, 214, 313, 406, 422, 423
 Скелет плавающих животных, уменьшение веса его 87
 Скользящее движение 135
 Скупа 410
 Скумбрия 409
 Скумбрия 87, 90, 115, 406, 426
 Слабосоленые озера 190
 Слепни 24
 Слизистые образования 91
 Слизистые капсулы 332
 Слизь двигательная 137
 — как осмотическая защита 215
 Слоистость, обратная 316
 — прямая 315, 316
 Слуховые органы 78
 Смазывающиеся организмы 116, 117, 118, 119
 Смирнов Н. А. 32
 Снеток 25, 63, 184, 409, 455
 Совинский В. К. 170
 Совы 369
 Соки тела животных, сходство их по солёности с морской водой 212, 213
 Солеводные организмы 166
 Соленоозерные организмы 168
 Солёность 9, 105 и сл., 319
 — вертикальное распределение в водоёмах 344
 — влияние на изменение формы 182, 183
 — — — — — размеров 184
 — и физические свойства морской воды 157
 — материковых озёр 165
 — морей и океанов 157
 — непостоянство ее 171 и сл.
 — обозначение ее 156, 157
 — озер и рек 158
 — отношение к ней организмов при разных температурах 343, 344
 — распределение ее по бассейнам 157
 — роль отдельных элементов ее 216 и сл.
 — солоноватоводных бассейнов 161, 162
 Солёные озера 163
 — материковые 164, 168
 — морские 163, 168, 182
 Соли, образование их на дне бассейнов 145
 — принос их в море реками 145
 Солнечники 67, 75, 159, 237, 246, 277, 331, 397
 Солоноватоводные бассейны 161, 163, 168
 — количество видов в них 161, 162
 — состав населения 162, 163
 Солоноватоводные организмы 163, 168, 314
 Соляные промыслы 163, 164
 Сом 63, 407
 Сомовые 314
 Сообщество 9
 — водных организмов 11
- Сороба 262
 Сосальщичи 215
 Спатагиды 129, 130
 Спермацет 331
 Спиральная форма организмов 114, 115
 Спиригира 89, 237
 Спиртовой вес животных 450
 Сплюснутая форма организмов 148—152
 Споры 99, 144, 161
 Спуск прудов 240
 Среда внешняя 40, 41
 — внутренняя 40
 — промежуточная 40
 Сроствочелюстные 75, 407
 Стабилизаторы 112, 113, 115, 325, 326
 Стагнация зямия 259, 316
 — летняя 259, 315, 316
 Статические органы 76 и сл., 78
 Статоакустические органы 76
 Статобласти 67, 161, 332, 333
 Статокринты 76, 77
 Статолиты 77, 78, 79
 Статоцисты 76, 77, 81
 Стено- 45
 Стенобатные организмы 45, 81
 Стеногалинные организмы 45, 169, 170, 214
 Стенозонный 45
 Стенозонные организмы 46, 293
 Стенооикитные организмы 46
 Стеноосибиты 46, 272
 Стеноокисленные организмы 46, 272
 Стеноолиготермные организмы 379
 Стеноолиготермные организмы 379
 Стенопластичность 46
 Стенотермные организмы 46, 180, 307, 310, 312, 313, 314, 316, 319
 Стенотермия 82
 Стенотопный 45
 Стенотрофные организмы 449
 Стенофаги 46, 386, 397
 Стенофотные организмы 46, 349, 370
 Стентор 421
 Стрептопризм 81, 137
 Стерильность 246, 407
 Стигмы 362, 363
 Стиллипланктон 94
 Сточные воды 268
 — — — — — биологическая очистка их 247 и сл.
 Стойкие стадии 331 и сл.
 — яйца 67, 63, 161, 327, 328, 332, 333, 337
 Стратосфера (в океане) 139
 Стрекательные капсулы 414
 Стрекозы 44, 66, 112, 103, 117, 150, 151, 180, 246, 273, 275, 276, 282, 294, 337, 404, 407
 Стреполист 41, 42, 236, 333
 Строганов С. Н. 248
 Стромбусы 134
 Студеные образования 91
 Стюарта органы 274
 Субарктические формы 304, 311, 320
 Суббореальные формы 311
 Субтропические формы 320
 Сувоика 83, 299
 Судак 408, 426
 «Сущность» 442
 Султанка 56 (табл.), 250, 265, 266, 323, 324, 407
 Сульфатные воды 191
 Сухость физиологическая 73, 74
 Сфагновые озера 155
 Сфагнум 236
 Сферидии 76
 Сферический планктон 94
 Сеплянки 71
 Спифомедузы 159, 362
 Сцифополипы 332
- Табак 40
 Тазовые кости 108
 — — — — — редукция их у сирен 108, 109
- Тапиры 65
 Танатоценоз 54
 Танитаравские озера 268
 Тардиграды (см. Тихоходки) 62, 67
 Телескопические глаза 363, 366, 369, 370
 Температура, вертикальное распределение в водоёмах 344
 — влияние на живорождение и уход за потомством 334
 — — на образ жизни 334, 335
 — — на продолжительность жизни 341, 342
 — — на развитие 334, 341
 — — на размножение 331, 332, 333, 334
 — — на распределение гидробионтов 335
 — — на скорость жизненных процессов 342
 — — на форму тела 329, 330, 331
 — восприятие ее 318
 — глубин океана 303
 — диапазон ее в водных бассейнах 300 и сл.
 — как регулятор населения вод- 437
 — отношение к пловучести организмов 342, 343
 — предельная для жизни 317, 318, 335, 336
 — распределение по глубинам моря 304
 — распределение по поверхности океана 301, 302, 303
 — роль ее в строении и жизни гидробионтов 320 и сл.
 — тела водных организмов 335
 Температурные области океана 303, 305
 Температурный диапазон высокогорных озёр 315
 — — — — — горячих, бассейнов и источников 317, 318
 — — — — — морских вод 301 и сл.
 — — — — — общий 300, 301
 — — — — — пресных вод 313—317
 Температурный коэффициент Вант Гоффа 338 и сл.
 Теневой планктон 352, 353, 392
 Тепловодные организмы 222, 329, 330
 Теплолюбивые организмы 307, 319, 342, 343
 Термическая независимость организмов 216
 Термопатия 46
 Термотропизм 318
 Термофильные организмы 319
 Термофобные организмы 319
 Термы, их население 317
 Терригенные отложения 435, 436
 Тетракораллы 124
 Течения морские 138 и сл., 306, 319, 320, 437, 444
 — — — — — перенос ими планктонических форм 144
 Тинеманн Авг. 11, 12, 31, 35, 46, 52, 201, 352, 441
 Тихоходки (см. Тардиграды) 66, 337
 Торпедная форма тела 49, 50, 100 и сл., 106
 Топографические факторы 11
 Трал Сибиги 27
 Трансгрессии моря 171—175, 181, 182
 Трансплантация 69
 Трахимедузы 76
 Треска 13, 143, 168, 319, 335, 339, 401, 408, 409, 411, 426, 460, 461
 Тресковые 90, 324, 408
 Тригла 90
 Тридакна 331
 Трилобиты 36, 88, 133, 134, 180, 422, 423
 Триптон 47, 56
 Трифон 45, 246, 282
 Трифоль 74

- Трихоцисты 396, 414
Тропические формы 303, 320
Тропические воды 306
— их население 306 и сл.
— количественная бедность их населения 307
— обилие и разнообразие родов и видов 307
Тропосфера (в океане) 139
Тростник 201
Трофогенный слой озера 434, 435
Трофология 384
Трофолотный слой озера 435
Трохофорные личинки 275
Трухусы 135
Трубач 420
Трубчатые образования 123, 124
Трубчатые черви 76, 362
«Труноеды» 437
Тубифидии 132, 254
Тунец 87, 115, 335, 409
Турбелларии 67, 119
Турпоны 332, 333
Тушки 410
Туфелька 83, 420
Тюлени 88, 90, 91, 93, 107, 108, 171, 279, 280, 330, 366, 367, 406, 411, 412, 423, 426
— ушастые 107, 411
Тяжелая вода 39, 40
- У**
Убиквиты 45, 65
Углекислота
— вертикальное распределение в водоемах 344
— действие на водных животных 252, 268, 269
— количество ее в воде 251, 252
— круговорот ее в природе 253
— недостающая 290
— производители ее в воде 251
— связанная 289
Угри 32, 71, 99, 101, 103—105, 169, 214, 215, 246, 388, 431
Удобрение прудов 15, 227, 234 и сл., 239, 240
Узкоглубинные организмы 81
Узкокислородные организмы 272
Узкопресноводные организмы 169
Узкосветовые организмы 370
Узкосолевые организмы 169
Узкотепловые организмы 307, 310, 349
Узкоядные организмы 386
Уклейка 246, 388
Укус, население его 192
Ульва 250, 400
Ультрагалинные бассейны 163, 168
— организмы 163
Ультрасетоп 414, 420
Ультрафилтрация 393
Ультраэврийонные организмы 294
Умеренные воды, их население 309—311
Универсальные организмы 160
Уплотненные формы 133
Уруть 333
Усач 407
Усоногие раки 56 (табл.), 123, 414, 445
Усонский Е. Е. 293
Устрицы 12, 56 (табл.), 75, 120, 127, 194, 221, 250, 264, 265, 269, 319, 371, 399, 402, 421, 425, 426
Устричные банки 211
Утермоль
Утки 410
Утконос 412
- Ф**
Фазеолина 56 (табл.)
Фазеолиновый ил 257
Факторы среды 28—31, 45
Фасциолы 130
Физиографические факторы 11
Филлофора 194
Филлофорное поле 378
Фильтраторы 414
Фильтровальщики активные 414, 415, 416, 417, 418, 420
— пассивные 418, 419, 420
Фильтрующий аппарат аппендикулярный 92
Фитопланктон 132, 197, 201, 243, 260, 292, 310, 426, 439, 461
Фламинго 411
Фолатиды 127, 382
Фораминиферы 397
Форель 25, 103, 246, 265, 317, 335, 339, 406, 407
Фосфор в водных бассейнах 227, 228, 229
— значение для организмов 227—229
— как удобрение для рыбных прудов 227, 237, 238
«Фосфоресценция моря» 380
Фотоморфозы 153
Фотосинтез растений 385
Фотостагический аппарат 75, 77
Фототаксис, изменение его при различных рН 293
Фототропизм 354 и сл., 359
— зависимость от факторов среды 356, 357
— и геотропизм 357
— при двух источниках света 357, 358
Фотофобные организмы 349
Фригидии 66
Фукусы 43, 44, 121, 170, 193, 216
- Х**
Хамса 311, 320, 407—409
Харовые 236, 333, 334
Хвост 99, 109
Хвостовой веер 108
Хвостовой плавник 106, 108, 109
Хвощи 74, 193, 201, 236, 237
Хемосинтезирующие бактерии 384
Хетопланктон 96
Химеры 148
Хирономиды 71, 268, 294, 387, 450
Хирономусы 63, 150, 388, 407, 435
«Хирономусные озера» 268
Хитоны 77, 362, 364
Хищники 386
Хищные 411
Хлоридные воды 190
Хоботные насекомые 121
Холодолюбивые организмы 180, 192, 310, 312, 314, 316, 319, 329, 330, 332, 342, 343
Хорология 10
Хризогория 125
Хризомонады 55, 245, 379
Хроматическая адаптация организмов 378
Хроматофоры 373 и сл., 374
Хромулины 254
Хрящевые рыбы 159
- Ц**
Цаплевые 411
Цапли 410, 411
Цахарис 12, 17, 35, 67
Цвета, различение их водными животными 377
Цветение воды 95, 246, 323, 373
Ценографическая ступень 9, 10
Ценья карликовый 23
Церкарии 23, 24, 215
Циановокислые бактерии 191
Циановые 71, 85, 89, 91, 191, 202, 317, 338, 352, 373, 379, 419, 460
Цикломорфоз 142, 315, 324, 325, 326, 327, 345, 430 и сл.
Циклопы 23, 83, 246, 337, 387, 388, 404, 269
Цистозира 269
Цистофлагеллаты 112, 380
Цисты 23, 67, 144, 332—334, 326, 340
Циркуляция весения 259
— — полная 316
— воды в океане вертикальная 139, 146, 147
— зимняя частичная 316
— летняя частичная 316
— осенняя 259, 270, 271
— — полная 316
Циркумпольные виды 314
- Ч**
Чайки 411
Частуха 236
Частуховые 41
«Челленджер» 21
Червеобразные 398, 401
Червецы 121
Черви 49, 55, 62, 67, 77, 83, 85, 98, 99, 100, 101, 109, 115, 120, 121, 122, 124, 127, 129, 131, 140, 159, 163, 167, 179, 194, 235, 245, 246, 248—250, 269, 274, 277, 282, 299, 301, 310, 317, 321, 322, 329, 331, 336, 338, 345, 364, 370, 376, 381, 397—400, 402, 404, 406—408, 411, 414, 421, 423, 445, 453
— низшие 56 (табл.)
— паразитические 23
Черета 42, 43
Черешахи 88, 105, 107, 111, 126, 313, 335, 400, 405
— морские 107
Черная рыба 262
Черное море, биосенозы его 54, 55, табл. при стр. 56
Чешуя рыб, годовые кольца на ней 431, 432
Чистинки 105, 410
Членистоногие водные 110, 159, 317
Чугунов Н. Л. 427, 450, 453
- Ш**
Шаровидные глаза 364
Шаровидная форма организмов 94, 95
Шемал 407
Шеффелт 237
Шип 407
Широкоглубинные организмы 81
Ширококислородные организмы 272
Широководные организмы 370
Широкосолевые организмы 32, 169
Широкотепловые организмы 310, 319
Широкоядные организмы 386
Шманевич 344
Шорьин А. 46, 442
Шпроты 32, 311, 400
Штрам 57
Шрейкин В. В. 104, 105
- Щ**
Щелочной резерв 286, 292
Щелочные воды 492
Щелочные полигонные бассейны 290
Щетинконогие черви 136, 159
Щетинчелюстные 159
Щука 364, 366, 407, 422
Щуальцики 413, 414
- Э**
Эвглена зеленая 354
— кровавая 372
Эври- 45
Эврибатные организмы 45, 81
Эвригалинные организмы 32, 45, 169, 170, 175, 179, 213, 264, 343, 344
Эвризонный 45
Эврионные организмы 46, 294
Эврийкильные организмы 46
Эвриоксифиты 46, 272
Эвриоксигенные организмы 46, 272
Эврипластичность 46
Эвритермные организмы 46, 310, 314, 319, 344
Эвритопность 45, 169
Эврифаги 46, 386, 397
Эврифитные организмы 46, 349, 370
Эвтрофные озера 197—203, 207, 237, 257—261, 268, 292, 425
— организмы 448
Эдафопатия 46
Эжман 52, 178, 183, 450

Экологические спектры 433, 434
 Экология 10, 11
 Экспоненциальная кривая 339, 340, 341
 Элементы химические, концентрации их в теле водных организмов 193
 Элодея 236
 Эмбриональное развитие, зависимость от температуры 339, 340, 341
 Эналиды 126
 Энгероморфа 250
 Эпидиды 414
 Эпипатный хвост 103, 104
 Эпиплимнион 52, 258, 260, 315
 Эпиталасса 52, 303
 Эпифауна 138
 Эпифитные водоемы 60, 62

Эстивация 332
 Эфиопиумы 68
 Язь 262, 407
 Янии 339, 341, 342
 Яценко 40
 Яшинов В. А. 314
 Яперицы 102, 313, 411
 — ископаемые 101
 — морские 109, 400

II

Abra alba 29
Abramis brama 400
 — *vimba* 400
Acanthias 406
 — *vulgaris* 426
Acanthopterygii 408
Acanthostepheia malmgreni 311
Acartia clausi 445
Acentropidae 281
Acerina acerina 115
 — *cernua* 408
Acholoe ostericola 381
Acilius 281, 283
Acipenser guldenstaedti 407
 — *nudiventris* 407
 — *ruthenus* 407
 — *stellatus* 407
Acipenseridae 406
Acmea 397
Acolidae 401
Acrania 159
Acroperus harpae 335
Actinia equina 269
 — *mesembryanthemum* 80
 — *plumosa* 83
Actinosphaerium 213
Adacna 163
Aeginopsis 76
Aeolis 414
Aeolosoma 317, 332
Aequorea 401
Aeschna 112, 276
Agabus 283
Agarum turneri 152, 153
Agrionidae 276, 337, 407
Aipoceras 88, 89
Alaria 153
 — *fistulosa* 311
 — *oblonga* 152
Alcedinidae 410
Alcidae 105, 410
Alcionaria 220
Alciopa 363
Alciopidae 307
Alcyonidium disciforme 123, 401, 403
Alcyonium palmatum 212
Aldrovandia vesiculosa 332
Alisma 236
Alismaceae 41
Alloposus mollis 87
Alona tenuicaudis 68
Alytes 389
Amalus 117
Amblyopsis 367
 — *spelaeus* 368
Amblyrhynchus cristatus 102, 400
Ammodytes 408
 — *lanceolata* 408
 — *tobianus* 401
Ammonoidea 88
Amoeba blattae 136
 — *döfleini* 396
 — *limax* 135, 136
 — *polypodia* 136
 — *proteus* 136
 — *radiosa* 135, 136
 — *verrucosa* 135, 136
 — *versutello* 135
 — *viridis* 395
Ampelisea 364
 — *spinipes* 365
Amphineura 159
Amphioxus 58, 159, 265
Amphisolenia 96
 — *tenella* 96
Amphipoda 96, 129, 178, 185, 231, 232, 269, 275, 314, 392, 399, 404, 407, 459

Amphitretus 369
 — *pelagicus* 370
Amphiura 56 (табл.)
 — *filiformis* 458
Amphora ovalis 241
Ampullaria 66, 274, 278
Ampyx maccalumi 422, 423
Anabaena 95, 201, 373, 424
 — *affinis* 322
 — *flos aquae* 448
 — *spiroides* 322, 448
 — *thermalis* 317
Anabas scandens 278, 279
Anableps tetrophthalmus 384
Anapus ovalis 402
Anaspidae 178
Anaspides 178, 179
 — *tasmania* 178
Anatinae 410
Anaulocidaris 130
Anclonema nordenskiöldii 338
Ancylus 150
 — *fluviatilis* 151, 172
 — *lacustris* 170
Andromeda 73, 74
Angelica 62
Anguilla 32
 — *aceti* 192
Annelides 85, 220
Anodonta 63, 131, 159, 160, 169, 170, 214
 — *complanata* 160
 — *cygnea* 160
Anomalocera 87
 — *patersoni* 445
Anomiidae 126
Anomopoda 416
Anopheles 118, 278, 416
 — *maculipennis* 24, 394
 — *rossi* 394
 — *superpictus* 420
Anseriformes 410
Anserinae 410
Antedon 403
Antennarius 147
Antennularia 81, 126
 — *antenuina* 80
Anthea cereus 58
Anthracosia 131
Anuraca 162, 315, 327, 328, 407, 410
 — *aculeata* 162, 271, 294, 295, 322, 327, 447
 — *brevispina* 327
 — *curvicornis* 327
 — *typica* 327
 — *valga* 327
 — *cochlearis* 114, 162, 270, 295, 319, 322
 — *recurvispina* 162
 — *tropica* 162
Aphanizomenon 201, 373, 448
 — *flos aquae* 96, 246, 448
Apelenchus nivalis 338
Aphelecheirus 149, 150, 283
Aphia 86
Aplysia 212, 397
Aphrodite aculeata 400, 408
Apodya 246
Aporrhais pes pelicani 133
Aptenodytes forsteri 106
 — *longirostris* 107
Apus 65, 66, 328
Arapaima 63
Arbacia 294, 338, 340
Arca borealis 171
Arcella vulgaris 296
Arcestes inflatogaleatus 89
Archaeobdella 163

Archäocyathides 122
Archelon 112
Archimedes 123, 124
Ardea 411
Arenicola 81, 213, 250, 426
 — *marina* 401
Arenicolidae 77
Argonauta argo 221
Argyroneta 118, 281
 — *aquatica* 282
Argyrolepecus 366
 — *affinis* 382
Arctiidae 77
Aristozoe 36
Artemia 192
 — *jelskii* 187
 — *salina* 163, 164, 166, 185, 186, 187, 191, 297, 344, 441
Artiodactyla 412
Arum 271
Ascomorpha ecaudis 296
Asellus 64, 276, 399
 — *aquaticus* 246, 253, 282
Aspidophoroides öhricki 311
Aspius aspius 407
Asplanchna 94
 — *priodonta* 95, 162, 169, 271, 322, 326
Astacus 214, 265
 — *fluviatilis* 58
Astarte 311
 — *banksii* 453
 — *crenata* 221
Astasia 65, 294, 297
Asteracanthion 265
Asterias 212, 357
 — *glacialis* 137
 — *hexactis* 334
 — *panopla* 46, 47, 310, 335
 — *tenuispina* 250
 — *vulgaris* 220
Asterionella 314, 316, 448
 — *gracillima* 322
Asterioidea 220
Asteromonas 441
 — *gracilis* 166
Astreidae 122
Astropecten 128, 157, 212
Astrozira granulosa 329
Atherina 377
Atkokania 121
Atolla 373
Aturus 150
 — *scaber* 151
Atya crassa 178
 — *moluccensis* 178
Aulacantha scolymantha 343
 — *bathybia* 343
 — *typica* 343
Aurelia 223
 — *flavidula* 212
Auricularia nudibranchiata 100
Auricula cygnipes 133, 134
Avya 132, 133
Azotobacter 224, 225, 235

B
Bacillus luminescens 383
 — *photogenus* 383
Bacterium amyolactar 235, 267
 — *calcis* 192, 193, 218
Bainbridge 39
Balaena glacialis 311
 — *mysticetus* 108, 111, 412
Balaenoptera hoops 63
 — *borealis* 280, 412
 — *musculus* 412
 — *physalus* 108, 412
Balanus 56 (табл.), 69, 121, 269, 404

- Balanus crenatus* 264
 — *porcatus* 311
Balistes 103
Banes 40
Bangia 301
Barbus barbatus 407
Bathymicrops 369
 — *regis* 368
Bathynella chappuisi 178
Bathypterois 369
 — *dubius* 368
Batoidei 406
Batrachospermum 159
Beggiatoa 191, 246, 254, 317
 — *alba* 249
 — *leptomitiformis* 249
Begonia 284
Belone 422
Benthosaurus 369
 — *gallator* 368
Beroë 265, 380, 400
Berula 153
 — *angustifolia* 152
Biddulphia 445
 — *mobilensis* 144
Bidens beckii 42, 43
Bedessus 317
Biloculina elongata sbsp. *turkomanica* 73
 — *turkomanica* 73
Bipalium strubelli 70
Birgus latro 70, 276, 278, 399
Bithynia thermalis 317
Blastoidae 123
Blegwad 460
Blecca boeckna 400
Bodo 246
Boops 387, 400
Bosmina 115, 160, 267, 325, 386, 407, 410, 414, 415
 — *coregoni* 316, 322, 325, 326
 — *cisterciensis* 295
 — *longirostris* 271, 294, 316, 322, 335, 448
 — *obtusirostris* 315, 316, 334, 410
Bosminidae 416
Botrylloides 332
Botryllus 250
Botryococcus 85, 373
 — *braunii* 372
Bougainvillea britannica 401
Box salpa 250
Brachinecta paludosa 314
Brachiocerianthus imperator 329
Brachionoidae 180
Brachionus 246, 271, 430
 — *amphiceros* 345, 430
 — *angularis* 322
 — *bakeri* 162
 — *dorcas* 430
 — *hypthalmyros* 162
 — *muelleri* 163, 166
 — *pala* 162, 170, 253, 327, 345, 430
 — *spinosus* 430
 — *urceolaris* 294, 295
Brachiopoda 220
Bradypus 69
Branchiommata 364
 — *viligans* 362
Branchiopoda 403
Branchipus 65, 75
Brandtia fasciata 184
Ericwedde 39
Brissoopsis 429, 460
Bromeliaceae 62
Bronteus 134
 — *planus* 133
Bryopsis 81, 334
 — *muscosa* 80
Bryozoa 220
Buccinum 173, 406
 — *undatum* 221, 408
Bugula 250
Bursaria 155
Bythinella dunkeri 319
Bythinia 66
Bythotrephes 140, 272, 315, 316, 372
 — *lengimanus* 173, 410
- Cabomba** 42
Caenis 276
Calanoida 110
Calanus finmarchicus 144, 312, 359, 372, 373, 410, 412, 413, 429, 445
 — *hyperboreus* 311, 412
Calappa 273
Callinassa 371
Callianira 76
Callichrys 67
Callidina 67
 — *multispinosa* 66
Calliteuthis reversa 381, 382
Callithamnion 153
Callitriche verna 41, 42
Callorhinus ursinus 411
Calluna 74
Calocalanus pavo 98
Calopteryx 282
Calypsothraea oblonga 142
Cambarus pellucidus 368, 369
Campanularidae 381
Campodea 419
Candona 267
Canthocamptus microstaphylinus 332
Caobangia 182
Capitella capitata 250, 269
Caprellidae 269, 404
Caprinula 123
Capulidae 126
Carabus 110
Caranx trachurus 409
Carcharias 406
Carchesium lachmanni 268
Carcinus 87, 213, 357
 — *moenas* 163
Cardium 58, 163, 169, 173, 257, 362, 363, 400, 426
 — *aculeatum* 129
 — *ciliatum* 453
 — *edule* 172, 184
 — *substriatum* 221
Carex 74
 — *rostrata* 201
Carinaria mediterranea 76
Carmarina 58
Carnivora 411
Carpinulidae 123
Carteria 395
 — *flor aquae* 191
Cartesia 277
 — *obtusa* 294, 297
Caryophyllia 123
Caspialosa caspia volgensis 32
Cassidae 402
Catablema 364
 — *eurystoma* 362
Caulerpa 126
 — *prolifera* 125
Cellopora incrassata 220
Centropages 349
 — *hamatus* 445
 — *typicus* 359
Centropyxis 317
Cephalopoda 101, 221
Ceramium 215, 374
 — *rubrum* 215, 296
Ceratium 86, 95, 145, 175, 229, 334, 343, 373, 380, 433, 434, 447
 — *arcticum* 143
 — *cornutum* 114
 — *hirundinella* 322, 325, 340, 402
 — *palmatum* 343
 — *reticulatum* 343
 — *tripos* 229, 445
Ceratocephale ozawae 358
Ceratodus 406
Ceratophyllum 126
 — *demersum* 246
Ceratopogon 268, 404
Cercopagis 163
Ceriodaphnia laticauda 394
 — *quadrangula* 322
 — *reticulata* 166
Cestis 265
 — *veneris* 58, 94, 95
Cetacea 412
Cetorhinus 90, 311
 — *maximus* 142
- Chaetoceras* 96, 141, 163, 193, 229, 321, 445, 446
 — *wighamii* 163
Chaetomorpha 169
Challengeridae 343, 353
Chara 175
Charabdeidae 307
Characeae 219, 271
Characinidae 159, 160
Chelone 335
 — *imbricata* 107
 — *midas* 400
Chelura 400
 — *terebrans* 129
Chilodon uncinatus 268
Chilomonas 297
Chimaera 81
Chionea araneoides 338
Chiridothea 185
 — *entomon* 175, 177, 178, 182
 — *sibirica* 177, 182, 310
 — *vetterensis* 177, 182
Chirocephalus 65
Chironomidae 117, 132, 337, 387, 404
Chironomus 25, 26, 131, 132, 317, 404, 407, 408, 449, 450, 459
 — *bathophilus* 268, 323
 — *halophilus* 166
 — *liebeli* 435
 — *liebeli-bathophilus* 268
 — *plumosus* 246, 268, 294, 435
 — *salinarius* 166
 — *tentans* 424, 425
Chlamydomonas 237
 — *nivalis* 338
Chlamydothrix 224
Chlorella 277
Chlorophthalmus 369
 — *productus* 368
Chlorophyceae 152, 159, 171, 314, 315
Chromadora 268
Chromidae 159
Chromulina 48, 55
Chrysomonadinae 307, 311, 403
Chrysothrix 423
 — *aurata* 422
Chrysophyceae 333
Chondrosia reniformis 58
Chondrostoma nasus 400
Chiton 365, 397, 400
Chorda 272
Chthamalus 69
Chydoridae 328, 416
Chydorus 166, 167, 293, 407
 — *ovalis* 294—297
 — *sphaericus* 94, 95, 294, 295, 314, 322, 328
Ciliata 249, 253, 403
Ciona 56 (табл.)
 — *intestinalis* 250
Cirripedia 120, 121, 123, 364
Cirrothamna 113
Cladocera 63, 65, 66, 82, 85, 90, 110, 155, 163, 240, 241, 269, 275, 299, 313, 333, 337, 358, 408, 414, 416
Cladophora 159, 167, 169, 204, 219, 223, 246, 293, 297, 378, 394, 407, 424, 425
 — *fracta* 223, 224
Cladophoraceae 191
Cladotricha koltzowii 186, 187
Claparedeia 332
Clathrocystis 373, 448
Clavellina 332
Clepsine 401
Clidastes 111
Clione 402
 — *borealis* 143
 — *limacina* 311, 413
Closterium 137, 237, 404
Clostridium 224, 225
 — *pasteurianum* 224, 267
Clupea alosa 415
 — *harengus* 28, 30, 408
 — *pallasi* 28, 30
Clypeaster 133, 135
 — *testudinarius* 220
Clupeidae 408
Cnidaria 414
Cobitis fossilis 273

- Coccolithophora leptopora* 92
 — *wallicii* 92
Coccolithophoridae 141, 142, 193, 218, 307, 311, 391
Cocconeis placentula 241
Codium 334
Coelenterata 414
Coelopychium 123
Coelosphaerium 270
Coenobita 70
Coleps hirtus 253
Collidae 353
Colobocentrotus atratus 133
Collozoum inerme 353
Colpoda 391
 — *oculus* 67
Colpodium campylum 294
Columbidae 410
Colymbetes 160
Colymbidae 106
Comophorus 371
Conchostraca 416
Condylostoma patens 169
Conferva 223, 322
 — *bombicina* 223
Conjugatae 71, 246
Conochiloides natans 323
Conochilus unicornis 91, 322
Constantia 96
Convolvata roscoffensis 277, 395
Copepoda 67, 71, 77, 85, 87, 90, 101, 110, 164, 166, 167, 240, 241, 269, 270, 307, 313, 319, 333, 357, 364, 391, 392, 399, 410, 414, 416, 416
Copilia 307
 — *mirabilis* 319
Corallina 152, 153, 219, 378
Corallinaceae 119, 193, 219
Corallium elatior 220
Corallopsis opuntia 152, 153
Cordylophora lacustris 163, 184
Coregonidae 408
Coregonus 63, 160, 314, 386
 — *baeri* 25
 — *maraena maraenoides* 25
 — *oxyrinchus* 410
 — *schinzii* 410
Corethra 87, 88, 268, 387, 401
 — *plumicornis* 268
Corethrinae 88
Corixa 262, 283
Corneocyclus 267
Corophium 121, 131, 185, 407
 — *curvispinum* 177, 183, 185
 — *lacustre* 163
 — *volutator* 181
Corystes 273
 — *cassivelanus* 276, 408
Coscinnocyathus 36
Coscinodiscus 94, 163, 352, 391, 445
Cosmetira pilocella 359, 401
Cottus 184
Cranchia scabra 50
Crangon 87, 311, 407
 — *vulgaris* 163, 374
Craniadae 126
Craspedotella 412
 — *piloulus* 113
Crassatellites 129
Crassopus fodiens 411
Criticularia 122
Crenilabrus 56 (табл.), 376
Crenothrix 191, 224
Crepidula 126
Crinoidea 220
Cristatella mucedo 67
Crustacea 63, 65, 221, 409
Cryptomonadinae 95, 311
Cryptomonas 277, 395
Cryptozoon 121
Crystallogobius 86
Ctenodiscus 310
 — *procurator* 220
Ctenophora 409
Ctenopoda 416
Ctenopteryx cyprinoides 115
Cucumaria 80, 265
 — *frondosa* 212, 220, 324
Culex 117, 118
Culicinae 24
Culicoides 24
Culicoides salinarius 166
Cumacea 311
Cyanera arctica 91, 329
Cyanoderma 69, 70
Cyanophyceae 72, 164, 307, 311, 315, 316
Cyathocystis 123
Cyathophyllum 126
Cybistes 396
Cyelas 149, 170
Cyclidium 317
 — *glaucoma* 268
Cyclodorippe glaucoma 369
 — *uncifera* 368, 369
Cyclopoida 110
Cyclops 25, 270, 410, 424, 448
 — *bicuspidatus* 166
 — *bisetosus* 166
 — *cuspidatus* 267
 — *dybowskii* 322
 — *insignis* 294, 323
 — *languidus* 294—297
 — *leuckarti* 322, 448
 — *oithonoides* 319, 322, 448
 — *prasinus* 313
 — *scutifer* 334
 — *strenuus* 166, 253, 272, 313, 314, 372
 — *vernalis* 295
 — *viridis* 166, 296
Cyclostomata 406
Cyclotella 31, 316, 433, 434
Cyclothone 373
Cygnidae 410
Cyphoderia ampulla 45, 169
Cymodocea 126, 159
Cymonomus granulatus 369
Cyrtidopsis newtoni 328
Cyprina islandica 429, 460
Cyprinidae 159, 160, 407
Cyprinodon 192
Cyprinus 64, 265
 — *carpio* 407
Cystococum 271
Cystosira 56 (табл.), 153, 159, 353
Cystisoma 364
 — *neptuni* 365, 369
Cytaeis vulgaris 113
Dallia 314
Dalyellia 65
Daphnia 25, 27, 33, 115, 137, 160, 325, 357, 415, 417
 — *hyalina* 325, 326, 359
 — *longispina* 28, 30, 162, 267, 268, 294, 354, 355
 — — *var. cristata* 322
 — — *var. cucullata* 322, 330
 — *magna* 65, 68, 333, 344, 355
 — *pulex* 68, 167, 170, 267, 294, 314, 424
Daphnidae 63, 328, 416
Decapoda 77, 87, 96, 275, 368
Degeeria nivalis 338
Delesseriae 346, 348
Delphinidae 412
Delphinus 280
 — *delphis* 78, 413
Dentalium 400
Dentex 250
Dermochelys coriacea 111
Desmidiaceae 223, 386
Desmoplankton 95
Desoria glacialis 338
Diaphanosoma brachyurum 415
Diaptomus 25, 160, 315, 316, 357, 372, 373, 415, 447, 448
 — *amblyodon* 68
 — *coeruleus* 268, 271
 — *denticornis* 316
 — *glacialis* 314
 — *gracilis* 169, 316
 — *graciloides* 162, 316, 319, 322
 — *laciniatus* 63, 334
 — *salinus* 166
 — *vulgaris* 68
Diatylis 357
Diatoma 246
Diatomeae 164, 240, 241, 307, 386, 404, 424
Dicera 123, 309
Dicreratidae 309
Dictyota 353
Dictyotaceae 309
Didymaesa 268
Diffugia 317
Dikerogammarus 185
Dileptus 155
 — *trachelioides* 322
Dinobryon 98, 314, 315, 373
 — *sertularia* 322
Dinoflagellata 333
Dinophysis norvegica 163
Didinium nasutum 396
Diodon 407
Diogenes 56 (табл.), 269
Diopatra amboinensis 274
Diphyes 307
 — *arctica* 312
Diphyllbothrium latum 23
Dipnoi 278, 406
Diptera 149, 151, 246
Dischidia 62
Discognathus 67
Discoidea 94
Discoplankton 94
Discorbina 73
Diurella stylata 322
Dixa 119, 407
Doliolidae 402
Doliolum 77
Donacia 281
Donax 400
Doracozoon brachionoides 180
Doratopsis vermicularis 96
Doris verrucosa 250
Dorosoma cepedianum 386
Dracunculus medinensis 23
Draparnaldia glomerata 152, 153
Dreissena 121
Dreissensia 407
 — *longimanus* 246
Drosera 74
Drosophila fenestrarum 192
 — *funbris* 192
Drusus 150, 151
Dugong dugong 49
Dunaliella 163, 373, 441
 — *salina* 164, 166
Dytiscidae 118, 160, 283, 317, 404
Dytiscus 83, 117, 160, 214, 262, 281, 283, 396
 — *marginalis* 281, 282, 340
Dzenia 191
Ebria tripartita 163
Ecdyurus 149
 — *volitans* 149, 150
Echiniscus blumi 66
Echinocardium 130, 429, 460
 — *cordatum* 129, 458
Echino dermata 409
Echinoidea 129, 220
Echinothuridae 331
Ectocarpus 169
 — *siliculosus* 215
Ectoprocta 159
Egretta 311
Eichornia 90
Eisena 311
Elaphocaris 93
Elasipodae 77
Elatine alsinastrum 274
Elodea 219, 291, 292, 332, 337
Elosa worallii 294, 297
Endosema 131
Engraulis 311, 320, 407, 408
Enhydra 279
 — *lutris* 411
Ensigervilleia 129, 131
Enterobius vermicularis 23
Enteromorpha 56 (табл.), 90, 167, 169, 170, 215, 271, 272, 291, 301
Entomostraca 160, 314, 404
Eosiren 108
Eotherium 108, 109
Ephemera 459
Ephemeridae 44, 132, 149, 240, 242, 276
Ephippium 67, 333
Ephydatia fluviatilis 160
Ephydra 116, 164, 191, 192
 — *riparia* 166

- Ephyridae 192
 Ephyra 445
 Epeorus 149, 150
 Equisetum 74
 — limosum 201
 Erica 74
 Eriophorum 74
 Eriphia sebana 221
 — spinifrons 119
 Erismaturinae 410
 Eristalis 278
 — tenax 246
 Esox 422
 — lucius 366, 407
 Estheridae 180
 Euastrom 137
 Eucalyptocrinus 125, 126
 Euculicidae 404
 Eucypris 164
 — glacialis 314
 — inflata 164
 Eudorina 94, 448
 — elegans 296
 Euglena 237, 363
 — acus 96
 — sanguinea 55, 65, 372
 — tripteris 114
 — viridis 67, 170, 246
 Euglenidae 307, 386
 Eumetopias 311
 — stelleri 411
 Eunectes sticticus 160
 Eunice aphroditois 274
 — viridis 363, 358
 Eupagurus 357, 409
 — bernhardus 408
 Euphausiacea 307, 381, 382, 392, 410, 412
 Euphyllopoda 65, 328, 416
 Euplectella 193
 — speciosa 220
 Euplotis charon 169
 Eurycerus 242
 — lamellatus 68, 328
 Eurypterigius 110, 111
 Eurytemora, 359 408, 448
 — hirundinoides 163
 — lacustris 319
 Euspongia 122, 123
 — officinalis 220
 Evadne 163
 — nordmanni 162
 Exocoetus 307
- F**
 Fabricia 213, 214
 Fauna hydropetrica 63
 Felis concolor 366
 Fiber zibethicus 283, 412
 Filigrana 124
 Fissurella 170, 397
 Flagellata 249, 307, 315, 403
 Florideae 159, 271
 Fontinalis antipyretica 152, 153
 Foraminifera 72, 220
 Fordilla 36
 Foreliella perforans 127
 Forteiche 248
 Fragillaria 95, 322
 — crotonensis 201
 Fucaceae 271, 272
 Fucus 90, 153, 159, 296, 301
 — serratus 271
 Fuligulinae 410
 Fulmarus 410
 Fundulus 216, 231
 Furcellaria 271
- G**
 Gadidae 408
 Gadus 407
 — aeglefinus 408, 409
 — (morrhua) callaris 319, 339, 408, 409
 — kildinensis 168
 — merlangus 408, 426
 — navaga 408
 Gallionella 191, 224
 — ferruginea 223
 Gammaracanthus 178
 Gammarus 132, 155, 160, 185, 265, 357, 399, 407
 — locusta 167, 310, 335
 — zaddachii 163
 Gasterosteus aculeatus 166
- Gastropoda 119, 221, 307
 Gastropus 94
 Geodia 193, 310
 — mesotriaena 220
 Geryonia 76
 Geryonidae 307
 Gigantocypris 329
 — agassizii 95
 Gigantostraca 109, 110, 180
 Gigantura 370
 Glaucoma colpodium 340
 Glaucus 98, 402
 — atlanticus 98
 Gleocapsa 204
 Gleocapsomorpha plisca 204
 Gliceria aquatica 201
 Globigerina 98, 196, 400
 — turkomanica 73
 Glossosiphonia 150
 Gobiidae 409
 Gobio gobio 407
 Gobius 184
 Goëra 150
 — pilosa 151
 Gomontia polyrrhiza 127
 Gomphonema 407
 Gomphus 66, 150, 151
 Goniolithon 222
 Gorgonia 194, 229
 — sufruticosa 220
 Gorgonocephalus arcticus 220
 Grammisia 129, 131
 Grantia ciliata 220
 Grapsus 70
 Grimaldoteuthis 86
 Gryphaea 134
 Guinardia flaccida 445
 Gymnosomata 402
 Gyrinidae 424, 425
 Gyrinus 110, 116, 117, 364
 — natator 110
- H**
 Habrotricha ampulla 66
 — caudata 66
 Haemadipsa 69
 — ceylonica 70
 Haemopsis sanguisauca 102
 Halacarus 98
 Halichondria panica 220
 Halicore 109, 400
 — dugong 108
 — tubernacoli 108
 Halicystis 127
 Halimeda 219
 Haliotis 397
 Halipilus 117, 118
 Halitherium 108
 Halophila 126, 159
 Halosphaera 352, 372
 — viridis 94, 95, 143, 311
 Halteria 297
 Halycyclops 163
 Hapalosiphon 317
 Harpacticoida 164, 166
 Harpacticus fulvus 187
 Harpes 134
 — ungula 133
 Harpinia 368
 Hardy 410
 Hastigerina 98
 Heliastes 58
 Heliozoa 403
 Helmis 150
 Helobiae 159
 Hemimaster philippi 334
 Hemimysis lamornae 417
 Hemiptera 424, 425
 Hepaticae 41
 Heptagenia 150, 151
 — interpunctata 78
 Herodiones 411
 Hesperornis 106
 — regalis 107
 Heterocontae 95
 Heterocope 160, 166
 Heteropoda 85, 87, 104, 402
 Hexacoralla 122, 125, 308
 Hibernalaculum 67
 Himantalia 153
 — lavrea 204
 Himantaliopsis sniatkevii 204
 Hippocampus 56 (раба.)
 Hippoglossoides platessoides 330
- Hippoglossus 32
 — hippoglossus 330
 Hippolyte 374, 376, 399
 — varians 374
 Hippopotamus amphibius 412
 Hippospongia equina 220
 Hippurites 122, 123
 Hirsch 34
 Hirudinea 424
 Hirudo 265
 — medicinalis 362
 Histiophorus 44
 Holl 219
 Holopedidae 416
 Holopedium 91, 94, 315, 316, 372, 433, 434
 — gibberum 46, 334
 Holostei 422
 Holothuria floridana 220
 Holothurioidea 220
 Holotricha 169
 Homarus 265
 — americanus 212, 221
 — vulgaris 212, 422
 Huso dauricus 406
 — huso 406
 Hyalonoecia artifex 220
 Hyalodaphnia 33, 316, 359, 470
 — cristata 319
 — cucullata 325, 326, 355, 365, 448
 Hyalosphenia 294, 297
 Hyas 374, 409
 — coarctatus 408
 Hydra viridis 395
 Hydracarinae 151
 Hydrobia 166, 354, 455
 — apoenensis 317
 — baltica 163
 Hydrocampa 275
 Hydrocampidae 281
 Hydrocorallinae 220
 Hydrocharis 90, 332
 — morsus ranae 333
 Hydrocharitaceae 126
 Hydrometra 117, 364
 Hydrometridae 116
 Hydrophilidae 117, 118, 283, 317
 Hydrophilus 262, 281
 — picus 276, 282
 Hydropsyche 121, 419, 420
 Hydropsychidae 407
 Hydrilla 332
 Hymenophyllaceae 69
 Hymenolepis nana 23
 Hyania 163
 Hyperamoeba flagellata 135
 Hyperidae 311
 Hyperina 404
 Hyperoodon ampullatus 412
 Hypotricha 169, 297
- I**
 Ichthyosaurus 103
 — quadriscissus 49
 Idothea 269, 373, 374
 — tricuspidata 399
 Ignops 369
 — murrayi 368
 Illex illecebrosus 413
 Insecta 164
 Insectivora 411
 Ironus ignatus 268
 Isoetes 41, 400
 Isopoda 87, 129, 275
- J**
 Jaera 167
 Janthina 307, 372, 402
 Jasmineira elegans 76
 Jybius 283
 Junk G. 171
- K**
 Kaempferia 404
 — kaempferi 329
 Kalman 39
 Kokas 83
 Krohnia hamata 312
- L**
 Labirinthici 278
 Labridae 278
 Labrus 401
 Lagena 73
 — subterranea 73

- Lagena turkomanica* 73
Laccobius 317
Lamelibranchiata 119, 221, 409
Laminaria 125, 159, 193, 216, 271, 299, 378
— *digitata* 229, 311, 346
— *saccharina* 301, 311
Laminariae 271, 272
Lamna 115, 406
— *cornubica* 49, 406
Larus 411
Lasareff 39
Laticauda 102
Lauderia boreale 445
Lauterbornia 268
— *coracina* 435
Leander 56 (табл.)
Lebertia complexa 151
— *insignis* 151
Ledum 73
Legendre 227
Lemanea 159
Lemna 90, 332
Lepas 121, 354, 357
— *anatifera* 221
Lepidosiren 67, 109, 406
Lepidurus 328
— *arcticus* 314
Leptocephalus 86, 388
Leptodiscus 94
Leptodora 87, 316, 359, 409, 416
— *kindtii* 322, 448
Leptomysis 76
— *gracilis* 76
Leptomitus lacteus 246
Leptothrix 191, 317
Lessonia 153, 159
— *fuscus* 152
Leuciscus cephalus 75
— *rutilus* 75, 115
Lewis 39, 40
Leydigia acanthocercoides 68
Libellula 112
Ligula simplicissima 410
Limacina 402
— *helicina* 311
Limicolae 411
Limnadia 328
Limnadiidae 416
Limnaea 82, 117, 119, 172, 259, 317, 399
— *abyssicola* 278
— *auricularia* 246
— *ovata* 150, 166
— *var. baltica* 163
— *palustris* 66
— *truncatula* 23, 46, 66
— *stagnalis* 64, 160, 282
Limnaeidae 159, 278, 387
Limnetis 65
Limnocalanus 177, 180, 185
— *grimaldii* 163, 175, 176, 177, 178, 181, 182
— *macrurus* 175, 176, 177, 178, 182
Limnoria 400
— *lignorum* 129
Limulus 356, 358
— *polyphemus* 357
Lingulella 36
Lipman 40
Liponeura 150
— *brevirostra* 149
Lithodomus 127, 128
Lithoderma 159
— *fontanum* 152
Lithophyllum 222
Lithothamnion 152, 153, 193, 194, 219, 222
Lithothamniae 377
Littorina 69, 357, 400, 402
— *littorea* 172
Lloyd 40
Loliginidae 87
Loligo 104
— *vulgaris* 102
Longipennes 411
Lophius 98, 277, 401
— *piscatorius* 402
Lopholatilus 320
Loxodes 271
Lucernaria 85
Lucifer 96, 307
Lucioperca lucioperca 408
Luidia 100
Lumbricillus lineatus 165
Lumbricus variegatus 294
Lutra 279
— *vulgaris* 411
Lycanora setosa 218
Lynceidae 416
Lyngbya 202
— *compressa* 352
Lysmata 75
Lytoceras immane 89
Lythrum salicaria 284
Macdonald 39
Macoma baltica 29
— *sabulosa* 221
Macrobiotus 67
— *granulatus* 66
— *hufelandi* 66
Macrocystis 146, 159, 217, 229
— *pyrifer* 63, 154, 230
Macropsis slabberi 181
Macrorhinus 311
— *leoninus* 103
Macrostoma 164
— *hystrix* 164
Macrothricidae 416
Macrurus fasciatus 368, 369
Maetra 175
Madrepora 121, 122, 193, 308, 395
— *polifera* 220
Madreporaria 220
Madreporidae 308
Magilus 331
Maja 374
— *squinado* 212, 250
Malacostraca 178, 382
Malaptera 133
— *ponti* 134
Mallomonas caudata 352
Mallotus villosus 412
Manatus 279
— *latirostris* 108
Mansonia 282
Margarita 311
Margaritana 236, 399
— *groenlandica* 329
— *margaritifera* 160, 431
Margarites 89
Margaropus annulatus 340
Margellium octopunctatum 167
Mastigoclaudus laminosus 317
Matuta 273
— *picta* 276
Meandrinae 122
Medusae 409
Medusites 36
Medusochloris phiale 113
Megalodontidae 309
Megalopa 357
Megaptera boops 412
Melania 66, 313
Melanocetus johnstoni 50
Melanopsis 313, 317
Mellina 458
Melobesia 219, 378
Melosira 95, 169, 215, 270, 315, 316, 319
— *boneri* 163
— *islandica* 96
— *italica* 201, 246
— *varians* 246
Melusina 153
Menyanthes 74
Merginae 410
Metamysis strauchii 177, 183, 185
Metaxytherium 108
Metopus sigmoides 269
Microcoleus chloplastis 191
Microcystis 201, 322, 424, 448
— *ichthyoblabe* 319
Microdiscus 36
Micrometes 67
Microspira amoena 223
Miliolina tricarinata 329
Millepora 122
— *alcicornis* 220
Mimonectes 94
— *loveni* 95
Mitraria mulleri 98
Mixosaurus 103
Mochlonyx 88
Modiola phaeolina 56 (табл.)
Modiolaria discors 81
Moina 65
— *macropora* 68
— *rectirostris* 344
Mola 44, 90
Molanna angustata 150, 151
Molgula reomeri 415
Mollusca 29, 240, 242, 409
Monadacna 163
Monas 100
Monodiamesa 268
Monostroma 159, 348
Monostyla lunaris 297
Monotremata 412
Montipora 151, 152
Mosasaurus 101, 102
Motella tricirrata 324
Mucor 246
Mugilidae 409
Mullus 56 (табл.), 250, 265, 407
— *barbatus* 324
Murex 400, 402
— *fortispina* 396, 402
Murphy 39
Mya 129, 163, 411
— *arenaria* 184
— *truncata* 171
Mycoderma aceti 192
Myctophidae 382
Myliobatis 423
— *aquila* 422
Myogale moschata 411
Myoxocephalus 180
— *lonbergi* 182, 183
— *quadricornis* 175, 178, 182, 183
— *relictus* 182, 183
Myriophyllum 332, 333, 337
Myriotella austrogeorgiae 329
Mysidacea 77, 416
Mysis 87, 178, 180, 357
— *oculata* 175, 176, 177, 183
— *relicta* 175, 176, 177, 183, 268
— *vulgaris* 163
Mystacoceti 279, 412
Mytilus 44, 56 (табл.), 183, 265, 400
— *edulis* 31, 58, 170, 172, 184, 314
Myxophyceae 386
Nais 101
Najadae 159
Nassa 357
— *californiana* 221
— *clausa* 329
— *reticulata* 323
Nassula aurea 397
Nasturtium 153
— *officinale* 152
Natica 128, 131, 402
Naucoris 364
Nausithae 364
— *albida* 362
Nautiloidea 88
Nautilus 88, 89
— *pompilius* 221
Navicula 140, 246
— *minuscula* 170
Nebalia galathea 250
Nemalion 153
— *multifidum* 152
Nematocarcinus 77
Nematodes 66, 164
Nematoscelis mantis 382
Nemertinae 85
Neobalaena marginata 330, 331
Neomenia 401
Nepa 78, 80, 166, 262, 283, 364
— *cineria* 282
Nepenthaceae 62
Nepenthes 62
Nepheis 277
Nepheps norvegicus 408
Nereis 397, 400
— *cultrifera* 163
— *diversicolor* 164, 269
— *zonata* 269
Nereocystis 194, 217, 272, 344

- Nereocystis lütkeana* 152, 153
Nerita 133, 134
Neritella fluviatilis 150, 151
Neritina 134
Nerophis 184
Neureclipsis 419
— *bimaculata* 420
Nicotiana tabacum purpurea 40
Niphargus 71
Nitrobacter 225, 385
Nitschia 228, 314, 394
— *palea* 170
— *putrida* 170, 319
Nitrosomonas 225, 385
Nodosaria turkomanica 73
Noctiluca 90, 94, 400
— *miliaris* 95, 380, 445
Notholca 315
— *acuminata* 166
— *longispina* 140, 162, 169, 246, 319, 322, 447
— *striata* 166
Notonecta 75, 117, 118, 262, 281, 283
— *glauca* 282, 364
Nostoc 407
Nuclearia 296
Nucula 129
Nulliporae 377
Nuphar advena 274
— *luteum* 204
Nyctiphanes conchii 382
Nymphaea 272
— *alba* 284
Nymphaeaceae 281
Nymphon robustum 329
- O**
Obelia 401
Ochthebius 166
Octocoralla 122, 300
Octopus 265
— *macropus* 212
— *vulgaris* 113, 212
Ocyroda 70
Odobenidae 107, 411
Odonata 44
Odontoceti 412
Oedogonium capillare 223
Ogygia 134
Oicomonas mutabilis 246
Oicopleura albicans 415
Oithona 410
— *similis* 445
Oligochaeta 66, 424, 459
Omopron tessellatus 110
Onychoteuthis 412
Opercularia coarctata 249
Ophiomusium humani 220
Ophiopsila annulosa 381
Ophiura albida 29
— *nodosa* 311
Ophiuroidea 220
Ophthalmosaurus 82
Opisthobranchia 402
Opisthotectis 133, 134
Opistoproctus soleatus 370
Orbitolites 135
Orbulina 196
Orca gladiator 412
Orchestia 70, 399
— *bottae* 71
Ornithoceras 94
Ornithorynchus anatinus 412
Orthogoriscus 407
Orthisma 36
Orthoceras 88, 89
Oscillaria 317
— *sancta* 379
Oscillatoria 95, 246
— *agardthii* 162
— *coelurescens* 253
— *limosa* 246
— *tenuis* 72
Osmerus eperlanus 63, 178, 184, 408
— — *var. spirinchus* 63
Ostracoda 66, 87, 117, 164, 328, 329, 392
Ostracodermi 180
Ostrea 56 (табл.), 58, 75, 169, 221, 265, 400
— *taperousii* 221
— *taurica* 269
- Otaria* 111
Otariidae 107, 411
Owenia rufiformis 267
- P**
Pachygrapsus 56 (табл.)
Pachyophis 102
Pagellus 250
Palaemon 77, 79, 265, 374
— *cavernicola* 368
— *hendersoni* 368
Palaemonetes varians 185, 317
— 404
Palaeosolen 131
Palinurus 94, 98
Pallasea quadrispinosa 268
Paludina obtusa 170
Pandalus 409
— *montagu* 408
Pandion haliaetus 410
Pandionidae 410
Pandorina 291
Panopaea 129
Paracalanus parvus 32, 445
Paracentrotus 131
Paractis striata 163
Paralichthys albiguttus 375
Paramecium 83, 99, 391, 395, 420
— *aurelia* 340
— *bursaria* 417
— *caudatum* 396
— *putrinum* 246, 268, 269
Paratelpusa 400
Parnus 118
Patella 56 (табл.), 81, 134, 169, 397
Pecten 56 (табл.), 75, 112, 113, 134, 170, 193, 221, 362, 363, 400
— *inflexus* 76
— *maximus* 212
Pectenidae 134
Pectinaria koreni 29
— *neapolitana* 269
Pedalion 372
— *fennicum* 164
— *oxyure* 163
Pediastrum 94, 448
Pelagonemertes 94
Pelagophycus 311
Pelagothuria 85, 112, 113
Pelamydrus 102
Pelicanus 411
Pelomyxa binucleata 136
Pelvetia canaliculata 66
Penaecidea 307
Peneroplis 395
Pennatulidae 381
Pentanelli 227
Perca 278
— *fluviatilis* 408
Perennibranchiata 148
Pericoma decipiens 70
— *ocellaris* 70
Peridineae 141, 219, 307, 311, 386
Peridinium 322, 380, 445
— *willei* 387
Periophthalmus 71, 126, 366
Peritricha 297
Perla 282
Perlidae 44
Petalocrinus 123
Petricola 127, 128
Pfisterer 110
Phacus longicauda 114
Phaeocystis 307, 311, 439
— *globosa* 319
— *pouchetii* 95, 319
Phaeophyceae 152, 159, 171
Phalacrocorax 367, 411
Phallusia 415
Pharyngellidae 353
Phascolosoma margaritaceum 311
Phoronema raphanus 125
Philodina 67, 68
— *roseola* 66, 317, 338
Philodinae 417
Philodinidae 66
Philydrus 166
Phisculus caupi 82
Phoca barbata 90, 412
— *vitulina* 366
- Phocaena* 279, 413
Phocidae 107, 412
Phoenicopterus antiquorum 411
Pholas dactylus 128, 381
Pholis gunellus 168
Phormidium 72
— *laminosum* 317
Phoxinus 246, 265
Phragmites communis 201
Phylactolemata 159
Phyllirhoe 402
Phyllodoce 102
— *tuberculata* 269
Phyllophora 56 (табл.), 229, 378
— *brodiaei* 168
— *nervosa* 230
Phyllopoda 164, 180, 314, 333, 416
Phyllosoma 94
Physa fontinalis 141, 170
Physalia 90, 372
Physeter macrocephalus 108, 412
Physophora hydrostatica 143
Pinnipedia 107, 411
Pinnularia 136, 137, 201, 223
Pisces 409
Pisidium 25, 132, 268
Pistia 284
Plagionotus 130
Planaria alpina 141, 149, 272, 319
— *gonocephala* 141, 149, 282, 319, 362
Planes 147
Planktomya 85
Planktoniella 94, 352
— *sol* 114
Planorbis 160, 259, 317, 399
— *septemgyratus* 169
— *vortex* 170
Platanista gangetica 108, 111
Plecoptera 44, 254
Plectognathi 407
Pleurobrachia 56 (табл.), 380, 401
— *pileus* 312, 402
Pleurochorum 123, 124
Pleurococcaceae 395
Pleuronectes 265
— *limanda* 408
— *platessa* 95, 184
Pleuronectidae 408
Pleuronema 297
— *chrysalis* 169
Pleurosigma 140
Pleurostauron 223
Pleurotoma 81
Pleurotomaria alata 133, 134
Pocillopora 121, 395
Podicipidae 106, 410
Podoceras lobatus 357
Podon leuckartii 167
— *polyphemoides* 163
Polyartemia forcipata 314
Polyartemiella hazeni 314
Polyarthra 315
— *platyptera* 67, 162, 295, 322
— — *var. minor* 295
Polycentropus 419
Polychaeta 29
Polycheles 95
Polycelis cornuta 141, 149
Polydora 127
Polygonum amphibium 41, 42
Polygordius 345, 357
Polygona 407
Polyphemidae 416
Polyphemus 318, 372
— *pediculus* 296, 354, 355
Polysiphonia 153, 394
— *violacea* 215
Polystomella crispa 395
Polythalamia 72
Polytoma uvella 246, 268, 269
Pompholyx sulcata 322
Pontaster 378
— *tenuispinus* 348
Pontobdella 362
Pontogammarus oebesus 185
— — *caudatus* 185
Pontoporeia 178
— *affinis* 268
Pontosphaera huxleyi 92, 142

- Popella 166
 Porcellana 96
 Porites 121, 193, 308
 — astreoides 220
 Porphyra 301
 Porpita 94
 Portunus 110, 269
 — holsatus 408
 — pusillus 408
 Posidonia 159
 — oceanica 126
 Potamogeton 44, 126, 219, 332, 333, 424
 Potamogetonaceae 126
 Potamogetonetum pectinati 126
 Potamonidae 70
 Pouchetia cornuta 362, 363
 Praeanaspides 178
 Priacanthus 369
 Priamaster 329
 Priapulns 411
 Prionastraea 395
 Pristidae 406, 423
 Pristiophoridae 423
 Pristis 182
 Prochordata 58
 Productus proboscideus 122, 124
 Proganochelys 112
 Proserpinaca palustris 43
 Prosimulium columbacense 151
 Prosobranchia 66
 Prosopistoma 149, 150
 — foliaceum 149
 Proteus anguineus 367, 368
 Protoblepharon 381
 — palpebratus 382, 383
 Protocaris 36
 Protocetus 106
 Protococceaceae 271
 Protococcales 246
 Protophyta 349, 352, 445
 Protopteris 67, 406
 Protozoa 164
 Protula 124
 — tabularia 220
 Prunus laurocerasus 272
 Psammobia tellinella 120
 Pseudocalanus elongatus 167, 445
 Psiloceras 89
 Psilopa petrolei 192
 Psychoda 246, 248
 Psychodidae 71
 Pterois 330
 Pterophysa grandis 94
 Pteropoda 85, 87, 104
 Pterotrachea 363, 369
 Pterygotheuthis 380
 Pterygotus 109
 Ptilocrinus pinnatus 220
 Puffinus 410
 Pulmonata 66, 278
 Pulvinulina menardii 220
 Purpura 81, 169, 402
 — lapillus 119, 120, 170, 221
 Putorius lutreola 411
 Pygopodes 410
 Pyrgoma 123
 Pyrocystis 380
 Pyrosoma 380
 Quinqueloculina auberiana 220
 Quinton 233
 Rana temporaria 391
 Ranatra 78, 354, 356, 364
 Rank 39
 Ranunculus 41
 — aquaticus 43
 — purshii 42
 Rathkea 400
 Rattulus capucinus 447
 Regalecus 87
 Requienia 123
 Rhabdocoelida 65
 Rhabdonectes armatus 96
 Rhabdosphaera claviger 92
 Rhabdosoma 96
 Rhisoclonium 191
 Rhitrogena 150
 Rhizophora 127, 284
 Rhizophoraceae 126
 Rhizosolenia 94, 229, 445
 — alata 92
 Rhizosolenia hebetata 96
 — styliiformis 94
 Rhizostoma 56 (табл.), 265, 390
 — cuvieri 58
 Rhoda 409
 — inermis 412, 413
 Rhodomonas 379
 Rhodophyceae 153, 171, 379
 Rhodymenia 311
 Rhopalonema 76
 Rhymocephalus 135
 Rhynchonella psittacea 220
 Rhytina stelleri 400
 Riccia natans 41
 — — var. terrestris 41
 Richtlofenia 122, 123
 Richtlofenidae 122
 Rivularia 167, 219, 373
 Rodentia 412
 Rose M. 360
 Rotatoria 85, 164, 240, 241
 Rothpletzia 126
 Rudistae 122
 Rugosa 124, 125
 Rutilus 389
 — rutilus 388, 400, 407
 — caspicus 117, 407
 Saccocirrus 56 (табл.)
 Saggartia schilleriana 182
 — troglodytes 58
 Sageceras walteri 89
 Sagitta 96, 104, 109, 269, 400, 445
 — bipunctata 169, 330, 402, 445
 — hexaptera 96, 169
 Saggiaria 41, 333
 — sagittaeifolia 42
 Salamandrina 273
 Salicornia 216
 Salmo 184, 265
 — fario 184, 185, 407
 — mykiss 317
 — salar 32, 184, 185
 — trutta 184, 185
 Salmonidae 314, 407
 Salpa 265
 — tilesii 390
 Salvinia 44, 90
 Sapphirina 94
 Sargassum 90, 153, 309, 311
 — bacciferum 147
 Sarsia 364
 — mirabilis 365
 Saxicava 411
 Scapholeberis microcephala 296
 — mucronata 354, 355
 Scardinius erythrophthalmus 387, 400
 Scaridae 387, 400
 Scenedesmus 387
 Schelfordia 182
 Schistosomum 24
 Schizochiton incisus 365
 Schizoporella unicornis 220
 Schizotherus mutallii 120
 Scirpus lacustris 201
 Sclerocrangon 411
 — ferox 311
 Scombridae 409
 Scopelidae 368, 369
 Scorpaena 56 (табл.), 277, 330
 Scyllium 406
 Scytosiphon 153
 Sebastes 82, 330
 Sebastoides 330
 Selache maxima 311, 409
 Selachii 159
 Selachioidei 406
 Sepia 50, 104, 183
 Sepioteuthis blainvilliana 50
 Sergentia 268
 Sergestes 98, 307
 Serpula 124
 Serpulidae 404
 Serpulimorpha 401
 Serrasalmo 405
 Setella 96, 101
 — gracilis 96
 Sialidae 44
 Sialis 166, 404
 Sida 242
 — cristallina 417
 Sididae 416
 Silicoflagellata 163, 429
 Siliquaria 124
 Siluridae 67, 159, 160
 Silurus 407
 Simocephalus 166, 328
 — serrulatus 296
 Simulia nolleri 420
 Simuliidae 141
 Simulium 24, 147, 151, 153, 407, 419, 420
 — columbacense 141
 Siphonales 219
 Siphoneae 159, 309
 Siphonocladaceae 309
 Siphonocladiales 127
 Siphonostoma 184
 Sipunculus 212
 Sirenia 412
 Skeletonema 229
 Solea 50
 Solen 129, 131, 134
 Solenogastres 159
 Somniosus microcephalus 406
 Sonneratia 284
 Sotalia 412
 Sparus desfontainii 317
 Spatangidae 130, 131
 Spatangoidea 129
 Spatia 66
 Spelerpes 273
 Sphaerularia 309
 Sphaerella 338
 Sphaerium cornutum 246
 — scaldianum 426
 Sphaeroma 269
 Sphaeroplankton 94
 Sphaerotilus 141
 — natans 152, 153, 246
 Sphagnum 219, 289
 — cuspidatum 59
 Spheniscidae 105, 411
 Spirodomus 128
 Spirodon 127
 Spirographis spallanzanii 250, 354, 356, 401
 Spirogyra 40, 159, 215, 219, 407, 424
 Spiroloculina turkomanica 73
 Spirorbis 124
 Spirostonum 99, 297, 298
 Spondylus 134
 Spongiae 220
 Spongilla fluviatilis 152
 — lacustris 67, 151
 Spratella 311
 Squallus cephalus 407
 Squalus acanthias 406
 Squilla 402
 — mantis 404
 Staurocephalus 88
 Steganopodes 411
 Stenopterygius 103
 Stenoteuthis bartramii 49, 50
 Stenotheca 36
 Stentor 420
 — coeruleus 246
 Stercorarius 411
 Stern 39
 Sterna 411
 Stigeoclonium tenue 246
 Stilonichia mytilus 136
 Stoichactis kenti 329
 Stomatidae 366
 Storch 110
 Stratiomys 117, 119, 282
 Stratiotes 219
 Streptelasma 123
 Strombus 400
 Strongylocentrotus 341
 — droebachiensis 220, 386
 — purpuratus 338
 Stychostemnia 332
 Styela 386
 — rustica 404, 405
 Styliplankton 94
 Stylocheiron 369, 383
 — mastigophorum 364, 365
 Stylonichie 99, 136, 155
 — mytilus 330
 Stylophthalmus paradoxus 366
 Suberites 56 (табл.), 265
 — domuncula 58, 390

- Suberites suberea 220
 Surirella nyassae 314
 Sydosmya alba 458
 Symbranchidae 67
 Synapta inhaereus 76
 Synchaeta pectinata 294, 295
 Syndesmya 407
 — ovata 269
 Synedra 94, 96, 141, 223, 314
 Syngnathus 56 (табл.)
 — schmidti 96
 Synura 291
 Syracosphaera 307
 — pulchra 92
 Syringoceras 88, 89
Tabanidae 24
 Tabellaria 169, 314, 315, 316, 448
 Tabulata 122, 124, 308
 Tagelus 129, 163
 Tanytus 131, 268, 404
 Tanytarsus 268, 435
 Tapes 131
 — aureus 250
 Taphrocampa selenura 296
 Tardigrada 66, 67
 Tarsius 369
 Taumastocheles 423
 — zalenka 422
 Taxodium distichum 180
 Tealia crassicornis 334
 Tealidae 334
 Tellina 29, 163, 400
 — baltica 172, 184
 Telson 108, 109
 Temora 349, 410
 — longicornis 221, 359, 445
 Tendipedidae 150, 240, 242
 Terebellides strömii 311
 Terebra 400
 Teredo navalis 128, 399
 Tetradon 182
 Tetracoralla 122, 124, 308
 Textularia 73
 Thalassemys 112
 Thalassia 126
 — testudinum 126
 Thalassiophyllum 311
 Thalassiosira 141, 391, 445
 Thecosomata 402
 Thoracostraca 109, 159
 Thremma gallicum 150, 151
 Thynnus thynnus 335, 409
 Timia flavilabris 113
 Tinca tinca 407
 Tintinnidium fluviatile 162
 Tintinnoidea 269
 Tintinnus acuminatus 114
 Tipulidae 117, 119
 Tjalfiella 85
 Tomopteris 94
 — euchaeta 98
 Tomopteris helgolandica 402
 Torpedo 50
 Toxochelys 112
 Trachelomonas 92, 296
 — volvocina 296
 Trachinus 277
 Trapa natans 90, 194
 Triarthra 315
 — longiseta 162, 170, 295, 322
 Trichocephalus trichurus 23
 Trichocladius halophilus 166
 Trichodesmium 307
 — erythreum 95, 373
 Trichophilus 69
 Trichoptera 44, 132, 150, 151, 242, 419, 424
 Tridacna 119, 309
 — gigas 329
 Trigla 265
 Trigon 182
 Trilobus 268
 Triloculina turkomanica 73
 Triodon 75
 Trionyx 111
 Triposolenia 114
 Triloniidae 402
 Trochophora 95
 Trochus 173, 402
 Troglichthys 367
 — rosae 368
 Tropfkörper 248
 Trophonopsis 56 (табл.)
 Tubifex 276, 401
 — barbatus 268
 — hammoniensis 268
 — tubifex 246, 268, 282
 — velutinosus 268
 Tubificidae 131, 132, 133, 238, 248, 387, 404
 Tubinares 410
 Tubularia 80, 299, 340, 341
 — larynx 229
 Tunicata 416
 Turbellaria 65, 66, 82, 85, 164, 362
 Turbo neritoides 170
 Turris pileata 359, 401
 Tursiops 280
 Tursiopsis tursio 49
 Tuscarora 353
 Typha latifolia 284
 Typhlichthys 367
 — subterraneus 368
 Ulva 56 (табл.), 159, 169, 170, 271, 272, 291, 296, 394, 397, 399, 400
 — lactuca 271
 Umbelliferae 62
 Unio 63, 131, 159, 160, 169, 170, 172, 180
 — crassus 160
 — pictorum 160, 431
 Unio pictorum platyrrhynchus 160
 — tumidus 160, 131
 Unionidae 160
 Upogebia 291, 402
 Urey 39
 Uroglana 94, 100
 Uronectes 178
 Urosalpinx 402
 Ursus maritimus 411
 Utricularia 126, 332, 333
 — vulgaris 423, 424
Vaccinium 73
 Valonia 215
 Valvata 246, 407
 — piscinalis 282
 Vanadis 364
 — formosa 366
 Vaucheria 219, 223
 — terrestris 41
 Velates 133
 Velella 44, 90, 373, 402
 Venus 56 (табл.), 129, 400
 — gallina 458
 Vermes 409
 Vermetus gigas 124
 Vermetidae 124
 Vioa 127
 Vivipara 246
 Vola 134
 Volmer 39
 Volvox 94, 240, 241.
 — globator 95
 Vorticella 82, 83, 99
 — microstoma 249
 — putrina 246
Willsia stellata 401
 Wolterstorffia 166
 — blanchardii 164
Xantho 269
 Xenophyophoridae 194
 Xiphias 490
 — gladius 326, 422
 Xiphocephalus 96
Yoldia arctica 171, 304, 311
Zeuglodon 102
 — cetoides 102
 Zeus faber 103
 Zoëa 109, 185, 357
 Zooflagellata 311
 Zoogloea ramigera 246
 Zoophyta 371
 Zoothamnion 230
 Zooxanthellae 395
 Zostera 56 (табл.), 126, 159, 193, 374, 399, 460
 — maritima 194
 Zosterium marinae 126



О П Е Ч А Т К И

<i>Страница</i>	<i>Строка</i>	<i>Напечатано</i>	<i>Должно быть</i>
66	12 снизу	Limnala,	Limnaea
112	21 сверху	Craspedo tella	Craspedotella
129	3 снизу	сторонами	сифонами
132	19 »	DO	GO
132	4 »	ниже	выше
165	11 »	263,9%	26,39%
169	6 сверху	широкосолеными	широкосолевыми
210	1 снизу	$K_4F(CN)_6$	$K_4Fe(CN)_6$
252	5 сверху	1 см ⁸	в 1 см ⁸
307	19 снизу	Eurphausiaceus	Eurphausiacea
316	12 сверху	слоистость, но	слоистость и
342	18 и 24 »	Кризье	Крозье
352	10 снизу	практические	планктические
416	24 »	лоядные	илоядные

Редактор С. Соболев. Техред. А. Капелько. Зав. граф. ч. Е. Смехов.
Зав. корр. Л. Голицына. Вып. в тип. П. Маркелов.

Уполн. Главл. Б-39744. Биомедгиз 156 МД 22. Тираж 7200. Формат 72×110/16.
Печ. л. 31,5. Авт. л. 45,7. Зн. в 1 п. л. 60000. Сдано в тип. 17/V 1934. Подп. к печ.
17/XI 1934. Заказ 610. Цена 8 р. 30 к., пер. 1 р. 20 к.

16-я типография треста «Полиграфкнига», Трехпрудный пер., д. 9.



Polska Akademia Nauk
Biblioteka Instytutu im. M. Nenckiego

Sygnatura **203959**

