



БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ОКЕАНА

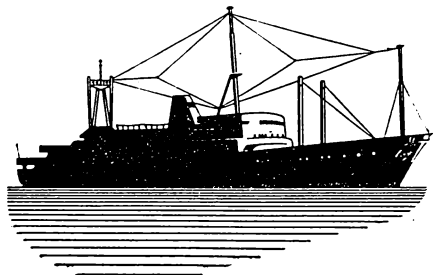
БИОЛОГИЯ ОКЕАНА

ОКЕАНОЛОГИЯ

1 БИОЛОГИЯ ОКЕАНА

БИОЛОГИЧЕСКАЯ
СТРУКТУРА
ОКЕАНА

ОКЕАНОЛОГИЯ



ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР

член-корреспондент АН СССР

А. С. Монин

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

член-корреспондент АН СССР

П. Л. Безруков

доктор геолого-минералогических наук

О. К. Бордовский

доктор биологических наук

М. Е. Виноградов

кандидат химических наук

И. И. Волков

доктор физико-математических наук

В. М. Каменкович

член-корреспондент АН СССР

А. П. Лисицын

доктор физико-математических наук

Ю. П. Непрочнов

доктор физико-математических наук

О. Г. Сорохтин

ОКЕАНОЛОГИЯ

БИОЛОГИЯ ОКЕАНА

Том 1

БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ОКЕАНА

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

доктор биологических наук
М. Е. Виноградов

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1977

УДК 577.472(260)

Б $\frac{21009-394}{055(02)-77}$ 652-77, кн. 2.

© Издательство «Наука», 1977 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В XIX в. и первой половине XX в. в науках об океане преобладал описательный подход (в связи с чем они объединялись под термином «океанография»), причем описывались главным образом географическое распределение тех или иных явлений и характеристик (так что описания имели, прежде всего, региональный характер и лишь затем поднимались на уровень глобального синтеза). К середине XX в. этот необходимый этап развития наук об океане был в основном завершен, и, располагая накопленной описательной основой, специалисты по этим наукам смогли перейти от описания распределений к анализу процессов.

Современная океанология — это наука о физических, химических, геологических и биологических процессах в Мировом океане. Исследования этих процессов объединяются вследствие единства среды, в которой они происходят, многообразных взаимодействий между ними, единого методологического подхода к их изучению — исследования трансформации и обмена энергии и веществ в океане, и, наконец, единства главных технических средств исследований — научно-исследовательских судов.

Первое монографическое изложение основ современной океанологии было осуществлено в многотомном издании «The Sea» (т. 1 — 1962 г., тт. 2 и 3 — 1963, т. 4 — 1970, т. 5 — 1974). За полтора десятка лет, прошедших после написания первых томов этой монографии, накоплено много новых знаний, которые внесли изменения в фундамент нашего понимания процессов в океане (таковы, например, в области физики океана сведения об его вертикальной тонкослойной микроструктуре и о распространенности в нем мезомасштабных синоптических вихрей, а в области геологии океана — построения тектоники литосферных плит).

В десяти томной серии «Океанология» Институт океанологии им. П. П. Ширшова Академии наук СССР предпринимает попытку изложить накопленную в мире сумму знаний по главным перспективным проблемам океанологии на уровне 1976 г., надеясь, что этот материал сможет послужить основой для дальнейших океанологических исследований на ближайшие десятилетия. Сбалансированность материалов по разным отраслям океанологии и однородность томов серии обеспечивались составленным заранее единым оглавлением всех десяти томов и творческими контактами их авторов (которые в большинстве являются сотрудниками Института океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР). Стремясь отразить международный уровень знаний по каждому излагаемому вопросу, мы вместе с тем заботились о достаточной полноте освещения вклада советских ученых.

Серия «Океанология» состоит из пяти двухтомников, посвященных физике, химии, геофизике, геологии и биологии океана.

В двухтомнике «Физика океана» т. 1 «Гидрофизика океана» посвящен основам термогидромеханики океана, мелкомасштабным гидродинамическим процессам в нем (вертикальной тонкослойной микроструктуре, турбулентности и диффузии примесей), проблеме мелкомасштабного и крупномасштабного взаимодействия атмосферы и океана, оптике океана, примыкающей к

оптике атмосферы и океана, перспективной проблеме развития спутниковой океанологии и, наконец, связанным с процессами диффузии примесей задачам ядерной гидрофизики океана (т. е. исследованиям радиоактивности его вод). В томе 2 «Гидродинамика океана» рассматриваются общая теория малых колебаний в океане и связанная с ней классификация волновых движений. Отдельные главы посвящены линейным и нелинейным проблемам акустических, ветровых, внутренних гравитационных и приливных волн в океане, волнам цунами и Россби, а также проблемам устойчивости океанских течений. Большой раздел отведен изложению теории крупномасштабных течений в океане.

В двухтомнике «Химия океана» т. 1 «Химия вод океана» посвящен закономерностям распределения газов, органических веществ, биогенных элементов, микроэлементов и компонент карбонатной системы в водах Мирового океана, изменчивости химического режима вод океана, скоростям и масштабам химических, физико-химических и биохимических процессов в толще вод океана и на его границах с атмосферой и твердой Землей, химическому балансу Мирового океана и процессам его химического загрязнения. В т. 2 «Геохимия донных осадков» излагаются проблемы формирования химического состава и ранних стадий процессов диагенеза морских и океанских осадков (т. е. их превращения в осадочные горные породы), а также современные представления о геохимической эволюции Мирового океана.

В двухтомнике «Геофизика океана» т. 1 «Геофизика океанского дна» посвящен современным методам морских геофизических исследований и сведениям об основных геофизических полях океана. В томе 2 «Геодинамика» излагаются современные представления о глубинном строении Земли, об эволюции ее оболочек и об источниках энергии тектонических процессов; дается характеристика теории тектоники литосферных плит и приводятся новейшие палеогеодинамические реконструкции, показывающие распределение океанов и континентов, а также границ литосферных плит в разные эпохи фанерозоя.

В двухтомнике «Геология океана» в т. 1 «Осадкообразование и магматизм океана» приводятся основные сведения о литологии, минералогии, геохимии, фациях и формациях донных осадков, о петрологии магматических пород океанского дна и о полезных ископаемых дна (нефти, газа, полиметаллических железо-марганцевых конкрециях, металлоносных осадках, фосфоритах и др.). В т. 2 «Геологическая история океана» приводятся основные сведения о стратиграфии осадков океанов и анализируются данные об истории геологического развития океанов в мезозое и кайнозое, включая материалы глубоководного бурения, даются обобщения по тектонике и условиям палеосреды океанических областей Земли.

В двухтомнике «Биология океана» т. 1 «Биологическая структура океана» посвящен описанию глобальных закономерностей распределения жизни в океане и их зависимостям от факторов окружающей среды. В т. 2 «Биологическая продуктивность океана» даются научные основы для поиска путей управления биологической продуктивностью океана: излагаются основные сведения об океанических экосистемах и об использовании человеком биологических ресурсов океана, а также о влиянии антропогенных загрязнений океана на морские организмы.

Книги серии «Океанология» смогут служить учебными пособиями для студентов и аспирантов — физиков, химиков, геофизиков, геологов, биологов и инженеров, специализирующихся по той или иной отрасли океанологии. Они будут полезны научным работникам — океанологам всех специальностей, лицам, занимающимся прикладными проблемами торговопассажирского флота, долгосрочного прогноза погоды, морского рыболовства и аквакультуры, использования минеральных и энергетических ресурсов океана.

Главный редактор серии «Океанология»

А. С. Монин

ВВЕДЕНИЕ

Огромные пространства океана — от закованных в лед полярных областей до жарких экваториальных широт, от щедро освещаемых солнцем поверхностных слоев воды до загадочных, не знающих солнечного света глубин — населены массой живых существ. В поверхностном слое в процессе фотосинтеза создается первичное органическое вещество, которое затем многократно используется в пищевых цепях океана. Этот грандиозный круговорот имеет свои законы, свое течение. «Природу океана можно и нужно представлять себе как грандиозный процесс формирования и обмена энергии и вещества», — писал выдающийся советский биоокеанолог Вениамин Григорьевич Богоров.

Сейчас, когда население Земли стремительно растет и дефицит в продуктах питания обостряется, человечество все большее внимание обращает на океан, как на колоссальный источник биологических ресурсов. Действительно, количество органического вещества, синтезируемого растениями, населяющими океан, сопоставимо с количеством органического вещества, синтезируемого наземными растениями и в то же время океан пока дает только 1 % от общего количества потребляемых человеком пищевых продуктов. Очевидно, что овладение методами управления биологической продуктивностью океана — важнейшая задача, стоящая в настоящее время перед морской биологией.

Использование биологических ресурсов океана пока идет почти исключительно по пути изъятия части продукции естественных пелагических или донных сообществ, обычно в виде одного из конечных звеньев трофических цепей — рыб или китов.

Необходимость увеличения уловов требовала научной базы, определяющей наиболее рациональное и эффективное направление промысла. Внимание исследователей было в первую очередь привлечено к выяснению количественной картины распределения фауны и флоры океана, определению продуктивности океана, изучению общей картины хода биологических процессов в различных районах — к тому, что Лев Александрович Зенкевич называл изучением биологической структуры океана. Исследованием вопросов, связанных с биологической структурой океана, в течение десятков лет занимались и занимаются в настоящее время многие биологические исследовательские коллективы у нас в стране и за рубежом.

Эти работы указывают пути рационального ведения промысла и дают возможность увеличить его эффективность с наименьшими затратами средств. Они позволили выяснить фундаментальные вопросы общей биологической структуры океана, накопить и систематизировать громадный материал по видовому составу, распространению и биологии населяющих океан живых организмов. Попытка рассмотрения и обобщения этих материалов и сделана в томе «Биологическая структура океана».

Работы по бонитировке океана показали ограниченность его промысловых ресурсов и позволили установить, что предельно допустимая норма вылова морских рыб лишь незначительно превосходит современный уровень мировой добычи.

Совершенно очевидно, что дальнейшая, даже очень энергичная, интенсификация свободного промысла и включение в его орбиту еще не освоенных районов и рыбных объектов не могут привести к желаемому росту уловов. Дальнейшее увеличение промысла может привести к общему подрыву биологических ресурсов океана. Такой подрыв ресурсов может стать необратимым, т. е. запасы ценных промысловых видов не смогут восстановиться.

Детальная бонитировка океана и изучение его биологической структуры позволяют дать рекомендации по рационализации промысла, но они не в состоянии открыть пути для увеличения общего выхода биологического продукта сверх определенного потолка. Увеличение же количества пищевых белковых продуктов, получаемых из океана — насущная и необходимая задача, стоящая перед человечеством. Неизбежно возникает вопрос о переходе от свободного промысла к методам культурного хозяйствования в океане, т. е. вопрос искусственного увеличения выхода хозяйственно-ценных видов в сообществах, как это делается на суше.

Принципиально новая постановка основной задачи требует разработки обширной научной проблемы, которая должна обеспечить ее решение. Для ведения морского хозяйства должны быть изучены структура и функционирование биологических сообществ океана и закономерности процесса использования ими энергии. Сообщества различных климатических зон и районов океана обладают существенно различными структурными и функциональными особенностями, которые так же должны быть изучены.

Изучение функциональных характеристик морских сообществ, наибольший интерес из которых представляют процессы продуцирования, базируется на фундаментальных исследованиях морских и пресноводных экологов и, пожалуй прежде всего, на работах В. С. Ивлева, Р. Маргалефа, Г. Г. Винберга, Х. Одума, Ю. И. Сорокина и других исследователей. Само проведение детального изучения структуры и функционирования сообществ стало возможно лишь в последние десятилетия, благодаря стремительному развитию электронной техники, широкому внедрению в экологию радиоизотопных методов исследований и разработке химико-аналитических экспрессных методов микроанализа.

Том «Биологическая продуктивность океана» в основном и посвящен вопросам характеристики различных пелагических и донных сообществ океана, их структуре и продукции их компонентов, а также моделированию протекающих в них процессов.

В настоящее время антропогенное воздействие на биосферу превратилось в один из существенных экологических факторов. Воздействие человека на население моря отнюдь не ограничивается воздействием промысла. Все более существенную роль начинает играть загрязнение океана — химическое, радиационное, термическое. Некоторые из наиболее существенных вопросов воздействия человека на океан также обсуждаются в этом томе.

Таким образом, в двух биологических томах монографии рассмотрен широкий круг вопросов, стоящих перед современной биоокеанологией.

Различные разделы обоих биологических томов написаны в основном ведущими сотрудниками Института океанологии АН СССР. Кроме них в работе приняли участие сотрудники Зоологического института АН СССР, Института биологии моря ДВЦ АН СССР, Института биологии южных морей АН УССР, Института физики СО АН СССР, Института биологии внутренних вод АН СССР, Института эволюционной физиологии и биохимии АН СССР, Всесоюзного института рыбного хозяйства и океанографии, Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии и Московского государственного университета.

*Ответственный редактор тома
М. Е. Виноградов*

Глава I

МОРСКИЕ ОРГАНИЗМЫ И ФАКТОРЫ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

§ 1. АДАПТАЦИИ ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ К ОСНОВНЫМ ФАКТОРАМ ОКЕАНИЧЕСКОЙ СРЕДЫ

В основе биологической продуктивности водоемов лежит процесс фотосинтеза. Скорость этого процесса зависит от ряда абиотических и биотических факторов, которые непрерывно меняются в естественных условиях. Варьирование сочетаний этих факторов определяет уровень первичной продукции органического вещества в различных природных зонах. Исследования первичной продукции призваны оценить не только скорость ее образования, но и выявить причины, определяющие ее уровень в море или водной массе с определенными характеристиками. Для разработки этих вопросов большое значение имеет развитие эколого-физиологических исследований морских одноклеточных водорослей и фитопланктона в целом. Особенности адаптации водорослей к условиям освещения и температуре, зависимость фотосинтеза и скорости роста фитопланктона от освещенности и обеспеченности биогенными элементами и микроэлементами, межвидовые взаимоотношения организмов — все это существенно для объяснения результатов определения первичной продукции.

1. 1. Влияние интенсивности освещения на фотосинтез водорослей в культурах

При анализе влияния света на скорость фотосинтеза водорослей в море приходится встречаться с одновременным действием нескольких факторов, закономерно изменяющихся с глубиной. В основном это изменения спектрального состава света и его интенсивности, температуры, концентрации питательных солей.

Зависимость скорости фотосинтеза от интенсивности света у морских одноклеточных водорослей, как и у высших растений, выражается параболической кривой. Ход этой зависимости определяется не только изменениями света, но и другими факторами, влияющими на фотосинтез. Кривые имеют практически линейный участок, на котором скорость фотосинтеза увеличивается прямо пропорционально увеличению интенсивности света, и участок резкого изгиба, за которым фотосинтез почти не зависит от интенсивности света. При еще более высокой интенсивности света скорость фотосинтеза снижается. На начальном участке кривой скорость фотосинтеза лимитируется фотохимическими реакциями, а при повышении интенсивности света — скоростью темновых реакций. В условиях высокой освещенности возбуждается значительно большее число молекул хлорофилла, чем может быть использовано в нормальном процессе восстановления, поэтому происходит снижение скорости фотосинтеза (Рабинович, 1953). У разных групп водорослей световое насыщение наступает при различной интенсивности света. На культурах 14 видов водорослей, изолированных из планктона, взятого вблизи Вудс-Хола, и выращенных при 10000 лк, показано, что световое насыщение у зеленых водорослей наблюдается при 5000—7500, у диатомовых — 10 000—20 000 и у перидиней — 25 000—30 000 лк (Ryther, 1956). Близкие величины светового насы-

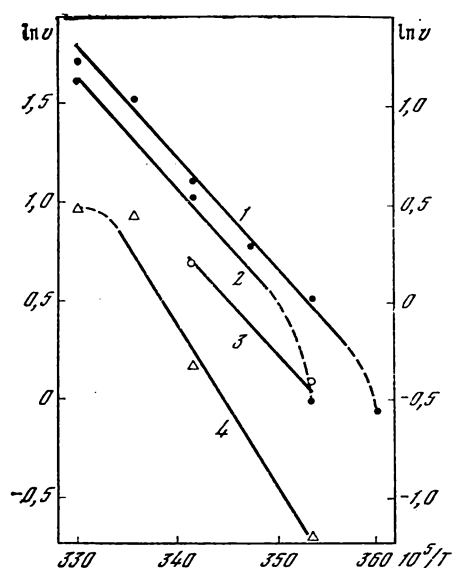


Рис. 1. Зависимость удельной скорости фотосинтеза от температуры

- 1 — *Chlorella ellipsoidea*;
 2 — *Scenedesmus* sp.;
 3 — *Synedra* sp.;
 4 — *Anabaena cylindrica* (шкала справа)
 (Рис. 1—2 — по Финенко и др., 1971)

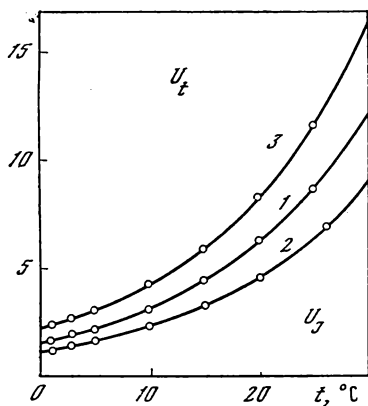


Рис. 2. Области лимитирующего воздействия света и температуры для видов водорослей, представленных на рис. 1. Ордината: значения I_k , лк

щения (11 000—23 000 лк) характерны для диатомовых, выделенных из тропических районов океана (Qasim et al., 1972), а у перидиней в тропических и в умеренных широтах эта зона оказалась значительно шире — 15 000—40 000 лк (Финенко, 1965; Burkholder et al., 1967; Qasim et al., 1972).

При высокой интенсивности света уровень освещенности, на котором наступает депрессия скорости фотосинтеза, сильно зависит от продолжительности опыта, времени адаптации, температуры, спектрального состава света. Иногда при естественном освещении удается наблюдать уменьшение скорости фотосинтеза начиная с 20 000 лк. При освещении культур искусственным источником света без ультрафиолетовых и красных лучей заметного угнетения скорости фотосинтеза не удалось обнаружить до 50 000 лк (Ryther, 1956; McAllister et al., 1964). Наблюдения за скоростью фиксации углерода в водах, прилегающих к южному побережью Пуэрто-Рико во время массового развития перидиней (Burkholder et al., 1967) и в Токийском заливе во время цветения диатомеи *Skeletonema costatum* (Hogetsu et al., 1959), показали, что угнетение фотосинтеза не наступает даже при освещении 130 000—140 000 лк. Уровень светового насыщения у водорослей, адаптированных к свету низкой интенсивности, обычно в несколько раз меньше, чем у водорослей, адаптированных к свету высокой интенсивности. Параллельно с увеличением порога светового насыщения изменяется и фотосинтетическая активность водорослей, т. е. удельная скорость их фотосинтеза ($\text{мгС} \cdot \text{мгхл} \langle \text{а} \rangle^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$), максимальные значения которой достигаются при самом высоком световом насыщении у водорослей, адаптированных к повышенной интенсивности света (Yentsch, Lee, 1966). Но с увеличением фотосинтетической активности водорослей наблюдается уменьшение содержания хлорофилла «а» в клетках, которое при низкой интенсивности света (500—2000 лк) в 5—10 раз выше, чем при высокой — 15 000—20 000 лк (Финенко и др., 1971).

Благодаря этой особенности водоросли, адаптированные к низкой интенсивности света, способны с большей эффективностью использовать световую энергию.

Световые кривые таких водорослей поднимаются более круто и достигают насыщения раньше, чем кривые для водорослей, адаптированных к свету

высокой интенсивности (Steemann-Nielsen, 1962). Отмеченные различия изменений фотосинтетической активности в зависимости от содержания хлорофилла «а» присущи многим, но не всем видам водорослей. Так, количество хлорофилла «а» в расчете на клетку у *Cyclotella meneghiniana*, адаптированной к 30 000 и 3000 лк, оказалось одинаковым (Jorgensen, 1964). По-видимому, изменение содержания пигментов в клетках может рассматриваться как один из путей адаптации к условиям освещения; другим путем может быть изменение скорости энзиматических процессов (Steemann-Nielsen, Jorgensen, 1968b).

Влияние температуры на скорость фотосинтеза проявляется прежде всего при интенсивности света, превышающей световое насыщение (Рабинович, 1959). В этих условиях освещения с возрастанием температуры скорость фотосинтеза увеличивается сначала быстро, затем медленнее и, наконец, резко снижается. Обычно у водорослей, вегетирующих длительное время при высокой температуре, температурный оптимум развития выше, чем у водорослей, адаптированных к низкой температуре (Финенко, Ланская, 1971). Незначительное повышение температуры над оптимальной ведет к быстрой гибели клетки; снижение температуры ниже оптимальной не приводит к столь серьезным последствиям. При оптимальной интенсивности света скорость фотосинтеза можно считать функцией температуры (Финенко и др., 1971). В интервале температур от 7 до 28° изменение скорости фотосинтеза описывается уравнением Аррениуса (рис. 1). Параллельно с увеличением температуры повышается и порог светового насыщения у водорослей (I_k). Изменение I_k с увеличением температуры описывается степенной зависимостью (рис. 2). На этом рисунке кривые делят область значений I_k на две части: U_i и U_I . Если $(t^\circ, I) \in U_i$, то $v = A_i e^{kt}$, где v — абсолютная скорость фотосинтеза, A_i — удельная скорость фотосинтеза в $\text{мгС} \cdot \text{мг хл«а»}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ при температуре t° , U_i — область избытка света. Если $(t^\circ, I) \in U_I$, то $v = A_I I$, где A_I — удельная скорость фотосинтеза при световом насыщении. Тогда U_I — область, в которой лимитирующим фактором служит свет. Так можно показать, при каких условиях свет или температура выступают в роли лимитирующего фактора.

1.2. Влияние освещения на скорость роста культур водорослей

Зависимость скорости роста культур водорослей от интенсивности света, как и скорости фотосинтеза, носит параболический характер. Однако значения светового насыщения (I_k) роста культур водорослей (4 000—8 000 лк) примерно в два раза ниже, чем уровень светового насыщения скорости фотосинтеза. Даже у водорослей из тропических районов Тихого океана, адаптированных примерно к 15 000 лк, величина светового насыщения роста культур находится в пределах 2 500—7 000 лк (Thomas, 1966).

На развитие культур водорослей влияет также и продолжительность периода освещения. Опыты, проведенные с диатомеями (Paasche, 1968; Castenholz, 1964), показывают, что разные виды по-разному реагируют на продолжительность освещения. Одни виды могут длительное время вегетировать при изменении продолжительности освещения в довольно широких пределах, тогда как для других оптимальная длительность освещения зависит от интенсивности света. Так что каждый вид для оптимального роста нуждается в определенной продолжительности освещения на протяжении суток, которая, в свою очередь, зависит от интенсивности света. Скорость роста, представленная как функция световой энергии, полученной водорослями в течение разных периодов освещения и при разной интенсивности света, изменяется линейно только в определенном диапазоне интенсивности. Величина этого диа-

пазона у планктонных диатомовых водорослей находится в пределах 30—50 $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2}$ в день. В определенном диапазоне интенсивности освещения, независимо от длительности фотопериода, к культурам диатомовых применим закон постоянства количества энергии. Из этого закона следует, что для совершения одного деления клетка должна получить определенное количество световой энергии. Очевидно, что количество света, в пределах которого скорость роста культуры изменяется линейно, может служить показателем благоприятных для данной культуры условий освещения.

1.3. Влияние света на скорость фотосинтеза фитопланктона в природных условиях

Зависимость фотосинтеза от света в естественных условиях изучается в основном двумя способами. При одном из них разная интенсивность света достигается помещением проб воды на разные глубины в море, при другом — солнечный свет, либо свет от искусственного источника ослабляется с помощью нейтральных или синих светофильтров. Результаты этих исследований показывают, что глубина расположения максимума фотосинтеза зависит в основном от прозрачности воды, интенсивности солнечной радиации, падающей в данный момент на поверхность моря и световой адаптации водорослей. В последнее время показано, что и условия минерального питания фитопланктона оказывают влияние на глубину расположения максимума скорости фотосинтеза.

В тропических водах максимум скорости фотосинтеза находится, как правило, на глубине 10—30 м и в редких случаях при повышенной прозрачности воды глубже 30 м. В умеренных и высоких широтах глубина, на которой лежит максимум скорости фотосинтеза, может меняться в зависимости от изменений освещенности. Как правило, чем больше света проникает в воду, тем глубже располагается максимум скорости фотосинтеза.

Для объяснения закономерности изменения скорости фотосинтеза в море важно знать, какому количеству световой энергии соответствует максимум. Эти данные, выраженные в $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$ физиологически активной радиации и полученные в разных районах Мирового океана разными авторами, суммированы ниже. В скобках приведены средние значения.

Район	I_k
Тропики	0,05—0,22(0,11)
Умеренные широты	
зима	0,01—0,10(0,04)
весна	0,04—0,12(0,07)
лето	0,04—0,13(0,08)
Высокие широты северного и южного полушарий	0,01—0,04(0,03)

Несмотря на большие различия единичных измерений, их результаты в общем отражают широтную и сезонную адаптацию фитопланктона к различной интенсивности солнечной радиации, падающей на поверхность моря. Начиная с глубины, куда проникает 0,02—0,03 $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$, скорость фотосинтеза уменьшается пропорционально изменению количества света.

Максимум скорости фотосинтеза фитопланктона, находящегося под скачком плотности, достигается при интенсивности света в 2—3 раза более низкой, чем у фитопланктона, развивающегося в верхних слоях. По аналогии с выс-

шими растениями на этом основании фитопланктон можно разделить на два типа: светолюбивый и теневой. Но это не значит, что скорость фотосинтеза может зависеть от систематического состава фитопланктона, хотя видовые особенности и определяют в какой-то мере пределы адаптационных изменений.

Влияние света на фотосинтез фитопланктона изучалось, как правило, в условиях, отличных от естественных. Вряд ли зависимость скорости фотосинтеза от света в условиях эксперимента значительно отличается от наблюдающейся в естественных условиях. Но необходимы специальные подтверждения для того, чтобы результаты, полученные в эксперименте, можно было бы распространять на популяции водорослей, находящиеся в море, в естественной обстановке.

1. 4. Влияние соединений азота и фосфора на развитие фитопланктона

Условия минерального питания — это один из мощных факторов, влияющих на развитие фитопланктона в море. Совершенно очевидно, что при большом химическом разнообразии элементов минерального питания, необходимых водорослям, роль этих элементов не может быть одинаковой. Соединения азота и фосфора по своему значению занимают особо важное положение, поскольку они входят в состав белковых молекул и участвуют в регуляции внутриклеточного обмена.

В поверхностном слое океана концентрация соединений азота и фосфора уменьшается от высоких широт к низким из-за более благоприятных световых условий для фотосинтеза в низких широтах. В центральных тропических и субтропических районах, а также в летнее время в умеренных и часто в субполярных широтах концентрация этих элементов мала. Концентрация азота и фосфора в поверхностном слое зависит от скорости процессов регенерации и скорости поступления этих элементов в зону фотосинтеза с глубинными водами. Однако оба эти процесса обычно не могут компенсировать потребление биогенных элементов фитопланктоном. В результате скорость роста фитопланктона в целом лимитируется условиями минерального питания. При недостатке биогенных элементов в среде заметно изменяется видовой состав фитопланктона. Доминирующими становятся виды, которые способны эффективно ассимилировать биогенные элементы при их низкой концентрации. Таким образом, условия минерального питания оказывают влияние не только на рост численности и биомассы водорослей, но служат одним из факторов, определяющих видовой состав фитопланктона.

Азот содержится в морской воде в форме неорганических и органических соединений. Последние в виде аминокислот, пуриновых и пиримидиновых оснований, мочевины, мочевой кислоты и других соединений могут утилизироваться некоторыми видами водорослей (Provasoli, 1963; Хайлов, 1971), но для большинства планктонных водорослей лучшими источниками азота служат его неорганические соединения. Неорганические соединения азота в морской воде представлены нитритными, нитратными и аммонийными ионами. Нитратные и аммонийные соединения поглощаются водорослями на свету и в темноте, однако на свету скорость поглощения значительно выше. На примере *Dunaliella tertiolecta* показано, что скорость поглощения нитратов и нитритов есть функция интенсивности света (Grant, 1967). Ассимиляция нитритов в отсутствие света менее ясна. Так, например, *Dunaliella tertiolecta* поглощает это соединение в темноте, а *Ditylum brightwellii* в темноте нитриты не ассимилирует (Grant, 1967; Eppley, Coatsworth, 1968).

При наличии в среде различных неорганических соединений азота первым поглощается азот в форме аммонийных соединений. Если в среде присутствуют только нитраты и нитриты, то оба соединения ассимилируются одно-

временно. В экспериментах с монокультурой *Ditylum brightwellii* и смешанной культурой *Goniaulax polyedra* и *Phaeocystis* sp. установлено, что только после того, как содержание аммонийного азота в среде уменьшается примерно до $1 \text{ мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$, водоросли начинают утилизировать нитратный азот (Strickland et al., 1969). Скорость роста водорослей при ассимиляции нитратного азота почти в два раза ниже, чем при использовании аммонийного. Соответственно синтез органического азота и хлорофилла «а» в клетках также был ниже, тогда как скорость синтеза жиров была выше при использовании нитратов. Теоретически это вполне понятно, так как для нитратов путь до белковой молекулы более длинный, поскольку они должны пройти в клетке стадию восстановления. У водорослей этот процесс мало отличается от аналогичного процесса у высших растений. Эрпли (Erpley et al., 1969), продолжая работы, начатые совместно со Стрикландом, на тех же видах установил, что водоросли, росшие на среде с нитратами в качестве источника азота, содержали фермент нитрат-редуктазу. В тех случаях, когда водоросли росли на среде, в которой азот присутствовал в аммонийной форме, количество этого фермента в клетках уменьшалось и водоросли переставали ассимилировать нитраты. С уменьшением концентрации аммония в среде до $0,5\text{—}1,0 \text{ мМ}$ наблюдались синтез нитрат-редуктазы и поглощение нитратов водорослями. Таким образом, синтез нитрат-редуктазы в клетках водорослей индуцируется присутствием в среде нитратов и ингибируется ионами аммония.

Так как концентрация аммонийного азота в море, как правило, низка, то на основании результатов, полученных в экспериментальных условиях, можно было ожидать, что ингибирование синтеза нитрат-редуктазы в природных популяциях фитопланктона не должно наблюдаться и этот фермент должен присутствовать в ощутимых количествах. Измерения, выполненные в тропических районах Тихого океана (Erpley et al., 1969) и в водах Перуанского течения (Paskard et al., 1971), подтвердили это предположение, причем активность нитрат-редуктазы была выше в водах, содержащих большое количество нитратов. При увеличении концентрации аммонийного азота в воде активность нитрат-редуктазы и поглощение нитратов фитопланктоном уменьшается (Paskard et al., 1971), хотя прямой пропорциональности между активностью нитрат-редуктазы и поглощением нитратов нет.

Наблюдения за поглощением аммонийного и нитратного азота природными популяциями фитопланктона в различных районах были проведены Дагдейлом и Герингом (Dugdale, Goering, 1967), которые использовали для этих целей N^{15} . Удельная скорость поглощения аммонийного азота во всех районах была в среднем в 5—10 раз выше, чем нитратного. Более высокая скорость поглощения нитратов фитопланктоном наблюдалась в районах с относительно высокой концентрацией нитратов в поверхностном слое.

Зависимость скорости поглощения биогенных элементов от их концентрации в среде носит гиперболический характер (Ketchum, 1939). Кинетика поглощения азотных соединений водорослями при различной концентрации азота в среде похожа на характер зависимости между скоростью реакции и концентрацией фермента и субстрата, описываемой уравнением Михаэлиса — Ментен. По всей вероятности, эта аналогия чисто внешняя, но она тем не менее существует. Поэтому многие авторы описывают скорость поглощения биогенных элементов (V) из среды уравнением:

$$V = \frac{V_m \cdot S}{K_s + S}, \quad (1.1)$$

где S — концентрация элемента минерального питания в среде, V_m — максимальная удельная скорость поглощения элемента из среды, K_s — констан-

та, численно равная концентрации субстрата, при которой V достигает половины максимального значения. Величина K_s в такой интерпретации служит важным экологическим параметром, характеризующим способность водорослей поглощать биогенные элементы при низкой концентрации в среде. Эппли (Erpley et al., 1969) на культурах 16 видов водорослей разной систематической принадлежности, выращенных на средах с ограниченным содержанием азота, нашел, что значения K_s для нитратов и аммония находились в пределах от 0,1 до 10 μ М и возрастали с увеличением размера клеток. Сравнение величин K_s у океанических и неритических видов водорослей показало, что у первых они в несколько раз ниже, что в общем согласуется с условиями их обитания и необходимостью ассимилировать элементы минерального питания при более низкой концентрации.

Измерения поглощения нитратов и аммонийного азота естественными популяциями фитопланктона в Беринговом море, у берегов Аляски и в юго-восточной тропической части Тихого океана показали, что изменение скорости поглощения этих элементов в зависимости от концентрации в среде также хорошо описывается уравнением Михаэлиса — Ментен (MacIsaac, Dugdale, 1969).

В тропических олиготрофных районах величины K_s (NO_3^-) оказались $\leq 0,2 \text{ мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$, тогда как в эвтрофных водах они были $\geq 1 \text{ мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$. Трудно найти лучший довод в пользу того, что результаты, полученные на отдельных видах водорослей в лабораторных условиях, правильно отражают основные закономерности утилизации разных форм азота природными популяциями фитопланктона.

Соединения фосфора в морской воде весьма разнообразны. Фосфор входит в состав органических и неорганических веществ. Фосфор в растворимых органических соединениях присутствует в виде радикалов фосфорной кислоты и эфиров, которые могут усваиваться водорослями. Механизм поступления органического фосфора в клетку изучен слабо. У водорослей этот процесс осуществляется с помощью фермента алкалин-фосфатазы, которая расщепляет сложные органические соединения с образованием фосфорной кислоты (Kuenzler, Perras, 1965). Этот фермент образуется в клетках в условиях фосфорного голодания, при низком содержании фосфатов в среде. С увеличением концентрации фосфатов синтез алкалин-фосфатазы приостанавливается. Это указывает на то, что органические соединения фосфора могут быть важным источником питания водорослей в естественных условиях при недостатке фосфатов в среде. Но необходимо учитывать большую активность микрофлоры в естественных условиях, которая не только минерализует органическое вещество и освобождает минеральный фосфор, но и потребляет фосфорные соединения из среды.

Неорганические соединения фосфора в морской воде находятся в виде ионов ортофосфорной кислоты. Поглощение неорганического фосфора планктонными водорослями зависит от условий фосфорного питания. Водоросли, выращиваемые в бесфосфатной среде и в среде с нормальной концентрацией этого элемента, существенно отличаются по содержанию фосфора в клетках. Кэтчум (Ketchum, 1939) нашел, что клетки *Phaeodactylum tricornutum* при делении в бесфосфатной среде содержат лишь треть нормального количества фосфора. Клетки *Chaetoceros scabrosus* в таких же условиях содержали $1/3$, а *Prorocentrum micans* — $1/2$ нормального количества фосфора (Кабанова, 1958). По данным других авторов, клетки *P. tricornutum* содержали в одном случае в 6, а в другом — в 33 раза меньше фосфора, чем клетки с нормальным содержанием этого элемента (Kuenzler, Ketchum, 1962). Количество фосфора в клетках *Skeletonema costatum* при фосфорном голодании уменьшалось против нормы на порядок (McAllister et al., 1964). Минимальное содержание фосфора в клетках в момент прекращения их деления у *Thalassiosira fluvia-*

tilis и *Cyclotella nana* составило $1,3 \cdot 10^{-17}$ и $0,8 \cdot 10^{-17}$ г·ат Р·м⁻³ (Fuhs et al., 1971). При определении этих величин у *Cyclotella nana* и *Cylindrotheca closterium* Карпентер (Carpenter, 1970) нашел, что минимальное количество фосфора, необходимое для одного деления, у этих видов составляет $1,29 \cdot 10^{-17}$ и $1,35 \cdot 10^{-17}$ г·ат Р·м⁻³ соответственно. Из приведенных данных видно, что значения минимального содержания внутриклеточного фосфора у разных видов укладываются в довольно узкие пределы. Очевидно, что эта величина может служить важным экологическим показателем для фитопланктона в целом. Ориентируясь на нее, можно судить, в каких условиях фосфатного питания находятся в данный момент водоросли.

Поглощение фосфатов из среды водорослями зависит от условий, в которых они находились до начала эксперимента. Водоросли, выращенные в условиях резкого дефицита фосфора, при переносе в среду, содержащую фосфаты, поглощают фосфор в значительно большем количестве, чем требуется для роста. Так, клетки *Phaeodactylum tricornutum* при низкой концентрации фосфатов в среде могут удваивать внутриклеточную концентрацию фосфора примерно за 3 часа, тогда как скорость удвоения числа клеток в шесть раз меньше (Kuenzler, Ketchum, 1962). Таким образом, большая часть поглощенного фосфора не вовлекается сразу в метаболизм клетки. Поглощение фосфатов из среды клетками, развившимися в условиях дефицита фосфора, происходит и на свету и в темноте. Исследования, проведенные с 5 видами морских планктонных водорослей из различных систематических групп (зеленые, диатомовые и перидиниеи), показали, что содержание внутриклеточного фосфора увеличивается за время их пребывания в темноте (от 1 до 3 суток) в 1,5—2,5 раза (Финенко и др., 1971).

До настоящего времени доказательств гиперболической зависимости между скоростью поглощения фосфатов и их концентрацией в среде очень мало. Но результаты, полученные для *Thalassiosira fluviatilis* и *Cyclotella nana*, указывают, что такая зависимость наблюдается и при поглощении фосфатов (Fuhs et al., 1971). Значения K_s у *C. nana* и *T. fluviatilis*, содержащих минимальное количество фосфора в клетках, составили 0,58 и $1,72 \cdot 10^{-6}$ г·ат Р·л⁻¹ соответственно. Максимальная скорость поглощения фосфатов из среды увеличивалась с уменьшением содержания фосфора в клетках.

Помимо низкого содержания фосфора в клетках и высокой скорости его поглощения из среды клетки, выращенные в условиях дефицита фосфора обладают также морфологическими и цитологическими особенностями. Клетки *Prorocentrum micans*, например при дефиците фосфора, увеличиваются в объеме и из эллипсоидальных становятся шарообразными (Финенко и др., 1971). Холмс (Holmes, 1966) наблюдал укрупнение клеток *Skeletonema costatum* при фосфорном голодании. Этот автор считает, что цитологические симптомы голодания клеток (изменение числа хроматидов и митохондрий) и морфологические изменения можно использовать для оценки физиологического состояния фитопланктона в природных условиях.

1.5. Кинетика роста водорослей

в зависимости от содержания биогенных элементов в среде

Моно (Monod, 1942) первый показал, что между концентрацией питательного вещества, находящегося в минимуме, и удельной скоростью роста микроорганизмов существует зависимость, аналогичная той, которая получена Михаэлисом и Ментен для описания связи скорости ферментативной реакции с концентрацией субстрата. Разница только в том, что энзиматическая реакция протекает при постоянном количестве фермента, тогда как ростовые процессы сопровождаются увеличением биомассы, а следовательно, и увеличением количества фермента.

В связи с этим в уравнении Моно абсолютная скорость процесса заменена относительной:

$$\frac{dx}{dt} \cdot \frac{1}{x} = \mu = \frac{\mu_m S}{K_s + S}, \quad (1.2)$$

где x — биомасса, S — концентрация питательного вещества, μ_m — предел, к которому стремится скорость роста (μ) по мере увеличения S , K_s — константа, численно равная концентрации питательного вещества, при котором μ равно $\mu_m/2$. При некоторых условиях это уравнение применимо и для описания скорости роста в зависимости от изменений концентрации биогенных элементов в среде. В экспериментах с культурой *Chaetoceros gracilis*, предварительно находившейся в условиях азотного голодания, и культурой *Asterionella japonica*, выращенной в нормальных условиях, были получены типичные гиперболические кривые скорости роста как функции концентрации NO_3^- в среде (Erppley, Thomas, 1969). Значения K_s , определенные по скорости роста и поглощению нитратного азота водорослями, в этих опытах практически совпали.

Проводя эксперименты с *C. gracilis* при различной концентрации фосфатов в среде, Томас и Додсон (Thomas, Dodson, 1968) нашли, что скорость роста у этого вида увеличивается линейно с изменением концентрации в среде примерно до $0,2 \text{ мкг} \cdot \text{атм Р} \cdot \text{л}^{-1}$. С увеличением концентрации до $0,3 \text{ мкг} \cdot \text{атм Р} \cdot \text{л}^{-1}$ и еще выше скорость роста составляла около 90% от максимальной и не зависела от концентрации фосфатов в среде. Эти данные довольно хорошо согласуются с результатами, полученными ранее для *Asterionella japonica* (Goldberg et al., 1951). У 7 видов диатомовых водорослей, изолированных из планктона Черного моря, скорость роста также возрастала с увеличением концентрации фосфатов в среде. В тех случаях, когда скорость роста на бесфосфатной среде была равна нулю, что соответствовало минимальному содержанию фосфора в клетках, изменение скорости роста водорослей с увеличением содержания фосфатов в среде подчинялось уравнению Моно (Финенко, Крупаткина, 1974).

Но есть данные, свидетельствующие о том, что скорость роста водорослей определяется в большей степени не концентрацией элемента в среде, а его содержанием в клетках. Это было показано для роста водорослей при дефиците азота, фосфора, B_{12} и железа в клетках, причем была найдена гиперболическая зависимость. Эппли и Томас (Erppley, Thomas, 1969), построив теоретическую модель изменения удельной скорости роста в зависимости от концентрации элемента в среде, показали, что это может быть только в том случае, когда K_s , измеренное по поглощению элемента из среды, выше K_s , определенного по скорости роста. Если константы равны, то удельная скорость роста не зависит от содержания элемента в клетке и будет описываться уравнением Моно при увеличении в среде концентрации элемента, лимитирующего рост. Томас и Додсон (Thomas, Dodson, 1972), проводя эксперименты с *Chaetoceros gracilis* в хемостате при разном дефиците азота, нашли, что значение K_s уменьшается с увеличением содержания азота в клетках. Очевидно, значения K_s , определенные по скорости роста или по поглощению биогенных элементов из среды разными видами водорослей, имеет смысл сравнивать только в том случае, когда внутриклеточное количество лимитирующего рост элемента одинаково. В противном случае необходимо вводить соответствующие поправки.

Таким образом, чтобы корректно продемонстрировать лимитирующее действие биогенных или любых других элементов на скорость роста водорослей и построить соответствующую модель для природных популяций фитопланктона, необходимо: 1) описать скорость роста и скорость поглощения элемен-

та в зависимости от его концентрации в среде и в клетке; 2) установить, какая часть из поглощенных элементов расходуется на процессы роста и какая остается в клетке для будущего использования. До последнего времени таких полных сведений для естественных популяций фитопланктона нет, в связи с чем лимитирующее действие биогенных элементов на развитие фитопланктона в природных условиях до сих пор трудно характеризовать количественно.

Этот вопрос подробнее всего исследован в тропических районах восточной части Тихого океана (Thomas, 1966, 1970a, b). На основании сопоставления концентрации фосфатов в поверхностных водах в этом районе с концентрацией, которая лимитирует скорость роста культур *C. gracilis*, выделенных из планктона данной области, было установлено, что фосфаты не лимитируют скорость роста фитопланктона (Thomas, Dodson, 1968). Поэтому в дальнейших исследованиях все внимание было уделено дефициту азота. Опыты по обогащению проб морской воды питательной средой с различной концентрацией нитратных и аммонийных соединений показали, что скорость роста фитопланктона возрастала с увеличением концентрации азота в среде. В двух опытах из четырех скорость роста, определенная по увеличению концентрации хлорофилла в пробах, изменялась гиперболически с увеличением содержания азота в среде. Значения K_s составили около $1,5 \text{ мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$ для аммония и $0,75 \text{ мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$ для нитратов и были в несколько раз выше, чем полученные ранее по поглощению аммония и нитратов естественными популяциями из среды (MacIsaac, Dugdale, 1969). В двух других опытах максимальная скорость роста не была достигнута даже при добавлении $10 \text{ мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$. Пока трудно обсуждать причины различий из-за небольшого количества опытов, тем не менее их можно считать одной из первых попыток оценить значения K_s для двух экологически важнейших биогенных элементов в опытах с естественными популяциями фитопланктона.

§ 2. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА МОРСКИХ ЖИВОТНЫХ

В изучении «температурных аспектов» биологии морских животных можно довольно условно различать два направления — температура как фактор, ограничивающий распределение (географическое или зональное), и температура как причина, вызывающая необходимость специальных приспособлений. Здесь будут рассмотрены преимущественно физиологические аспекты действия температуры.

Воздействие температуры на морских животных и их ответные реакции также можно рассматривать с двух позиций. Во-первых, интерес могут представлять комплексы приспособлений к крайним в планетарном аспекте условиям обитания, таким, как условия тропической литорали некоторых районов Красного моря и Персидского залива, с одной стороны, и морей Антарктики и высокой Арктики — с другой. Во-вторых, можно интересоваться событиями, разыгрывающимися под воздействием значений температуры, не сильно выходящих за пределы колебаний, с которыми определенные виды могут встретиться в своих обычных местах обитания. Рассмотрение первого случая более уместно в очерках по региональным фаунам. Далее будет рассмотрен только второй случай. Мы будем при этом иметь дело только с пойкилотермными животными, так как они составляют огромное большинство населения океана.

Практический опыт показывает, что при решении задачи, подобной нашей, конструктивным оказывается подход к организму как к «машине» (Fry, 1971). В данном случае целесообразно обратить внимание на следующие особенности «живой машины»: 1) материал; 2) системы регуляции; 3) силовая установка; 4) механические функции. Материал — это (био)хими-

ческие структуры, из которых построен организм. Системы регуляции — это нервная и гуморальная системы, координирующие работу организма в целом. Силовая установка представляет собой совокупность процессов метаболизма, обеспечивающих животное необходимой энергией. Механические функции — это функции целого организма, связанные с движением, т. е. с поведением. В прикладном отношении (биологическая продуктивность, воздействие загрязнений и т. д.) наибольший интерес представляют пункты 3 и 4 этого перечня. К ним мы будем применять очень удачную терминологию Фрая, заметившего, что метаболизм — это процессы, посредством которых организм получает свободную энергию, а его активность — это то, как организм распоряжается этой энергией.

Метаболизм — это центральное понятие интересующего нас аспекта физиологии. Метаболизм представляет собой целостное выражение сложной системы ферментативных реакций, которые идут под контролем внешних условий и регулируются, хотя бы частично, нейрогуморальной системой. Скорость каждой реакции зависит непосредственно от температуры и кроме того от ряда условий, которые сами по себе или через нейрогуморальную систему могут быть связаны с температурой среды. Эти условия — концентрация субстрата, количество молекул фермента, ионный состав и pH внутриклеточной среды, а также особенности структуры молекул фермента, определяющие в значительной степени его сродство к субстрату. Важна также организация путей метаболизма, особенность которой состоит в существовании многих точек ветвления, которые могут срабатывать как триггеры под воздействием внешних или внутренних регуляционных эффектов.

Для оценки уровня метаболизма используют обычно результаты измерений скорости потребления кислорода. Одни исследователи считают такую оценку вполне удовлетворительной (Винберг, 1956), тогда как другие склонны относиться к ней с известной осторожностью, допуская возможность заметной роли анаэробного обмена, не учитываемого при простейших измерениях дыхания (Fry, 1971; Sassaman, Mangum, 1973; и др.). Удобно различать три уровня метаболизма. Стандартный уровень метаболизма свойствен животному, не проявляющему во время измерения двигательной активности. Энергией при этом обеспечиваются только затраты, связанные с работой натриевого насоса клеток, а также с вентиляционными движениями и сокращением сердца. Более высокий, рутинный, уровень метаболизма характерен для слабой спонтанной двигательной активности животных, не подвергающихся действию сильных раздражителей. И, наконец, активный метаболизм животных, обусловленный деятельностью, связанной с интенсивным движением (перемещением в пространстве или фильтрацией).

Температура может играть роль как лимитирующего фактора, так и фактора, требующего специальных приспособлений. С точки зрения физиологии удобно различать летальное и контролирующее воздействие температуры. Эти пары понятий не идентичны, поэтому вначале лучше обсудить физиологические механизмы, а затем уже на их основе оценить значение температуры для морских животных. Начать удобнее с контролирующего воздействия.

Если мы оценим интенсивность метаболизма (в скоростях потребления кислорода, Q_{O_2}) при быстрой, в течение немногих часов, монотонной смене температуры, то получим два основных типа зависимости, изображенных на рис. 3. Случай *Б*, как видим, замечателен тем, что на кривой выражен участок (ограничен вертикальным пунктиром), внутри которого степень зависимости метаболизма от температуры существенно меньше, чем в соседних областях. Между двумя этими крайними типами кривых находится множество промежуточных случаев, что дает пищу для оживленной дискуссии, с одной стороны, и возможность разным авторам аппроксимировать нужные им

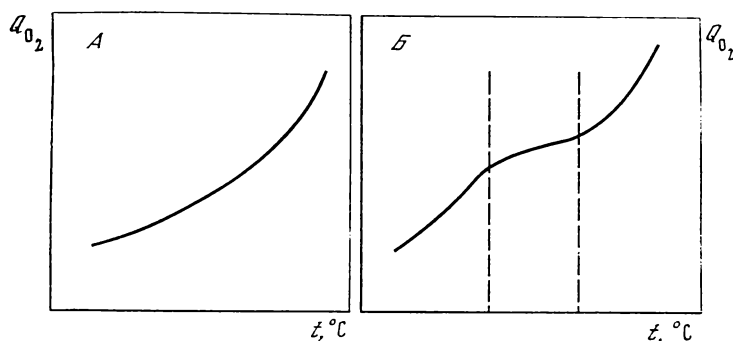


Рис. 3. Влияние температуры на скорость метаболизма

Пояснения в тексте

участки экспериментальных кривых самыми разными функциями (линейной, логарифмической, экспоненциальной и др.) — с другой.

Много сложнее попытка схематизировать при тех же условиях эксперимента воздействие температуры на двигательную активность. Эффекты при разных уровнях активности могут быть разными, к тому же не все они достаточно хорошо изучены. Более или менее правдоподобно выглядит, вероятно, картина, изображенная на рис. 4. Активность в случае А заметно превышает спонтанную, это вынужденная активность, но такая, которая еще может осуществляться долгое время на постоянном уровне. Три остальных случая соответствуют уровню активности, лишь немного превышающему рутинный. Схемы Б и В характеризуют ориентированное перемещение животных, схема Г — неориентированное. К этому вопросу мы еще вернемся. Обратимся теперь к рис. 3 А. Кривые такого рода характерны для зависимости от температуры стандартного или слабо отличающегося от него уровня метаболизма. Они получаются обычно в таких экспериментах, когда метаболизм наркотизированных и естественно неподвижных животных практически одинаков. Разницу между активным и стандартным метаболизмом относят за

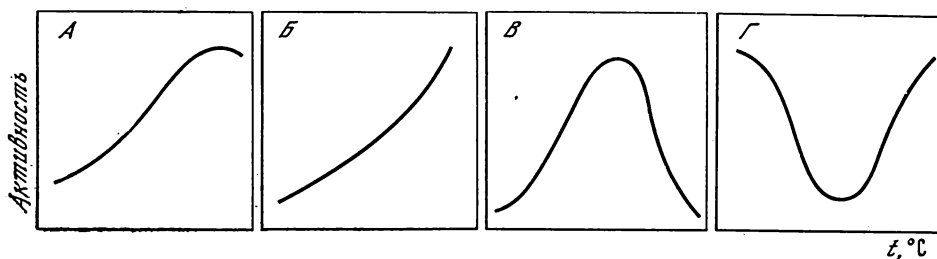


Рис. 4. Влияние температуры на двигательную активность

Пояснения в тексте

счет вклада активности. Существуют данные, согласно которым величина вклада активности зависит от температуры сильнее, чем стандартный метаболизм (Newell, 1973). Согласно другим данным эта разница довольно постоянна (Bayne et al., 1973), однако в любом случае легко представить, что, комбинируя кривые вроде тех, что показаны на схемах рис. 4, несущие определенный вклад активности, с кривой 3А можно получить как зависимость на рис. 3Б, так и многие промежуточные случаи.

Кривые типа рис. 3А, получающиеся при измерении интенсивности стандартного метаболизма, отличаются друг от друга величинами температурных коэффициентов Q_{10} в одних и тех же интервалах температуры. Эталонной счи

тается так называемая «нормальная кривая» Крюга, полученная в свое время при измерениях метаболизма головастика, лягушки, золотой рыбки, некоторых насекомых и др., при сравнительно быстрой смене температуры. Если у животных, обитающих при разной температуре, например в разных широтах, измерить стандартный метаболизм при естественной температуре среды, и нанести результаты на график, то получится кривая типа рис. 3А, но более пологая, чем кривая Крюга (Scholander et al., 1953).

В связи с этим наблюдением возникло мнение, что приспособленные к температуре среды пойкилотермные животные сумели так перестроить свой метаболизм, что у них появилась возможность компенсировать непосредственное воздействие окружающей температуры. Для изучения этого явления было проведено (и проводится) множество таких экспериментов: животных некоторое время содержат при определенной температуре, затем измеряют метаболизм в некотором диапазоне температуры; другую группу животных содержат предварительно при иной температуре, а измерения проводят так же, как и в первом случае. Обе эти кривые при нанесении на общий график могут различными способами пересекаться или быть сдвинутыми друг относительно друга. Каждый случай взаимного расположения кривых находит свое место в чрезвычайно громоздкой классификации «типов температурной адаптации», рассматривать которую нам нет необходимости. Важно отметить, что в большинстве работ такого рода время предварительного «приучения» животных к температуре опыта выбирается произвольно. Чтобы попытаться уяснить, как это может повлиять на результаты, рассмотрим схему на рис. 5. Эта схема построена по результатам исследований Грейнджера (Grainger, 1958) и Ивлевой (Ивлева, 1972; Ivleva, 1973).

На схеме изображен процесс акклимации животного к новой температуре (о терминологии: слово адаптация лучше оставить для характеристики эффекта эволюционного процесса, протекающего в чреде поколений под действием отбора; акклиматизация тогда будет характеризовать изменения, происходящие в индивидуальном животном в ответ на неконтролируемые изменения многих факторов в новой среде обитания, а акклимация — ответ на изменение одного фактора в контролируемых условиях лабораторного эксперимента). В данном случае показана акклимация к повышенной по сравнению с исходной температуре. Можно различить такие этапы. Нулевой этап — животное неопределенно долго существовало при температуре t_1^0 , интенсивность метаболизма сохранялась на более или менее постоянном уровне. В момент времени «с» произошла смена температуры. Продолжительность первого этапа измеряется часами, в это время происходит резкая интенсификация метаболизма с колебаниями релаксационного характера. Здесь резко меняется не только потребление O_2 , но и выделение CO_2 , может колебаться также величина дыхательного коэффициента. По некоторым данным в это время происходит резкое изменение двигательной активности, другие исследователи этого не отмечают. Вероятно, наличие или отсутствие таких изменений связано с характером оборонительной реакции у конкретных видов, в частности, с тем, убегают животные или затаиваются. Второй этап длится от 1—3 дней до нескольких недель и даже месяца. Характерно, что акклимация к высокой температуре завершается много быстрее, чем к низкой. В это время метаболизм монотонно или с длиннопериодными колебаниями (на схеме показаны пунктиром) приближается к новому стационарному уровню. Третий этап — процесс акклимации закончен и более или менее устойчивив новый уровень метаболизма, характерный для температуры t_2^0 .

В ряде случаев в острых опытах (прежде чем достигнута полная акклимация) удавалось обнаружить, что у животных определенного вида разного размера значения Q_{10} различались в одних и тех же интервалах температуры.

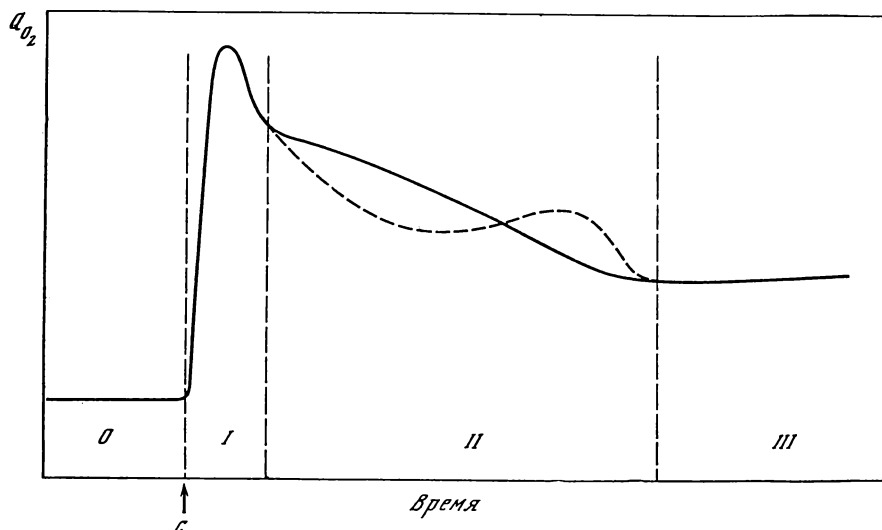


Рис. 5. Схема развития процесса акклимации

Пояснения в тексте

В какой мере это характерно для тех случаев, когда процесс акклимации закончен, сказать сейчас трудно. Однако есть данные, свидетельствующие о том, что в определенные сезоны у некоторых видов такие различия могут быть обусловлены эффектом голодания, выраженным в разной степени у животных разного размера (Barnes, Barnes, 1969). Совершенно неясно, могут ли многочисленные и противоречивые данные объяснены тем, что акклимация протекает с разной скоростью у разноразмерных представителей одного вида.

При тщательном исследовании кривых типа рис. 3А, построенных по уровням третьего этапа акклимации, обнаруживается одна замечательная особенность, объединяющая их с кривыми для животных из разных географических широт и отличающая их от кривой Крога. Как показала И. В. Ивлева, интенсивность метаболизма связана здесь с температурой уравнением Аррениуса, широко используемым в химической кинетике. Результаты таких измерений укладываются на прямую в системе координат $\ln Q_{O_2} - 1/T^\circ$, где T° — температура по Кельвину. В отличие от кривой Крога, аналитическое выражение которой если и возможно, то слишком громоздко, зависимость метаболизма от температуры при полной акклимации описывается сравнительно простым уравнением, причем важен здесь всего один параметр μ , аналогичный энергии активации в химической кинетике. Показано, что во всех исследованных случаях значения μ мало разнятся между собой.

Представляет интерес краткое описание биохимических изменений, происходящих в процессе акклимации. На первой стадии, при достаточно резкой смене температуры, происходит скорее всего некоторый «дисбаланс» путей метаболизма, сопровождающийся сменой основных субстратов (о чем свидетельствуют колебания дыхательного коэффициента). Дисбаланс может быть значительным, так что меняются не только конечные продукты азотного обмена, но сильно возрастает выделение в среду богатых углеродом органических соединений (Field, 1972). События на втором этапе обстоятельно рассмотрены Хочачкой и Сомеро (Hochachka, Somero, 1971). События эти связаны уже с закономерными изменениями путей метаболизма, осуществляемыми благодаря преимущественному синтезу и использованию новых субстратов. При понижении температуры, например, увеличивается уровень гликолиза, возрастает роль липидов, синтез липидов, гликогена и белков ускоряется,

заметно меняется ионный состав внутренней среды. Последнее обстоятельство как непосредственно, так и через изменение pH (Mangum, 1973) может избирательно влиять на активность ферментов. В это время происходит также синтез новых вариантов ферментов (изоферментов), которые отличаются температурными характеристиками. В других случаях активность ферментов оказывается зависящей не столько от качества, сколько от количества молекул фермента (Robert, Gray, 1971, 1972b). Важно отметить, что у разных видов, на разных стадиях жизненного цикла и в разных тканях одного и того же организма набор этих изменений и их относительное значение могут сильно различаться. Это соответствует и наблюдаемым различиям метаболического ответа (Vernberg, Vernberg, 1964).

Очень важную, но недостаточно изученную роль в температурной акклимации играет гормональная регуляция. Замечательно, что гормональный эффект может проявляться очень быстро, влияя, вероятно, на какие-то ключевые пункты схемы метаболизма. Это было показано в убедительных опытах с крабами (Silverthorn, 1975a, 1975b). Как мы видели, процесс акклимации может продолжаться достаточно долго, так что в некоторые моменты есть риск не поспеть за быстрыми сезонными изменениями температуры. Существование же сезонных гормональных циклов может в случае необходимости существенно ускорить акклимацию.

Все рассматривавшиеся до сих пор события разыгрываются довольно продолжительное время и существенны для сезонных или широтных изменений температуры. В очень многих случаях животным приходится регулярно переносить резкие суточные и приливные колебания температуры. Здесь эффективными оказываются совсем другие механизмы. Не вдаваясь подробно в этот вопрос, важный для специальных мест обитания (например, литорали), отметим, что значительную роль здесь играют периодические изменения двигательной активности. Показано, что у литоральных животных вклад активности велик и сильно зависит от температуры, тогда как для основного метаболизма характерна удивительно слабая зависимость от температуры (Newell, Northcroft, 1967).

Очень наглядно воздействие температуры на организм в целом проявляется при изучении распределения животных в температурном градиенте. Достаточно полные сводки по этому вопросу (Ивлев, 1966; Ивлев, Лейзерович, 1960) базируются преимущественно на данных по пресноводным животным. Появившиеся с тех пор сведения о морских видах не слишком многочисленны, и они хорошо соответствуют фактам, известным для видов из иных мест обитания. В большинстве публикаций приводятся, как правило, сведения лишь о модальной или средней избираемой температуре, значения которых совпадают только при симметричном распределении. Область значений температуры, которые лежат вблизи модальной и которые избирает большинство особей в эксперименте, принято считать температурным оптимумом. Следует четко оговорить, что этот оптимум может сильно отличаться не только от оптимума для отдельных ферментативных реакций, но и от оптимума для таких функций целого организма, как рост и размножение.

Активно избираемая температура хорошо воспроизводится в группе из однородных животных. Помимо изменений, связанных с возрастом, стадией развития и сезоном, важным обстоятельством, вызывающим ее сдвиги, можно считать температурную предысторию изучаемых объектов. Имеющиеся экспериментальные данные довольно разнообразны, и до построения целостной картины еще далеко. Основные факты можно объединить в три группы. (1) Избираемая температура практически не зависит от температуры предварительного содержания животных. Это было установлено для пяти видов тихоокеанских лососей. (2) Большое количество исследований на разнообразных объектах показывает, что избираемая температура в значительной степени

определяется условиями акклимации. Постепенно повышая температуру акклимации, можно заметно повысить оптимальную температуру. Это наблюдается в определенных пределах, так как в конце концов температура акклимации совпадает с оптимумом, после чего ее дальнейшее повышение не будет влиять на положение оптимума. Эту температуру Фрай называет «конечной избираемой температурой». (3) Немногочисленные экспериментальные данные, полученные в результате длительных (месяцы) исследований, указывают на то, что через некоторое время после достижения конечной избираемой температуры и при акклимации при этой же температуре оптимум начинает сдвигаться, стабилизируясь в итоге при некоторых «средних» для вида значениях температуры. Можно надеяться, что систематическое и широкое проведение таких экспериментов позволит построить картину, естественно объединяющую все разнообразие вариантов.

Как уже было упомянуто, характерное распределение животных в градиенте температуры может быть достигнуто посредством по меньшей мере одного из двух типов регуляции активности. В таком случае, когда в зоне оптимума животные наименее подвижны, им не нужно уметь согласовывать направление движения с направлением градиента. В остальных случаях (см. рис. 4) они должны уметь ориентироваться. Удивительно, что осуществление того или иного двигательного механизма размещения в градиенте, очевидно, не связано с уровнем развития терморепреции и нервной системы. Например, известно, что рыбы различают изменения температуры порядка сотых градуса, в двигательной реакции у них работает классическая рефлекторная дуга, тем не менее у разных видов можно наблюдать оба типа ответов. В то же время наблюдаемый у инфузорий характер ответа (Tawada, Oosawa, 1972) может осуществляться только при ориентировке.

Существенно, что различия двигательной активности в разных частях градиента имеют, по-видимому, разный смысл. Минимум активности в оптимуме можно истолковать как признак «спокойной жизни» без вынужденных движений, тогда как максимум активности в оптимуме может свидетельствовать об успешном избегании подавляющих внешних воздействий. Вообще необходимо рассмотреть порознь спонтанную и вынужденную компоненты движения при распределении в градиенте. Это должно быть особенно интересным для объяснения изменений метаболизма при изменениях температуры, так как при разных уровнях метаболизма вклад спонтанной и вынужденной компонент активности различен. Вероятно также, что путем специальных длительных опытов можно было бы привести в систему разнообразие наблюдаемых поведенческих ответов, так как можно ожидать изменения характера двигательных ответов, которое связано не только с анализаторами и моторикой, но и с приобретаемыми формами поведения.

Мы подошли к краткому рассмотрению летальной температуры. Большинство работ в этом направлении выполнено в области высокой температуры, о ней и будет идти речь. В основном будут использованы данные, приводимые Фишером (Fisher, 1958) и Ушаковым (1965, 1972, 1974). При проведении экспериментов, как правило, учитываются температура и время. Время обычно невелико (минуты, часы) и продолжительность опыта стандартизована, что позволяет иметь дело только с летальной температурой. При резком повышении температуры даже при ее умеренных значениях может произойти такой сильный дисбаланс метаболизма, который оказывается необратимым и вызывает гибель. Более интересен случай, когда температура в опыте повышается постепенно. Таким образом было показано, что величина летальной температуры зависит от температуры предварительного содержания животных, то есть и здесь имеет место эффект акклимации. Установлено два основных факта: при акклимации, ведущей к повышению летальной температуры, в организме происходят изменения, улучшающие

обеспеченность тканей кислородом (они затрагивают дыхательные пигменты, цитохромы и т. д.). Второй важный факт — закономерно меняется метаболизм катионов и тех липидов, которые непосредственно отвечают за проницаемость мембран. Летальная температура может также меняться от эндогенных причин; наблюдали, например, сезонные изменения летальной температуры при содержании рыб в постоянных условиях.

Естественный интерес представляет то «слабое звено», изменения в котором вызывают гибель всего организма. В связи с этим широко развиты исследования летальной температуры для разных тканей. (В нашем обзоре мы можем назвать их исследованиями клеточной теплоустойчивости, хотя полной идентичности здесь нет.) Основные результаты этих исследований таковы. (1) Теплоустойчивость гомологичных тканей у близких видов может различаться, хотя существенны внутривидовые вариации, зависящие от акклимации, и иных, кроме температуры, факторов среды и эндогенных причин. (2) Разные ткани одного организма могут иметь разную теплоустойчивость. (3) Обычно теплоустойчивость нервной системы минимальна. (4) Различия значений летальной температуры для особей близких видов (или возрастных стадий одного вида) в точности соответствуют различиям теплоустойчивости их нервных клеток. Совпадают также абсолютные значения летальной температуры для целых животных и их нервных клеток. Последний (чрезвычайно важный) результат был получен при исследовании двух видов скатов в 1926 г. (*Battle H. J. Trans. Roy. Soc. Canada, III, 10, 1926*; цит. по Fisher, 1958). Становится понятным, почему биохимические изменения при акклимации к сублетальным температурам таковы, что затрагивают прежде всего свойства мембран. В результате многих специальных исследований удалось показать (*Lagerspetz, 1974*), что акклимации подвержены все основные функциональные характеристики нервной системы пойкилотермных.

Если раньше нам приходилось рассматривать события, разыгрывающиеся главным образом на уровне метаболизма и активности, то при знакомстве с летальным воздействием температуры оказывается, что главную роль играет система регуляции «живой машины». Роль «материала» если и велика, то только того, из которого построена система регуляции. Так, было показано, что при необратимой потере возбудимости мышцы необратимые изменения происходят не в мышечных белках, а в возбудимой системе нервно-мышечного препарата. Скорее же всего и в таких случаях летальный эффект связан с дисбалансом системы реакций, поддерживающих потенциал клеток и обеспечивающих синаптическую передачу, о чем свидетельствует возможность предотвращения температурных повреждений при введении некоторых веществ, влияющих на метаболизм (*Посконова, Александрюк, 1963*). Известные изменения структуры таких конституционных материалов, как коллагены, происходят на границах оптимальной и далеко от летальной температуры (*Rigby, Robinson, 1975*), так что непосредственной причиной гибели организма они быть не могут.

Мы рассмотрели часть тех разнообразных эффектов, которые обнаруживаются при изменении температуры окружающей среды. Возникает вопрос, как с учетом этих данных можно представить себе влияние температуры на распространение морских животных.

Вертикально мигрирующие обитатели пелагиали не испытывают вредного воздействия изменений температуры, в значительной степени благодаря компенсирующему эффекту повышенного давления (*Teal, Carey, 1967; Teal, 1971; Smith, Teal, 1973*). Нижние границы распространения многих из исследованных видов лежат на такой глубине, где дальнейших изменений температуры практически не происходит.

Сложнее обстоит дело с рассмотрением температуры как фактора, лимитирующего не зональное, а географическое распространение видов. Ареалы

многих видов имеют четко выраженные широтные границы, причем часто у многих видов такие границы оказываются близко расположенными. Это как будто указывает на возможность действия температуры как лимитирующего фактора. С другой стороны, температура на границах ареалов часто бывает далекой от летальной, более того, известны случаи, когда оптимальные для вида значения температуры не встречаются в пределах ареала (Doudoroff, 1938). Нужно иметь в виду, что приведенные выше и многие другие результаты получены главным образом в лабораторных экспериментах в контролируемых условиях. Известно множество других данных, показывающих, что эффект температуры на всех уровнях может зависеть от солености, pH и других факторов. Поэтому сопоставление экспериментальных данных с природными было бы корректным «при прочих равных условиях». Однако что это за условия конкретно, и одинаковы ли они для всех видов, сказать сейчас нельзя. Таким образом, сейчас у нас нет оснований говорить, что всегда или хотя бы в большинстве случаев воздействие температуры по меньшей мере на уровне целого организма может лимитировать распространение видов.

Одно из самых глубоких соображений зоогеографа о возможном аспекте лимитирующего действия температуры — это утверждение Экмана (Ekman, 1953) о вегетативной и репродуктивной стено- или эвритермности. Действительно, диапазон температуры, в котором происходит нерест и эмбриональное развитие многих морских животных, оказывается часто более узким и четко выраженным, чем диапазон температуры, в котором возможна нормальная жизнедеятельность взрослых животных. Однако и здесь вопрос нельзя считать однозначно решенным. С одной стороны, для некоторых видов с очень четкой температурной приуроченностью нереста было показано, что сигналом для начала нереста служит не температура, а претерпевающий сезонные изменения состав планктона, который в некоторые моменты меняется параллельно с температурой (Ржепишевский, 1960). С другой стороны, и при резко неоптимальной температуре размножение происходит, хотя и с высокой смертностью молоди (Akesson, 1970). Здесь температура влияет прежде всего на структуру популяции, а окажется ли популяция с той или иной структурой конкурентноспособной в конкретной ситуации, зависит уже от многих обстоятельств прежде всего экологического характера.

В итоге мы можем утверждать, что температура глубоко влияет на разные стороны жизнедеятельности морских животных. Животные, в свою очередь, владеют разнообразными способами реакции на довольно быстрые изменения температуры, причем эти реакции таковы, что изменения температуры не становятся губительными для организма. Температуру вряд ли можно рассматривать как фактор, ограничивающий распространение видов. Эффект температуры такого рода может проявиться только на уровне популяций, причем он зависит от многих других факторов, а непосредственной причиной, сдерживающей расширение ареала и препятствующей успешным вселениям, является скорее всего комплекс событий, разыгрывающихся на уровне взаимодействующих популяций. Исход этих событий зависит в большей степени от набора и свойств взаимодействующих видов, чем от температуры.

§ 3. ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ К ИЗМЕНЕНИЯМ СОЛЕННОСТИ И ИОННОГО СОСТАВА ВОДЫ

Органическая жизнь существует практически во всем спектре солености природных вод от слабоминерализованной воды северных рек и озер ($< 0,1\text{‰}$) до водоемов с самосадочной солью (около 300‰).

Международным симпозиумом по классификации солоноватых вод, проходившим в 1958 г. в Венеции, предложена следующая система классификации водоемов и фаунистических комплексов по солености среды:

Зона	Соленость, ‰
Гипергалинная	>40
Эвгалинная	40—30
Миксогалинная	(40) 30—0,5
миксоэвгалинная	Более 30, но меньше, чем океаническая
(миксо)полигалинная	30—18
(миксо)мезогалинная	18—5
α-мезогалинная	18—10
β-мезогалинная	10—5
(миксо)олигогалинная	5—0,5
α-олигогалинная	5—3
β-олигогалинная	3—0,5
Лимнетическая (пресноводная)	<0,5

Обитателей водоемов соленостью выше 45‰ целесообразно подразделять на гипергалинных в узком смысле слова, встречающихся примерно до 75—80‰, и на ультрагалинных, достигающих расцвета при солености выше 75—80‰ (Хлебович, 1962).

Следует подчеркнуть, что именно по отношению к солености различаются в качественном и количественном отношении главные типы водной фауны: морская, пресноводная, солоноватоводная и фауна пересолоненных водоемов (рис. 6). Особенно велики различия между морской и пресноводной фаунами, из которых формируются солоноватоводная фауна и фауна пересолоненных водоемов.

В связи с классификацией фаунистических и флористических комплексов по солености среды обитания правомочен вопрос о физико-химической сущности тех или иных значений солености.

Н. М. Книпович (1938) принимает за границу между морскими и солоноватыми водами соленость 24,7‰, при которой температура замерзания воды и температура ее наибольшей плотности одинаковы и равны $-1,33^{\circ}$. Некоторые исследователи считают, что реальность установленной исключительно по физическому принципу границы Книповича подтверждается фаунистическими материалами. Однако С. А. Зернов (1949) принимает за верхний предел солоноватых вод соленость 16‰, так как черноморская фауна до этой солености сохраняет характерный морской облик.

Некоторые авторы считают узкий интервал солености 5—8‰, примерно отвечающий границе между олигогалинными и мезогалинными водами, своеобразным «водоразделом» между морскими и пресноводными фаунистическими комплексами. Нам удалось показать, что лежащее в основе гидрохимии моря положение Кнудсена о постоянстве соотношения ионов, действительно только до солености 5—8‰, ниже которой резко возрастает удельный вес двухвалентных катионов. Примерно при этой же солености меняется ряд физико-химических свойств чистых растворов хлористого натрия, составляющего, как известно, до 80% минерального компонента морской воды и внутренней среды организмов. По-видимому, этим и определяется изменение многих физиологических и биохимических характеристик при переходе через соленость (внутренней и внешней среды) за пределы 5—8‰. Эти обстоятельства позволили обосновать представление о критическом характере солености 5—8‰ (Хлебович, 1974).

Есть основание полагать, что верхняя граница солености для истинно морской фауны так же связана с изменением кнудсеновского отношения ионов. Так, трудности в определении солености по содержанию хлора отмечаются при 42‰ и выше (Hatzkakidis, 1952). Возможно, что существование этой границы в значительной степени определяется физиологическими потенциалами пойкилоосмотических форм, какими в своем большинстве оказываются морские беспозвоночные. Л. А. Зенкевич (1938) показал, что у трех черноморских видов многощетинковых червей с разными нижними порогами солености, практически вся вода, которая может быть отдана осмотическим путем из тела при повышении солености, выделяется уже при солености 45‰.

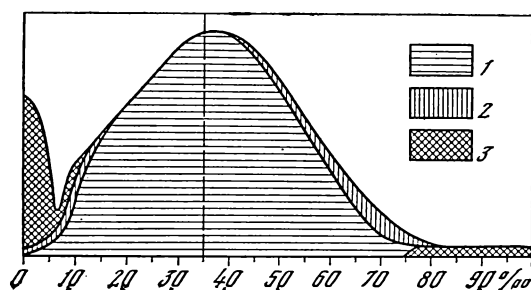


Рис. 6. Общая схема изменения облика водной фауны от пресных вод до вод пересолоненных лагун (Хлебович, 1962)

1 — морские виды;
2 — солонатоводные виды;
3 — виды пресноводного происхождения.

По оси абсцисс — соленость, ‰; по оси ординат — число видов

Говоря о пределах солености, в которых существуют фаунистические и флористические комплексы, идут физиологические реакции организмов (размножение, развитие, рост и пр.), всегда следует иметь в виду зависимость этих пределов от температуры, которая в ряде случаев может быть выражена очень сильно (Kinne, 1964; Alderdice, 1972).

При изменении солености организмы будут испытывать на себе последствия изменений следующих факторов: общей осмотической концентрации, соотношения ионов, растворимости газов, плотности и вязкости воды. Вероятно так же воздействие через изменения поглощения лучей света, звукопроводимости и электропроводимости. Кроме того, вероятно связанное с влиянием солености изменение пресса биотического фактора в результате перестроек в экосистеме (Kinne, 1964, 1971). Наиболее существенно воздействие на организмы двух первых составляющих солености — общей осмотической концентрации и соотношения ионов. Эколого-физиологическое действие соотношения ионов в последние годы интенсивно исследуют румынские специалисты, предложившие называть этот фактор *рапическим* (Рога, 1966). Таким образом, по отношению к солености можно различать три экологические группы организмов: стеногалинные (они же стенорапические), эвригалинные стенорапические, эвригалинные эврирапические.

Мы уже упоминали о том, что характерное для морских вод постоянство соотношения ионов нарушается при солености ниже 5—8‰ и выше 42—45‰. Поэтому ниже 5—8‰ и выше 42—45‰ соленость действует как осмотический и рапический фактор одновременно, тогда как внутри этого диапазона, очень широкого и охватывающего основную массу морских и океанических вод, соленость действует только как фактор осмотический.

Граничащие с внешней средой слои клеток организма с межклеточным цементам могут рассматриваться как полупроницаемая мембрана и тем самым как область приложения осмотических сил (Гинецинский, 1963). Все водные животные подразделяются на две большие группы: на *пойкилоосмотических*, внутренняя среда которых (кровь, лимфа, гемолимфа, целомическая жидкость) находится в осмотическом равновесии с внешней средой, и на *гомоосмотических*, поддерживающих осмотическое давление внутренней среды на уровне, отличном от осмотического давления внешней среды.

К пойкилоосмотическим животным (осмоконформерам) относится подавляющее большинство морских беспозвоночных и немногочисленные группы позвоночных. При изменении солености внешней среды через короткое время, обычно не более суток, осмотическое давление их внутренней среды становится примерно равным осмотическому давлению среды обитания. Осмотическое давление внутренней среды пойкилоосмотических беспозвоночных обеспечивается прежде всего минеральными ионами; доля органических веществ очень мала. Напротив, у пойкилоосмотических позвоночных — миксин, щележаберных и немногочисленных эвригалинных земноводных (зеленая жаба, тайландская лягушка-крабод) — осмотическое давление внутренней среды наполовину или даже больше обеспечивается органическими веществами, в первую очередь, мочевиной. Следует отметить, что абсолютное осмотическое равновесие достигается редко; обычно у животных, относимых к пойкилоосмотическим, кровь, лимфа, гемолимфа слегка гипертоничны по отношению к внешней среде.

Из-за отсутствия осмотической регуляции внутренней среды клетки и ткани пойкилоосмотических эвригалинных организмов при колебаниях солености внешней среды должны испытывать различную степень воздействия осмотического давления и соответственно гидратироваться или дегидратироваться, существенно меняя свой объем. Однако масштабы гидратирования или дегидратирования, как правило, оказываются значительно ниже предполагаемых. Это объясняется наличием у эвригалинных пойкилоосмотических организмов внутриклеточной изоосмотической регуляции. В основе внутриклеточной изоосмотической регуляции лежат довольно быстро действующие (часы) механизмы насыщения внутриклеточного пространства осмотически активными органическими веществами — продуктами азотного обмена (при увеличении осмотического давления на клетку), и, наоборот, быстрое удаление этих веществ из сока клеток, подвергающихся гипотоническому воздействию. Таким образом создается осмотическое «противодавление», препятствующее движению воды через клеточную мембрану и тем самым сохраняющее относительное постоянство объема клетки. Так как осмотическое давление определяется концентрацией растворенных частиц безотносительно к их размерам, становятся очевидны преимущества участия в процессах внутриклеточной изоосмотической регуляции прежде всего низкомолеклярных соединений. В качестве последних выступают почти исключительно свободные аминокислоты.

Отсутствие у пойкилоосмотических организмов осмотической регуляции внутренней среды (не путать с регуляцией внутриклеточной, см. выше) можно поставить в связь с некоторыми адаптациями поведенческого характера. Ряд форм инфауны при опреснении глубже закапывается в грунт, который, как известно, может длительно сохранять в себе соленость, свойственную предыдущим периодам ее повышения, например, при нагоне или приливе. Некоторые малоподвижные или сидячие формы способны избегать губительного опреснения, плотно смыкая створки раковины или домика и сохраняя таким образом относительно высокую соленость среды мантийной полости. Этот процесс не связан с активной осморегуляцией, а лишь замедляет неизбежную потерю солей. Замедление это у беломорских мидий и баянусов настолько велико, что для достижения мантийной жидкостью критической солености 5—8‰ даже при выдерживании в совершенно пресной воде требуется несколько суток (Хлебович, 1974).

Пойкилоосмотические организмы, очевидно, являются стенорапическими, так как они в массе не выдерживают тех значений солености, при которых нарушается хлорный коэффициент и тем самым соотношение ионов.

При гомойоосмотической регуляции осмотическое давление внутренней среды организмов оказывается отличным от осмотического давления внешней

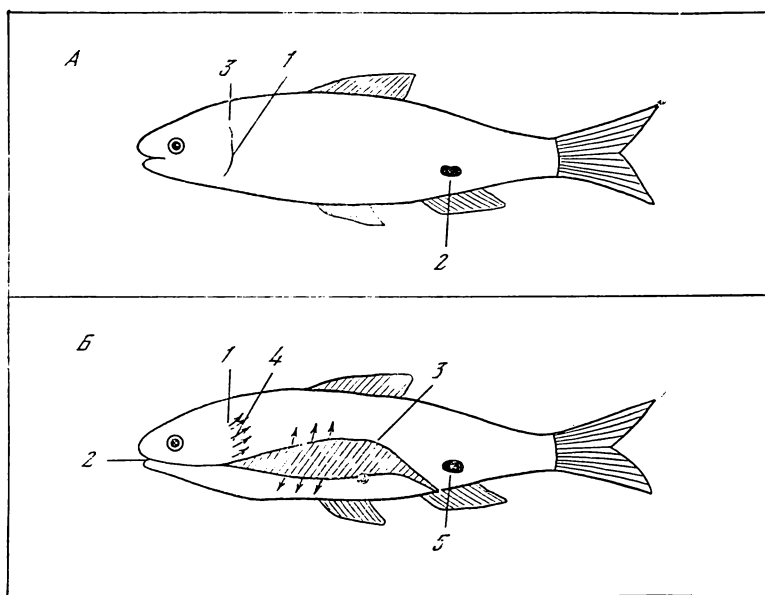


Рис. 7. Осморегуляция у костистых рыб

А — гиперосмотическая регуляция пресноводной рыбы. Вода (1) по осмотическому градиенту поступает во внутреннюю среду и выводится в виде гипотонической мочи (2). Натрий активно извлекается из внешней среды жабрами (3). Б — гипоосмотическая регуляция морской рыбы. Вода (1) по осмотическому градиенту покидает организм. Потери восполняются питьем морской воды (2), которая всасывается в желудке (3), опресняется в жабрах за счет секреции натрия (4) и выделяется в виде изотонической мочи (5) (Гинецинский, 1963)

среды. Различные стороны осмотической регуляции интенсивно исследуются с конца прошлого века; к нашему времени опубликованы десятки сводок и монографий, из которых упомянем лишь некоторые из последних по времени (Беляев, 1957; Schlieper, 1958; Гинецинский, 1963; Potts, Parry, 1964; Карандеева, 1966; Vernberg, Vernberg, 1972).

Наличие осморегуляторного аппарата подразумевает выполнение работы против физического градиента концентрации, требующей затраты энергии. Считается, что траты энергии на осморегуляцию у водных беспозвоночных не превышают 2% общих трат на обмен.

Гомойоосмотическая регуляция существует в двух формах (рис. 7). Гиперосмотическая регуляция характерна для всех пресноводных видов и многих обитателей солоноватых вод, которые поддерживают осмотическую концентрацию внутренней среды на уровне более высоком, чем осмотическое давление внешней среды. Физические силы здесь направлены на разбавление внутренней среды водой (вода идет в сторону высокого осмотического давления). Деятельность осморегуляторных механизмов при гиперосмотической регуляции направлена на то, чтобы воспрепятствовать гидратации. Это достигается снижением проницаемости покровов, активной сорбцией ионов извне и активной их реабсорбцией при образовании мочи, гипотоничной по отношению к плазме крови. Смысл гиперосмотической регуляции заключается в обеспечении клеток и тканей организма внутренней средой, соленость которой обычно не ниже критической, т. е. не ниже 5–8‰ (Хлебович, 1974). При этом у пресноводных животных необходимая для нормального функционирования концентрация неорганических ионов оказывается иногда раз в 300–400 выше, чем во внешней среде. Понятно, как остро стоит для них про-

блема захвата и сорбции дефицитных ионов и максимального снижения потери солей в процессах выделения продуктов обмена.

В некоторых случаях гиперосмотическая регуляция может осуществляться без реабсорбции ионов. У немногих видов пресноводных крабов моча оказывается изотоничной плазме крови, кстати сказать, весьма концентрированной. Всю тяжесть ситуации берут на себя сорбирующие структуры жабр, работающие в этом случае с чрезвычайной интенсивностью. Это — один из возможных этапов формирования адаптаций типично пресноводных форм.

Гипоосмотическая регуляция свойственна некоторым морским беспозвоночным (мизидам, креветкам палеонидам, грапсоидным крабам) и из позвоночных практически всем морским костистым рыбам, морским пресмыкающимся и млекопитающим. К этой же группе должны быть отнесены типичные обитатели ультрагалинных водоемов, такие, как *Artemia salina* и *Chironomus salinarius*. Осмотическое давление внутренней среды гипоосмотических организмов ниже осмотического давления среды их обитания. Физические силы здесь направлены на обезвоживание организма, а осморегуляторные системы работают как опреснители. Животные пьют морскую воду, удаляя излишки солей в процессе активной секреции. Определенную роль играет также снижение проницаемости покровов для воды и солей.

Некоторые специалисты считают сам факт наличия у организмов гипоосмотической регуляции свидетельством происхождения их от предков, в прошлом живших в пресных водах. Это, безусловно, справедливо для большей группы костистых рыб, сохраняющих при жизни в морской воде почти тот же уровень внутренней солености (в два — три раза ниже солености внешней среды), который, очевидно, был выработан их предками в пресных водах и которым обладают современные пресноводные костистые рыбы. Пресноводной фауне обязаны своим происхождением так же ультрагалинные гипоосмотические организмы. Однако вопрос о пресноводном происхождении гипоосмотических десятиногих раков остается дискуссионным.

Следует обратить внимание на две характерные особенности гомеоосмотической регуляции как гипер-, так и гипоосмотической. Во-первых, осмотический градиент между внешней и внутренней средой поддерживается активным (потребляющим энергию метаболизма) транспортом неорганических ионов, из которых первое место принадлежит Na^+ . Именно поэтому для исследователей осморегуляции и адаптаций к солености исключительно важны данные по биохимии и биофизике активного переноса ионов через клеточные мембраны, полученные за последние десять — двадцать лет. В этих областях биологии возникло представление о натриевом насосе, деятельность которого связывают с ферментом $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$ азой. Открытие так называемого «сукцинатного шунта» (Кондрашова и др., 1974) подтвердило принципиальную возможность специфического участия в транспорте натрия сукцинатдегидрогеназы, о чем на основании гистохимических данных мы писали ранее (Наточин и др., 1961; Хлебович, 1963). Особая роль хлористого натрия в осморегуляции, очевидно, связана с особой ролью этого соединения и в других процессах, происходящих в живом организме. В. И. Вернадский обратил внимание на то, что необходимый для всех животных хлористый натрий выделяется из организма в виде того же соединения, в котором он потребляется. Сейчас известно, что в основе возбудимости биологических мембран лежат процессы перераспределения ионов натрия и калия. Накапливаются данные, свидетельствующие о том, что в организме активный транспорт через мембраны различных ионов и органических веществ осуществляется чаще всего путем их обмена на натрий. Таким образом, роль хлористого натрия в организме можно уподобить роли денег в человеческом обществе, которые, не изменяясь сами по себе, отражают своим перемещением сложнейшие преобразования разнообразных товаров.

Второй особенностью осмотической регуляции следует признать почти полное отсутствие монофункциональных осморегуляторных органов (исключением пока, по-видимому, можно считать носовую железу морских пресмыкающихся и птиц). Сорбция или секреция солей обычно осуществляется специализированными клетками, которые располагаются в покровах, на жабрах, на отдельных участках кишечника или в стенках выделительных протоков, т. е. в любых органах, осуществляющих контакт с внешней средой.

Особенности изменений осморегуляции при разной солености внешней среды наглядно демонстрируют графики, на которых по абсциссе отложены значения осмотической концентрации морской воды, а по ординате — значения осмотического давления внутренней среды. При одинаковом масштабе по осям биссектриса образованного системой координат прямого угла будет

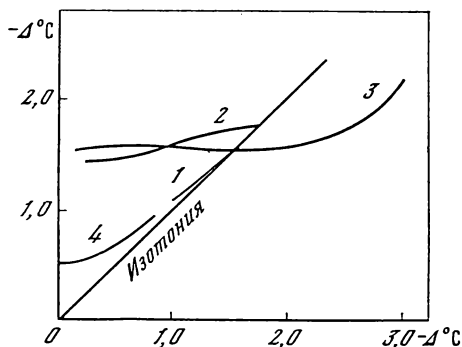


Рис. 8. Примеры типичной зависимости между осмотической концентрацией внешней и внутренней среды у водных животных (по Карандеевой, 1966)

- 1 — *Hyas araneus*;
- 2 — *Carcinus maenas*;
- 3 — *Uca crenulata*;
- 4 — *Asellus aquaticus*.

По оси абсцисс — депрессия (точки заморозания) морской воды; по оси ординат — депрессия внутренней среды

изоосмотической линией. Участок кривой, располагающийся выше изоосмотической линии, соответствует гиперосмотической регуляции; кривая, проходящая ниже изоосмотической линии, указывает на гипоосмотическую регуляцию и ее интенсивность (рис. 8). Из приведенных на рис. 8 графиков следует, что животные даже одного и того же вида могут в зависимости от внешней солености переходить с одного типа осморегуляции на другой или прекращать деятельность осморегуляторного механизма. Иногда форма перехода от одного типа осмотических отношений на другой может быть характерна для крупных таксонов или экологических группировок. Так, эвригалинные бокоплавы от гиперосмотической в условиях низкой солености регуляции при повышении солености переходят к пойкилоосмотическому состоянию. Эвригалинные рыбы, включая проходных, могут при повышении солености переключаться с гиперосмотического типа регуляции на гипоосмотический, и наоборот.

Даже в стеногалинском интервале солености, при постоянном соотношении ионов во внешней среде, осмотическая регуляция, как правило, осуществляется посредством ионной регуляции. Кроме того, в той или иной степени регулируют ионный состав жидкостей внутренней среды практически все животные, не способные к осмотической регуляции (Robertson, 1957; Potts, Parry, 1964). Очевидно, ионная регуляция эволюционно древнее осмотической регуляции, которая в основных своих формах сложилась на основе механизмов транспорта ионов.

Следуя физиологической традиции, восходящей к Клоду Бернару, говоря об осмотической или ионной регуляции, мы имеем в виду регуляцию внутренней среды организма, т. е. циркулирующей жидкости — лимфы, гемолимфы, плазмы крови, полостных жидкостей и пр. Это имеет большой смысл, поскольку данный круг явлений качественно отличен от осмотических или ионных отношений, возникающих непосредственно между внешней или внутренней средой и клеткой. Между тем существуют большие группы организмов, у которых внутренняя среда, в этом понимании, отсутствует или очень слабо

развита: простейшие, кишечнополостные, губки, различные плоские черви. Осмотической регуляции внутренней среды у них, естественно, нет. Однако осмотические и ионные отношения их клеток и тканей со средой внешней не только существуют, но и определяют глубину адаптации этих организмов к солености природных вод, а потому служат предметом исследований экологической физиологии. Выше мы уже писали об одной из тканевых адаптаций морских организмов к меняющейся солености — внутриклеточной осмоотической регуляции.

У пресноводных животных, лишенных внутренней среды, основным ионом, который должен захватываться из окружающей среды и удерживаться при работе органов выделения, по-видимому, должен быть не натрий, а калий. Это логически вытекает из того факта, что содержание калия во всех живых клетках в норме выше, чем содержание натрия. Механизмы ионной и осмотической регуляции клеток и тканей изучены значительно хуже, чем осморегуляция внутренней среды. Для простейших прямыми измерениями показана реабсорбция ионов при функционировании сократительной вакуоли; вероятно, так же действуют сократительные вакуоли клеток пресноводных губок. К внутриклеточному регулированию ионов, судя по всему, путем реабсорбции калия, по-видимому, причастны протонефридии. Тончайшие каналы протонефридиальной системы проникают внутрь клеток, и жидкость, которую гонят наружу мерцательные клетки, скорее всего внутриклеточного происхождения. Трудно предположить, что при этом не происходит реабсорбция дефицитного иона. В пользу того, что протонефридии не участвуют в активном транспорте натрия, свидетельствует отсутствие в них участков с повышенной активностью сукцинатдегидрогеназы.

Общий итог анализа отношений водных организмов к солености дан в виде схемы (рис. 9).

Самостоятельный и важный раздел составляет круг вопросов, связанных с зависимостью процессов размножения и личиночного развития водных животных от солености. Лишенные осморегуляторных структур половые клетки быстро погибают в пресной воде. Адаптацией к размножению в условиях опреснения служит быстрое образование у зиготы после оплодотворения непроницаемых для воды и солей оболочек; вымет гамет или перемещение оплодотворенных яиц в различного рода ограниченные пространства с высокой соленостью или осмотическим давлением (выводковые камеры, марзупии, коконы, внутреннее оплодотворение); сложные формы нерестового поведения (например, у рыб), обеспечивающие встречу полов и быстрее оплодотворение выметанных яиц, чем, в частности, можно объяснить некоторые нерестовые миграции.

Формы отношений организмов к солености среды могут изменяться в течение индивидуального развития. Обычно в связи с более поздним развитием осморегуляторных структур эвригалинность в онтогенезе возрастает в соответствии с общим правилом Шелфорда — Пельзенера. Однако есть ряд исключений из этого правила, причем каждое исключение легко объясняется конкретной ситуацией. Так, живущая в эстуариях британских рек устрица *Crassostrea virginica* выметывает пелагических личинок только в прилив, в противном случае вся популяция постепенно сползла бы в море за счет выноса личинок течением во время отлива. Так как личинкам необходимо пробыть некоторое время в толще воды, где соленость ниже, чем на дне эстуария, где живут взрослые устрицы, возникли соответствующие адаптации, обеспечивающие большую эвригалинность ранним стадиям развития.

Принципы осмотических и ионных отношений со средой у микроорганизмов и у водорослей, очевидно, те же, что и у животных. Но, конечно, говорить об осморегуляции внутренней среды в данном случае не приходится (аналогия с пойкилоосмотическими животными без внутренней среды), зато есть

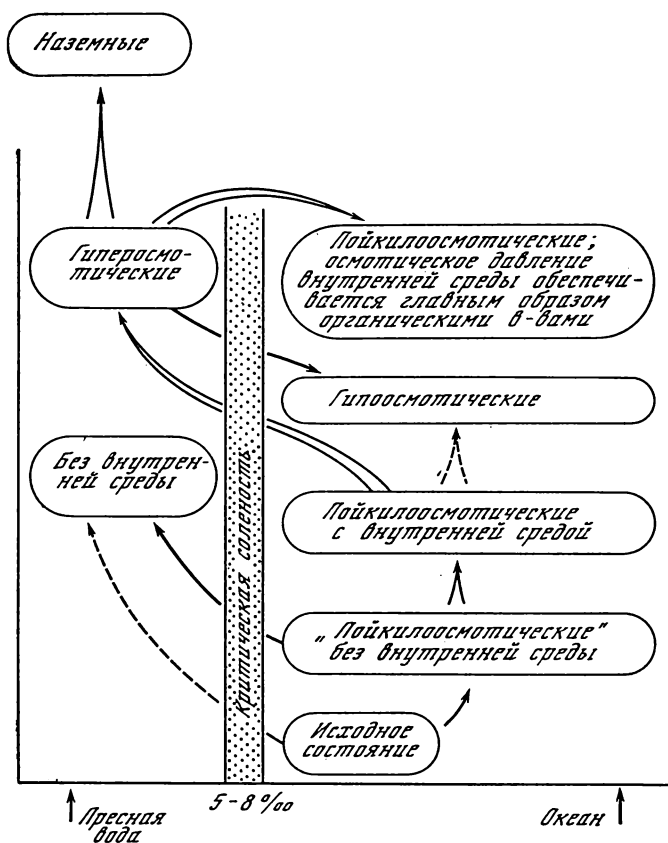


Рис. 9. Основные пути эволюции отношения животных к солености (Хлебович, 1974)

минеральное питание. Подробно это рассмотрено в обзорах Брауна и Маклеода по микроорганизмам (Brown, 1964; MacLeod, 1971) и Гесснера и Шрамма — по водорослям (Gessner, Schramm, 1971).

Весь изложенный выше материал касается генотипических адаптаций организмов к солености, т. е. адаптаций, которые связаны с созданием соответствующих генных программ. Один и тот же генотип под прямым воздействием внешней среды может иметь разные адаптивные проявления. Такие фенотипические адаптации целесообразно подразделять на две группы: 1) необратимые адаптивные модификации, обычно глубоко и необратимо перестраивающие структуру организма (например, определяемое средой формирование признаков пола у некоторых животных или жизненные формы водорослей) и 2) легко обратимые реакции физиологического привыкания на основе компенсации функций, то есть акклимации.

Исследования акклимаций морских пойкилоосмотических организмов к опреснению имеют существенные методические преимущества для решения общих вопросов проблемы физиологического привыкания. Во-первых, как на это справедливо указывает Э. Майр (1974), модификационная изменчивость исключительно велика именно у обитателей верхних горизонтов моря. Во-вторых, благодаря высокой проницаемости покровов пойкилоосмотических животных для различных веществ, возникает исключительная возможность исследовать механизмы акклимации, используя массовые дозированные воздействия различных фармакологических препаратов,

В значительной мере на результатах изучения акклимации пойкилоосмотических эвригалинных организмов при изменении солености базируются заключения о том, что в основе акклимации лежат изменения биосинтетической деятельности, сопровождающиеся установлением нового уровня содержания РНК и белков. Эти же исследования свидетельствуют о том, что процесс акклимации требует для своего завершения обычно не менее одной — двух недель (Хлебович, Бергер, 1975).

Следует указать на одно следствие, вытекающее из характеристик акклимационного процесса. Всем работам по установлению физиологических отличий между популяциями, обитающими в разных условиях, включая исследования так называемых физиологических рас при использовании физиологических признаков в таксономии, непременно должна предшествовать обязательная процедура акклимации к стандартным условиям длительностью обычно не менее одной — двух недель. В противном случае данные окажутся некорректными.

В заключение нужно отметить, что напряженность отношений к солености и ионному составу среды свойственна почти исключительно населению миксогалинных вод, объем и поверхность которых неизмеримо меньше, чем эвригалинного океана. Однако именно миксогалинные воды с пониженной соленостью (моря, эстуарии, лагуны) особенно интенсивно используются промыслом. По данным, приведенным Г. Гюнтером и др. (Gunter et al., 1974), в самом важном рыбодобывающем районе США — Мексиканском заливе — уловы на 98% слагаются из видов, так или иначе связанных в своем жизненном цикле с эстуариями. Рыболовство всего Атлантического побережья Северной Америки на 63% обеспечивается эстуарными формами. Большие перспективы во всем мире получает разведение морских организмов, среди которых ведущее место занимают эвригалинные и проходные виды. Наконец, именно в эстуариях и лагунах, именно на фоне нестабильной солености, разворачиваются драматические события, связанные с выносом реками различных загрязнений. Поэтому актуальность исследований различных сторон экологических отношений организмов и популяций к такому фактору среды, как соленость, будет возрастать и впредь.

4. ВЛИЯНИЕ ГИДРОСТАТИЧЕСКОГО ДАВЛЕНИЯ НА МОРСКИЕ ОРГАНИЗМЫ

Давление — один из существенных параметров окружающей среды. Оно оказывает значительное воздействие на животный и растительный мир биосферы. Различные живые организмы существуют в диапазоне давления от 0,3 ат (в высоких нагорных районах) до 1100 ат (в океанической ультраабиссали). По справедливому замечанию Хочачки и Сомеро (Hochachka, Somero, 1973), живые системы представляют собой агрегации атомов и молекул и все наблюдающиеся у них физиологические, анатомические и поведенческие адаптации в основе своей являются биохимическими. Приспособления к давлению в ходе эволюции органического мира имели свои специфические особенности, причем преодоление его «новых барьеров» начиналось с «нововведений» — дополнений и изменений биохимического аппарата. Именно поэтому здесь мы остановимся на адаптациях живых организмов к давлению только на этом важнейшем — молекулярном уровне.

Влиянию давления на живые системы в последнее время уделяется все возрастающее внимание. Как проявление статического веса, давление представляет собой действующую в поле тяготения силу, равнозначно передающуюся во всех направлениях и возрастающую пропорционально увеличению мощности слоя веществ. Оно выражается как $P = F/A$ или $hAd/A = hd$,

где F — вес столба вещества, h — его высота, d — удельный вес, A — его площадь сечения.

Важнейшим физическим эффектом давления служит, как известно, вызываемое им уменьшение молярных объемов газообразных и жидких сред. Суть этого уменьшения состоит в возрастающем сближении молекул и ограничении их подвижности при увеличении давления, за счет имеющегося у газов и жидкостей так называемого «свободного объема». Последний представляет собой разность между молярными объемами веществ в газообразном и жидком и твердом состояниях и обычно имеет положительное значение. И только для воды его знак отрицателен, что имеет исключительное значение для существования жизни в гидросфере.

Вводной среде, которая в 1000 раз плотнее воздуха, давление возрастает на 1 атм на каждые 10 м прироста слоя воды. В пределах наблюдающихся в гидросфере значений, давление оказывает существенное влияние на воду и растворенные в ней компоненты, на ход физико-химических и биохимических процессов. Структура самой воды, ее ионизация, электропроводность, вязкость, диссоциация и молярные объемы растворенных в ней неорганических и органических веществ, скорости и направления реакций, биосинтез, конформация и катализ зависят от гидростатического давления. К этому добавляется значительное влияние температурного режима, создающего специфику термодинамической обстановки, в которой протекают физико- и биохимические преобразования.

Известно, что все химические реакции с термодинамической точки зрения разделяются на три основных типа в отношении их энергетических и объемных характеристик: 1) реакции экзогенные, приводящие к уменьшению объемов конечных продуктов; 2) реакции эндогенные, потребляющие энергию из внешних источников и приводящие к увеличению объема конечных продуктов и 3) реакции изогенные, не меняющие объема реагирующей системы (Kinne, 1972; Hills, 1972). Давление как сила, направленная на уменьшение объемов систем, ускоряет при его возрастании реакции первого типа, затормаживает реакции второго типа и не оказывает влияния на реакции третьего типа.

Реакции, протекающие в существующих в водной среде живых системах, в полной мере подчиняются отмеченной закономерности. Конечные равновесия их при равных температурных условиях и изменяющемся давлении определяются изменением объема продуктов реакции. По Хочачке и Сомеро (Hochachka, Somero, 1973) это изменение объема описывается уравнением:

$$\Delta V = 2,3RT \frac{\log 10 K_{P_1} - \log 10 K_{P_2}}{P_1 - P_2},$$

где ΔV — изменение объема системы, R — газовая постоянная, T — абсолютная температура по Кельвину, K — константа равновесия при давлениях P_1 и P_2 . Скорость реакций зависит от изменения объема образующегося активированного промежуточного субстрат-ферментного комплекса, определяемого тем же уравнением как разница объемов между неактивированными и активированными реагентами. Если объем комплекса больше, чем объем его исходных компонентов, давление ингибирует реакцию. Если объемы равны, оно не оказывает влияния на скорость реакции. Если объем комплекса меньше, чем объем исходных компонентов, давление ускоряет реакцию. Так как температура и давление оказывают в большинстве случаев противоположное действие на биохимические реакции, реальный ход таких реакций и их направление при прочих равных условиях определяются наблюдающимися комбинациями этих двух факторов. В море по мере увеличения глубины, сопровождающемся уменьшением температуры, температура должна усиливать влияние давления на реакции с положительным ΔV и противодействовать

влиянию давления на реакции с отрицательным ΔV . Как известно, почти все реакции в организмах — ферментокатализируемые и подавляющее большинство их известны как реакции с положительным ΔV . Эти реакции характеризуются много большим увеличением объема в звене активации по сравнению с некатализируемыми реакциями. Особенно типичны такие свойства для белков, функциональные особенности которых определяются их третичной и четвертичной структурами. Образование последних вызывает значительный прирост молярного объема вещества. Так, разворачивание полипептидной цепи белка с молекулярным весом 15000 (потеря им 4-й и 3-й структур, денатурация) с 25 гидрофобными радикалами сопровождается при давлении в 1000 атм и 32° потерей объема в 10 см³/моль на каждый радикал, при общем изменении объема в 250 см³/моль, (Hochachka, Somero, 1973). Образование белка F-актина из мономеров белка G-актина сопровождается увеличением объема на 84 см³/моль и повышающееся давление резко сдвигает реакцию в сторону исходных продуктов (G-мономеров). Современная баробиология располагает множеством примеров такого характера.

При заселении больших океанических глубин в процессе адаптивной эволюции должны были решаться две важнейших биохимических проблемы: 1) необходимо было избежать замедляющего воздействия низкой температуры (2—3° в абиссали океана) на жизненно важные реакции и 2) требовалось защитить глубоководных обитателей от ингибирующего влияния высокого давления на реакции, чувствительные к его воздействию.

В обычных условиях, т. е. у населения верхних горизонтов и мелководий, существующего при сравнительно невысоком давлении, первая проблема была решена в процессе биохимической эволюции еще задолго до освоения больших глубин. В арсенале биохимических механизмов эффективно функционировали ферменты-катализаторы, оптимизировавшие скорости и направления жизненно важных процессов в условиях относительно низкой температуры. Эти системы были «готовы» к использованию их вселенцами на большие океанические глубины без сколько-нибудь значительных изменений. Однако существенное препятствие представляло непрерывно возрастающее с глубиной гидростатическое давление, преодоление которого требовало выработки дополнительных (но не принципиально новых) структурно-функциональных свойств и механизмов биохимического аппарата, которые могли бы эффективно обеспечивать существование в условиях повышенного, высокого и меняющегося давления. Обитатели глубин должны были приобрести либо защитные механизмы в отношении реакций с возрастающим ΔV , либо системы, способные работать на базе реакций с нулевым или отрицательным ΔV .

Современные (правда, еще скудные) данные показывают, что все эти пути были использованы в процессе приспособления к жизни на больших глубинах. По Пеннинстону (Penninton, 1971), среди ферментов и катализируемых ими реакций наблюдается достаточное разнообразие в отношении их чувствительности к давлению. Есть, в частности, переходы от полимерных ферментов, легко подверженных инаktivации при повышающемся давлении, к ферментам мономерной структуры, не подверженным его воздействию или даже таким, активность которых растет при возрастании давления.

Примером такого фермента может служить дегидрогеназа молочной кислоты, которая в активном состоянии состоит из 4 субъединиц и представлена 5 изомерами. Молярный объем активной дегидрогеназы меньше суммарного объема субъединиц. Повышенное давление способствует сохранению фермента в активной форме, оно благоприятно и для катализируемых этим ферментом реакций. Нити уже упоминавшегося F-актина у глубоководных рыб много короче, чем у обитателей мелководий и у сухопутных организмов. По крайней мере некоторые ферменты при своем синтезе сокращают молярный объем за счет более плотной упаковки полипептидной цепи. Глубоководные организмы

также наделены ферментными системами, состоящими из многих субъединиц, которые, в отличие от своих гомологов у мелководных и наземных форм, либо не меняют ΔV , либо, приобретая четвертичную структуру, сокращают свой объем (Hoschachka, Somero, 1973). Возможно, что в глубоководном мире широко распространены и ферменты мономерной структуры, которые в отличие от полимерных ферментов активизируются повышающимся давлением (Macdonald, 1975).

Что касается механизма реакций с положительным ΔV , то и он, по-видимому, широко используется обитателями океанических глубин. Макдональд (Macdonald, 1975) указывает, что в условиях повышенного давления живые системы мобилизуют дополнительную энергию на противодействие ингибирующему такого рода реакции влиянию давления, причем эти затраты оказываются не так уж значительны.

По Марквису, Брауну и Фенну (Marquis et al., 1971), энергия, затрачиваемая, например, для обеспечения нормального синтеза одного моля молочной кислоты при давлении 410 атм составляет $6,65 \times 10^6$ г·см/моль, тогда как общая освобождаемая в ходе этого процесса энергия составляет $12,37 \times 10^8$ г·см/моль.

Из-за недостатка данных пока нет сколько-нибудь удовлетворительного представления о том, каким образом и какой ценой глубоководные организмы высвобождают эту дополнительную энергию и каков характер самого механизма противодействия давлению, т. е. механизма защиты реакций от его ингибирующего воздействия. Между тем в принципе следует полагать, что источником такого рода энергии должны служить те или иные звенья (каналы) все тех же аэробного и гликолитического циклов. В опытах с культурой амниотических клеток при давлении 660 атм Ландау и Пибоди (Landau, Peabody, 1963) обнаружили постоянно возрастающее содержание АТФ (в два раза выше по сравнению с атмосферным давлением), причем при 2° этот уровень АТФ достигался значительно быстрее, чем при более высокой температуре. При декомпрессии содержание АТФ снова снижалось до исходных значений. Одновременно наблюдавшееся в этих опытах высокое содержание АТФ побудило Ландау и Пибоди высказать предположение о том, что давление, возможно, порождает какой-то специфический путь образования АТФ.

Известно, что золь-гелевое состояние цитоплазмы имеет фундаментальное значение в физиологии клетки и целого организма. Динамика этого состояния осуществляется по принципу равновесия:



Так как давление и низкая температура сдвигают равновесие в левую сторону, неизбежно существование у глубоководных живых систем механизма, обеспечивающего необходимые сдвиги его и в обратном направлении.

В этой связи логично рассматривать во взаимосвязи данные опытов по содержанию АТФ и состоянию клеточной цитоплазмы при повышенном давлении (Landau, Peabody, 1963; Pearse, 1946; Marsland, Zimmerman, 1965; Kitching, 1957, 1970; Macdonald, 1975 и др.). Следует считать существенным тот факт, что АТФ повышает устойчивость цитоплазмы амёб, икры морских ежей, амниотических клеток против ликвификации при повышенном давлении. Помимо рассмотренных механизмов, в процессе заселения глубин океана развились и многие другие приспособления «защиты» важнейших жизненных функций. Среди них можно упомянуть специфические субстраты, некоторые конечные продукты реакций, коэнзимы, кофакторы, некоторые ионы и другие регуляторы различных звеньев и путей метаболизма.

Говоря об общей тенденции биохимических адаптаций к жизни в условиях повышенного давления, Макдональд (Macdonald, 1975) справедливо отме-

чает, что для обеспечения нормального метаболизма у обитателей глубин, при адаптивной эволюции им не было необходимости «переизобретать» принципиально новые ферментные системы, перестраивая ковалентные молекулярные связи. Достаточными оказались лишь дополнительные «приспособления» к уже существовавшему у мелководных форм биохимическому аппарату: например, замена отдельных аминокислот в синтезе протеинов, введение новых кофакторов, затрата некоторого количества дополнительной энергии и т. д.

В свете сказанного едва ли есть основания признавать какие-либо веские преимущества у представителей тех или иных таксономических групп древних обитателей моря при их вселении на большие океанические глубины (см., например, Schliper, 1968). С точки зрения принципиальных основ биохимического метаболизма все они имели равные возможности приспособления к существующему в океане диапазону давления.

На основании анализа чисто фаунистического материала, Хансен (Hansen, 1975) приходит к выводу о том, что нет никаких оснований рассматривать давление в качестве причины, препятствовавшей проникновению тех или иных групп животных на большие глубины. Вероятно, какие-то другие причины могли иметь при этом намного большее значение. Исходные адаптации к жизни в холодных мелководных морях, например, уже могли быть несомненным преимуществом при проникновении на глубины. Поэтому можно отдать предпочтение взглядам о преимущественном заселении океанической абиссали из мелководных приполярных районов океана (Беляев, 1974; Kussakin, 1973). Правда, это не относится к объяснению сложившегося в абиссали набора и соотношения различных групп. Одним из решающих факторов, которые определяют состав глубоководной фауны, несомненно должен быть признан трофический фактор, т. е. специфика условий питания на больших глубинах (Бирштейн, Виноградов, 1971; Hansen, 1975). Немаловажным, по-видимому, могло быть и «поэтапное» заселение океанических глубин первоначально мелководными формами. Рыбы, во всяком случае, могут служить наглядным в этом отношении примером более поздней (по сравнению с бактериями, простейшими и беспозвоночными) филогенетической «волны» вселенцев в уже заселенную океаническую абиссаль.

При этом, наряду с выше рассмотренными, общими для вселенцев на глубины, биохимическими адаптационными проблемами, рыбы вынуждены были «разрешить» дополнительную, специфическую для них проблему, а именно — преодолеть воздействие давления на плавательный пузырь. По Парру (Parr, 1937) и Маршаллу (Marshall, 1972), затраты энергии на наполнение пузыря газом до уровня, необходимого для возникновения нейтральной плавучести, на глубине 1000 м в 300 раз больше затрат для наполнения пузыря газом на глубине 10 м. Как известно, рыбы пошли как по пути редукции плавательного пузыря или заполнения его полости жировой тканью, так и по пути приспособления секретизирующего газ механизма для работы против больших градиентов давления (пузырные глубоководные рыбы). В последнем случае проблема опять-таки оказалась биохимической, затрагивающей структурно-функциональные особенности мембранного механизма в условиях высокого давления. Хотя для нас эта проблема остается «загадочной», природа решила ее, как видно, без особых затруднений. Что касается беспузырных рыб, то для них этой проблемы, как очевидно, не существовало. При этом уместно добавить, что по существующим представлениям (Расс, 1968) наиболее глубоководные придонные и абиссопелагические рыбы — это преимущественно выходцы из холодноводных областей океанического шельфа.

§ 5. ЛОКОМОЦИЯ В ВОДНОЙ СРЕДЕ

По организации двигательных систем формы водной локомоции делятся на три группы: 1) плавание посредством гребных движений (конечностей, плавников и пр.), 2) посредством волнообразных движений (тела или специальных органов), 3) за счет реактивного эффекта. Из множества вопросов, связанных с проблемой локомоции, мы здесь выделяем только один, на наш взгляд, основной — вопрос организации локомоторных движений в воде.

Совершенствование плавательных движений — одна из форм адаптации организмов к жизни в водной среде. Задача оптимизации двигательных процессов «решается» организмами разными средствами (например, морфологическими и физиологическими), разными способами (ввиду существования большого разнообразия типов двигательных систем и большой вариабельности конструктивных решений в пределах каждого типа) и на всех уровнях организации двигательных систем (скелета, мышц, нервной системы). Чтобы понять взаимосвязь этих средств, способов и уровней, необходимо рассмотреть особенности организации разных форм локомоции и принципы управления этими движениями.

5.1. Гребные движения

Гребные движения водных организмов осуществляются специализированными «гребными элементами» или всем телом. Гребные движения у организмов строятся на основе ритмических возвратно-поступательных движений «весельного» типа. Задача оптимизации эффективности гребных движений за локомоторный цикл есть задача не только конструктивная, но и двигательная. Движения гребного элемента в активной фазе должны организовываться так, чтобы обеспечить максимальную среднюю движущую силу, а в фазе возврата оказывать минимальное торможение общему движению.

Простейшие. Роль гребных элементов у простейших выполняют реснички — нитеподобные органеллы диаметром 0,2 мкм и длиной 10—15 мкм (Серавин, 1967). Снаружи ресничка покрыта плазматической мембраной, а во внутреннем белковом матриксе имеется 9 сдвоенных фибрилл, расположенных симметрично по периферии круга поперечного сечения, и 2 центральные фибриллы. По-видимому, изгиб ресничек вызывают периферические фибриллы, кроме того, ресничка может резко наклоняться как целое, при этом опорой служит базальная точка. В фазе гребка (или «удара») ресничка наклоняется как жесткое целое из некоторого начального «отведенного» состояния, до некоторого конечного «приведенного» состояния (рис. 10, А, Б). Обратный переход в начальное состояние в фазе возврата происходит с помощью асимметричной волны изгиба, распространяющейся от основания к концу. У ресничек парамеции фаза гребка начинается, когда изгибная волна отведения достигает дистального конца и состояние отведения здесь является почти горизонтальным (см. рис. 10Б). Напротив, у ресничек опалины (см. рис. 10А) фаза гребка начинается раньше, чем изгибная волна достигает дистального конца и отведенное состояние здесь — вертикальное, т. е. амплитуда гребка у опалины в два раза меньше, чем у парамеции. Кроме того, длительность фазы гребка T_- у ресничек опалины примерно равна длительности T_+ фазы возврата, а у ресничек парамеции $T_- = 0,75T_+$. Поэтому при одинаковой длительности локомоторного цикла $T = T_- + T_+$, гребок ресничек парамеции осуществляется с большей скоростью.

Координация гребной активности всего множества ресничек простейших, а также «мерцательных полей» ресничек в органах высших животных (Шмагина, 1948; Gray, 1968) осуществляется метахрональным образом. В общем случае термин «метахрональный» означает существование дискретного множе-

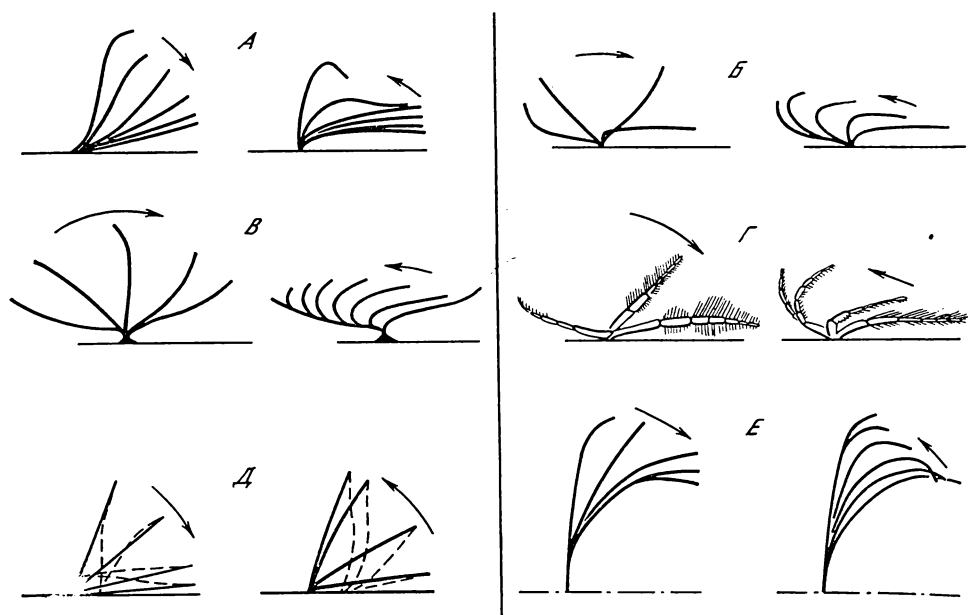


Рис. 10. Циклограммы гребных движений в фазах гребка (справа) и возврата (слева) А — ресничка *Opalina*; Б — ресничка *Paramecium*; В — гребная пластинка *Pleurobrachia*; Г — задняя конечность жука-полоскуна *Acilius*; Д — грудной плавник рыбы *Cymatogaster*; Е — поперечное сечение купола *Cyanea*

ства ритмически активных элементов, между циклами которых имеются фазовые сдвиги, удовлетворяющие следующему условию: для каждого элемента можно выделить связанное с ним метахрональное подмножество такое, что более удаленные элементы от данного имеют большие фазовые сдвиги. Поскольку фазовое состояние каждого элемента в его двигательном цикле при локомоции непрерывно меняется, существование фазовых сдвигов между соседними элементами приводит к эффекту движения фазовых состояний по ряду элементов, которое называется метахрональной волной (МВ). Фазовый сдвиг между соседними элементами метахронального ряда удобно определять величиной временного сдвига ϕ между циклами (Смолянинов, Карпович, 1975), тогда, если α — расстояние между этими элементами (между их основаниями), то скорость МВ:

$$w = \alpha/\phi = \lambda/T, \quad (5.1)$$

где λ — длина метахрональной волны, а T — ее период.

Гребневики. Для всех представителей этого класса кишечнополостных характерно наличие гребных пластинок, за счет движений которых и осуществляется локомоция. Движения одиночной пластинки в фазах гребка и возврата аналогичны таковым для ресничек *Paramecium* (рис. 10В). Координация циклов в ряду метахрональная, МВ — обратная, т. е. волна распространяется в направлении, противоположном движению.

Сцифомедузы. Тело *Cyanea* в расслабленном состоянии выглядит, как диск с загнутыми краями. Апикальную часть купола, состоящую из мезоглей, окружает область, содержащая кольцевые мышцы; в краевом кольце имеются пучки радиальных мышц (Gladfelter, 1972). При нормальном плавании сжатие купола по периметру осуществляется синхронно с отрицательной метахрональностью в радиальном направлении, расправление купола тоже происходит от центра к периферии (рис. 10Е). В первую половину фазы греб-

ка («сжатия») апикальная часть медузы перемещается вперед со скоростью, равной скорости относительного смещения назад края купола, т. е. край в это время остается неподвижным относительно воды, во второй половине этой фазы центральная часть и все тело продолжает перемещаться примерно с той же скоростью. Затем, с началом фазы распрямления, происходит замедление движения до полной остановки к концу фазы.

Рыбы. Многие рыбы для медленного маневренного плавания, а также для поддержания равновесия используют грудные плавники. Отдельные виды при помощи грудных плавников способны достигать сравнительно большой скорости (рис. 10Д).

Механика гребных движений. Гидродинамические условия плавания микро- и макроорганизмов различаются свойствами сил взаимодействия организма и его движителей с водной средой. При малых скоростях движения v и малых линейных размерах L взаимодействия организуются за счет сил вязкости, а при больших v и L — за счет сил инерции, что следует из определения числа Рейнольдса R — критерия механического подобия течений, равного отношению сил инерции к силам вязкости, действующих на выделенный объем жидкости; $R = vL/\nu$, где ν — кинематическая вязкость воды. Условия движений ресничек характеризуются величинами $R = 10^{-4} - 10^{-6}$, движения тела одноклеточного организма — $R = 10^{-1} - 10^{-2}$. Поскольку обычно скорость движения организмов примерно пропорциональна их линейному размеру, соответствующие числа Рейнольдса оказываются пропорциональными квадрату линейного размера, поэтому смена гидродинамических условий для макроорганизмов оказывается резкой и характеризуется величинами $R = 10^2 - 10^6$.

В простых динамических моделях плавания эти различия учитываются посредством соответствующих определений сил взаимодействия движущихся элементов с водой; при малых R сила F , действующая на малый элемент поверхности, пропорциональна скорости движения относительно воды, а в случае больших R — пропорциональна квадрату скорости. Для полного описания взаимодействия необходимо при этом различать нормальные компоненты скорости, определяющие движущие силы, и тангенциальные компоненты, определяющие силы сопротивления движению (вернее, движущие силы определяются проекциями нормальных компонентов на направление локомоции, а движение в других направлениях приводит к потере энергии движителей, что эквивалентно увеличению эффективного сопротивления движению и снижению КПД движителя). Эта схема определения взаимодействия микро- и макроорганизмов с водной средой впервые была использована Тейлором для описания плавания посредством волнообразных движений (Taylor, 1951, 1952) и обычно при общих оценках эффективности гребных движений (Hertel, 1966; Александер, 1970). Такое представление удобно для упрощенных обобщенных описаний движения организмов на основе дифференциального уравнения:

$$m_0 v + (c_0 v)^k = F, \quad (5.2)$$

где m_0 — масса организма, c_0 — коэффициент лобового сопротивления, F — движущая сила, $k = 1$ для случая малых R и $k = 2$ для больших R .

Идеализированный гребной элемент можно представлять как удовлетворяющий следующим условиям: 1) в фазу гребка элемент перемещается относительно тела с постоянной скоростью u , которая больше скорости движения тела; 2) сопротивлением элемента в фазу возврата можно пренебречь. Тогда в фазу гребка такой элемент создает движущую силу F :

$$F = c^k (u - v)^k, \quad (5.3)$$

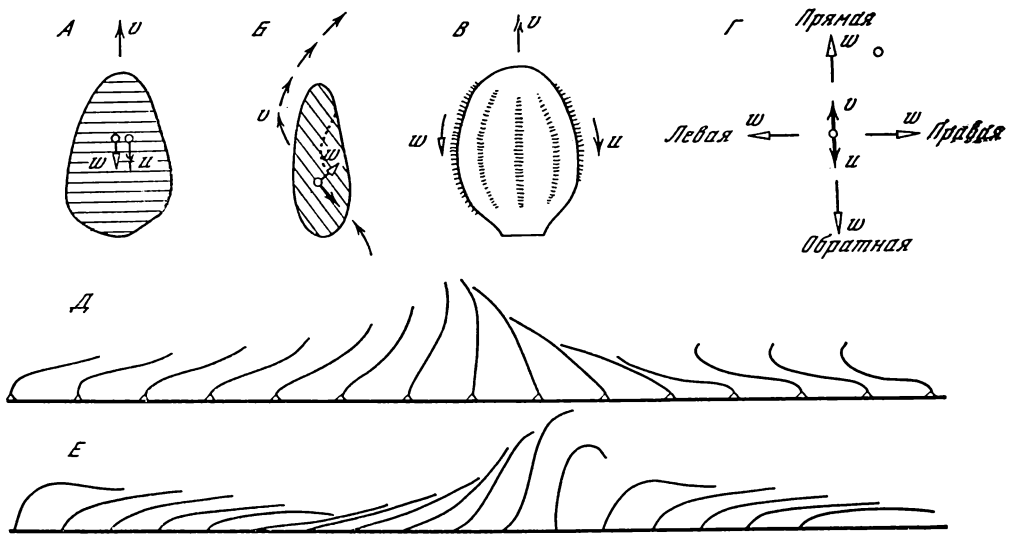


Рис. 11. Схемы метакрональной координации

А — *Opalina*; Б — *Paramecium*; В — *Pleurobrachia*; Г — схема типов метакроний; пространственное распределение: Д — гребных пластинок в ряду у *Pleurobrachia*; Е — ресничек у *Opalina* в метакрональном ряду

где u — скорость гребного элемента относительно тела, c — коэффициент сопротивления гребного элемента, зависящий от площади σ гребного элемента: $c = \sqrt[k]{c_f \rho \sigma}$, здесь c_f — коэффициент трения, ρ — плотность воды; аналогично определяется c_0 в (5.2) для миделевой площади организма σ_0 . Ограничиваясь для простоты рассмотрением стационарной локомоции, когда первым членом в левой части (5.2) можно пренебречь, предположим, что некоторая совокупность гребных элементов, функционируя ритмически, создает среднюю силу типа (5.3). В этом случае из (5.2) имеем $v = u/(1 + c_0/c)$.

В случае очень большого числа гребных элементов, как у гребневиков или у инфузорий, их общее взаимодействие с водной средой организуется распределенным образом (рис. 11, А — Г) (Blake, Sleight, 1974). При прямой или обратной метакрональной координации поля пластинок или ресничек (рис. 11, Д, Е) дистальные области соседних ресничек вдоль метакрональных рядов находятся близко друг от друга и формируют вдоль ряда почти непрерывную волнообразную кривую линию, а все поле ресничек — волнообразную поверхность, которая является огибающей общей границы поля ресничек с наружной водной средой. Таким образом, здесь взаимодействие поля ресничек с водной средой представляется как взаимодействие волнообразной огибающей поверхности, т. е. задача гребных движений сводится к задаче волнообразных движений.

5. 2. Реактивное движение

Реактивный способ движения наблюдается у гидроидных медуз, головоногих моллюсков и личинок некоторых стрекоз. Существенное отличие реактивных движений водных организмов от технических реактивных аппаратов — в ритмическом характере этих движений, состоящих из фаз выбрасывания воды и всасывания.

Гидроидные медузы. Локомоторный цикл гидромедузы состоит из фазы выбрасывания воды и фазы восстановления формы колокола. Длительность

цикла зависит от размера медузы, но относительная длительность рабочей фазы цикла примерно постоянна и равна 0,4 продолжительности всего цикла. Сжатие колокола в фазе выброса воды осуществляется сокращением кольцевых мышц. Стенки колокола сближаются, и вода через апертуру паруса устремляется наружу. Объем выбрасываемой воды составляет около 25% веса тела, а скорость струи воды достигает 9,6 см/сек. Процесс сокращения кольцевых мышц начинается в апикальной части и быстро распространяется в маргинальном направлении, при этом площадь поперечного сечения медузы уменьшается, а толщина стенок колокола увеличивается (рис. 12, А, Б).

Скорость плавания медузы достигает 7 см/сек и не зависит от размера тела. За время одного сокращения скорость увеличивается примерно на 2 см/сек. В восстановительной фазе скорость движения немного падает, но остановки движения не происходит (рис. 12, В). Регуляция размера сопла мускулатурой паруса оказывает большое влияние на эффективность плавания. Несмотря на то, что медуза с удаленным парусом совершает такие же плавательные движения как интактная, скорость плавания у нее достигает лишь 50—70% скорости медузы с интактным парусом. Другая функция паруса — осуществление поворота, что достигается изменением положения его апертуры.

Кальмары. Реактивный движитель кальмара — это его коническая по форме мантийная полость (рис. 13). В рабочей фазе вода выбрасывается через воронку, снабженную клапаном, забор воды в мантийную полость совершается через мантийную щель, снабженную системой хрящей («запонец»). Тело кальмаров имеет хорошо обтекаемую форму с отношением ширины к длине равным $\frac{1}{8}$ у *Loligo vulgaris* длиной 41,5 см. Рабочий объем мантийной полости достигает 70% объема тела, при площади сечения воронки 1,5 см² для *L. vulgaris* весом 250 г (Ward, 1972). Основная часть стенки мантии кальмара занята кольцевой мускулатурой, пронизанной пучками радиальных мышечных волокон. Мышечный слой снаружи и внутри покрыт прочной соединительнотканой туникой, состоящей из нескольких слоев коллагеновых волокон. За время одного броска кальмар (*L. vulgaris*, длина 20 см, вес 100 г) развивает скорость хвостом вперед 208 см/сек, а при плавании головой вперед (длина 32 см) — 176 см/сек (Packard, 1969). Отношение скорости плавания кальмара к скорости вытекающей струи равно 0,2. Скорость и направление вытекающей струи регулируются площадью сечения воронки и ее положением.

Осьминоги. Несмотря на большое сходство в организации движителя у кальмаров и осьминогов, последние никогда не достигают таких больших скоростей, как кальмары. Меньшая эффективность плавания обусловлена двумя причинами (Trueman, Packard, 1968): 1) тело осьминогов не так хорошо обтекаемо, как тело кальмаров (наибольшая ширина составляет около 0,2 длины тела для *Octopus vulgaris*); 2) относительный размер мантии, мантийной полости и площадь сечения воронки у осьминогов много меньше, чем у кальмаров. Вся мускулатура мантии у осьминога весом 370 г составляет лишь 8% веса тела (у кальмара *Loligo vulgaris* весом 235 г соответственно 47%).

Наряду с совершенствованием гидродинамических качеств формы тела очень важными факторами в эволюции реактивного движения являются следующие: (а) развитие мускулатуры стенки тела (или мантии), поскольку это определяет давление жидкости в рабочей камере; (б) площадь поперечного сечения сопла (воронки, апертуры паруса), так как скорость струи обратно пропорциональна площади; (в) объем рабочей камеры (колокола, мантии). При этом (а) и (б) определяют скорость вытекающей струи, а (в) массу выбрасываемой жидкости.

Механика реактивного движения. Движущая сила реактивного движения определяется как произведение скорости (u) струи относительно тела на ско-

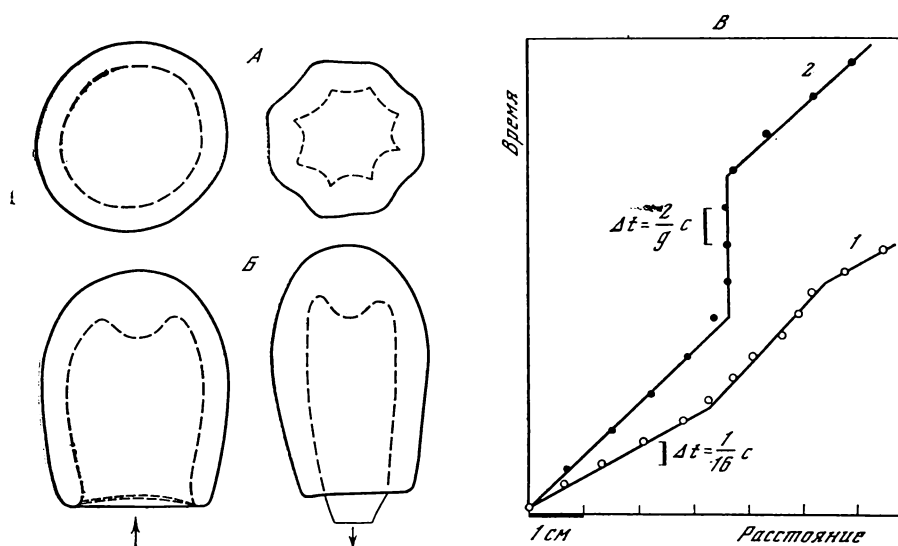


Рис. 12. Цикл реактивного движения гидромедузы (Gradfelter, 1972).

А — поперечные сечения колокола в расправленном (слева) и сжатом (справа) состоянии; Б — то же, в сагиттальном сечении; В — траектории движения апикального полюса медуз *Cyanea* (1) и *Polytoma* (2) за одиночный цикл

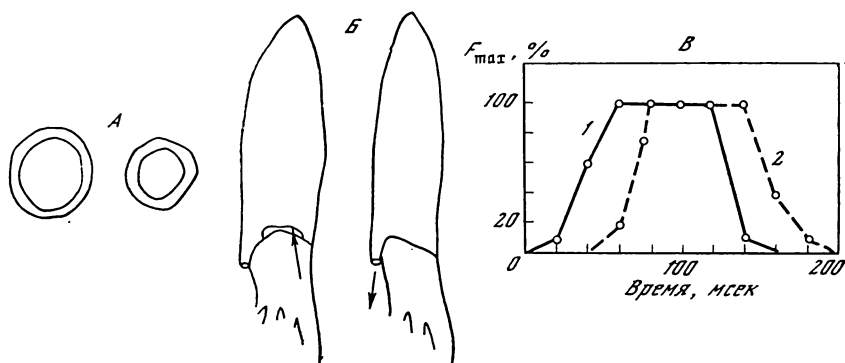


Рис. 13. Цикл реактивного движения кальмара

А — поперечные сечения мантийной полости в расправленном (слева) и сжатом (справа) состоянии; Б — [то же, в сагиттальном сечении; В — изменение давления в полости мантии (1) и движущей силы (2) за рабочий цикл

рость dm/dt изменения внутриполостной массы воды. Последняя скорость пропорциональна произведению площади отверстия на скорость истечения и поэтому движущая сила F в (5.2) при реактивном движении пропорциональна квадрату скорости струи:

$$F = (cu)^2, \quad (5.4)$$

т. е. эта сила формально аналогична движущей силе гребных движений (5.3) при $k = 2$. Сходным образом в обоих случаях определяются и коэффициенты сопротивления тела. Для реактивного движения: $c = \sqrt{c_f \rho \sigma}$, где c_f — характеристический коэффициент, ρ — плотность воды и σ — площадь поперечного сечения канала истечения струи. Поэтому механика реактивного движения во многом аналогична, но проще механики гребных движений.

5.3. Волнообразные движения

Локомоция посредством волнообразных движений тела, специальных органов или органелл, основу которых составляет бегущая волна поперечных колебаний — самый распространенный способ плавания многих макро- и микроорганизмов. По-видимому, этот способ является наиболее адекватным способом взаимодействия организмов с водной средой. Благодаря бегущей волне поперечных колебаний создаются условия непрерывного взаимодействия колебательной двигательной системы организма с непрерывной водной средой. Кроме того, возможно, этот способ является наиболее простым в плане организации управления локомоторными движениями.

Движение с помощью жгутика. Локомоторным органом многих бактерий, одноклеточных водорослей и сперматозоидов является жгутик — нитеподобная органелла, по внутренней организации подобная ресничке и имеющая примерно тот же диаметр 0,2 мкм. Обычно жгутики имеют большую длину, чем реснички, но основное их отличие — функциональное: в отличие от гребных движений ресничек, жгутики совершают волнообразные колебания (рис. 14). Самая простая форма волнообразных движений жгутиков — волна плоская, синусоидальная возрастающей амплитуды (см. рис. 14, А), т. е. если (x, y) — плоскость колебания жгутика, то его форма описывается функцией:

$$y = A(x) \sin 2\pi \left(\frac{t}{T} + \frac{x}{\lambda} \right), \quad (5.5)$$

где A — амплитуда на расстоянии x от основания, t — время, T — период, λ — длина волны.

Другой существующий тип плоской волны — несинусоидальный: искривленные участки жгутика являются дугами окружности, т. е. имеют постоянную кривизну, а промежуточные участки, соединяющие искривленные, являются прямолинейными (см. рис. 14, Б).

Плоские и круглые черви, немуртины, многощетинковые черви и пиявки. В большинстве случаев эти животные не являются специализированными пловцами и ведут донный образ жизни, ползая по дну или в донном грунте. Однако, оказавшись в толще воды, они способны к плаванию посредством волнообразных движений тела. Продольная мускулатура, создающая волнообразные изгибы тела, у кольчатых червей является сегментированной.

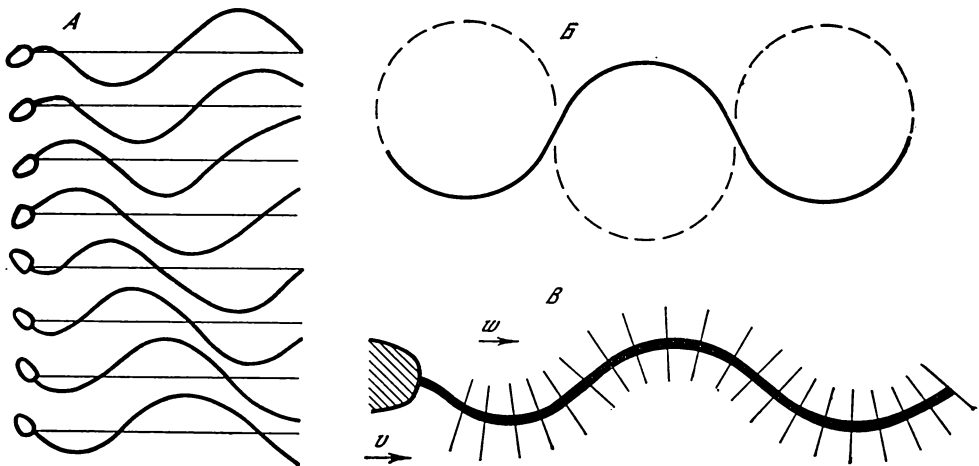


Рис. 14. Циклограммы волнообразных движений жгутика

А — сперматозоид морского ежа; Б — жгутик *Ceratium*; В — распределение мастигонем вдоль жгутика

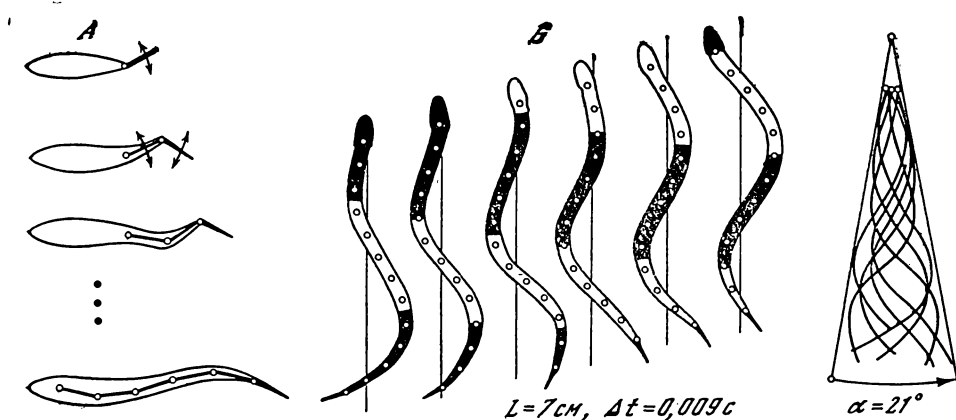


Рис. 15. Модельная интерпретация схемы Бредера (Breder, 1926) (А) и модифицированная кинограмма плавания угря (Gray, 1968) (В)

В процессе плавания многие немертины и пиявки способны уплощать тело за счет сокращения специальных поперечных мышц (Gray, 1968). Скелетную функцию при плавании выполняет избыточное давление внутри кожномускульного мешка. Кроме того, многосетинковые черви и пиявки имеют уплотненные покровы сегментов, несущие, видимо, скелетную функцию (Зенкевич, 1944). У нематод, даже у крупных видов *Ascaris*, есть только продольные несегментированные мышечные волокна (Clark, 1964). Несмотря на простоту организации двигательной системы, нематоды являются неплохими пловцами. При длине тела $L = 0,8 \text{ мм}$ скорость плавания $v = 0,5 \text{ мм/сек}$, скорость волны $w = 1,6 \text{ мм/сек}$, длина волны $\lambda = 0,6 \text{ мм}$, т. е. $v/w = 0,31$ и $L/\lambda = 1,33$.

В 10 раз большие по размеру пиявки (длиной 8—9 см) имеют сходный тип плавания с нематодами, здесь пропорционально длине тела L наблюдаются большие абсолютные скорости движения $v = 4,3 \text{ см/сек}$, длина волны $\lambda = 6 \text{ см}$ и скорость волны $w = 13,7 \text{ см/сек}$, а относительные характеристики близки. При плохих гидродинамических свойствах плавания червей, по-видимому, важным фактором повышения стабильности локомоции и динамической эффективности является увеличение числа длин волн на теле, то есть отношения L/λ . Для волнового движения червей характерны величины $v/w = 0,23—0,31$, которые примерно в 2 раза меньше, чем у рыб.

Рыбы. Различают три основных типа плавания рыб (Breder, 1926): 1) угреподобное, 2) карангиформное, 3) острациформное (эти термины соответствуют названиям наиболее типичных представителей каждого типа движения). Тип плавания определяется степенью участия тела и хвостового плавника в плавательных колебательных движениях. Если обозначить через Λ реально функционирующую длину тела рыбы, а через L_0 — потенциально функциональную длину тела, т. е. длину тела, занятую мышцами, то для угреподобного типа $\Lambda/L_0 \cong 1$, для карангиформного типа Λ/L_0 составляет 0,5—0,3 (здесь основные колебания совершает задняя половина или треть тела вместе с хвостовым плавником), а для острациформного типа $\Lambda/L_0 = 0$, т. е. в данном случае активные движения совершает только хвостовой плавник. Несмотря на широкое использование этой схемы, она до сих пор остается условной (из-за неопределенности границ между типами), качественной и гипотетической, поскольку основана на визуальных наблюдениях.

Переход в схеме Бредера от острациформного типа плавания к угреподобному можно представлять как увеличение числа N колебательных звень-

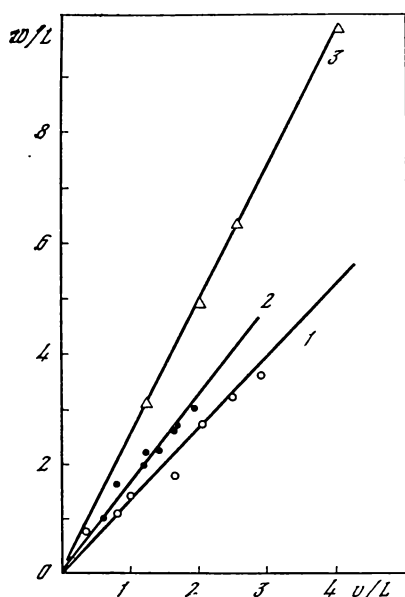


Рис. 16. Зависимость нормированной скорости туловищной волны w/L от нормированной скорости плавания v/L
 1 — угорь (по Grillner, Kashin, 1975);
 2 — маслюк; 3 — бычок

ев, участвующих в организации плавания рыб (рис. 15, А). Очевидно, максимальное число степеней свободы колебательной системы рыбы $\max N = N + 2$, т. е. равно числу позвонков (или миомеров) плюс звенья головы и хвостового плавника. Число сегментов у рыб обычно велико, поэтому их тело (скелет, мышечную систему и покровы) в большинстве случаев можно рассматривать как непрерывную упругую среду, которую иногда удобно аппроксимировать в виде дискретной конечной кинематической цепи.

Волнообразные движения тела рыбы можно описывать синусоидальной функцией (5.5), и экспериментальный анализ кинограмм сводится к определению функции распределения амплитуд $A(x)$, частоты T^{-1} , длины волны λ или скорости туловищной волны $w = \lambda/T$, а также скорости плавания (рис. 15, Б). Несмотря на значительные вариации отдельных параметров плавания у разных рыб, отношение скоростей плавания и туловищной волны (ТВ) меняется мало (рис. 16): v/w от 0,5 до 0,67. Впоследствии исследователи плавания рыб сосре-

доточились главным образом на характеристиках движения хвостового плавника. Бейнбридж (Bainbridge, 1958) первый исследовал зависимость характеристик движения хвостового плавника — частоты T^{-1} и амплитуды A_c от скорости плавания v для трех видов рыб (форель, плотва, золотая рыбка) разных размеров и показал: 1) скорость плавания v является, с хорошей степенью приближения, линейной функцией длины L тела рыбы и частоты f , т. е.:

$$v/L = a(f - f_0), \quad (5.6)$$

где a и f_0 — эмпирические коэффициенты аппроксимации экспериментальных данных, $a = 0,75$ — безразмерный параметр, а $f_0 = 1,33$ гц, т. е. имеет размерность частоты, 2) в исследованном диапазоне скоростей плавания амплитуда хвостового плавника у плотвы и золотой рыбки постоянна, но зависит линейно от длины рыбы, т. е.:

$$A_c/L = \text{const} = 0,2, \quad (5.7)$$

что справедливо для средних и больших скоростей плавания форели, но при малых скоростях плавания у форели обнаруживается тенденция уменьшения амплитуды. В последние годы справедливость эмпирических кинематических соотношений Бейнбриджа была подтверждена. При этом разные авторы приводят несколько отличающиеся оценки эмпирических констант a и f_0 в (5.6), но во всех случаях относительная амплитуда A_c/L оказывается одной и той же, близкой к 0,2. Больше всего удивляет существование отличной от нуля константы f_0 — «критической» частоты плавания, означающее, что рыба способна плыть с конечной скоростью только при частотах $f > f_0$. Обозначим для краткости неравенство нулю частоты f_0 «парадоксом малых скоростей» плавания рыб. Этот парадокс можно, конечно, игнорировать,

считая, что он — результат ошибок аппроксимаций, или не учтенных ошибок экспериментов.

За последние годы детальные и разносторонние исследования свойств плавания форели выполнил Уэбб (Webb, 1971), подтвердив справедливость зависимости (5.6). Линейная аппроксимация экспериментальных точек для нормальной форели пересекает ось частот в точке $f_0 = 1,4$ гц, что совпадает с оценкой Бейнбриджа. Кроме того, измерения Уэбба подтверждают уменьшение амплитуды A_c в области малых скоростей у форели. Это важно не только потому, что правомочность вывода Бейнбриджа об уменьшении амплитуды A_c подвергается сомнению (Hunter, Zweifel, 1971), но и потому, что оно позволяет объяснить парадокс малых скоростей. Измерения амплитуды хвостового плавника форели при разных скоростях плавания (Grillner, Kashin, 1975) также подтверждают существование уменьшения A_c в области малых v .

Принято считать, что основным двигателем рыбы при карангиформном типе плавания служит хвостовой плавник (Gray, 1968). Согласно данным Уэбба (Webb, 1975), хвостовой плавник — не особый специализированный двигатель, а вполне «рядовой», т. е. все участки тела рыбы дают примерно одинаковый вклад в общее движение, и хвостовой плавник по силовым свойствам — одна из таких частей общей двигательной системы.

Поскольку плавание рыб организуется волнообразными движениями и тело функционирует как распределенная двигательная система, измерения двигательных характеристик только хвостового плавника не дают полного представления о свойствах этого движения. Частоту туловищных колебаний f можно представлять как отношение скорости туловищной волны w и длины волны λ , $f = w/\lambda$, но зависимость вида (5.5) можно рассматривать как зависимость скорости плавания v от скорости туловищной волны w только при условии постоянства λ .

Исследования свойств волновых характеристик плавания рыб показывают следующее важное свойство, что длина волны λ не меняется с изменением скорости плавания, т. е. для каждого вида рыб:

$$\lambda/L = \text{const.} \quad (5.8)$$

Сравнение совмещенных циклограмм, как это показано нами, показало: 1) огибающие колебаний туловища можно представлять прямыми линиями, которые при стационарном прямолинейном плавании образуют одинаковый угол с направлением плавания $\lambda/2$ и пересекают это направление в некоторой точке 0 (рис. 17 справа), расположенной впереди границы головы и туловища; 2) амплитудный угол огибающих α постоянен при всех скоростях плавания:

$$\alpha = \text{const.} \quad (5.9)$$

Очевидно, что постоянство амплитуды колебаний хвостового плавника (5.7) — результат постоянства амплитудного угла туловищных колебаний (5.9).

Дельфины и киты. Характерная особенность плавательных движений китообразных — дорзовентральные колебания хвостовой области тела, поэтому хвостовой плавник ориентирован горизонтально, а тело в каудальной части уплощено с боков. Обычно плавание китообразных рассматривают как типично карангиформное с полулунным хвостом (Hertel, 1966; Lighthill, 1969), и колебательные движения описывают на основе простой модели двузвенного маятника с преимущественно дорзовентральной ориентацией колебаний. Несмотря на усиленный интерес к плаванию дельфинов, возникший в связи с «парадоксом Грея» и другими бионическими проблемами, экспериментальные работы, посвященные анализу двигательной активности

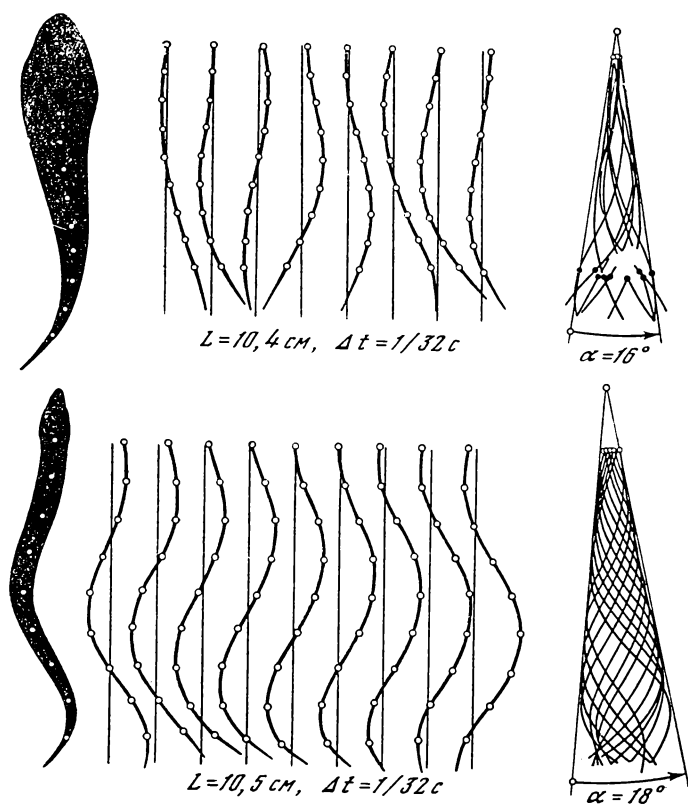


Рис. 17. Циклограммы волнообразных движений маслюка (вверху) и бычка (внизу) и совмещенные контуры средней линии тела (справа)

α — амплитудный угол огибающих

китообразных при плавании, практически отсутствуют. Согласно некоторым оценкам дельфины длиной $L = 2$ м при частоте $f = 2$ гц развивают скорость $v = 4,3$ м/с, а при $f = 4$ гц, v составляет 5,5—7,35 м/с.

Механика волнообразных движений. Гидродинамические условия плавания микро- и макроорганизмов посредством волнообразных движений различаются в зависимости от значений числа Рейнольдса так же, как в случае и других способов движения. Характер локальных силовых взаимодействий движущегося тела с водой здесь тоже можно определить линейной зависимостью от скорости для вязких взаимодействий или квадратичной зависимостью от скорости для инерционных (Taylor, 1951, 1952). Обобщенное описание горизонтального плавания рыб можно проводить на основе уравнения (5.2), только в нем следует взять иной коэффициент сопротивления рыбы:

$$m_0 v + (c^* v)^2 = F, \quad (5.10)$$

где c^* — некоторый «эффективный» коэффициент сопротивления плывущей рыбы. Часто сопротивление плывущей рыбы приравнивается сопротивлению c_0 , которое тело имеет при пассивном движении по инерции (Bainbridge, 1963; Алеев, 1963), т. е. в этом случае в (5.10) $c^* = c_0$. На возможную ошибочность такого определения впервые обратил внимание В. В. Шулейкин (1953), который предложил измерять c^* для жестких моделей, изогнутых по форме плывущей рыбы. Вопрос степени различия коэффициентов c^* и c_0 существен в исследованиях энергетики плавания рыб (Webb, 1971, 1975). Теоре-

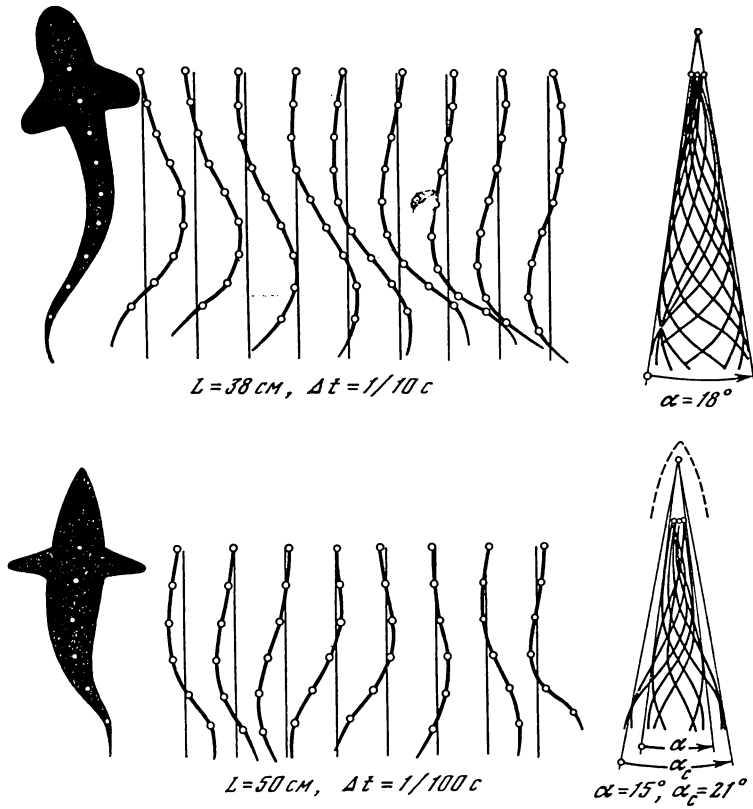


Рис. 18. Циклограммы волнообразных движений акулы (вверху — по кинограмме Gray, 1968) и тунца (внизу — по кинограмме Fierstine, Walters, 1968)

тическое решение в настоящее время отсутствует и заключение, что $c^* > c_0$ основывается на экспериментальных оценках (Webb, 1971), согласно которым $c^*/c_0 \cong \sqrt{3}$.

Эффект увеличения «динамического сопротивления» рыб при плавании, т. е. эффект $c^* > c_0$, может играть существенную роль в определении стратегии двигательного поведения рыб при плавании на большие расстояния. По сравнению с плаванием с постоянной скоростью, более выгоден режим чередования ускоренного движения и свободного скольжения. При переменном режиме плавания рыбы могут экономить более 50% энергии, необходимой на преодоление данного расстояния (Weihs, 1973).

Плавание с зависящей от скорости амплитудой характерно для некоторых видов рыб, например форели. Зависимость амплитуды от скорости хорошо аппроксимируется функцией вида:

$$A/L = V/(1 + v), \quad (5.11)$$

где $V = vA_m/v_0L$, A_m — амплитуда хвостового плавника, L — длина тела, v_0 — нормировочная константа размерности скорости. Используя (5.11) и учитывая, что $w = \lambda/T$, получим зависимость скорости v от частоты $f = T^{-1}$, т. е. аналог формулы Бейнбриджа (5.6):

$$v/L = (\beta + L/\lambda)^{-1} (f - \beta v_0/A_m), \quad (5.12)$$

где β — отношение продольного компонента сопротивления тела к поперечному (c_n/c_1). Таким образом, парадокс малых скоростей можно объяснить уменьшением амплитуды колебаний туловища при постоянстве длины волны.

Количественной основой классификации типов плавания рыб может служить длина волны λ , отнесенная либо к функциональной длине L_0 (длина мышечной части тела), либо к полной длине тела Λ . Например, для угря обе характеристики λ/Λ и λ/L_0 меньше 1, у маслюка $\Lambda/L_0 = 1$, $\lambda/\Lambda = 0,9$, тогда как для *Cottus* $\lambda/L_0 = 1$, $\lambda/\Lambda < 1$. Используя кинограммы плавания акул (Gray, 1968), мы определили волновые характеристики этих рыб и тунца тем же методом, как на рис. 17. У акулы $\lambda/\Lambda = 1$ и $\lambda/L_0 = 1,37$, то есть, судя по этим измерениям, акула и *Cottus* имеют один и тот же тип плавания. Напротив, у тунца обе характеристики λ/Λ и λ/L_0 меньше 1.

Таким образом, монотонный переход от «угреподобного» плавания к «карангиформному» можно представить как постепенное увеличение длины туловищной волны относительно длины тела. Кроме того, как видно из совмещенных циклограмм (рис. 18), для тунца характерно нелинейное распределение амплитуд — амплитудный угол огибающей туловищных колебаний сравнительно невелик ($\alpha = 15^\circ$, как и у *Cottus*), а в хвостовой части амплитуда резко возрастает, что и свидетельствует об особой динамической роли хвостового плавника у этих рыб. Хотя акулы и тунцы по структурным и экологическим критериям считаются «конвергирующими» формами со сходным типом плавания, из количественного сравнения волновых характеристик этих рыб следует, что в действительности типы плавания у них различны.

5.4. Заключение

Организация локомоторных движений в водной среде невозможна без эффекта «проскальзывания движителя» относительно среды для создания движущей силы «отталкивания» в случаях гребных и волнообразных движений. Поэтому следует ожидать, что эти формы локомоции в воде менее эффективны, чем, например, движение по суше, для которого характерно отсутствие (в обычных условиях) проскальзывания отталкивающих конечностей относительно опорного субстрата.

Чтобы сравнивать эффективность разных форм локомоции, желательно иметь некоторый критерий «подобия движений» — безразмерный параметр, не зависящий от размеров организма. Удобной и простой характеристикой подобия движений водных животных служит величина:

$$K = \frac{V}{L/T}, \quad (5.13)$$

которая равна отношению скорости локомоции к «характеристической скорости» L/T , где L — характерный размер тела, а T — длительность локомоторного цикла. В случае гребного движения значение L не совпадает с размером организма, а служит длиной гребного элемента при малом числе гребных конечностей. При большом числе гребных конечностей удобной линейной характеристикой служит длина волн λ в метасинхрональном ряду. Для реактивного движения характерный размер совпадает с длиной тела. Величину K можно назвать «кинематической эффективностью движения». Эту характеристику использовал Бейнбридж в виде:

$$K = l/L, \quad (5.14)$$

где l — расстояние, проходимое рыбой за цикл, и L — длина тела рыбы (Bainbridge, 1958).

Для рыб и водных млекопитающих общая длина тела L служит, по-видимому, вполне адекватной пространственной масштабной единицей плава-

ния, поскольку здесь движение организуется всем телом. Для волнообразных движений критерий K удобно представлять в таком виде:

$$K = \frac{\lambda v}{Lw}. \quad (5.15)$$

Отсюда следует, что эффективность плавания при волнообразных движениях можно повышать двумя способами: 1) увеличением длины волны по сравнению с длиной тела; 2) увеличением «динамической эффективности» плавания, т. е. отношения v/w . Энергетический коэффициент полезного действия η определяется только отношением этих скоростей (Lighthill, 1969):

$$\eta = 1 - (1 - v/u)/2. \quad (5.16)$$

Первый способ повышения эффективности K — увеличение отношения λ/L — характерен для перехода от угреподобного к карангиформному плаванию. Учтя, что величина λ/L служит характерной константой каждого вида рыб, классифицировать типы плавания следует по значениям λ/L .

§ 6. ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ДОННЫХ ЖИВОТНЫХ

К ИСПОЛЬЗОВАНИЮ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ГРУНТОВ

Все население дна связано с осадками топически, а большая часть донных животных связана с грунтами трофически. Степень зависимости от свойств осадка определяется прежде всего особенностями самого животного. Только топически связаны с осадками все плотоядные животные. Преимущественно топически — сестоноядные, питающиеся из придонного слоя воды взвешенным органическим материалом. И топически, и трофически связаны с осадками все детритоеды, питающиеся осажженным и захороненным в донных осадках органическим веществом.

Рассмотрим осадок как субстрат и подробнее как источник пищи для детритоядных беспозвоночных, составляющих большую часть всего населения дна, не касаясь разнообразных частных приспособлений беспозвоночных для прикрепления и передвижения на различных грунтах, а также специфических приспособлений к жизни между частицами грунта, характерных для интерстициальной фауны.

Субстрат. Субстратом могут служить осадки любого гранулометрического состава от наиболее жестких каменистых до наиболее мягких пелитовых.

Все жесткие грунты представляют меньшее разнообразие условий, чем мягкие и соответственно на жестких грунтах беднее набор жизненных форм животных, которые их используют. Жесткие грунты (скальные, каменистые, гравийно-галечные, крупнопесчаные и твердые осадочные образования в форме железо-марганцевых конкреций) служат главным образом субстратом для поселения и прикрепления. Донные беспозвоночные, населяющие их, обычно ведут прикрепленный образ жизни на поверхности субстрата, питаются из придонной воды взвешенным детритом или мелкими животными.

Эти беспозвоночные-сестонофаги жестких грунтов в ряде случаев нуждаются не столько в физических качествах субстрата, сколько в определенной гидродинамической обстановке над ним. При оптимальном гидродинамическом режиме многие из них способны использовать в качестве субстрата искусственные подводные поверхности. Состав фауны обрастаний в значительной мере определяется именно гидродинамическими условиями, воздействующими на подводные поверхности, а не качеством материала, из которого сделаны эти поверхности.

Все донные осадки более мелкозернистые, чем крупнопесчаные, от мелких песков до пелитовых илов включительно в той или иной степени могут быть

использованы не только как субстрат, но и как источник пищевого материала. Обитающие на этих осадках беспозвоночные могут добывать пищу как из воды, так и из осадка. При этом многие животные ведут неподвижный или малоподвижный образ жизни на поверхности осадка или в его толще. Например, на поверхности находятся «воткнутые» в мягкий грунт, питающиеся сестомом морские перья и «плавающие» в мягком грунте, питающиеся в пограничном слое вода—грунт голотурии рода *Sphaerothuria*. Ротовое и анальное отверстия у *Sphaerothuria* расположены на спинной стороне и приподняты на двух конусах. Амбулакральные ножки есть только около рта и ануса. Тело, как поплавков, погружено в осадок, над поверхностью которого торчат ротовой и анальный конусы. Питание осуществляется с помощью гладких щупалец, выделяющих слизь и совершающих круговые движения в киселеобразном пограничном слое грунт — вода, где запас пищи оказывается практически «неиссякаемым» для малоподвижного животного (Соколова, 1958).

В толще осадка на глубине нескольких сантиметров от его поверхности сидят извлекающие пищу из придонной воды двустворчатые моллюски рода *Thyasira* (Allen, 1958). На глубине около 20 см поедает органический материал грунта голотурия *Molpadia oolitica*, подолгу остающаяся без движения на одном месте (Young, Rhoads, 1971). *M. oolitica* зарывается вертикально в грунт на всю длину своего тела. Зоной питания служит осадок, прилегающий к кроне щупалец, обращенных в глубь осадка. Щупальцы подают в рот мелкие частицы грунта. Из-за интенсивного питания голотурий в подповерхностном слое осадка образуются пустоты, которые вызывают оползни и тем самым обеспечивают поступление новых порций осадка на место съеденного.

Другие беспозвоночные передвигаются в верхнем слое осадка. Примерами передвижения по поверхности с минимальным погружением в грунт служат медленно ползающая голотурия *Cusumaria abyssorum*, питающаяся взвесью, оседающей на ее обращенные вверх разветвленные щупальца (Соколова, 1958), а также голотурии рода *Scotoplanes*, которые «шагают» по осадку, приподнимаясь на больших амбулакральных ножках, на ходу захватывая осадок в рот обращенными вниз околоротовыми щупальцами (Hansen, 1972). Примером передвижения при сильном погружении в осадок может служить неправильный еж *Echinocardium cordatum*, который роется на глубине около 18 см от поверхности дна, питаясь преимущественно подповерхностным органическим материалом (Nichols, 1959). При использовании мягких осадков в качестве субстрата для организмов небезразлична плотность осадков, которая связана с их влажностью, по мере увеличения последней осадки становятся более жидкими.

Эпифауна мягких грунтов — пример адаптации беспозвоночных из разных систематических групп, получающих пищу из воды и приподнимающихся над илистым дном, не прикрепляясь к твердому субстрату. В эту группу организмов входят многие губки (например, *Chondrocladia gigantea*), все морские перья, некоторые многощетинковые черви (например, виды *Spiochaetopterus*, *Sabellidae*) и др. Именно для таких организмов решающее значение приобретают влажность и плотность осадка, определяющие соотношение (по длине и весу) погруженной и поднимающейся над осадком частей тела. Это соотношение должно обеспечивать животным устойчивое положение в грунте.

Пища. Количество органического вещества, поступающего в осадки, соотношение органического и минерального материала в осадках, т. е. условия накопления и преобразования органического вещества, оказываются трофическим фактором, определяющим в конечном итоге возможность существования животных на данном осадке. При использовании мягких осадков в качестве источника пищи имеет значение обилие и доступность органиче-

ского вещества, находящегося в осадке. Пищей служит органическое вещество, сорбированное на поверхности минеральных частиц. Принято считать, что гетеротрофные многоклеточные организмы могут усваивать лишь легкогидролизуемую часть органических соединений¹ (Бордовский, 1974; Романкевич, 1974), поэтому в идеальном случае следовало бы рассматривать зависимость распределения животных именно от количества этой части органического вещества. Но для такого сопоставления еще недостаточно данных. Наряду с этим известно, что распределение легкогидролизуемого вещества в осадках прямо связано с общей концентрацией органического вещества. Поэтому содержание лабильного вещества обычно увеличивается с возрастанием количества $C_{орг}$ (Бордовский, 1974; Романкевич, 1974). Оба обстоятельства позволяют использовать для характеристики условий питания содержание общего $C_{орг}$ в осадках с учетом важнейших факторов, влияющих на захоронение и преобразование осажженного органического вещества. К ним относятся: количество органического вещества, поступающего в осадок, скорость осадконакопления и соотношение минеральной и органической частей в осадке. При большом количестве органического вещества и высоких скоростях седиментации минеральная масса осадка изолирует органическое вещество от поверхности раздела с водой и способствует его сохранению в захороненном состоянии. При максимальных скоростях седиментации минеральная масса осадка может оказывать также разбавляющее влияние и снижать относительное содержание органического вещества. При минимальном количестве органического вещества и минимальных скоростях седиментации минеральная масса не изолирует органическое вещество от поверхности раздела, и оно преобразуется в контакте с придонной водой. Таким образом, толщина слоя осадка, который может быть использован донными организмами для питания, варьирует от десятков сантиметров до 1 мм и менее, в зависимости от условий захоронения и степени преобразованности захороненного органического вещества.

Общая картина распределения животных по дну представляет собой как бы итог реализации требований, предъявляемых ими к осадкам, и закономерности распределения важнейших для животных характеристик осадка отражаются в распределении связанных с ним групп животных. В качестве примера могут служить некоторые особенности распределения крупных донных беспозвоночных (макробентоса), которые используют для питания органическое вещество, захороненное в верхнем слое осадка более или менее значительной толщины (порядка 10 см).

При благоприятных физических свойствах осадка отсутствие в нем оптимального для животного количества и качества органического вещества имеет решающее значение и уменьшает возможность заселения этого осадка. Так, например, в макробентосе Охотского моря А. П. Кузнецовым (1975) обнаружено снижение на один или два порядка биомассы и численности животных, питающихся осадком, при изменении качества органического вещества в осадках. Биомасса многощетинковых червей сем. Maldanidae исчисляется долями граммов на 1 м² во впадине Дерюгина и прилегающих районах, что в десятки и сотни раз меньше, чем на шельфе и в верхней части склона. Содержание общего $C_{орг}$ в алевроитово-глинистых и глинистых илах впадины Дерюгина выше, чем на шельфе и склоне, но доля легкогидролизуемых компонентов в составе общего органического вещества приблизительно в два раза ниже. В данном случае снижение пищевой ценности осажженного органического вещества приводит к количественному обеднению поселения животных, питающихся из осадка.

¹ Легкогидрируемая часть — группа веществ, выделяющаяся при гидролизе органического вещества слабой кислотой.

Отсутствие в осадке не только оптимального, но и жизненно необходимого для данного животного количества и качества органического материала практически аннулирует возможность заселения такого осадка. Происходит ограничение ареала ряда видов под влиянием трофического фактора. Например, подобная зависимость ареала видов от пищевых свойств осадка прослежена А. Н. Мироновым (1975) у глубоководных неправильных ежей в Тихом, Индийском и Атлантическом океанах. В пределах сем. Pourtalesiidae распространение видов из родов *Cystocrepis*, *Echinocrepis*, *Cerathophysa*, *Helgocystis* строго ограничено терригенными алевроитово-глинистыми и глинистыми илами, обогащенными органическим материалом, а менее требовательные виды рода *Echinosigra* выходят за границы распространения терригенных осадков и встречаются на сравнительно обедненных органическим веществом вулканокластических и карбонатных (фораминиферовых) грунтах, но не заселяют самые бедные органикой глинистые илы центральных частей океанов.

В прибрежной зоне животные макробентоса расселяются по дну в соответствии с гранулометрическим составом осадков, поскольку с гранулометрическим составом связано содержание в них $S_{орг}$. Содержание $S_{орг}$ увеличивается в ряду: пески, алевроиты, пелиты во всех литолого-фациальных типах океанских прибрежных осадков, к которым относятся не только осадки шельфа и склона, но и осадки глубоководных желобов (Романкевич, 1974). Анализ макробентоса шельфов и склона, проведенный А. П. Кузнецовым (1975), показал, что все осадки мельче крупных алевроитов (включительно) заселены преимущественно организмами, питающимися осажженным и захороненным органическим веществом. На осадках более грубых, чем крупные алевроиты, преобладают животные, питающиеся взвешенным органическим материалом. Возрастание значения осадка, как источника пищи, прослеживается по мере увеличения его дисперсности и сопутствующего обогащения органическим веществом. Для шельфа Восточной Камчатки и Курильских островов, Охотского, Баренцева и Карского морей возрастание доли организмов, питающихся осадком, составляет ряд: 5, 14, 68 и 78% общей массы населения по весу на единицу площади — соответственно на гравийно-галечных и крупнопесчаных осадках, мелких песках, алевроитах и пелитах. Предварительные подсчеты показали, что для Охотского, Баренцева и Карского морей площади дна, занятые грубозернистыми (гравийно-галечными и песчаными) и мелкозернистыми (алевритовыми и пелитовыми) осадками, составляют соответственно 19, 36, 39% и 81, 64, 61% общей площади каждого из трех водоемов. Таким образом, более половины площади дна этих морей заселено преимущественно животными, питающимися осадком (Кузнецов, 1975).

Анализ макробентоса глубоководных желобов (Соколова, 1960; Беляев, 1972) показал, что не только на дне, но и на склонах желобов, везде, где накапливаются мягкие осадки, большая часть беспозвоночных питается осажженным органическим материалом. В желобах аккумулятивные пространства, покрытые мягкими осадками, в общем преобладают по площади над участками грубозернистых осадков и выходов твердых пород. Поэтому большая часть дна в желобах оказывается заселенной преимущественно животными, питающимися осадком (Беляев, 1972). Аналогичная картина наблюдается у основания материкового склона на ложе океана, в приконтинентальных осадках, где содержание $S_{орг}$ также связано с их гранулометрическим составом. Там на тонкодисперсных осадках макробентос, питающийся осажженным и захороненным органическим веществом, резко преобладает на большей части дна (Филатова, 1973; Кузнецов и др., 1973).

На океаническом ложе за пределами его периферических частей в пелагических осадках содержание $S_{орг}$ изменяется без видимой связи с их гра-

нулометрическим составом. Общее содержание органического вещества в этих осадках мало, темпы седиментации низки, органическое вещество окисляется на поверхности дна, не будучи захороненным. Отсутствие захороненного органического вещества, имеющего пищевую ценность, обуславливает отсутствие там беспозвоночных макробентоса, нуждающихся в органическом веществе подповерхностного слоя. В результате на эвпелагических осадках центральных частей океанов в макробентосе остаются только малочисленные сестоноеды, живущие преимущественно на поверхности железо-марганцевых конкреций (стеклянные губки, многощетинковые черви сем. *Serpulidae*, усоногие раки, брахиоподы *Pelagodiscus atlanticus*), а на поверхности мягких глинистых илов также одиночные *Madreporaria*.

Итак, животные, находящиеся в той или иной зависимости от свойств осадка, населяют те или иные осадки в соответствии с особенностями своего питания и используют их либо только как субстрат для поселения, либо и как субстрат, и как источник пищи одновременно. Если же животное относится к группе, которая использует осадок и как субстрат, и как пищу, а осадок не пригоден как пища, то такой осадок не заселяется вообще.

Глава II

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНИ ПО АКВАТОРИИ ОКЕАНА

§ 1. ФИТОПЛАНКТОН

Количество фитопланктона — одна из основных характеристик планктонного сообщества. Схемы распределения количества фитопланктона в Тихом и Мировом океанах составлены Г. И. Семиной и сотрудниками (Семина, 1972, 1974; Волковинский и др., 1972), основная литература приведена в указанных работах. Распределение численности фитопланктона в среднем для слоя 0—100 м показано на рис. 1, который составлен по данным для весенне-летнего сезона для вод высоких и умеренных широт. Для тропической зоны использованы все данные независимо от сезона. Схема составлена по данным, полученным, примерно, на 2000 станциях, основная часть которых — сборы батометром, небольшая часть — сборы сетью.

В распределении численности фитопланктона в Мировом океане наблюдаются черты широтной и циркумконтинентальной зональности. Широтная зональность проявляется в чередовании бедных и богатых районов по направлению от одного полюса к другому. Вблизи Северного полюса фитопланктона мало. В северных морях и морях умеренных широт оно возрастает, затем снижается в северных центральных частях океанов и вновь возрастает в экваториальных районах, южнее которых оно сначала уменьшается, а затем снова увеличивается в южных умеренных широтах и в Антарктике. Циркумконтинентальная зональность проявляется в увеличении количества фитопланктона вблизи берегов в каждой зоне. В Тихом океане, кроме того, этот тип зональности проявляется в увеличении численности клеток в открытом океане в экваториальной зоне, но только на востоке океана, тогда как на западе количество фитопланктона велико только вблизи берегов. Число клеток фитопланктона в самых богатых районах составляет более 10^6 кл/л, средняя численность в таких местах бывает 10^5 — 10^4 кл/л. В бедных районах число клеток падает до сотен и десятков клеток в 1 л.

Максимальная численность фитопланктона на отдельных горизонтах тоже наблюдается в прибрежных зонах. Для Тихого океана порядок величин сходен для вод умеренных широт и Субантарктики (больше 10^6 кл/л). Вдали от берегов много фитопланктона вблизи экватора. Ю. И. Сорокин, И. Н. Суханова, Г. Коновалова, Т. Павельева (1975) на экваторе на 97° з. д. нашли более 10^7 кл/л включая наннопланктон. В других районах Тихого океана наибольшее число клеток в открытых водах достигает 10^5 кл/л (умеренные воды северных и южных широт). В бедных субтропических районах максимальное количество фитопланктона около 10^3 кл/л (Семина, 1974). Невелика численность фитопланктона и в высокой Арктике. Так, Кавамура (Каватига, 1967) нашел (по сборам в течение года на дрейфующей станции вблизи Северного полюса) максимальную численность не больше 2600 кл/л. По сборам на советской дрейфующей станции СП-18 максимальное число клеток составило около $3 \cdot 10^4$ кл/л. В Канадской Арктике вблизи берега число клеток достигает $4 \cdot 10^6$ кл/л (Bursa, 1961).

Данных по биомассе фитопланктона гораздо меньше, чем по его численности. В полярных водах максимальная биомасса весной выражается граммами

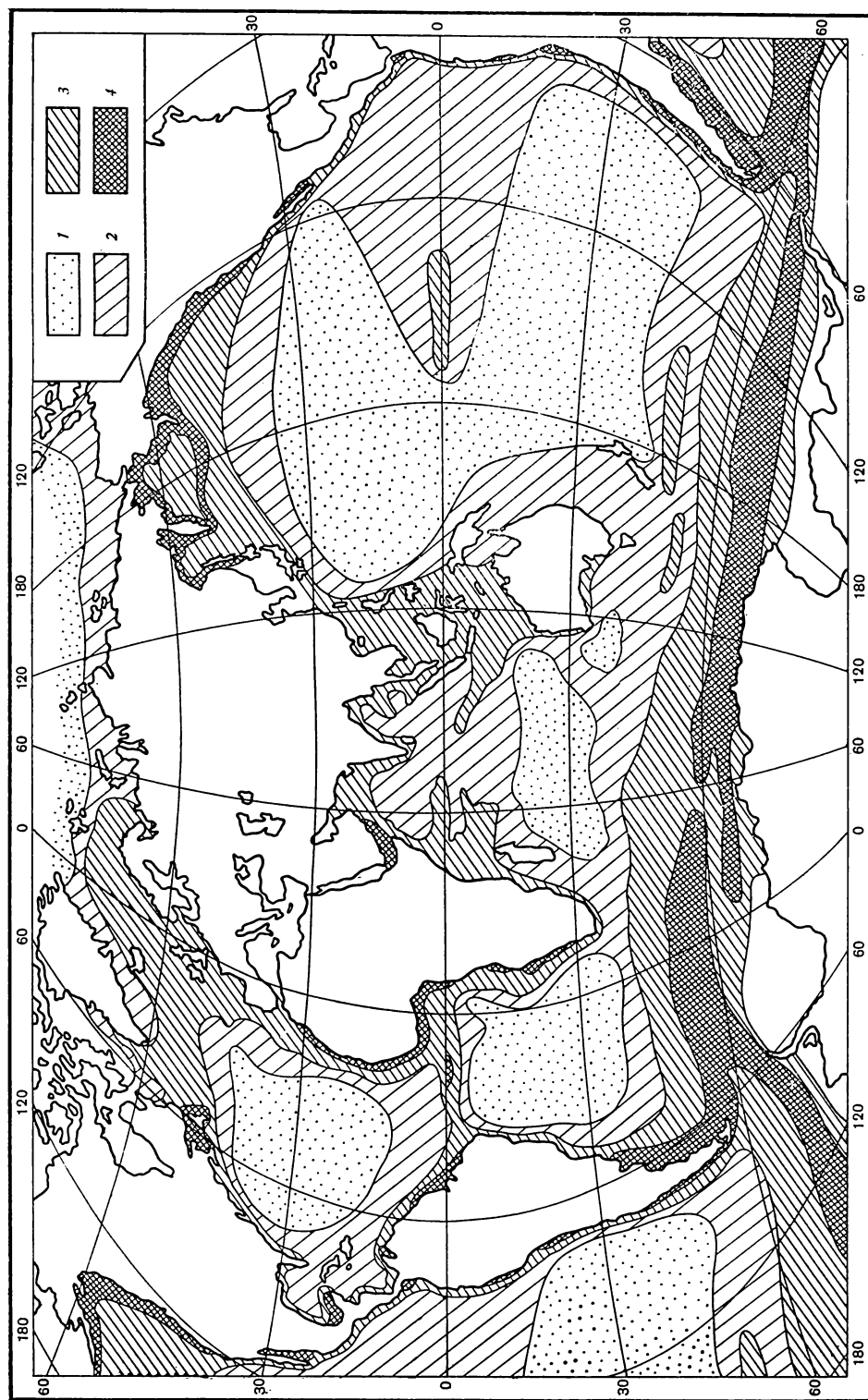


Рис. 1. Схема распределения численности клеток (ка/л) (по Волковинскому и др., 1972)
Средние значения для слоя 0—100 м: 1 — $< 10^2$; 2 — $10^2 - 10^3$; 3 — $10^3 - 10^4$; 4 — $> 10^4$

в 1 м^3 . В Карском море весной она была равна $6,8 \text{ г/м}^3$, а в море Лаптевых — 14 г/м^3 (Усачев, 1947, 1968), для Гренландского моря А. И. Кузьмина (1962) приводит максимальную величину, равную $4,3 \text{ г/м}^3$. В Баренцевом и Норвежском морях максимальная биомасса достигает 10 г/м^3 (Виноградова, 1970). В Беринговом море и вблизи Камчатки максимальная биомасса составляет около 20 г/м^3 (Кузьмина, 1959; Семина, 1955, 1958). Участки с высокой биомассой в полярных морях и морях умеренных широт невелики и указанные цифры наблюдаются сравнительно редко. Чаще биомасса составляет несколько грамм в 1 м^3 и снижается по направлению от берегов в открытое море. Летом и осенью биомасса выражается сотнями, десятками и единицами миллиграммов в 1 м^3 .

В Антарктике в летне-осенний сезон максимальная биомасса фитопланктона превышает 1 г/м^3 (Зернова, 1966; Zernova, 1970). Вблизи Антарктиды она чаще всего выражается сотнями миллиграммов в 1 м^3 и, как правило, снижается по направлению в открытый океан до десятков и единиц миллиграммов в 1 м^3 (Зернова, 1966). По данным Гасле (Hasle, 1969), биомасса диатомей в Антарктике может быть больше 3 г/м^3 .

Для тропической зоны Тихого океана можно привести следующие данные по биомассе. В Панамском заливе максимальная биомасса бывает больше 10 г/м^3 , средняя — $2,6 \text{ г/м}^3$ в период подъема вод, а в период когда нет подъема вод, биомасса снижается до сотен миллиграммов в 1 м^3 (Smayda, 1966). На востоке Тихого океана в районе экватора, где выражен подъем вод, биомасса достигает $1,5 \text{ г/м}^3$, а к западу, с уменьшением подъема вод, она снижается до сотен и десятков миллиграммов в 1 м^3 (Семина, 1963; Сорокин и др., 1975). Вблизи берегов Перу максимальная биомасса больше 1 г/м^3 , но уже за пределами шельфа недалеко от берега она выражается миллиграммами в 1 м^3 и меньше (Ратькова, 1975). В переходной зоне смещения вод Куросио и Оясио биомасса тоже может превышать 1 г/м^3 (Семина, 1961). За пределами продуктивных вод биомасса фитопланктона в тропической зоне Тихого океана составляет десятки и единицы миллиграммов, а часто десятые и даже сотые доли миллиграмма в 1 м^3 (Семина, 1963).

В Индийском океане вблизи берегов биомасса может превышать 2 г/м^3 (Савич, 1968а; 1968б; Суханова, 1969). В открытой части Индийского океана биомасса фитопланктона выражается миллиграммами и десятками миллиграммов в 1 м^3 , снижаясь до величин, меньше $2,5 \text{ мг/м}^3$ в наиболее бедном районе (Суханова, 1969, 1976).

В тропических открытых районах Атлантического океана богаче всего экваториальная зона, где биомасса составляет $10\text{--}100 \text{ мг/м}^3$ (Зернова, 1974). Севернее и южнее биомасса уменьшается до $1\text{--}10 \text{ мг/м}^3$, а севернее 15° с. ш. в северном полушарии и южнее 15° ю. ш. в южном полушарии она может падать ниже 1 мг/м^3 . Максимальная биомасса у берегов Африки в районе стока реки Конго и в районе подъема вод в Бенгельском течении превышает 1 г/м^3 (Семина, Чыонг Нгок Ан, 1974). В менее продуктивном Мексиканском заливе максимальная биомасса 500 мг/м^3 , а минимальная — 5 мг/м^3 (Зернова, 1975). На разрезах по 5 и 10° з. д. от берега Африки до $6\text{--}9^\circ$ ю. ш. Л. А. Виноградова (1971) нашла максимальную биомассу около 40 мг/м^3 .

Вернемся к общему распределению численности фитопланктона, показанному на рис. 1. На схеме хорошо видны крупномасштабные отличия в продуктивности вод, хотя схема построена без учета сезонных изменений в фитопланктоне. Рассмотрение сезонных особенностей в развитии фитопланктона показывает, что наибольшие изменения в числе клеток и биомассе происходят в продуктивных районах.

Вблизи Северного полюса (олиготрофный район) максимальное число клеток было больше минимального примерно в 14 раз (Kawachi, 1967). В другом бедном районе (центральной части Атлантического океана около

16° с. ш. 32° з. д.) число клеток было летом вдвое больше, чем весной, а биомасса изменилась еще меньше (Зернова, 1976).

Для продуктивных вод можно привести следующие цифры. В Беринговом море биомасса изменялась в 500 раз (Семина, 1956), в Норвежском море в 70—2600 раз (Виноградова, 1970), а численность примерно в 200—700 и даже 4500 раз (Виноградова, 1970; Halldall, 1953). В Канадской Арктике число клеток менялось в 50 000 раз (Bursa, 1964). Вблизи м. Скотч (о. Уни-мак, Аляска) численность диатомей изменялась в 100 раз (Cupp, 1937). Также примерно в 100 раз варьировало число клеток фитопланктона у Калифорнии (Allen, 1945).

В тропической зоне в продуктивных водах изменения в количестве фитопланктона больше, чем в бедных районах, но обычно меньше, чем в продуктивных водах высоких и умеренных широт. В районе Курошио число клеток изменялось в 100 раз (Mugino et al., 1954). Для Панамского залива Смайда (Smaida, 1966) обнаружил, что число клеток и биомасса в период подъема вод увеличивается в 6—9 раз. По Л. А. Виноградовой (1973), в экваториальной Атлантике максимальная биомасса превышает минимальную в 4—10 раз. Из приведенных примеров видно, что резче всего изменения численности фитопланктона проявляются в продуктивных районах высоких и умеренных широт. В продуктивных районах низких широт они тоже есть, но выражены слабее. Наименьшие колебания количества фитопланктона происходят в олиготрофных районах любых широт. Поэтому среднее для года количество фитопланктона в олиготрофных районах близко здесь к однократным наблюдениям в любой сезон. Грубо говоря, океан делится по богатству планктона на олиготрофные воды со среднегодовым числом клеток порядка 10^2 кл/л и меньше и биомассой порядка 1 мг/м³ и меньше и эвтрофные воды со среднегодовым числом клеток больше 10^2 кл/л и биомассой больше 1 мг/м³. Эвтрофные воды можно, по-видимому, разделить на несколько категорий, так как среднее число клеток и биомасса внутри них различаются на один — два порядка. Ограниченное число сезонных наблюдений, однако, не позволяет в настоящее время провести такое деление. Характеристика богатства планктона в олиготрофных и эвтрофных районах приведена в табл. 1.

Таблица 1. Типы вод Мирового океана, различающиеся по богатству фитопланктона, и их характеристика

Типы вод	Район	Среднее число, кл/л	Средняя биомасса, мг/м ³	Максимальное число, кл/л	Максимальная биомасса, мг/м ³	Продолжительность вегетационного периода, месяцы	Автор
Олиготрофные							
Высокоширотные	Северный Полярный бассейн	800	—	2 600	—	1	Kawamura, 1967
Низкоширотные	Субтропические районы Тихого океана, вдали от берегов	100	0,5—1	1 000	10	12	Расчет без сезонных наблюдений, по собственным данным
Эвтрофные							
Высоко- и среднеширотные	Норвежское море	40 000	120	216 000	1150	6—7	Виноградова, 1970
	Побережье Камчатки	35 000	1000	1 294 000	20 000	6	Семина, 1967, 1974
Низкоширотные	Панамский залив	212 170	>1000	4 643 000	>10 000	12	Smaida, 1966

В фитопланктоне наибольшее значение имеют диатомеи, которые часто доминируют по числу клеток и биомассе, особенно в самых эвтрофных районах, а именно, в Арктике, Антарктике, водах умеренных широт и в богатых районах тропиков. В более бедных районах тропической зоны могут преобладать кокколитины. Перидинии редко доминируют, но они могут развиваться в тропиках (обычно вблизи берегов) в огромных количествах, вызывая окрашивание воды в красный цвет («red-tide»). Синезеленые водоросли тоже иногда доминируют в слабо эвтрофных водах, например, в экваториальной Атлантике или на западе Тихого океана. Численность жгутиковых водорослей также может быть иногда очень большой.

§ 2. ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ

Оценка первичной продукции Мирового океана в целом и его отдельных районов чрезвычайно важна с теоретической и практической точек зрения. Различные оценки первичной продукции опираются, в основном, на три источника: работы Райли (Riley, 1944), Свердруп (Sverdrup, 1955) и Кобленц-Мишке и др. (1968, 1970; Koblentz-Mishke et al., 1970). Райли, используя данные, полученные низкочувствительным кислородным методом, полагал, что различные водные массы Мирового океана обладают примерно одинаковым уровнем первичной продукции. Оценка Райли ($155 \cdot 10^9$ т С в год), как выяснилось, завышена. Свердруп (с помощью Стиманна Нильсена), основываясь на карте водных масс Мирового океана, составил карту относительных значений первичной продукции, а Стиманн Нильсен и Йенсен (Steemann Nielsen, Jensen, 1957) измерили первичную продукцию в различных водных массах. Полученная ими суммарная первичная продукция Мирового океана ($12-15 \cdot 10^9$ т С в год) примерно в 10 раз ниже, чем оценка Райли. Третья карта и новая оценка первичной продукции Мирового океана более конкретна. В ее основу положены данные около 7000 станций, собранные в многочисленных экспедициях разных стран.

Несмотря на то, что за годы, прошедшие после опубликования этой карты, почти не прибавилось данных по первичной продукции, все же появилась возможность несколько ее модифицировать (рис. 2).

По сравнению с прежней картой, уточнения касаются тех районов Мирового океана, первичная продукция которых оценивалась раньше по косвенным данным. В основном это относится к антарктическим водам¹. Здесь по новым данным самый высокий уровень годовой продукции на поверхности ($5-10$ мг/м³ С в день) наблюдается в шельфовых водах и в зоне антарктической дивергенции. К югу и к северу от последней продукция составляет от 2 до 5 мг/м³ С в день. В целом продукция антарктических вод оказалась ниже, чем на основании косвенных данных. Остальные районы на карте оставлены без изменений.

На карте выделено пять градаций первичной продукции. Пространственная смена этих градаций происходит под влиянием двух основных факторов, определяющих в море интенсивность фотосинтеза фитопланктона: количества световой энергии, доступной водорослям, и условий снабжения питательными веществами. Количество света, как принято считать, определяет уровень первичной продукции лишь в приполярных районах, где вегетационный период короткий и льды препятствуют проникновению света в воду. Ограничивающий первичную продукцию недостаток света в вегетационный период проявляется в водах, покрытых паковым льдом. В этих районах наблюдается самая малая первичная продукция, о чем говорят результаты, полученные Инглишем (English, 1959) на дрейфующей полярной станции. За пределами вод, покрытых паковыми льдами, граница

¹ Данные по южной части Тихого океана любезно предоставлены С. Эль-Сайедом.

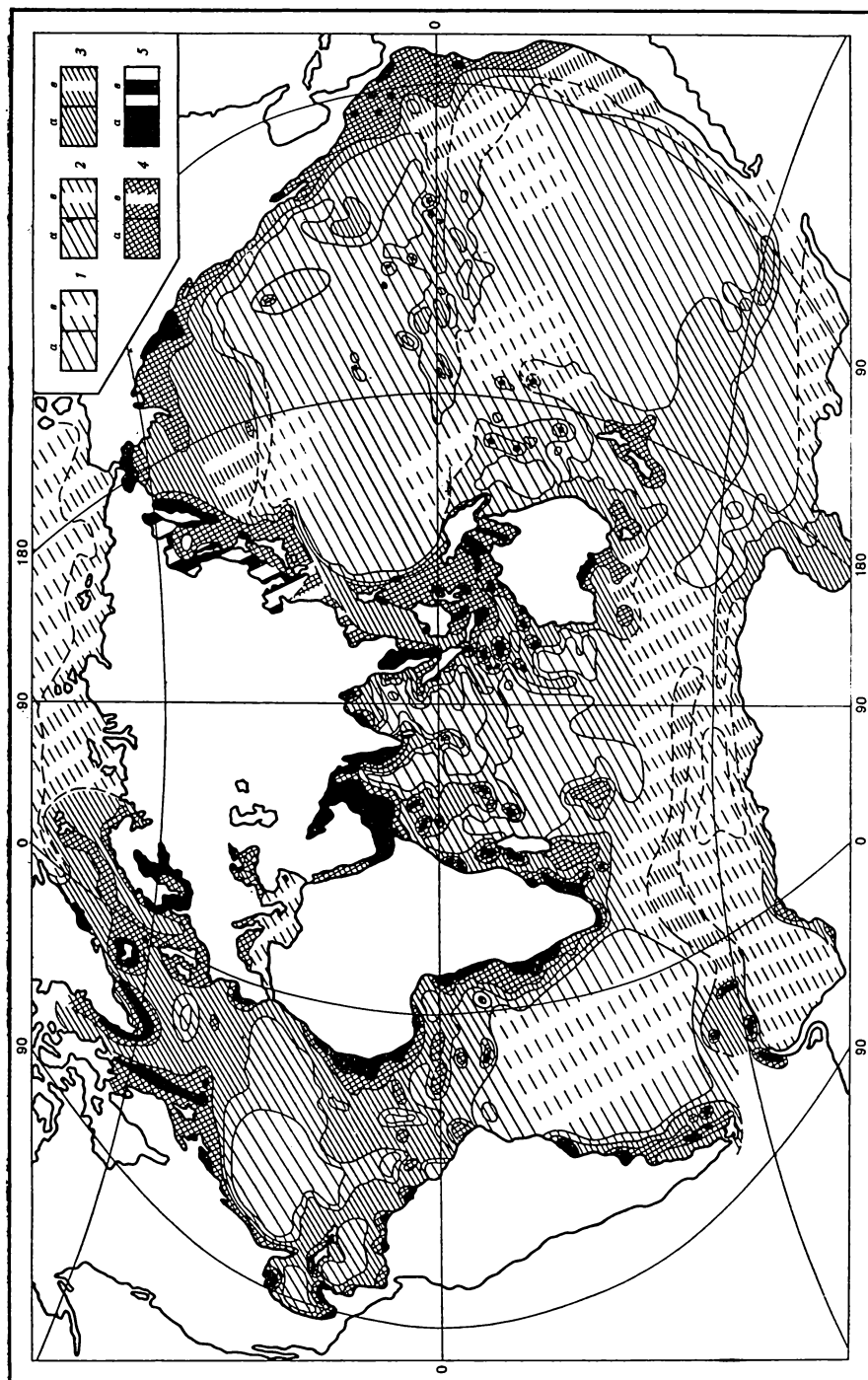


Рис. 2. Распределение средней годовой первичной продукции (мг С/м^2 в день) по акватории Мирового океана

1) — < 100 ; 2 — $100-150$; 3) — $150-250$; — $250-500$; 5 — > 500 ;

а — по результатам определения первичной продукции радиоуглеродным методом;

б — по косвенным данным

распространения которых была принята за границу самой низкой градации первичной продукции в Северном Ледовитом океане, эта продукция определяется, по-видимому, лишь условиями минерального питания. Концентрация биогенных элементов, определяющая уровень первичной продукции, в свою очередь зависит, как известно, от скорости их регенерации и поступления в эвфотическую зону. Быстрее всего эти процессы идут над шельфом, материковым склоном и в прилежащих районах океана. Здесь происходит постоянное перемешивание водного столба до дна или до сравнительно значительных глубин, и, следовательно, биогенные элементы, ушедшие из фотической зоны с «дождем трупов» и в результате питания одних организмов другими, легко возвращаются к поверхности. Происходит также их постоянное поступление в воду с терригенным материалом и стоком рек. Особенно благоприятны для развития фитопланктона те прибрежные районы, в которых по тем или иным причинам подъем вод преобладает над их опусканием. Таковы районы сгонных явлений и дивергенций течений. Среди них для Тихого океана можно назвать районы, расположенные у берегов Центральной и Южной Америки, Японии, Камчатки, Канады. В Атлантическом океане это районы, прилегающие к западной Африке, к северо-восточной Бразилии и к юго-восточному побережью Южной Америки. В Индийском океане особенно продуктивны районы действия муссонных ветров в Аравийском море, Бенгальском заливе и в Индонезийских морях. Очень продуктивны многие моря, такие, как Азовское, Берингово и т. д.

В открытом океане подъем глубинных вод является единственным источником поступления питательных веществ в фотосинтетическую зону (за исключением азота, который может поступать из атмосферы). Поэтому повышение продукции возникает в таких районах Мирового океана, как область экваториальной и антарктической дивергенций, полярного фронта, циклональные халистатические области и районы, которым свойственно зимнее конвективное перемешивание. Наоборот, в антициклональных халистатических областях океанов, где преобладает опускание поверхностных вод, наблюдается низкий уровень первичной продукции.

Поскольку планетарная циркуляция вод Мирового океана (как и распределение поступающей в воду световой энергии) носит зональный характер, географические изменения первичной продукции в Мировом океане также подчинены этой зональности. Самая низкая первичная продукция характерна для высокоарктических и субтропических вод, а высокие значения свойственны водам умеренных широт и экваториальным водам. Этот характер распределения значений первичной продукции нарушается материками, вытянутыми в меридиональном направлении. В самом обширном Тихом океане, где влияние материков сказывается меньше всего, сильнее всего проявляется влияние вышеупомянутых зональных причин пространственных изменений первичной продукции. Наоборот, в северной части Индийского океана, со всех сторон окруженной сушей, преобладают меридионально вытянутые изолинии значений первичной продукции. Но все же как в Атлантическом, так и в Индийском океанах, несмотря на значительное влияние конфигурации материков, легко можно обнаружить зональность в распределении первичной продукции: районы низкой продукции в субтропических халистазах, ее повышение в экваториальной и умеренных областях.

В настоящее время нет оснований для серьезного пересмотра суммарной годовой продукции Мирового океана. Следует только, по-видимому, принять, что опубликованная ранее величина в $23 \cdot 10^9$ т С в год не нуждается в такой значительной поправке на дыхание, как 40 %, для перехода к чистой продукции. До тех пор пока не будет сделано более обоснованных расчетов, можно принять, что чистая продукция измеряется величиной $20—25 \cdot 10^9$ т С в год, а валовая $25—30 \cdot 10^9$ т С в год.

§ 3. ЗООПЛАНКТОН

Поверхностные слои океана на разных широтах получают различное количество солнечной энергии, в разной степени стратифицированы и по-разному обогащены необходимыми для развития фитопланктона растворенными солями биогенных элементов. В результате в распределении различных абиотических и биологических факторов наблюдаются существенные изменения в меридиональном направлении. Но хотя количество солнечной энергии, падающей на поверхность океана, изменяется постепенно, картина распределения жизни в силу ряда причин меняется не столь монотонно, что приводит к возникновению определенной широтной биологической зональности.

Существенным фактором оказывается также влияние берегов и прибрежных мелководий, определяющих многие фундаментальные особенности циркуляции вод и снабжение эвфотических слоев биогенными элементами. Благодаря этому на широтную зональность накладывается зональность циркумконтинентальная (Зенкевич, 1948) и реальная картина природных зон (естественных районов океана) — это результат интерференции обоих типов зональности. Внутри зон существует большая горизонтальная однородность различных факторов, чем между ними.

Основные естественные районы океана обычно соответствуют планетарным круговоротам вод или прибрежным нейтральным областям. Распределение, состав населения и другие характеристики и особенности планктона таких районов всесторонне и подробно освещены рядом авторов (Зенкевич, 1948; Brinton, 1962; Беклемишев, 1969; Богоров, 1970; McGowan, 1971, 1974 и др.), называющих их зонами, ландшафтами, экосистемами или биогеоценозами. Последний термин (Богоров, 1970) в данном случае, когда он относится к крупным, обладающим определенной степенью замкнутости и энергетически самостоятельным системам, включающим ареалы (или их основы) многих автотрофных и гетеротрофных видов, кажется нам наиболее полно передающим суть явления¹. Во всяком случае, определенные так океанические биогеоценозы вполне соответствуют представлениям В. И. Сукачева (1967 и др.) о биогеоценозах суши.

Океанические биогеоценозы обладают рядом фундаментальных особенностей, большинство из которых характерно именно для них и не характерно или не существенно для наземных. Подробнее всего этот вопрос рассмотрел Мак Гауэн (McGowan, 1974), отметивший, в частности, следующие существенные черты океанических биогеоценозов:

1. Океанические биогеоценозы велики по площади, а общее число их мало, на что еще ранее указывал В. Г. Богоров (1970). Так, например, в Тихом океане кроме прибрежных могут быть выделены арктический и высокоарктический, субарктический и аналогичный ему в южном полушарии нотальный, южный и северный центральные (тропические), экваториальный и тропический восточно-тихоокеанский биогеоценозы. Очевидно, к ним должны быть добавлены биогеоценозы так называемых «нейтральных» областей (Беклемишев, 1969).

2. Это полузамкнутые системы. Смешение вод (биотопа) и населения по периферии океанических биогеоценозов может быть очень большим, так что число специфических видов в биогеоценозе в разных группах может составлять всего 5—30% от их общего числа. Например, в экваториальном круговороте примерно половина видов имеет основу ареала в северном и южном центральных круговоротах (Гейнрих, 1975). Собственно говоря, эти основные биогеоценозы в «чистом» виде, т. е. их ядра, занимают сравнительно

¹ О некоторых различиях терминов «экосистема» и «биогеоценоз» и целесообразности их применения к системам различных рангов см. работы В. Заики (1967) и М. Е. Виноградова (1970).

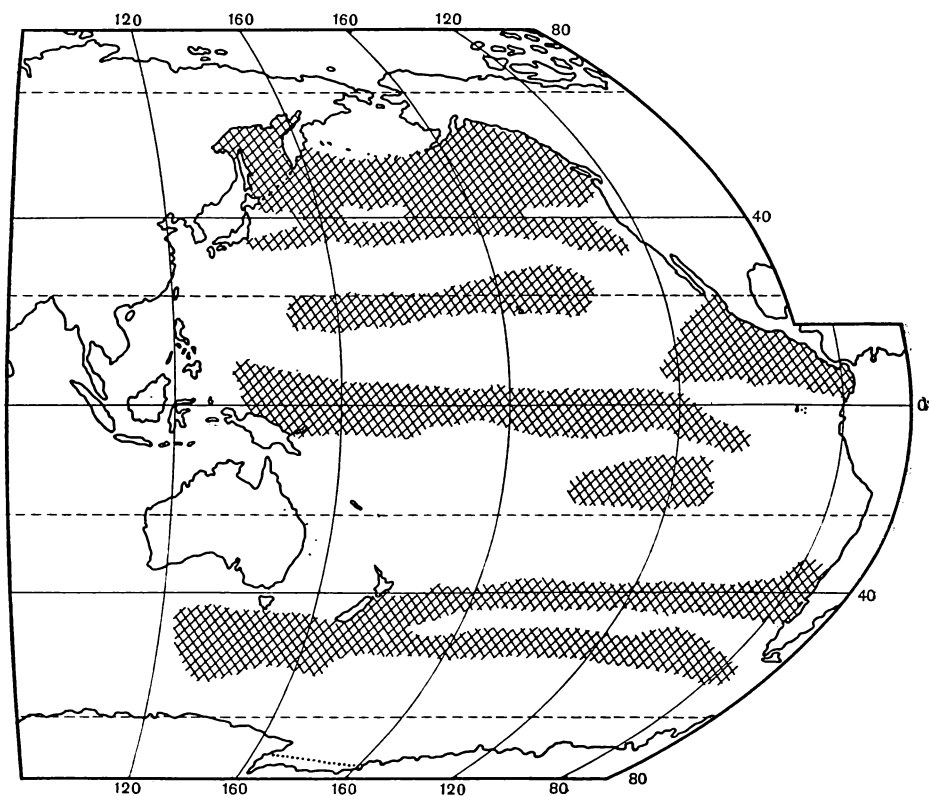


Рис. 3. Ядра основных океанических биогеоценозов в Тихом океане (по McGowan, 1974)

небольшую площадь акватории океана (рис. 3). Большую часть акватории занимают переходные области между ними, которые фактически являются экотонами.

3. Эволюционно — это старые системы, так как их самостоятельность обусловлена такими факторами, как система ветров, вращение Земли, размеры и общая конфигурация берегов океана. Все эти параметры меняются медленно. Палеонтологические данные говорят о геологически длительной неизменности общего характера океанской циркуляции.

4. Характер процессов и структура сообщества в биогеоценозе сравнительно однородны, о чем мы уже говорили выше.

5. Существуют количественные и некоторые качественные отличия основных процессов жизнедеятельности в разных биогеоценозах. Так, например, в зависимости от циклонического или антициклонического направления круговоротов в них возникает общая тенденция к подъему или опусканию вод, что сказывается на эвтрофикации поверхностных слоев и интенсивности развития жизни. Или — в тропических районах основной вынос биогенов определяется квазистационарными гидродинамическими условиями, а в биогеоценозах умеренных широт — зимней конвекцией и т. п.

Здесь мы рассмотрим кратко, как распределение биогеоценозов отражается на генеральной карте биомассы зоопланктона. Карта распределения биомассы зоопланктона в верхнем продуцирующем слое океана (рис. 4), составленная по материалам многочисленных советских и зарубежных экспедиций, была опубликована ранее (Богоров и др., 1968). Для умеренных и

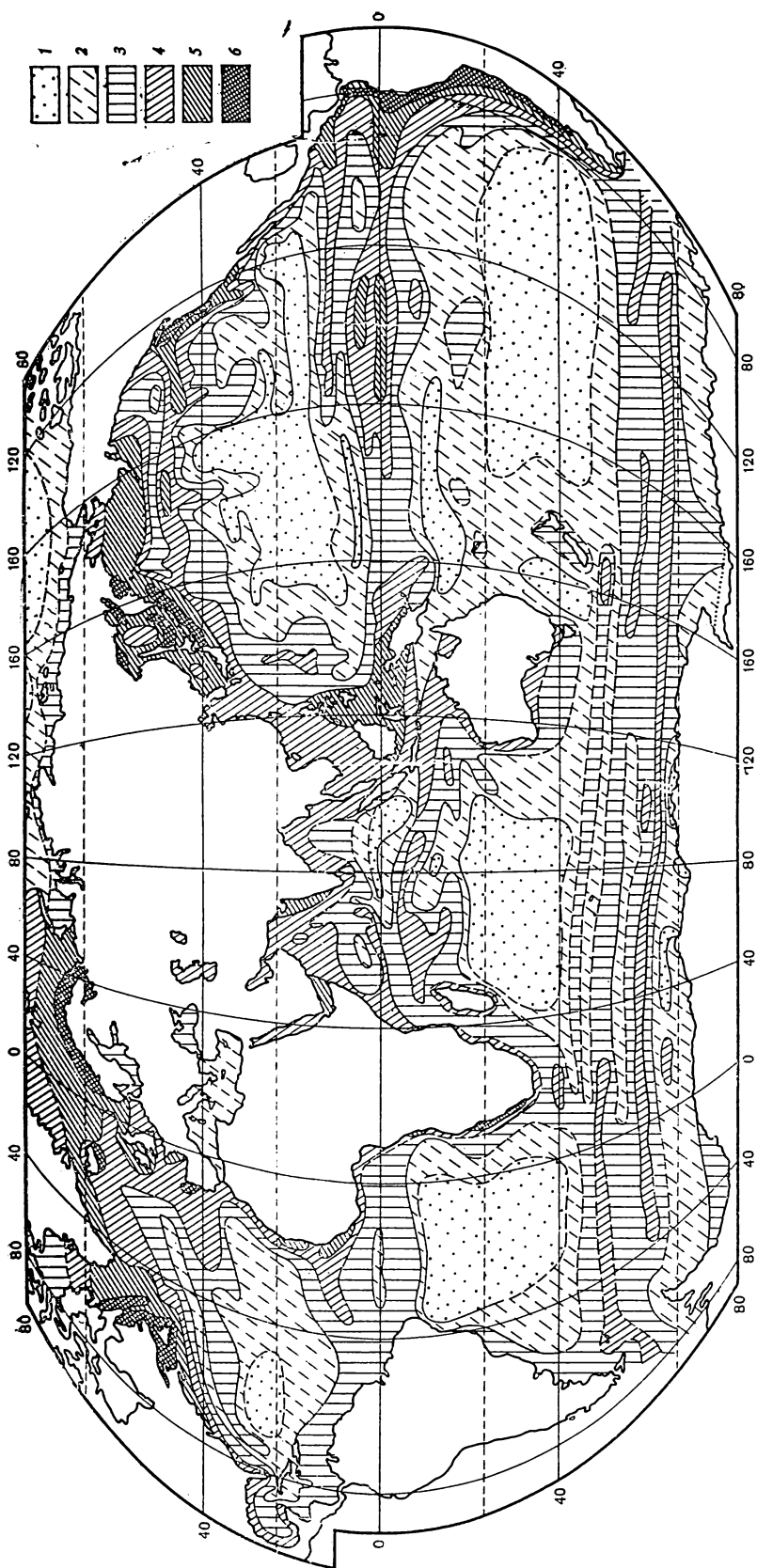


Рис. 4. Распределение биомассы сетного зоопланктона (мг/м^3) в верхнем 100-метровом слое океана (по Богорову и др., 1968)
 1 — менее 25; 2—25—50; 3—50—100; 4—100—200; 5—200—500; 6—более 500 мг/м^3

высоких широт в ней использованы данные по летнему периоду соответствующих полушарий, когда биомасса близка к максимальной, а для тропических и экваториальных районов использованы все имеющиеся данные безотносительно к сезонам, когда они были получены.

На карте сразу бросаются в глаза обширные акватории, занятые биогеоценозами южных центральных круговоротов. Симметричные им биогеоценозы северных субтропических круговоротов в Тихом океане выражены слабее, в Атлантическом занимают лишь сравнительно небольшую площадь в районе Саргассова моря, а в муссонном Индийском океане практически вовсе не выражены. В центральных частях этих антициклональных круговоротов (планетарных халистазах) на фоне четкой стратификации происходит общее медленное опускание воды. Количество биогенов, попадающих в эвфотический слой, чрезвычайно мало, сообщество находится на высокой стадии зрелости и биомасса как зоо-, так и фитопланктона очень низка: менее 25 и даже 10 $мг/м^3$ в среднем для верхнего 100-метрового слоя.

В экваториальном биогеоценозе, особенно в восточных частях океанов, в той или иной мере развиты явления апвеллинга. Усиленное турбулентное перемешивание приводит к выносу клеток фитопланктона из эвфотической зоны и длительному поддержанию сравнительно высокой первичной продукции (Меншуткин, Финенко, 1975), а как следствие этого и биомасса зоопланктона оказывается значительно выше, чем в биогеоценозах субтропических круговоротов. Она обычно превышает 50—100 $мг/м^3$.

Особенно высока биомасса в восточно-океанических биогеоценозах нейтральных областей (Беклемишев, 1969), связанных с интенсивными прибрежными апвеллингами у берегов Америки, Африки и Явы. Здесь биомасса зоопланктона нередко составляет 200—500 $мг/м^3$ и может достигнуть гигантских величин в несколько граммов и даже десятков $г/м^3$ (Виноградов, 1974б). Но по занимаемой акватории биогеоценозы субтропических центральных круговоротов значительно больше экваториальных и восточно-океанических биогеоценозов.

Богатство планктона в биогеоценозах круговоротов умеренных областей вызвано главным образом сезонным перемешиванием вод и интенсивной зимней эвтрофикацией эвфотической зоны, проходящей практически на всей акватории таких круговоротов.

В северном полушарии в биогеоценозах субарктических круговоротов Тихого и Атлантического океана биомасса зоопланктона примерно одинакова, в период летнего максимума она составляет сотни $мг$, а иногда и несколько граммов на кубический метр.

Биогеоценоз Субантарктики представляет собой единое циркумантарктическое образование, связанное с течением Западных ветров. Развитие планктона охватывает весь район в целом не одновременно. Сезонные процессы продвигаются с севера на юг, причем в поверхностном слое, как показала Н. М. Воронина (1975; и др.), происходит чередование максимумов концентрации различных видов зоопланктона. Благодаря этому разовая биомасса планктона Субантарктики, судя по карте, оказывается ниже, чем в Субарктике (100—200 $мг/м^3$), хотя продукция зоопланктона в обоих районах, вероятно, имеет сходные значения.

Наконец, своеобразные ледово-неритические биогеоценозы Центрального Полярного бассейна и приантарктических вод течения Восточных ветров населены сравнительно бедным планктоном, так как большую часть года воды покрыты льдом и период вегетации в них очень короток.

§ 4. МАКРОПЛАНКТОН И НЕКТОН

Абсолютная количественная оценка биомассы океанического нектона и макропланктона пока невозможна. Существующие орудия лова хорошо улавливают только личинок нектонных животных и относительно малоподвижных макропланктонных ракообразных, головоногих и рыб, населяющих глубинные слои воды, но для учета настоящих нектонных организмов никаких количественных средств пока не существует. Основные промысловые орудия добычи нектонных животных открытого океана (кроме китов) — это крючковые снасти: джиггеры и вертикальные ярусы для лова кальмаров, плавные яруса и троллы для лова тунцов и других крупных хищных рыб. Эти снасти строго селективны и ловят только немногих нектонных животных, в узком диапазоне размеров и лишь при определенном физиологическом состоянии. Другие способы добычи, в частности ловушки с искусственным светом или дрифтерные сети, столь же избирательны и имеют локальное применение.

Макропланктон. Более или менее адекватные, хотя далеко не абсолютно точные данные по количественному распределению макропланктона могут быть получены с помощью разноглубинных тралов, из которых чаще всего в настоящее время используют трал Айзекса — Кидда.

Основанная на сериях послонных ловов оценка средней биомассы макропланктона, находящегося в ночное время в верхнем слое толщиной 600—1000 м, показала, что в тропических водах Тихого океана количество макропланктона (без кишечнополостных и оболочников) составляет от 15 до 35% веса мезопланктона. Наибольшая биомасса макропланктонных животных ($14,9\text{--}16,8 \text{ мг/м}^3$) отмечена в биологически высокопродуктивных водах восточной экваториальной Пацифики; в мезотрофных районах (центрально-экваториальная и западная части океана, море Сулу) средняя биомасса колеблется от $4,0$ до $8,2 \text{ мг/м}^3$, а в олиготрофных водах северного центрального круговорота она составляет всего $1,7 \text{ мг/м}^3$ (Виноградов, Парин, 1973; Парин, 1975а). Наибольшая по весу роль в океаническом макропланктоне принадлежит мелким мезо- и батипелагическим рыбам, на долю которых приходится 40—75% общей биомассы, а также эвфаузидам, особенно обильным в эвтрофных районах, и креветкам, причем весовое соотношение этих групп существенно различается на разных глубинах.

По данным Г. Кларка (Clarke, 1973), средняя биомасса макропланктона в районе о-ва Оаху (Гавайские острова) составляет около 1 г под квадратным метром для слоя толщиной около 1000 м (т. е. приблизительно равна 1 мг/м^3) и подвержена значительным сезонным изменениям¹. Треть этой биомассы приходится на миктофид ($0,32 \text{ г/м}^2$, или $0,55 \text{ экз/м}^2$), существенное значение имеют также рыбы из сем. Gonostomatidae, креветки и эвфаузииды. У берегов Орегона биомасса одних только мезопелагических рыб в верхнем тысячетметровом слое достигает $3,6 \text{ мг/м}^3$ (Pearcy, Laurs, 1966).

Есть разрозненные данные об обилии отдельных компонентов макропланктона в самом поверхностном слое океана. В тропической зоне Тихого океана биомасса миктофид из родов *Myctophum*, *Symbolophorus* и др., мигрирующих ночью к поверхности воды, в слое толщиной 15—20 см, рассчитанная по ловам буксируемым нейстонным тралом, сильно варьирует (Парин и др., 1972; Парин, 1975а). Она составляет всего $2,1 \text{ мг/м}^3$ в центральных водах (Филиппинское море); $6,0\text{--}8,3 \text{ мг/м}^3$ в центральной части океана (экватор, 155° з. д.) и в Новогвинейском море; $31,2\text{--}33,7 \text{ мг/м}^3$ в восточной экваториальной Пацифике (экватор, 97 и 122° з. д.) и в море Сулу. Но больше всего этих рыб

¹ Четкие сезонные изменения биомассы макропланктона обнаружены и в восточной части Индийского океана (разрез по 110° в. д. между 10 и 30° ю.ш.) (Legand, 1969; Tranter, 1973) и в зоне Куроиси (Соколовская, 1972).

(83,0 мг/м³) зарегистрировано в экваториальной зоне на 140° з. д., т. е. несколько западнее района интенсивного подъема вод в восточно-экваториальной части Тихого океана, что соответствует представлениям о сукцессии пелагических сообществ в этом районе.

Изучение количественного распределения макропланктона на всей акватории Мирового океана представляет собой задачу будущих исследований, сейчас можно говорить лишь об относительном обилии отдельных его компонентов. Известное представление об этом дают следующие примеры.

По данным эхолотных наблюдений, распределение встречаемости в открытых водах звукорассеивающих слоев (ЗРС), образованных главным образом мигрирующими по вертикали макропланктонными рыбами и беспозвоночными, в тропической зоне неплохо соответствует общей биологической продуктивности пелагиали, хотя и отличается некоторыми деталями (см. V. 1). На разрезе вдоль экватора в восточной части Тихого океана биомасса мезопелагического макропланктона убывает в западном направлении (Парин, 1975а) в соответствии с общим уменьшением биологической продуктивности. Такие же результаты получены на разрезе через весь Тихий океан по экватору: биомасса мелких рыб и эвфаузиид максимальна в восточной части океана, существенно снижается к западу от 100—110° з. д. и достигает минимальных значений западнее 180° (Guérédrat et al., 1972). На востоке тропической части Тихого океана (Blackburn, 1965, 1968) биомасса макропланктона и микронектона повышается в районах, непосредственно прилегающих к участкам апвеллингов — у Калифорнийского п-ва, в зал. Теуантепек, близ Костариканского купола, в Панамском заливе и мористее Перуанского апвеллинга; биомасса микронектона в этих районах в среднем в 4,2 раза выше, чем в прибрежных районах, расположенных за пределами апвеллинга. С удалением от берега биомасса микронектона снижается — на станциях, лежащих в 300—600 милях от берегов, она составляет в среднем 38 %, дальше 600 миль от берегов — 16 % от биомассы в районах, расположенных на расстоянии до 300 миль от берегов.

Четко выраженная географическая зональность распределения биомассы и ее связь с продуктивностью вод наблюдается у мезопелагических креветок. В западной части Тихого океана самая высокая биомасса отмечена вблизи берега в глубоком заливе Сагами — 3,2 г/1000 м³. Очень большие скопления креветок отмечены также в субарктических водах Тихого океана. Вдоль разреза по 150° з. д., от Курильских островов на юг до о-ва Новая Британия, биомасса креветок (мг/м³) меняется следующим образом: воды Оясио — 0,44, Куроисио на 30—40° с. ш. — 1,24, на 25—30° с. ш. — 0,74, малопродуктивные воды на 20—25° с. ш. — 0,26, олиготрофная зона Северного экваториального течения на 10—20° с. ш. — 0,19, продуктивные экваториальные воды — 0,66 (Aizawa, 1974). В Атлантике наблюдается аналогичная картина: максимум биомассы креветок лежит в субарктических водах, биомасса резко снижается в северных центральных водах, возрастает в экваториальной зоне, снова снижается в южных центральных водах, и третий пик биомассы лежит близ южной субтропической конвергенции; в антарктических водах количество десятиногих ракообразных невелико (Чиндонова, 1973).

Данные о количественном распределении микронектонных головоногих (преимущественно личинок и молоди) свидетельствуют об аналогичной закономерности. На общем однообразно бедном фоне Индийского океана выделяются несколько пятен повышенной численности головоногих — в западной части Аравийского моря у побережья Аравии, в Бенгальском заливе (в основном в северной и западной частях), в районе юго-восточнее Могадишо (Сомали). Меньшая концентрация обнаружена в экваториальной зоне, у Южной Африки, на северо-востоке Аравийского моря и у Западной Ав-

стралии (Sakthivel, Aravindakshan, 1971; Aravindakshan, Sakthivel, 1973). Все эти районы отличаются повышенной, а районы с наибольшими скоплениями молоди головоногих — максимальной продуктивностью.

В северной части Тихого океана большие скопления макропланктонных головоногих, главным образом молоди кальмаров сем. *Gonatidae*, отмечены в субарктических водах (LeBrasseur, 1965; Okutani, 1966; Несис, 1973б). Скопления пелагической икры и личинок головоногих обнаружены также в водах вокруг Японии (Okiyama, Kasahara, 1975; Okutani, 1968; Watanabe, 1965; и др.). В Калифорнийском течении общая численность личинок головоногих уменьшается с севера на юг (McGowan, 1967; Okutani, McGowan, 1969), так как наиболее массовые виды приурочены преимущественно к субарктическим водам и их обилие снижается по мере смешения субарктических вод с центральными и экваториальными водами западнее Калифорнийского п-ва. Количественное распределение макропланктонных рыб также зависит от распределения биомассы предшествующего трофического уровня — мезопланктона. В Атлантическом океане, например, наибольшая плотность популяций и биомасса светящихся анчоусов (*Myctophidae*) отмечены в умеренных и высоких широтах (между 40—50° с. ш. и ю. ш.), мористее берегов северо-западной и юго-западной Африки и в экваториальном районе, а наименьшие — в ядрах центральных круговоротов обоих полушарий (Кашкин, 1967). Количественная бедность ихтиофауны центральных вод, значительную часть населения которых составляют очень мелкие по размерам («карликовые») виды, отмечена и во многих других районах (Ebeling, 1962; Беккер, 1967; Backus et al., 1970; Парин и др., 1974). В открытых водах юго-восточной части Тихого океана численность глубоководных рыб так же как и биомасса мезопланктона, закономерно убывает по мере удаления от высокопродуктивных прибрежных вод Перу (Парин, 1971а).

Особенно высока численность и биомасса мезопелагических рыб в умеренных и высоких широтах. Так, в северо-восточной части Тихого океана субарктические воды примерно в 10 раз богаче макропланктонными рыбами (светящимися анчоусами и др.), чем калифорнийский переходный район, и в 100 раз богаче, чем центральные воды (Agon, 1962). По данным рейсов нис «Витязь» (Парин и др., 1977), в западной тропической части Тихого океана биомасса глубоководных рыб в верхнем 1000-метровом слое выше всего в морях Индо-Малайского архипелага и в экваториальных водах севернее Новой Гвинеи (обычно больше 5 мг/м³, при максимальном значении 8,1 мг/м³ в море Банда), а также в зоне влияния Куросио к северу от субтропической конвергенции (5,0—6,5 мг/м³). Над Филиппинским желобом и у Каролинских о-вов биомасса также довольно высокая (3,1—3,6 мг/м³). Во внутренней зоне центральных вод биомасса нигде не превышает 2,0 мг/м³, а минимальное ее значение может составлять всего 0,6 мг/м³ (рис. 5).

Нектон. Общая количественная оценка нектона, как уже указано, сопряжена со значительными методическими трудностями. В принципе для этой цели можно использовать только разноглубинные тралы, однако высокая маневренность нектонных животных требует применения гигантских орудий лова и тралений на очень больших скоростях. Проведенные эксперименты облова поверхностных скоплений океанических кальмаров оммастрепид огромными близнецовыми тралями (два траулера с одним тралом) оказались удачными, но широкого распространения этот метод еще не получил.

Абсолютную численность приповерхностных кальмаров — рода *Sthenoteuthis* и в меньшей степени других, образующих поверхностные скопления (из родов *Dosidicus*, *Ommastrephes*, *Todarodes*, *Thysanoteuthis*, *Onychoteuthis*) — можно определить, основываясь на особенностях их поведения (Зуев, Нигматуллин, 1974). Ночью эти кальмары подходят на свет судовых источников, привлекаемые скоплениями кормовых животных (светящихся анчоусов,

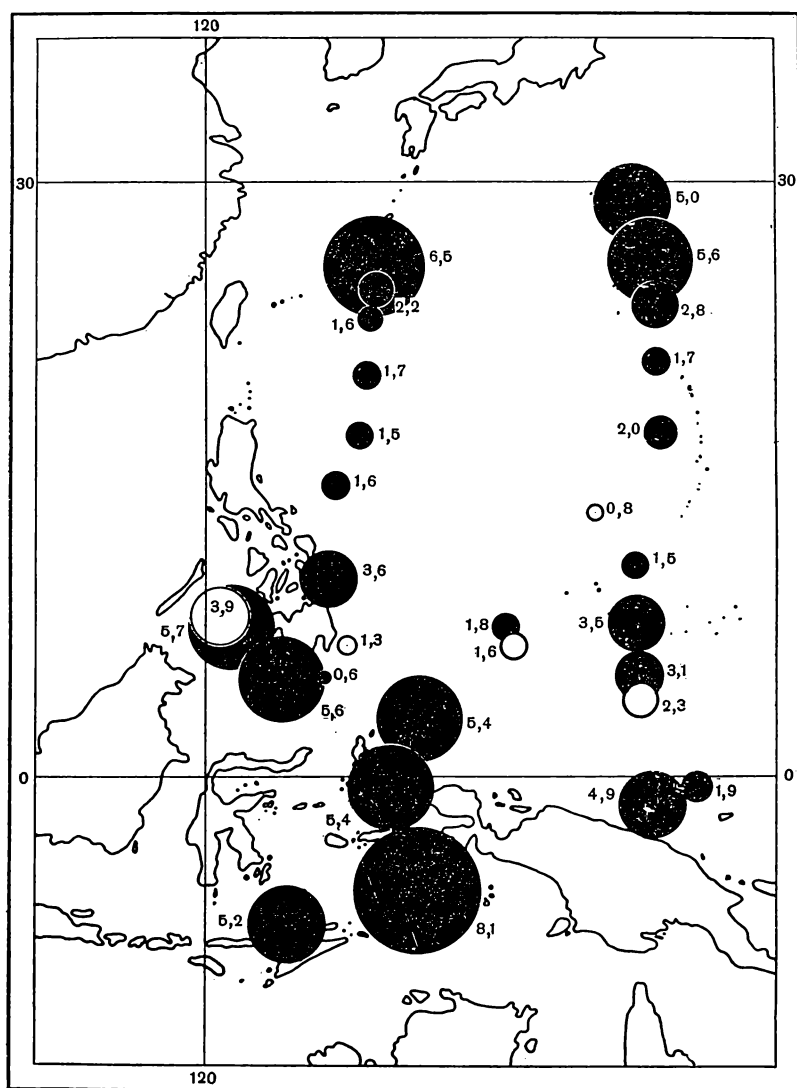


Рис. 5. Количественное распределение пелагических глубоководных рыб в западной тропической части Тихого океана весной 1975 г. (черные кружки) и летом 1971 г. (светлые кружки)

Цифры — средняя биомасса ($\text{мг}/\text{м}^3$) для слоя 100—1500 м

летучих рыб, сайры, макрелешук и др.). Кальмары затаиваются в теневой зоне под корпусом судна, совершая короткие разведывательные и охотничьи «рейды» в световую зону, быстро выедают скопление кормовых организмов и уходят, не следуя, как правило, за дрейфующим судном. Таким образом, дрейфующее судно как бы проходит вдоль «очереди» кальмаров с изменчивой, но примерно постоянной плотностью распределения. Видимые колебания численности кальмаров в световой зоне отражают, следовательно, абсолютные колебания плотности распределения кальмаров в пространстве. Если визуальнo учесть количество отдельных кальмаров и их стай в световой зоне, то, зная ширину просматриваемой освещенной полосы, скорость дрейфа и угол между продольной осью судна и направлением дрейфа, легко

рассчитать абсолютную численность кальмаров в пройденной судном полосе и, учитывая размерный состав, определить их биомассу. Первые наблюдения показали, что в центральной Атлантике биомасса кальмаров составляет сотни $кг/км^2$. Но в этой методике есть неясные моменты: особенно важно знать, в частности, какова доля кальмаров, поднимающихся к поверхности, от общей численности популяции. Фотометодом (на *Ommastrephes bartrami*: Baker, 1957; Clarke, 1966) и методом эхолокации (на *Todarodes pacificus*: Kawaguchi, Nazumi, 1972; Shibata, Flores, 1972) показано, что значительная часть кальмаров ночью находится в подповерхностном слое и даже в мезопелагиали.

Метод мечения пока не может быть принят за основу расчета запасов даже хорошо изученных видов. Поэтому судить о распределении биомассы нектонных океанических головоногих в настоящее время приходится лишь по относительным показателям (промысловая статистика, визуальные наблюдения над распределением приповерхностных скоплений кальмаров, данные о распределении кловов кальмаров в донных осадках).

Промысел головоногих целиком основан на неритических и нерито-океанических видах; улов океанических головоногих пока ничтожен. Из нерито-океанических головоногих добывают пока лишь кальмаров сем. *Ommastrephidae* (*Illex*, *Todaropsis*, *Todarodes*, *Nototodarus*, *Dosidicus*). Они составляют основу мирового улова кальмаров и головоногих в целом, хотя их доля постепенно снижается. Согласно статистике ФАО, в 1968 г. (год максимального улова тихоокеанского кальмара *Todarodes pacificus*) улов оммастрефид составлял около 65 % мирового улова головоногих, в 1972 г. около 50 %, в 1973 г. немногим более 40 %. Основные места промысла оммастрефид лежат либо в районах гидрологических фронтов, либо мористее основных пассатных апвеллингов. Высокая концентрация кальмаров отмечается на северном полярном фронте и у южной субтропической конвергенции, преимущественно в западных частях океанов. Промысловые скопления кальмаров в северо-западной Атлантике находятся в районе фронта между холодными водами течений Лабрадорского и Кабота и теплыми водами склона; здесь добывается *Illex illecebrosus* (у Ньюфаундленда, на внешнем шельфе и склоне Новой Шотландии и банки Джорджес). В юго-западной Атлантике, на фронте Бразильского и Фолклендского течений, отмечены скопления *Illex argentinus* (Патагонский шельф и склон). Основные места промысла *Todarodes pacificus* в северо-западной части Тихого океана приурочены к фронту Оясио и ветвей Кюросио, в Японском море — к фронту Лиманного и Цусимского течений, на юге Охотского моря — к фронтальной зоне течения Соя. Во фронтальной зоне у Тасмании и Новой Зеландии идет промысел *Nototodarus sloani*. Мористее Канарского и Бенгельского апвеллингов отмечаются скопления *Todarodes* (на севере *T. sagittatus*, на юге *T. angolensis*), *Illex coindetii* и *Todaropsis eblanae*. Скопления *Dosidicus gigas* существуют мористее Перуанского апвеллинга; в периоды высокой численности этого вида (например, в 1934—1937 и в 1974 гг.) стаи молодых кальмаров проникают в район Калифорнийского апвеллинга. Все эти районы отличаются исключительно высокой биологической продуктивностью.

Наблюдения над распределением приповерхностных океанических кальмаров *Sthenoteuthis*, *Ommastrephes*, *Dosidicus* и других в течение ряда лет проводились советскими специалистами по согласованной методике. Установлено, что распределение относительной численности *S. pteropus* и *O. bartrami* в Атлантическом океане, Средиземном и Карибском морях и Мексиканском заливе хорошо коррелирует с распределением зон подъема вод, дивергенций, конвергенций и фронтов (Зуев и др., 1976). Скопления *S. pteropus* отмечены в зонах раздела струй тропических течений западного и восточного направлений, мористее Канарского и Бенгельского апвеллин-

гов, у океанических островов и выдающихся в море мысов Африки и Америки. Выделено несколько зон повышенной численности этого вида: в районе о-ва Мадейры и Канарских островов, мористее мысов Кап-Блан и Зеленого, западнее и южнее островов Зеленого Мыса, в зонах тропических фронтов, тропических конвергенций и экваториальной дивергенции, в продуктивной зоне Гвинейского залива и мористее берегов Анголы и Намибии. *O. bartrami* скапливается мористее апвеллингов (от Канарских островов до м. Кап-Блан, у Мадейры, Азорских островов, западнее Южной Африки), на фронте Бразильского и Фолклендского течений и далее на восток по южной субтропической конвергенции, а также над отдельными океаническими подводными возвышенностями. Во всех таких районах из-за эффекта поперечной циркуляции, ветрового апвеллинга и островного эффекта наблюдается возникновение локальных (квазистационарных или сезонных) участков повышенной биологической продуктивности в виде отдельных пятен или вытянутых в широтном направлении полос. Напротив, в центральных частях антициклонических круговоротов и других малопродуктивных районах с преимущественным опусканием вод (например, над впадиной Пуэрто-Рико, Колумбийской впадиной и желобом Орьенте-Кайман) численность кальмаров чрезвычайно низка и местами они практически отсутствуют.

В Индийском океане скопления *S. oualaniensis* отмечены в центральной части Аденского залива и северо-западной части Аравийского моря над склоном (над глубинами 1—2 км). Особенно многочисленные скопления отмечены в центральной части Аденского залива от Баб-эль-Мандебского пролива до траверза м. Гвардафуй (Зуев, 1971). Этот район известен исключительно высокой биологической продуктивностью. Не случайно, что именно в Аденском заливе количество клювов кальмаров в донных осадках достигает значений, рекордных для всего Мирового океана (Беляев, 1962).

В тропической западной части Тихого океана и австрало-азиатских морях *S. oualaniensis* нигде не достигает высокой численности. Повышенное количество кальмаров наблюдается над Филиппинским желобом, в морях Сулу, Сулавеси, Флорес и Банда, меньше их в районе о-вов Яп, Палау и Волкано, очень мало в Новогвинейском море и в центральных водах Филиппинского моря южнее конвергенции. Относительное обилие кальмаров и здесь четко соответствует степени трофности вод. Концентрации *O. bartrami* отмечались в продуктивных районах юго-восточнее о-вов Идзу и у о-ва Норфолк.

Наконец, в тропической восточной части Тихого океана численность *D. gigas* оказалась сравнительно очень высокой между экватором и 18° ю. ш. на расстоянии до 200—250 миль от края шельфа, особенно много *D. gigas* обнаружено мористее основной зоны Перуанского апвеллинга (Несис, 1970). Этот район характеризуется высокой биомассой зоопланктона и обилием мезо- и батипелагических рыб.

Следует подчеркнуть, что скопления головоногих не наблюдаются непосредственно в зоне прибрежных апвеллингов, они сдвинуты в сторону открытого океана и располагаются по периферии зон подъема вод. В открытом океане скопления головоногих могут наблюдаться как вблизи дивергенций, например в районах высокой биомассы зоопланктона у экваториальной дивергенции, так и на конвергенциях, где его биомасса также часто возрастает.

Абсолютная количественная оценка океанических нектонных рыб столь же затруднительна, как и оценка количества кальмаров. С помощью визуальных наблюдений она возможна, пожалуй, лишь для летучих рыб (Ехосоеtidae), выбрасывающихся из воды и планирующих над поверхностью моря при испуге, в частности при прохождении судна. Подсчет вылетающих летучих рыб, проведенный в восточной части тропической Атлантики, показал, что сравнительно очень большое их количество наблюдается у мыса Кап-Блан, а также к югу от островов Зеленого мыса и на выходе из Гвинейского

залива (Hentschel, 1933; Беклемишев, Пастернак, 1960; Саускан, 1973). Большая серия учетов, выполненных в Тихом и Индийском океанах, проанализирована В. П. Шунтовым (1965, 1973), который отметил, что повышенное количество этих рыб приурочено к окраинным районам океанов и к морям, но всегда наблюдается за пределами континентального шельфа. В открытых водах значительные скопления летучих рыб наблюдаются только в системе экваториальных течений¹, причем в восточных частях океанов летучих рыб больше, чем в западных. По плотности концентрации летучих рыб обследованные районы располагаются в следующем порядке: Арафурское море (в среднем 276 экз. за час учета), море Банда (248), восточная часть Тихого океана между 15° с. ш. и 15° ю. ш. (150), Южно-Китайское море (137), Восточно-Китайское море (лето, 124), Молуккское море (107), восточная часть Индийского океана между 5—25° ю. ш. (80), море Серам (64), море Сулавеси (62), Филиппинское море (57), открытые районы Тихого и Индийского океанов (без их восточных частей) между 30° с. ш. и 30° ю. ш. (40), Яванское море (35), прибрежные районы с глубинами менее 100 м (25). Общая биомасса летучих рыб в Тихом океане, по приблизительной оценке, составляет 15—40 млн. т (Шунтов, 1973).

Наблюдения над вылетающими летучими рыбами на двух широтных разрезах (по экватору и 20° ю. ш.) в восточной части Тихого океана показали, что их средняя численность, определенная на дневном переходе судна, может достигать 400—1800 экз./км², а биомасса — 30—100 кг/км² при очень больших колебаниях этих величин. На экваториальном разрезе пик численности и биомассы падался на 136° з. д., а на южном разрезе на 127° з. д.

Как показывают все имеющиеся данные, плотные скопления летучих рыб всегда располагаются в некотором удалении от мест максимального развития фитопланктона, отстоя от них на 300—500 и более км вниз по течению (Беклемишев, Кляшторин, 1962; и др.).

Из океанических нектонных рыб объектами промысла служат лишь немногие виды, принадлежащие к семействам Scomberesocidae (макрелешука, сайра), Scombridae (тунцы родов *Thunnus* и *Katsuwonus*), Istiophoridae (марлины, копьеносцы), Xiphiidae (меч-рыба), но их уловы составляют ничтожную долю общего вылова морских рыб, по П. А. Моисееву (1969), всего 1,3 млн. т, или 2,7% продукции мирового рыболовства.

Основные районы промысла макрелешуковых рыб или выявленные места их возможной добычи находятся в продуктивных районах бореальных и нотальных вод, причем особенно большие скопления наблюдаются в зонах полярных фронтов. В северо-западной части Тихого океана сайру (*Cololabis saira*) ловят, например, у фронта Кюросио; у берегов Америки ее скопления приурочены к зоне дивергенции Калифорнийского течения и течения Дэвидсона (Новиков, 1967, 1972). Значительные концентрации макрелешуки (*Scomberesox saurus*) существуют в северо-западной Атлантике в зоне полярного фронта к югу от о-ва Ньюфаундленд и мористее побережья Новой Шотландии, а также в северо-восточной части океана и в южном полушарии, в частности в юго-западных районах Атлантического и Тихого океанов (Parin, 1968; Зиланов и др., 1969; Чигиринский, 1973; Дудник, 1975).

Промысел тунцов и сопутствующих им объектов ярусного рыболовства (марлинов, некоторых акул и др.) ведется во всей тропической зоне как не-вдалеке от берегов, так и в открытом океане, но большие уловы этих рыб, очевидно, соответствующие их скоплениям, в глобальном масштабе, как правило, приходится на районы с высокой продукцией предыдущих трофических уровней (например, на районы экваториальных апвеллингов и перифериче-

¹ В центральной части Тихого океана (разрез по 140° з. д.) пик численности летучих рыб, подходящих к свету, отмечен на северной тропической конвергенции (Парин, 1962).

ские районы Тропической области). В то же время связь между количественными показателями тунцевого промысла и уровнем первичной продукции и биомассы зоопланктона далеко не проста. Лишь в некоторых случаях скопления тунцов могут быть объяснены пространственным разобщением пелагических организмов, находящихся на разных уровнях трофической сети, в связи с их переносом течениями. Так, лучшие районы промысла желтоперого тунца (*T. albacares*) в центральной части Тихого океана отмечаются на расстоянии 550 км от районов высокой концентрации фитопланктона на экваториальной дивергенции (Sette, 1955; Murphy, Shomura, 1958).

Хорошее совпадение распределения желтоперого тунца с районами повышенной биологической продуктивности отмечается также в экваториальной Атлантике и Гвинейском заливе (Жаров, 1970; Ханайченко, 1974). Однако во многих районах (Аравийское море, центральная часть Тихого океана и др.) лучшие промысловые участки ряда видов находятся далеко от апвеллингов (Suda et al., 1963; Blackburn, 1965; Suda, 1973); длинноперый тунец (*T. alalunga*), например, в Индийском океане явно приурочен к малопродуктивным центральным водам. Причину этого следует искать, по-видимому, в особенностях количественного распределения немигрирующих нижнеэпипелагических и мезопелагических кальмаров и рыб, составляющих основную пищу этих тунцов.

Общая продукция тунцов и других крупных хищных рыб открытого океана невелика. В среднем для всей тропической зоны их вылов составляет не более 0,01—0,05 т/км² (Марти, Мартинсен, 1969), что значительно уступает промысловой рыбопродукции районов пассатных апвеллингов — самых важных в промысловом отношении частей Тропической области. Промысловая продукция этих неритических районов, рассчитанная для основных промысловых объектов (анчоусов, сардин, ставрид), колеблется от 5—6 т/км² у северо-западной Африки и Калифорнии до 50 т/км² в районе Перу (Марти, Парин, 1973).

Крупные киты — единственные нектонные животные, для которых есть достаточно точные цифры абсолютной численности. Это в первую очередь относится к антарктическим китам, численность которых находится под контролем Международной китобойной комиссии. Первоначальный запас и запас на 1972 г. (тыс. шт.) основных видов антарктических китов таковы (Бородин, 1974, округлено):

	Первоначальный запас	Запас в 1972 г.		Первоначальный запас	Запас в 1972 г.
Филвал	395—425	70—90	Карликовый		
Сейвал	150	80	синий	10	6
Минке	290	300	Горбач	30+	3
Спный	200	6	Кашалот	590	390

Численность китов в северном полушарии известна хуже. Численность полосатиков в северной части Тихого океана в середине 1960-х годов составляла примерно 53 тыс. голов, в Северной Атлантике около 5 тыс., кашалотов в северной части Тихого океана 150 тыс., в Северной Атлантике 30 тыс. (Томили, 1970; Арсеньев и др., 1973; Ивашин и др., 1972). Численность мелких дельфинов в Мировом океане оценивается в 425 млн. голов (Томили, 1970), но эта цифра, вероятно, завышена. Ориентировочная численность ластоногих в морях Северной Атлантики и Северном Ледовитом океане 4,7—6,0 млн., в северной части Тихого океана 3,9—4,5 млн., в умеренных водах южного полушария и Антарктике 7—10 млн. (Ивашин и др., 1972).

Большинство крупных китообразных и многие ластоногие совершают весьма протяженные нагульные миграции. Гладкие киты и полосатики откармливаются главным образом копеподами и эвфаузидами в продуктивных районах Субарктики, Субантарктики и Антарктики, в местах с наивысшей биомассой макропланктона, а размножаются в субтропических районах обоих полушарий. Стада китов северного и южного полушарий практически полностью разделены, киты не пересекают экватор. Их распределение четко связано с биологической продуктивностью океана, но только в летний нагульный период.

Кашалоты обитают преимущественно в тропиках и субтропиках, основная их пища — стайные мезопелагические кальмары. В тропической зоне распространение кашалотов хорошо соответствует распределению биологической продуктивности: выделяются полосы концентрации в Тихом океане вдоль экватора, в северо-западной части Тихого океана вдоль конвергенции примерно по 20° с. ш., в юго-восточной его части мористее Перуанского апвеллинга, в Атлантике западнее Канарского и Бенгельского апвеллингов, у Южной Африки, в Индийском океане у восточных берегов Аравийского полуострова и Сомали и т. п. (Берзин, 1971). Крупные самцы кашалотов совершают длительные нагульные миграции в субарктические воды северной части Тихого океана (Курильские, Алеутские острова, зал. Аляска) и в Антарктику, где откармливаются на крупных скоплениях кальмаров — на севере главным образом *Gonatidae*, в Антарктике — *Mesonychoteuthis hamiltoni* и *Moroteuthis* spp. (Берзин, 1971; Клумов, 1971; Клумов, Юхов, 1975). Поскольку кашалоты питаются животными, находящимися на более высоких трофических уровнях, чем те, которых поедают усатые киты, естественно, что связь распределения кашалотов с районами высокой биологической продуктивности не столь ясна, как у усатых китов. Кашалоты концентрируются частью в районах поднятия вод (экваториальная дивергенция), частью в районах опускания — на конвергенциях, на периферии циклонических круговоротов (Берзин, 1971).

Приведенные данные показывают, что количественное распределение океанического макропланктона и нектона подчинено широтной и циркумконтинентальной зональности, причем высокие показатели численности наблюдаются только в тех районах океана, где много зоопланктона. Прослеживаются три полосы повышенной биомассы макропланктона и нектона: в умеренных (бореальных и нотальных) водах и в экваториальной полосе, в которой во всех океанах биомасса понижается с востока на запад; а также 4 полосы с низкой биомассой: арктическая, две центральные и антарктическая, причем в последней биомасса значительно выше, чем в трех прочих. Значительная (возможно, даже наибольшая) биомасса океанических головоногих моллюсков и некоторых рыб приурочена к нерито-океанической зоне, переходной между неритическими и океаническими районами и лежащей над краевыми частями шельфа и «прибрежной абиссалью». В этих участках максимальная биомасса наблюдается на западных окраинах океанов в зоне северного полярного фронта и южной субтропической конвергенции и на восточной периферии океанов непосредственно мористее районов пассатных апвеллингов. В Индийском океане, где северного полярного фронта и северо-восточного апвеллинга нет, повышенная биомасса наблюдается мористее районов сезонных апвеллингов (Аравийского и Сомалийского). В экваториальных широтах количество макропланктона и нектона особенно велико на востоке океанов (продуктивные зоны Гвинейского залива и западного побережья Центральной Америки — Панамский залив и прилегающие воды) и в районах локальных апвеллингов Американского Средиземного моря и австрало-азиатских морей.

§ 5. ДОННАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Фиталь — самая богатая жизнью прибрежная зона океана, которую формирует пояс преимущественно морских водорослей и трав (макрофитов). Она занимает значительную часть шельфа до глубины 150—180 м, т. е. до нижней границы распространения донных растений. Термин «фиталь» принадлежит Ремане (Remane, 1933).

В море макрофиты представлены тремя типами низших споровых растений: зелеными, бурыми и красными водорослями (Chlorophyta, Phaeophyta и Rhodophyta), а также морскими высшими цветковыми растениями. К настоящему времени известно около 10 тыс. видов донных водорослей и около 200 видов морских трав. Многие из них образуют обширные подводные луга, простирающиеся на много километров по дну. Размеры макрофитов сильно варьируют — от редких среди макрофитов микроскопических форм (эндо- и эктопаразитов, эндофитов и эпифитов) до гигантов моря, длина которых измеряется десятками метров, а масса — десятками килограммов.

Вертикальное распределение макрофитов в прибрежной зоне может быть ярусным или мозаичным и обуславливается рядом факторов; главнейшими из них следует считать свет (суммарную солнечную радиацию), температуру, характер грунта (в основном механический его состав), гидродинамический режим (прибой), рельеф дна, ритм прилива, концентрацию биогенных элементов в воде. В зависимости от среды обитания (в основном от характера грунта) различают классы формаций фитобентоса, например фитобентос твердых или мягких грунтов (по Калугиной-Гутник, 1975), прибойных и защищенных мест, хорошо и плохо освещенных участков (Возжинская, 1964) и т. п.

Примитивное (по сравнению с высшими растениями) строение водорослей обуславливает только их механическое прикрепление к твердому каменистому субстрату (буквально «заякоривание»); все необходимое для нормальной вегетации водоросли получают из окружающей воды. На мягких грунтах водоросли отсутствуют, особенно в прибойных участках, они хорошо развиваются только на твердом субстрате, часто образуя корковые, плотно прилегающие (обволакивающие субстрат) слоевища (например, *Lithothamnion*, *Hildenbrandtia* и т. п.). Водоросли находятся в неприкрепленном состоянии только в самых удаленных от моря эстуарных участках, кутах заливов, а также на значительной глубине, куда не проникает волнение. Широко известно «филлофорное поле» — огромные скопления филлофоры, свободно лежащей на дне, на глубине 20—60 м, в Черном море (Щапова, 1954; Калугина-Гутник, 1975). Водоросли часто цементируют грунт, выделяя клейкие вещества и развивая обильную систему ризоидов, например у западных берегов Камчатки.

В отличие от водорослей морские травы растут на мягких грунтах, куда глубоко проникают их корни. Они часто образуют обширные луга на мелководьях (*Thalassia*, *Posidonia*, *Zostera*, *Phyllospadix*). В тропиках такие луга опускаются на глубину больше 100 м.

Особенности отношения морских растений к субстрату позволяют строить ландшафтные карты растительности непосредственно по картам распределения грунтов (К. Петров, 1974).

Морские донные фитоценозы, как и наземные, очень разнообразны, но ни одна наземная растительная формация не подвергается ежедневному (один или два раза в сутки) приливо-отливному воздействию со всеми его последствиями: сменой вода — воздух, изменениями инсоляции, перепадами температуры и т. д. Именно поэтому трудно (а иногда и нет практической необходимости) выделять в прибрежной зоне геоботанические сообщества, тождественные наземным, так как в основе распределения морских макрофитов

лежит длительность периода затопления приливом (отсюда и поясное размещение доминирующих видов). Термин «пояс» лучше всего передает характер размещения водорослей по вертикали, их зональность в прибрежье и верхней части шельфа. Пояса водорослей располагаются в строгой последовательности друг за другом в зависимости от длительности пребывания на воздухе, силы прибоя, глубины обитания отдельных видов, количества света под водой, температуры воды. Уклон дна делает вертикальную стратификацию в фитоценозах более отчетливой (рис. 6 и 7).

Макрофиты существуют: 1) в зоне «брызг», — т. е. там, где сказывается «увлажняющее» смачивающее действие волны; 2) в зоне заплеска (прибойной), где к увлажняющему действию прибавляется уже и механическое, ударное влияние которого постепенно увеличивается; 3) в осушной, приливотливной зоне (собственно в литорали). Распределение макрофитов в том или ином участке побережья зависит от их способности противостоять удару волны, а также от других упомянутых выше факторов. В связи с этим выделяют прибойные (незащищенные), а также слабо и сильно защищенные участки побережья, т. е. особые биоморфические типы (Гурьянова и др., 1930; Кусакин, 1961), четко прослеживающиеся и в характере донной растительности (Щапова, 1957; Возжинская, 1964; Возжинская и др., 1971; Jorde, 1966; Ю. Петров, 1974 и др.). В верхней сублиторали не прекращается механическое воздействие прибоя, сила которого убывает постепенно с глубиной, что также влияет на распределение границ растительности по глубине.

Распределение водорослей в осушной зоне, регулируемое ритмом (суточным, полусуточным, смешанным) прилива и отлива, как и распределение животных, обычно рассматривается по горизонтам (и этажам), предложенным Вайаном (Vaillant, 1891). В дальнейшем эта классификация была несколько изменена, сохранив лишь основной принцип: учет границы уровней приливов и отливов. Особенно четко эта вертикальная зональность растительности проявляется в умеренных зонах.

В супралиторали («зоне брызг»), высота которой зависит от силы прибоя, располагаются лишайники и мелкие водоросли (*Hormiscia*, *Ulothrix*, *Gloiopeltis*). Обычно здесь растут сезонные формы, образующие плотные покровы. Сотни особей какого-либо вида растут так плотно, что долго сохраняют в своих зарослях влагу. В таких условиях действие солнца не сказывается губительным образом на малорослых формах. Супралиторальная растительность лучше развивается на океанических и открытых морских побережьях (на Курильских островах, Камчатке, на Мурманском побережье), хуже она развита в сильно защищенных участках.

В верхней литорали, уже подверженной краткому затоплению, растительность развита лучше, чем супралиторали, но и здесь по-прежнему преобладает мелкорослая, сезонная флора. Смена «воздух — вода» обуславливает выживание только тех форм, которые или могут выдержать продолжительное обсыхание (*Porphyra*, *Bangia*), или долго сохраняют в полости своего слоевища воду (*Halosaccion* и т. п.).

В средней литорали, где время затопления и обсыхания почти одинаково, развиваются многолетние формы (фукоиды), занимающие также нижнюю литораль и иногда опускающиеся в сублитораль (Белое, Балтийское моря), где они часто достигают гигантских размеров. Группа фукоидов — одна из доминирующих групп растительности прибрежных зон Мирового океана (Возжинская, Блинова, 1970; Dawson, 1966; Duddington, 1966; Chapman, 1962). В подлеске фукоидов, под их защитой от обсыхания и солнечного света, растут мелкие формы, среди них есть представители всех типов водорослей (*Ulva*, *Cladophora*, *Sphacelaria*, *Dictyosiphon*, *Corallina*, *Polysiphonia* и др.). Этот же горизонт часто выбирают однолетние и сезонные формы, особенно хорошо развиваются они в литоральных ваннах.

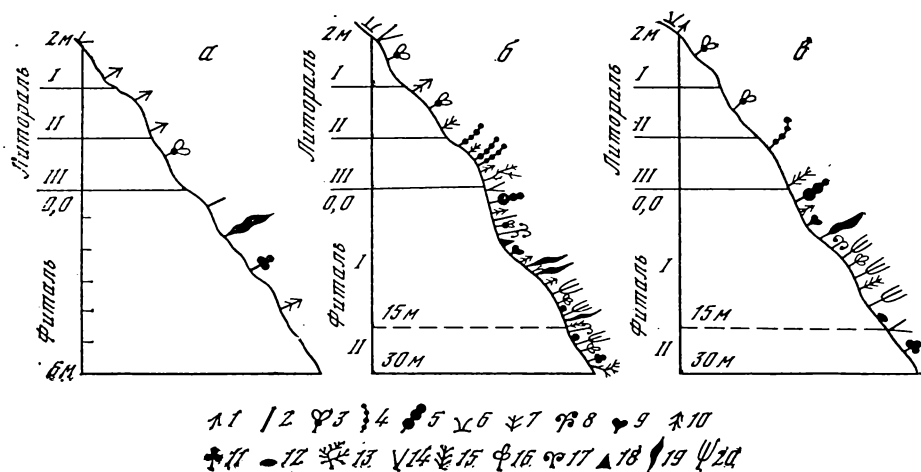


Рис. 6. Схема вертикального распределения макрофитов в фитали прибрежной зоны Белого моря в участках различной степени прибойности

а — сильно защищенные, б — слабо защищенные; в — открытые места; 1 — нитчатки; 2 — *Chorda*; 3 — *Fucus distichus*; 4 — *F. vesiculosus*; 5 — *Ascophyllum nodosum*, *F. serratus*; 6 — *Rhodymenia*, *Sphacelaria*; 7 — солончаковые травы; 8 — *F. vesiculosus f. giganteus*; 9 — *Corallina*, *Lithothamnion*; 10 — *Ahnfeltia*; 11 — *Phyllophora*; 12 — *Lithothamnion*, *Hildenbrandtia*; 13 — *Desmarestia*; 14 — *Rhodymenia*; 15 — *Cladophora rupestris*; 16 — *Odonthalia*; 17 — *Polysiphonia*; 18 — *Halosaccion*; 19 — *Laminaria saccharina*; 20 — *L. digitata*

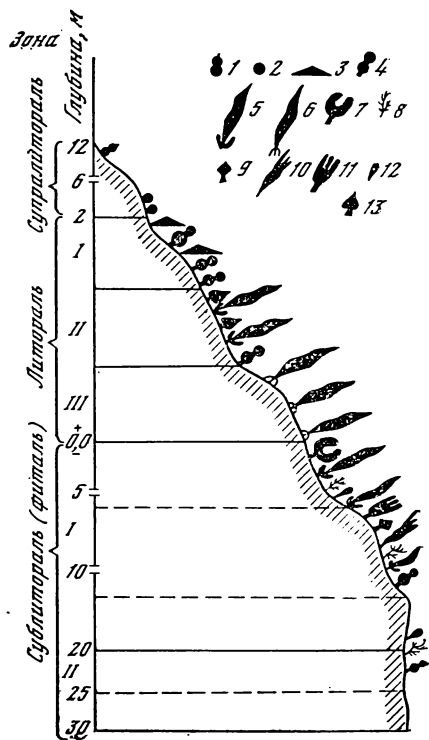


Рис. 7. Схема вертикального распределения макрофитов в фитали прибрежной зоны дальневосточных морей (на примере Камчатки)

1 — лишайники; 2 — *Gloiopeltis capillaris*; 3 — *Halosaccion glandiforme*; 4 — *Porphyra tesa*; 5 — *Alaria* spp.; 6 — *Laminaria longipes*; 7 — *L. bongardiana*, *Arthrothamnus*; 8 — *Desmarestia*; 9 — *Chondrus*, *Tichocarpus*, *Crossocarpus*, *Callymenia*; 10 — *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinathorhiza*; 11 — *L. gurjanovae*; 12 — *Rhodymenia*, *Polysiphonia*, *Phyllophora*; 13 — *Fucus evanescens*

Нижняя литораль большую часть времени находится под водой. При постоянном прибое водоросли этого горизонта практически не обнажаются. В связи с этим в нижней литорали умеренных зон океанических, сильно открытых морских побережий могут появиться и ламинариевые водоросли (*Lessonia*, *Alaria*, *Laminaria*) — представители обширного пояса, занимающего большую часть верхней сублиторали. Под крупными макрофитами интенсивно развиваются различные мелкие виды, образуя нижний ярус.

В основе распределения сублиторальной растительности, ее вертикальной стратификации, лежит фотический принцип. Распределение суммарной солнечной радиации под водой весьма неравномерно и изучено еще недостаточно подробно. Многие исследователи использованную при фотосинтезе энергию относят либо к общей энергии солнечной радиации, либо к физиологически активной части спектра, полагая, что последняя составляет 50% от общей энергии (Винберг, 1960). Знать это соотношение необходимо не только при подсчетах ФАР¹ для фотосинтеза, но и для проведения границ в фитах. Согласно колебаниям коэффициента перехода от суммарной солнечной радиации к суммарной ФАР, наблюдается и неравномерное распределение донной растительности по широте и по глубине. Неравноценность распределения энергии по глубине определяет в основном и неравномерное (преимущественно строго ярусное) размещение донных макрофитов по вертикали.

При альгологических исследованиях различают два горизонта в сублиторали: 1-й — фотофильный и 2-й — сциафильный. Самые светолюбивые водоросли располагаются в 1-м горизонте, который в свою очередь делится на три этажа. Верхний этаж занимает первые несколько (до 5) метров глубины, сюда проникает большая часть (не менее 30%) суммарной солнечной радиации. До этой глубины поглощаются лучи красной «теплой» части спектра. Характерными формами здесь оказываются зеленые и бурые водоросли (содержащие пигменты групп хлорофилла и фукоксантина). Длительность светового дня под водой почти одинакова с продолжительностью дня на прилегающей суше. Средний этаж (до 15—20 м) получает не менее 2% радиации, поступающей в воду, здесь поглощается голубая часть спектра. Для использования малого количества энергии необходим дополнительный пигмент — фикоэритрин (иногда фикоциан), который имеют лишь красные водоросли. Именно они и проникают глубже всех; световой день явно укорочен, особенно увеличивается разница продолжительности освещения в зимне-весенне-осенние месяцы. В нижний этаж сублиторали попадает не менее 0,05% энергии. Здесь поглощается зеленая часть спектра, в этом самом глубоком (несколько десятков метров) этаже растут самые теневыносливые водоросли, для фотосинтеза которых достаточно небольшой части (1,5—0,05%) суммарной энергии, проникающей под воду. На этих глубинах красные водоросли доминируют. Световой период здесь измеряется несколькими часами.

Сциафильный горизонт — самая нижняя часть фитах, нижняя граница его зависит от глубины проникновения света, что в свою очередь обусловлено географической широтой (Рутковская, 1972). Сциафильный горизонт делится на два этажа: первый, где достаточно света для фотосинтеза самых глубоководных водорослей с соответствующим для такой глубины набором пигментов; второй, где едва уловим слабый свет, сюда водоросли обычно сносятся с верхних горизонтов, на дне растительные сообщества здесь отсутствуют.

В тропиках, в таких морях, как Средиземное, Красное, сциафильный горизонт опускается на глубину 150 и более метров (Егсеговић, 1957). В водах северных умеренных широт и приполярных водах сциафильный горизонт располагается довольно высоко: 15—35 м в Белом и Охотском морях (Возжин-

¹ ФАР — фотосинтетически активная радиация.

ская и др., 1971), где уже на глубине 25 м начинается второй, почти лишенный растительности этаж сциафильного горизонта. В Японском море этот горизонт расположен на глубине от 25 до 60 (80) м (Возжинская, 1964; Суховеева, 1969). В Черном море первый этаж сциафильного горизонта проходит на 20—60 м, второй — на 55—80 м (Калугина-Гутник, 1975).

У морских водорослей (например, у ламинарий, фукоидов, нитчаток, багрянков) существует широкая адаптация к изменению освещенности в различных условиях погоды, времени суток, сезона. По всей вероятности, достигнув определенного ритма фотосинтетической деятельности в установленном диапазоне ФАР, растение остается малочувствительным к дальнейшим ее колебаниям при сохранении постоянства амплитуды. В связи с этим становится возможным рост макрофитов на разных глубинах независимо от колебаний ФАР.

Колебания ФАР совпадают по глубине с изменениями температуры воды и ее плотности, что и обуславливает окончательную вертикальную стратификацию донной растительности. Например, в ряде районов умеренной зоны (Охотское море и др.) перепады температуры могут достигать 10—15° в пределах 15—25 м глубины, вызывая таким образом изменения в видовом составе и распределении поясов морских зарослей в пределах всей фитали.

Температурному воздействию придается основное значение при зональной (широтной) дифференциации географической структуры донных альгофлор Мирового океана. В океане существует 5 фитогеографических областей, выделенных А. Сетчеллом (Setchell, 1915) и А. Зиновой (1962). В двух полярных (Арктической и Антарктической) областях на литорали водорослей практически нет, в верхней сублиторали донные макрофиты не образуют сплошного покрова, более развиты донные диатомовые колониальные формы. В умеренных областях (Бореальной и Нотальной) донная растительность развита хорошо, она формирует настоящие подводные леса из водорослей и трав, фиталь в этих областях — самая продуктивная среди прибрежий океана, в Тропической области насчитывается наибольшее число видов донных водорослей и трав, фиталь в тропиках — самая глубоководная в океане (до 180 м, есть отдельные сообщения и о более глубоком проникновении растений — до 250 м). Осушная зона в тропиках почти не заселена водорослями.

Годовые колебания температуры почти во всех зонах вызывают сезонную смену растительности, а также цикличность в жизни морских растений: смену пластины («листа») у ламинариевых, опадение плодовых тел (рецептакулов) у фукоидов, чередование поколений у различных видов водорослей, цветение у морских трав. Среди водорослей и трав есть многолетние формы, с продолжительностью жизни до 10 лет (как исключение до 20 лет), а также сезонные и однолетние формы и даже эфемеры (преимущественно в полярных и Тропической областях).

Донные растительные сообщества различных морей. Морская растительность морей Арктики и Антарктики бедна как по числу видов, так и в количественном отношении. Суровый климат, постоянный ледовый покров отрицательно сказываются на растительности осушной зоны. Лишь на короткий вегетационный период (1—2 месяца) на литорали появляются низкорослые (1—3 см) нитчатые бурые и зеленые водоросли, а также некоторые багрянки. Биомасса их не превышает нескольких сот граммов на 1 м² дна¹.

Сублитораль также не отличается богатством растительности, но здесь до сравнительно небольшой глубины (до 30 м) развиваются некоторые многолетние формы (*Desmarestia*, *Laminaria*, *Phyllogigas*), довольствующиеся слабым солнечным светом или кратковременным периодом хорошей освещенности летом, когда льда нет. Темпы жизнедеятельности «подледного» и «без-

¹ Всюду дается сырой вес водорослей.

ледного» периодов резко различаются: летом темп развития повышается. Суммарная биомасса водорослей не превышает 1 кг/м^2 . Общие запасы морей Арктической и Антарктической областей (включая нижнеарктические и нижнеантарктические подобласти) не выше 1—2 млн. т.

В арктических морях СССР сплошного пояса водорослей и обильных полидоминантных фитоценозов нет. Разреженные, почти одноярусные, ассоциации макрофитов встречаются только на хорошо прогреваемых в летний период мелководьях.

Умеренные широты (Бореальная и Нотальная области) Мирового океана очень богаты литоральной растительностью; продукция макрофитов здесь в сотни (до 1000) раз выше, чем продукция фитопланктона. Умеренные воды — царство бурых водорослей, преимущественно фукоидных (фукусовых и саргассовых) и ламинариевых, формирующих основные пояса растительности в осушной зоне и верхней сублиторали. Распространение ламинариевых ограничивается летней изотермой 20° . Биомасса растительности в прибрежных зонах умеренных областей в среднем может составлять 35 кг/м^2 (доходит до 606 кг/м^2 в местах интенсивного развития *Macrocystis*).

Моря Тропической области уступают морям умеренных областей по биомассе растительности, но по видовому разнообразию флоры тропики занимают первое место по сравнению с другими областями океана. По существу, в Тропической области пышного развития достигают только морские травы (*Thalassia*, *Posidonia* и др.) и мангровые деревья и кустарники, это настоящее царство трав и мангров. Осушная зона бедна растительностью из-за интенсивной инсоляции. Зато в фитали выявляется много растительных ассоциаций. Среди водорослей господствующее положение занимают бурые саргассовые (*Sargassum*, *Turbinaria*, *Cystoseira*, *Hizikia*, *Hormophysa*), зеленые сифоновые (*Halimeda*, *Caulerpa*) и красные известковые, которые участвуют в образовании рифовых построек. Биомасса водорослей в тропиках составляет около килограмма на 1 м^2 и редко достигает 3—7 кг/м^2 .

Морская растительность различных регионов тихоокеанского побережья. В самой северной части Тихого океана значительные заросли водорослей отсутствуют. Но у юго-восточных берегов Аляски, Камчатки, Алеутских островов появляются довольно обширные заросли ламинариевых и багряных водорослей, площадь которых доходит до нескольких тысяч га (Возжинская, Блинова, 1970). Они формируют в фитали обширный пояс, основу которого составляют *Macrocystis pyrifera* и *M. angustifolia*, гиганты подводной растительности: их биомасса, самая высокая в морском растительном царстве, достигает 606 кг/м^2 . Этот пояс (вместе с *Ecklonia*) с подлеском менее крупных водорослей занимает почти всю фиталь побережья Америки, Австралии и Новой Зеландии. В северо-западной части океана доминируют другие виды ламинариевых. Помимо *Macrocystis*, в это сообщество входят другие представители ламинариевых, их видовое разнообразие, как и общая биомасса, увеличивается в местах интенсивного перемешивания вод в проливах.

Пояс багрянок уступает по общей биомассе (1—2 кг/м^2) и продукции, но превышает по числу видов пояс ламинарий. Литоральные ассоциации водорослей развиты хуже, чем в сублиторали, но биомасса таких фукоидов, как *Cystoseira*, *Carpophyllum*, *Durvillea* (в Нотальной области) достигает 40 кг/м^2 .

Для прибрежных вод в тропиках характерно обилие саргассовых водорослей (*Turbinaria*, *Sargassum*, *Hormophysa* — биомасса до 20 кг/м^2), зеленых сифоновых (*Caulerpa*, *Valonia*, *Halimeda*, биомасса до 5 кг/м^2), особенно разнообразны багрянки, которые по биомассе уступают двум первым группам (1—2 кг/м^2) из-за мелких размеров и малочисленности в фитоценозах. Морские травы занимают все мягкие грунты, растут они и среди мангров. Эти луга могут простираются до глубины более 100 м, биомасса трав — 3—7 кг/м^2 ,

Таблица 2. Зональность доминирующих видов морской растительности и их продукция в Белом море (средние данные за 1965—1975 гг.)

Доминирующий вид	Ширина пояса, м	Биомасса			Продукция за сезон, кг С/м²
		кг/м²	кг/м берега	% от общей массы	
Фукоиды (<i>Fucus</i> , <i>Ascophyllum</i> , <i>Pelvetia</i>)	5—41	0,9—8	237,7	17	3,1
<i>Fucus vesiculosus</i>	22	4,6—8	126	8,2	1,2
<i>Ascophyllum nodosum</i>	15	5—8	62	3,8	1,6
Нитчатки					
зеленые	19	0,8	39,2	2,5	0,6
бурые	22	1,2—2,3	110	7,5	1,1
Багрянки литорали (<i>Ahnfeltia</i> , <i>Furcellaria</i> , <i>Rhodomenia</i>)	14	1,1	41	2,8	0,2
Ламинариевые					
<i>Laminaria saccharina</i>	55—200	5—17	545	32	0,6
<i>L. digitata</i>	35—800	2,5—18	525	30	0,6
<i>Alaria</i> , <i>Chorda</i> , <i>Phyllaria</i>	28—65	1,3—8	73	6,4	0,4
Багрянки сублиторали (<i>Phyllophora</i> , <i>Ptilota</i>)	50—200	0,01—0,4	45	0,2—2,3	0,01
В целом для всего берега	1361	55,6	1645	100	6,6
В среднем на каждый пояс	100—155	4,1	157	—	0,6

Таблица 3. Поясная зональность и биомасса (сырой вес) морских водорослей у берегов Новой Шотландии в Канаде (Март, 1973)

Пояс	Ширина пояса, м	Биомасса		% от общей биомассы
		кг/м²	кг/м берега	
<i>Fucus</i> , <i>Ascophyllum</i>	15,5	10,67	124,9	8,7
<i>Chorda</i>	87,9	1,08	95,3	6,5
<i>Chondrus crispus</i>	6,0	3,49	20,9	1,4
<i>Zostera marina</i>	4,9	1,02	5,0	0,3
<i>Laminaria digitata</i> , <i>L. longicruris</i>	22,7	16,01	363,5	25,0
<i>L. longicruris</i>	46,5	11,50	534,6	35,8
<i>L. longicruris</i> , <i>Agarum cribrosum</i>	36,7	4,88	179,2	11,6
<i>Agarum cribrosum</i> , <i>Ptilota serrata</i>	86,3	1,83	158,1	10,7

продуктивность — более 1 кг С/м берега. Общая масса растительности в Тихом океане может составлять 0,85—1,10 млрд. т.

Атлантический океан несколько уступает Тихому по развитию донной растительности (отсутствуют гигантские ламинариевые), хотя в целом зональность повторяется (табл. 2 и 3), появляются лишь викарирующие виды. Замечательную особенность океана составляет Саргассово море с самостоятельно плавающей и давно потерявшей связь с берегом растительностью. Это — скопления двух видов саргассов (*S. natans* и *S. fluitans*), суммарное количество которых составляет около 10 млн. т. Общая масса морской растительности в Атлантике ориентировочно составляет 0,45—0,6 млрд. т.

В Индийском океане основную роль играет типично тропическая морская растительность, запасы которой не превышают 0,2 млрд. *т*.

Следовательно, общая «масса» морских донных растений в океане составляет 1,5—1,8 млрд. *т* (возможно, 2 млрд. *т*). Биомасса морских растений (включая и фитопланктон) составляет примерно 550 млрд. *т*. Несмотря на колоссальную продукцию донных макрофитов в прибрежье, в общем балансе растительной массы океана они более чем на два порядка уступают фитопланктону, так как занимаемая ими площадь сравнительно невелика.

Но в морях с длинной береговой линией, таких, как, например, Белое море, где интенсивно развита фиталь, донные водоросли могут оказаться одними из основных продуцентов органического вещества.

Морская растительность северных бореальных морей СССР — одна из самых богатых по биомассе среди других морских прибрежий (см. табл. 2, 4), в среднем пояс морских растений занимает в ширину около 1500 м береговой шельфовой зоны и продуцирует 45—49 кг $C_{\text{орг}}/м$ берега за весь вегетационный сезон. Эти данные позволяют считать пояс морских растений почти основным продуцентом органического вещества на шельфе.

Моря СССР (Возжинская, Блинова, 1970; Возжинская и др., 1971). Прибрежная растительность относительно холодноводных Баренцева и Белого морей хорошо представлена как на литорали, так и в сублиторали, нижняя граница фитали лежит на глубине 25—30 м (см. табл. 2). Здесь насчитывается около 40 растительных ассоциаций. В основном на литорали они состоят из *Acrosiphonia* (биомасса 200 г/м²), фукоидов (*Pelvetia*, *Fucus*, *Ascophyllum*, биомасса 5 кг/м²) с примесью во втором и третьем ярусах бурых и зеленых нитчаток (0,75 кг/м²), пластинчатых багрянок (0,3 кг/м²) и некоторых корковых водорослей. В сублиторали, в фотофильном горизонте, первый этаж (0—1,5 м) занят различными мозаичными зарослями (до 3 кг/м²), во втором этаже (1,5—10 м) доминируют ламинариевые (*Laminaria digitata* и *L. saccharina*, биомасса 1,5—26 кг/м², *Alaria esculenta* и *Phyllaria dermatodea*, биомасса 2,2 кг/м²). Пояс ламинариевых прослеживается до глубины 10—12 м в Белом и до 15 м в Баренцевом море. Второй и третий ярус в ассоциациях зарослей ламинариевых составляют *Desmarestia aculeata*, *D. media* (1,55 кг/м²), *Ahnfeltia plicata* (до 6 кг/м²), *Halosaccion*, *Furcellaria*, *Cladophora rupestris* (0,45 кг/м²). Глубже 12—13 м в фитали располагается сциафильный горизонт, в его первом этаже (до 25 м) наблюдается ассоциация багрянок *Phyllophora* и *Odonthalia* (0,05—0,4 кг/м²), во втором этаже (25—30 м) растительность встречается крайне редко (1—2 багрянки на 10 м²).

Таким образом, вся растительная масса сосредоточена в сравнительно узкой зоне прибрежья. Но малый уклон дна и обширные мелководья делают эту зону самой богатой, так как подводные луга простираются на многие километры отелей. Урожайность морских водорослей — от 0,5 до 1,0 кг $C/м^2$ за вегетационный сезон.

Южные моря СССР (Азовское, Черное, Каспийское) — безлинные моря с пониженной соленостью, что сказывается и на морской растительности. В осушной зоне сезонная эфемерная альгофлора развивается только в зоне заплеска. Вся растительность в этих морях сосредоточена в сублиторали, нижнюю границу ее распространения обуславливает в Черном море сероводородная зона. Высокая прозрачность вод Черного моря обеспечивает глубокое проникновение водорослей (до 60 м, единичные находения до 125 м). Характерные для Черного моря ассоциации на скалах состоят тепловодные фукоиды — цистозира (*Cystoseira barbata* и *C. flaccida*; 0,6—10,5 кг/м²), *Codium*, багрянки (*Chondria*, *Laurencia*, *Callithamnion*); на песчано-илистых грунтах простираются подводные луга морских трав — зостеры (*Zostera marina*, *Z. nana*) (до 4—6 кг/м²), особо развитые в мелководных и защищенных от штормов заливах; на ракушечно-песчаных грунтах сформиро-

вано обширное так называемое «филлофорное поле» Зернова, где доминируют *Phyllophora nervosa* и *Phyllophora brodiaei* (4 кг/м^2). В последние годы вблизи портов и промышленных сооружений на водорослевый пояс, особо чувствительный к изменениям среды, отрицательно воздействуют различные органические загрязнения (Громов, 1974; Еременко, 1974). Общий Р/В-коэффициент для черноморской растительности равен 4 (Калугина-Гутник, 1975).

Растительность Азовского моря значительно беднее, в массе представлена солоноватоводная флора мелких размеров (более половины флоры составляют красные и зеленые водоросли и морские травы), не образующая значительных зарослей, за исключением отдельных участков, покрытых лугами морских трав (в основном zostеры); биомасса водорослей — до $2,2$, трав — до $6,9 \text{ кг/м}^2$.

Неравномерно, до глубины 20 (40) м заселены растительностью берега Каспия. На песчаных и каменистых участках в массе развивается флора многолетних низкорослых багрянок (*Ceramium*, *Polysiphonia*, *Laurencia*, *Lophosiphonia*, биомасса — $2,5 \text{ кг/м}^2$) и зеленых (*Cladophora*, *Enteromorpha*, биомасса — $2,3 \text{ кг/м}^2$). На мягких грунтах обширны поля морских трав (*Zostera minor*, *Ruppia maritima* — биомасса $0,7 \text{ кг/м}^2$).

В морях Дальнего Востока около 60 видов водорослей образуют пояса макрофитов. Для тепловодных районов характерна фиталь, описываемая на примере о-вов Приморья (Японское море). Довольно высоко над уровнем моря растут лишайники, образующие пояс шириной до 1 м. На 4—5 м ниже этого пояса, в зоне заплеска, отчетливо выражен пояс шелковистых багрянок (*Gloiopeltis furcata*, *G. capillaris*), биомасса $0,2$ — $0,6 \text{ кг/м}^2$. На границе супралиторали и литорали расположен пояс корковой бурой водоросли *Myelophycus* и *Analipus* ($0,4 \text{ кг/м}^2$) и узкий пояс *Nemalion vermiculare*. Более широк пояс *Corallina pilulifera* ($1,5$ — 2 кг/м^2), который образует своеобразный кораллиновый тротуар, напоминающий кораллиновые тротуары в Средиземном море. *Corallina* устилает дно, подобно ковру, на котором растут различные багряные водоросли (*Gracilaria*, *Grateloupia*, *Gigartina*, *Laurencia*, *Rhodymenia*, *Chondrus*) (от $0,2$ до 4 кг/м^2). В защищенных местах формирует пояс вместе с кораллиной (иногда вытесняя ее) бурая фукоидная водоросль *Pelvetia wrightii* ($0,8$ — $1,8 \text{ кг/м}^2$).

Ковер кораллины с другими багрянками и зелеными пластинчатыми (*Monostroma*, *Ulva*) продолжается и в сублиторали до глубины 1—1,5 м. Постепенно в этот пояс включаются саргассы, формирующие собственный пояс на глубине 1—5 м (до 5 кг/м^2). Часто среди них на твердых грунтах растут морские травы (в основном *Phyllospadix* — морской лен), а на мягких грунтах — zostера (2 — $2,5 \text{ кг/м}^2$). На глубине от 2 м встречаются ламинариевые водоросли, образующие обширный пояс ниже саргассов и трав, зона их массового развития находится на глубине 5—15 м (3 — 8 кг/м^2), иногда они встречаются до глубины 50 м. Из ламинариев преобладают виды с цельным, не рассеченным на доли талломом (группа «*L. saccharinae*» — *Laminaria japonica* и *L. cichorioides*). В массе встречаются *Undaria pinnatifida* и *Costaria costata*. В подлеске ламинариевого полога растут разнообразные водоросли (*Codium*, *Chondrus*, *Tichocarpus*, *Callymenia*, *Ahnfeltia*, *Ulva*, *Cladophora*).

В менее тепловодных районах (Сахалин, Курильские острова, Приморье) большую часть литорали занимает пояс фукоидов *Fucus evanescens* и *Pelvetia wrightii* (табл. 4), доминирующих в защищенных местах (1 — 14 кг/м^2); в прибойных участках их вытесняют пластинчатые багрянки типа *Iridaea* (1 — 6 кг/м^2). В сублиторали продолжается пояс кораллины, однако она встречается в значительно меньшем количестве, чем в тепловодных районах. Здесь есть и саргассы, не образующие отчетливого пояса, из морских трав чаще всего встречается zostера (в основном *Z. marina*), изредка морской лен. Сильно развит в сублиторали пояс ламинариевых водорослей, простирающийся на сотни метров и даже километров от кромки воды. Но и этот пояс

претерпевает существенные изменения: он подходит к границе с литоралью. Массовое развитие ламинариевых наблюдается на глубине 2—12 м, их биомасса — до 60 кг/м². Видовой состав ламинариевых здесь другой: преобладает *Laminaria japonica*, исчезает *L. cichorioides*, появляются другие, чем на юге, виды *Laminaria*. Группы видов ламинарий («*saccharinae*» и «*digitatae*», т. е. с цельными и рассеченными талломами) представлены почти одинаково. В массе развиты и другие представители порядка ламинариевых (виды *Alaria*, *Arthrothamnus*, *Cymathaere*). Пояс всех этих водорослей в прибрежье Сахалина и Курильских островов развит особенно мощно. Под пологом ламинариевых встречается довольно много багрянок и других водорослей: чаще *Desmarestia*, *Laingia*, *Tichocarpus*, *Polysiphonia*, *Monostroma*, *Chorda*, *Rhodoglossum*, *Porphyra*, *Chondrus*, *Rhodomela*, составляющие нижний ярус (биомасса 0,5—6 кг/м²).

Таблица 4. Зональность доминирующих видов морской растительности и их продукция в Охотском море (средние данные за 1965—1975 гг.)

Пояс, доминирующий вид	Ширина пояса, м	Биомасса			Продукция за сезон, кг С, м ²
		кг/м ²	кг/м берега	% от общей массы	
Супралитораль (<i>Ulothrix</i> , <i>Myelophycus</i> , <i>Gloiopeltis</i> , <i>Analphus</i>)	1—5	0,2—3	22	1,4	0,01
Багрянки, литораль <i>Porphyra</i> , <i>Halosaccion</i> , <i>Corallina</i> <i>Chondrus</i> , <i>Iridaea</i>	1—15	0,9—5,1	58	3,6	0,1
	15	3—12,9	35	2,2	0,4
Нитчатки бурые зеленые	2—10	0,8—6,5	58	3,6	0,2
		0,8	21	1,3	
Фукоиды (<i>Pelvetia</i> , <i>Fucus</i> , <i>Sargassum</i> , <i>Cystoseira</i>)	3—58	0,4—12,3	210	13,1	1,5
Ламинариевые					
<i>Laminaria</i> группа « <i>saccharinae</i> »	80—400	1,9—4,8(5)	321	20,0	0,9
» группа « <i>digitatae</i> »	120—1000	4—7(65)	492	30,8	1,4
<i>Lessonia</i> , <i>Alaria</i> , <i>Agarum</i>	150	0,3—1,6	130	8,1	0,8
<i>Cymathaere</i> , <i>Costaria</i> , <i>Kjellmaniella</i>	120	0,3—1,5	80	5,0	0,1
<i>Chorda</i>	25	0,7—1,3	48	3,1	0,09
Багрянки, сублитораль	150	0,3—1,6	65	4,0	0,2
Травы: <i>Zostera</i> , <i>Phyllospadix</i>	5—180	0,2—2,9	60	3,8	0,2
В целом для всего берега	1512	32,8—61,6	1600	100	5,9
В среднем для каждого пояса	152	3,28(8,1)	141	—	0,6

Во всех прибрежных зонах умеренных областей океана четко проявляется сезонность, отражающаяся на видовом составе флоры, характере растительности, доминировании различных форм, их развитии, биомассе и продукции. Биологические сезоны прослежены на примере донной растительности Белого моря, где выявлена годовая динамика таких основных процессов, как первичная продукция, накопление биомассы, элиминация макрофитов, образующих основные доминирующие группы прибрежной растительности (рис. 8). Суммарная первичная продукция донных водорослей достигает мак-

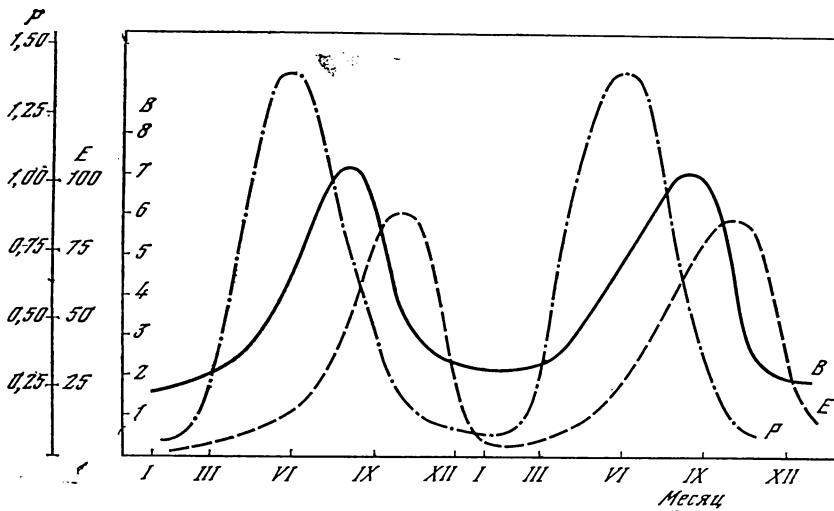


Рис. 8. Сезонная динамика продуктивности, биомассы и элиминации донных водорослей Белого моря (осредненные данные)

P — первичная продукция ($\text{кг Сорг}/\text{м}^2$); B — биомасса ($\text{кг}/\text{м}^2$); E — элиминация ($\%B$)

симума в конце июня, что связано с высокой солнечной суммарной радиацией, достаточным количеством биогенных элементов и благоприятной температурой воды. Пик биомассы отмечается позднее, в конце июля, а максимум элиминации приходится на конец сентября — октябрь.

Несмотря на сдвиги во времени в отдельные годы (в зависимости от общих климатических условий не более чем на 2—3 недели), эти процессы обычно имеют один максимум в году. Некоторые виды водорослей имеют два неодинаковых по значениям максимума (до и после размножения), сохраняя общий характер всех процессов (Возжинская, 1974, 1977).

Сезонная смена доминирующих форм растительного покрова в фитали приводит к смещению во времени процессов первичной продукции и накопления биомассы, сжатию всех сроков вегетации, особенно у сезонных форм. Многолетние же формы строже следуют сезонной смене всех основных процессов их жизнедеятельности. Последовательность и устойчивость этих процессов сохраняется по годам; но бывают и отклонения в ту или иную сторону, что связано с метеорологическими условиями года. Своевременная оценка параметров этих процессов очень важна для установления сроков промышленного использования донных водорослей, масштабов их заготовки и переработки.

§ 6. ГЛУБОКОВОДНАЯ ДОННАЯ ФАУНА

Планомерное изучение количественного распределения глубоководной донной фауны океана ведется в СССР с 1953 г., когда «Витязь» начал свои исследования Курило-Камчатского желоба Тихого океана. Основным орудием лова, принятым в морских и океанических количественных исследованиях донной фауны, служит дночерпатель «Океан-50» с площадью раскрытия $0,25 \text{ м}^2$. В последние годы за рубежом наблюдается значительное повышение интереса к количественным исследованиям глубоководной донной фауны. Если в экспедиции на «Галатее» (1950—1952 гг.) было получено лишь около 100 дночерпательных проб во всех трех океанах, то в настоящее время количественные исследования значительно усилились, чему способствовало создание новых технически хорошо оснащенных экспедиционных кораблей.

Спутниковая навигация, пингеры (как обязательный прибор в исследованиях дна на больших глубинах), комбайны для изучения слоя «грунт — вода» в абиссали, снабженные самописцами, появление небольших подводных исследовательских лодок («Элвин» и др.) сильно расширяют возможности современных количественных исследований глубоководного бентоса.

Биологи Океанографического института в Вудсхоле (США) ведут количественные экологические исследования глубоководной донной фауны на стандартном разрезе в Западной Атлантике (от берегов Новой Англии до Бермудских островов). По многолетней программе работ в этом хорошо изученном районе на количественной основе ведутся исследования видового разнообразия донной фауны, пятнистости и зональности ее распространения, структуры абиссальных сообществ, экологии массовых форм и т. п. Этим вопросам посвящена серия работ, выполненных в 1965—1970 гг. и позже под руководством д-ра Г. Х. Сандерса (Sanders, 1965, 1968, 1969; и др.). В этих исследованиях много внимания уделено связи между стабильностью среды и разнообразием фауны в зависимости от географического положения, глубины, температуры и солености, а также исторического прошлого данного района.

Количественное распределение донной фауны в отдельных океанах. На основании большого материала, собранного различными экспедициями, была составлена карта распределения биомассы бентоса в Мировом океане (рис. 9) (Зенкевич и др., 1971). Каждый океан в этом отношении обладает некоторыми особенностями.

В Атлантическом океане самыми ранними исследованиями количественного распределения глубоководного бентоса можно считать работы экспедиции на «Галатее» (1950 г.). У берегов Африки на глубине 820—3782 м было получено 22 пробы дночерпателем Петерсена. Из них три пробы взяты на глубине более 2000 м. В 1959 г. с борта нис «М. Ломоносов» на разрезе по 30° меридиану (от 67° с. ш. до 21° ю. ш.) была получена 21 проба дночерпателем «Океан-50» (Кузнецов, 1960) (рис. 10). Самая низкая биомасса была к югу от 10° ю. ш., в олиготрофной зоне океана. В более продуктивной зоне экваториальных течений (между 4 и 12° с. ш.), даже на глубине более 5000 м на красной глине, биомасса заметно возрастает (0,054 и 17,95 г/м²). Особенно высокая биомасса бентоса наблюдается к северу от 60° с. ш., в области субарктической конвергенции. Рассмотренный разрез хорошо иллюстрирует широтную зональность количественного распределения глубоководного зообентоса. Полученные данные позволяют наметить границы и расположение в центральной части океана олиготрофной и эвтрофной областей (Кузнецов, 1960; Sokolova, 1972).

В 1967 г. с борта нис «Академик Курчатов» в желобе Романш впервые была получена количественная проба дночерпателем на ультраабиссальных глубинах. Общая биомасса бентоса составляла здесь 0,59 г/м² (Пастернак, 1968).

В 1969 г. с судна «Академик Ковалевский» исследовалось распределение биомассы бентоса у берегов Кубы в заливе Кампече и в южной части Мексиканского залива. Исследованиями были охвачены глубины от 10 до 2850 м. Глубже 2000 м было получено лишь несколько количественных проб. В центральной части залива Кампече на глубине 1830—2850 м биомасса составляла 0,3—0,06 г/м² и повышалась в его юго-западной части до 1,6 г/м² (Москалев, Пастернак, 1970).

В районе Американского Средиземноморья в 1973 г. с судна «Академик Курчатов» была получена 81 количественная проба бентоса на 49 станциях. Из них на глубине более 2000 м — 25 проб. Весь материал был промыт на сите с ячейей 0,42 мм. На глубине 4000—8000 м (желоб Пуэрто-Рико) общая биомасса колебалась от 0,03 до 0,11 г/м², а в желобе Кайман (3000—7000 м) —

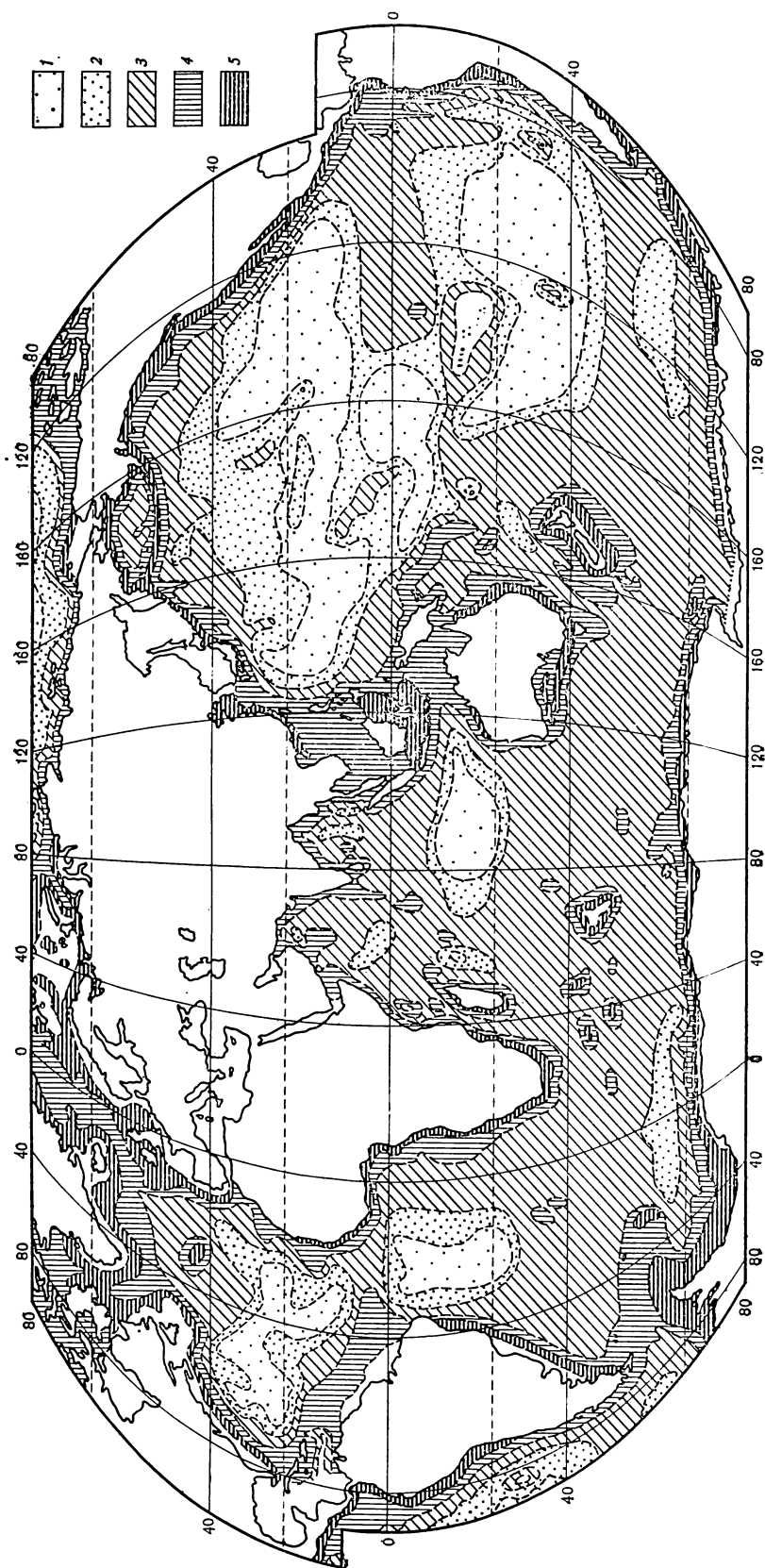


Рис. 9. Распределение общей биомассы бентоса ($г/м^2$) в Мировом океане (Зенкевич и др., 1971)
 1 — $> 0,05$; 2 — $0,05-0,1$; 3 — $0,1-1,0$; 4 — $1,0-0,10$; 5 — $10-50$

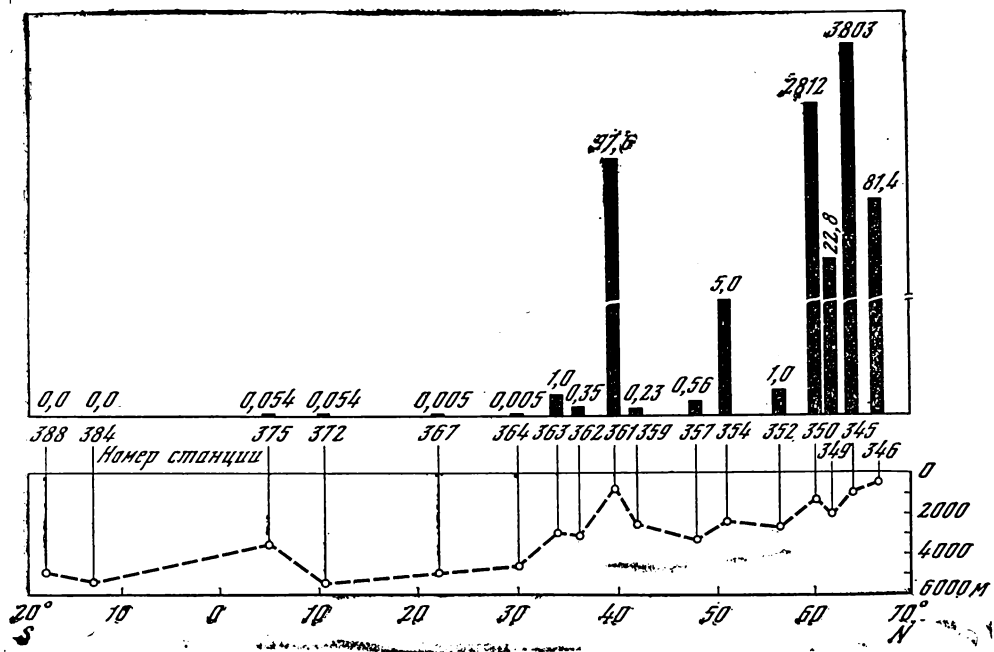


Рис. 10. Биомасса бентоса ($г/м^2$) на ложе Атлантического океана по меридиональному разрезу (Кузнецов, 1960)

от 0,07 до 0,49 $г/м^2$. В Мексиканском заливе на глубине 3760 и 3710 м биомасса бентоса была 2,26 и 1,10 $г/м^2$ соответственно, т. е. относительно высокой для этих глубин. Остальные пробы свидетельствуют о значительном обеднении зообентоса в абиссали этого района (Москалев и др., 1975).

В 1971—1972 гг. на нис «Академик Курчатов» проводились количественные исследования зообентоса глубоководных желобов Южной Атлантики, в приантарктическом секторе и в море Скотия (табл. 5).

На глубине более 2000 м было получено 7 дночерпательных проб.

Общая биомасса зообентоса в желобе у Южных Сандвичевых островов колеблется от 2 до 0,5 $г/м^2$, что соответствует биомассе некоторых эвтрофных желобов Тихого океана. В ультраабиссали биомасса возрастает до 8,88 $г/м^2$, что наблюдалось и в некоторых других желобах, расположенных в эвтроф-

Таблица 5. Биомасса и численность глубоководного бентоса в южной части Атлантического океана

Номер станции	Широта южная	Долгота западная	Глубина, м	Биомасса, $г/м^2$	Численность, экз/м ²
Южно-Сандвичев желоб					
862	54°35'	26°12'	5978	0,49	128
854	55°09'	27°02'	7218	0,49	100
875	55°49'	26°41'	4720	2,03	572
876	55°54'	26°46'	2300	2,01	230
895	56°49'	24°44'	6875	8,88	453
918	54°47'	52°37'	3942	0,53	136
Склон Фолклендских о-вов					
925	53°17'	54°54'	2968	0,39	40

ной зоне Тихого океана (Беляев, 1966), в Перуано-Чилийском желобе и желобе Романш (Пастернак, 1968).

Распределение биомассы глубоководного макробентоса в Тихом океане изучено лучше, чем в других океанах. К настоящему времени в Тихом океане советскими экспедициями собрано 438 полноценных дночерпательных проб с глубины более 2000 м.

Распределение дночерпательных проб в Тихом океане по глубине приведено ниже.

Глубина, м	2001—3000	3001—4000	4001—5000	5001—6000
Число проб	57	99	133	114
Глубина, м	6001—7000	7001—8000	8001—9000	9001—10 000
Число проб	23	6	4	2

Если добавить пробы, полученные дночерпателем на склоне на глубине меньше 2000 м, то общее число проб возрастет почти до тысячи. Полученные количественные данные послужили основанием для составления карты распределения биомассы бентоса в абиссали Тихого океана (Филатова, 1969).

Количественные исследования глубоководной донной фауны Тихого океана проводились по единому плану и методике, на поперечных разрезах (в желобах) или по нормали к берегу. Станции располагались на склоне через 500 м по глубине, а глубже — через 1000 м. Это позволило выявить вертикальную зональность, смену биомассы и биоценозов донной фауны.

Советскими экспедициями наиболее глубоководные количественные пробы получены в Курило-Камчатском (глубина 8355 м, биомасса 3,3 г/м²), Филиппинском (глубина 9340 м, биомасса 0,044 г/м²) и Марианском (глубина 8540 м, биомасса, 0,043 г/м²) желобах. Максимальная глубина, с которой получена количественная проба бентоса, достигнута экспедицией на э/с «Галатея» в 1952 г. (10 120 м). Биомасса в этом случае установлена не была.

Общая биомасса глубоководной донной фауны постепенно убывает по мере увеличения глубины (табл. 6). На глубине 2000—3000 м по данным, полученным в основном в северо-западной и южной (приантарктической) частях Тихого океана, биомасса бентоса довольно высока, что объясняется влиянием мелководных, высокопродуктивных прибрежных районов. На глубине 4000—6000 м, характерной глубине для открытого океана, биомасса составляет, судя по карте (рис. 9), менее 0,5 г/м². Но и эту цифру следует считать несколько завышенной, поскольку в открытом океане биомасса очень низка, около 0,05—0,02 г/м². Такие малые значения, естественно, легко перекрываются при осреднении более высокими значениями биомассы на сходных глубинах, но близ больших островов или у берегов.

Таблица 6. Средняя биомасса донной фауны на различной глубине в Тихом океане

Глубина, м	Весь бентос		Мейобентос	
	средняя биомасса, г/м ²	число дночерпательных станций	средняя биомасса, г/м ²	число дночерпательных станций
2001—3000	7,08	29	—	—
3001—4000	4,00	29	—	—
4001—5000	0,63	57	0,47	56
5001—6000	1,25	56	0,41	48
6001—7000	0,70	11	0,39	10
7001—8000	0,50	1	0,14	1

В тех районах, где вследствие узости шельфа и крутизны склонов материковой ступени абиссальные глубины океана приближены к берегам, например, у западных берегов Северной Америки и Мексики, это накладывает глубокий отпечаток на состав и общее количество донной фауны. Ее биомасса в таких районах абиссали обычно гораздо выше, чем на сходных глубинах в открытом океане. Глубоководные районы, лежащие вблизи берегов, мы назвали «прибрежной» абиссалью. Так, у берегов Калифорнии на расстоянии около 50 миль от берега на глубине 1200 м биомасса достигает 36—40 г/м²; в 100—120 милях на глубине 4350 м биомасса все еще составляет 3,5 г/м². На тех же глубинах в открытом океане, на расстоянии 500—600 миль от берегов, она составляет 0,5—0,2 г/м² (Филатова, Левенштейн, 1961).

Для всей открытой части Тихого океана характерна очень низкая биомасса донной фауны — 0,1—0,01 г/м² и даже ниже.

Сильное обеднение и разреженность донной фауны в абиссали открытых частей Тихого океана указывает на то, что население дна здесь недостаточно обеспечено пищей. Действительно, поступление органического детрита из верхних продуцирующих слоев океана должно быть очень мало. Проходя через ряд звеньев трофических цепей, связанных с распределением сообществ планктона, существующих в океане на различных глубинах, детрит частично потребляется зоопланктоном и бактериальной фауной, и, очевидно, лишь малая его доля достигает донных осадков и придонных слоев. Иная ситуация складывается в прибрежных районах океана. В «прибрежной» абиссали количество органического вещества в донных осадках повышено, они имеют другой цвет, чем в открытом океане, более высокое содержание хлорофилла и т. д. Все это свидетельствует о значительном влиянии богатой жизнью мелководной прибрежной зоны на продуктивность близких к ней районов абиссали океана.

Количество донной фауны сильно зависит от состава и распределения донных осадков, макро- и микрорельефа дна, а также от системы придонных и даже поверхностных течений, влияющих на распределение жизни во всей толще воды. Как известно, общая динамика вод в океане играет основную роль в распределении взвеси в воде и определяет скорость осадконакопления, а тем самым и распределение донных осадков того или иного характера.

Между продуктивностью поверхностных вод океана и количеством органического вещества в донных осадках, служащих пищей донной фауне, существует прямая связь. Сопоставляя общее количество планктона в слое 0—4000 м (в г под 1 м²) на различных широтах Тихого океана (Виноградов, 1960) с распределением биомассы донной фауны на меридиональном разрезе через океан, можно видеть, что характер обеих кривых сходен (рис. 11). Обеднение в обоих случаях наблюдается в тропических широтах, примерно между 30° северной и южной широты, а увеличение биомассы происходит к северу и к югу от этой обедненной зоны. В этом огромном районе величина биомассы донной фауны изменяется от 0,1 до 0,05 г/м². Сильнее всего обеднен район между Гавайскими островами и южной Калифорнией и Мексикой, а также к юго-западу от Гавайских островов, где биомасса бентоса местами не превышает 0,05—0,01 г/м² (рис. 9). Интересное исключение представляет обширный район в восточной части экваториальной зоны Тихого океана, где биомасса бентоса увеличивается из-за появления на дне крупных двусторчатых моллюсков, иглокожих и некоторых ракообразных. Вместе с тем встречающиеся здесь моллюски *Tellina* и неправильные ежи настолько не характерны для населения открытых районов экваториальной части океана, что причины появления здесь этих форм заслуживают специальных исследований. Наличие во всем этом районе и других более крупных организмов (моллюсков *Cuspidaria*, *Lima*, различных многощетинковых червей, а также мелких ракообразных) создает своеобразный экваториальный «язык» повы-

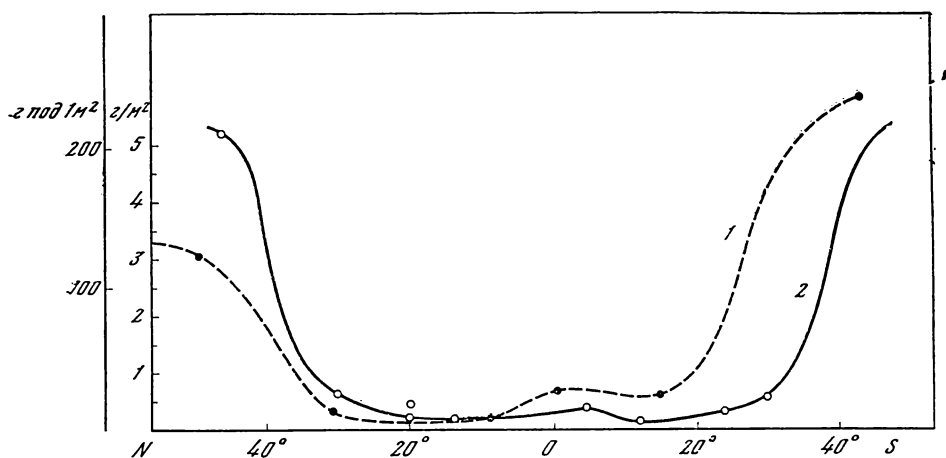


Рис. 11. Биомасса бентоса на ложе Тихого океана по меридиональному разрезу (1) и изменение биомассы планктона (2) в том же районе (Виноградов, 1960; Филатова, 1969)

шенной биомассы донной фауны по сравнению с окружающими его обедненными районами океана.

Несомненно, экваториальный «язык» повышенной биомассы донной фауны тянется и далее на восток, вероятно, смыкаясь где-то в прибрежной абиссали с богатым прибрежным районом у Центральной и Южной Америки. По аналогии с северной половиной Тихого океана (см. рис. 9), есть все основания полагать, что здесь, у Южной Америки, донная фауна в абиссали не беднее, а, вероятно, гораздо богаче, чем в прибрежной абиссали у берегов Северной Америки. Об этом же косвенно говорит повышенное количество (более 1%) органического углерода в донных осадках и зоопланктона в верхних слоях воды.

Количественное распределение донной фауны в Индийском океане исследовано сравнительно меньше, чем в Тихом океане. До работ «Витязя» таких исследований было очень мало, а их результаты не опубликованы. Дночерпательные станции советских экспедиций «Витязь», «Обь» в северной половине Индийского океана распределены следующим образом: в Аденском заливе — 10 проб, в Аравийском море — 51 проба, в Бенгальском заливе — 31 проба, в Андаманском море — 12 проб. Судя по имеющимся данным, количественное распределение донной фауны в Индийском океане подчиняется тем же закономерностям, что и в Тихом океане, т. е. зависит от снабжения дна пищей, от температуры и содержания O_2 в придонных слоях. Нарушения в обычную схему вносит влияние вод примыкающих водоемов: вод Аденского залива в Аравийском море и речной сток Ганга в северной части Бенгальского залива. Высокая биомасса донной фауны в Индийском океане связана с прибрежной зоной (см. рис. 9). В северной части океана население дна в известной мере находится под воздействием зоны сероводородного заражения подповерхностных и промежуточных вод (Соколова, Пастернак, 1962; Neuman et al., 1973).

Максимальная биомасса бентоса обнаружена на шельфе в северной части Бенгальского залива и у берегов Шри Ланка. В этом районе довольно обильная донная фауна есть даже на глубине более 2000 м (более 1 г/м²). Это повышение биомассы связано с обилием пищи в придонных слоях. На меньших глубинах, там, где нет дефицита O_2 , биомасса бентоса соответственно повышается. В Аравийском море, за пределами зоны влияния сероводородного заражения, на шельфе и в верхней батии биомасса бентоса составляет

500 г/м² и выше. В Бенгальском заливе, глубже 2000 м, в районе обширной аккумулятивной равнины с малорасчлененным рельефом, биомасса бентоса низка, здесь она колеблется от 0,1 до 0,45 г/м², а в средней и западной частях залива она еще ниже — 0,04—0,06 г/м² (Соколова, Пастернак, 1962).

В общем западная часть Индийского океана, особенно к северу от экватора, между 65 и 100° в. д., продуктивнее восточной, где биомасса бентоса исключительно низка. В бентосе на больших глубинах по биомассе доминируют многощетинковые черви (до 50%). Доля ракообразных не превышает 10%. Местами увеличивается роль губок, а моллюски играют незначительную роль на всех глубинах, в том числе и в абиссали.

В Индийском океане распределение биомассы бентоса очень неравномерно как по направлению от берегов в открытый океан к большим глубинам, так и в широтном направлении.

Количественное распределение зообентоса в абиссали Северного Полярного бассейна изучено очень слабо. Большой интерес представляют количественные данные (75 проб), полученные американской дрейфующей станцией (Т-3) на глубине от 1000 до 2500 м. Донные Foraminifera составляли около 53%, Bivalvia около 27%, Spongia — 7%, Polychaeta — 5% от общей биомассы, прочие — 8%. Весовое отношение макро- и мейофауны 1 : 1. По численности (исключая фораминифер) многощетинковые черви составляли 42, нематоды — 16, губки — 11, двустворчатые моллюски — 8% от всей фауны. Остальные 13 таксонов — 23% (Menzies, Rowe, 1968).

Карта распределения общей биомассы бентоса в Мировом океане, составленная Л. А. Зенкевичем и др. (1971), — это первая попытка построения схемы пространственного количественного распределения глубоководной фауны на дне океана (см. рис. 9). Эта карта показывает главным образом крупномасштабные изменения распределения биомассы бентоса. Карта освещает в основном глубины более 2000 м и лишь в отдельных районах охватывает прибрежную зону. Несмотря на целый ряд недостатков (различия в конструкции дночерпателей), а также отсутствие количественных данных по ряду групп донной фауны (например, по агглютинирующим фораминиферам, поскольку не определялась их биомасса без раковин), карта дает достаточно правильное представление об общем характере распределения общей биомассы бентоса. Следует все же указать на то, что биомасса бентоса на этой карте сильно занижена, поскольку использовался вес донных животных, фиксированных спиртом. После фиксации в спирте вес составляет от 1/3 до 1/2 сырого веса (в зависимости от группы). Но это касается всех использованных на карте значений биомассы, общая картина распределения сохраняется более или менее достоверной. Достоверность этой карты подтверждают два обстоятельства. Во-первых, новые данные хорошо подтверждают порядок значений биомассы бентоса, ранее положенных на карту. Во-вторых, количественное распределение бентоса (Богоров, Зенкевич, 1966; Зенкевич, 1970), зоопланктона (Богоров и др., 1968) и первичной продукции (Кобленц-Мишке и др., 1968) (на поверхности океана) в общих чертах совпадает. Общая картина количественного распределения глубоководного бентоса совпадает и с картой трофической зональности Мирового океана, составленной М. Соколовой (Sokolova, 1972).

Это сопоставление подтверждает вывод Л. А. Зенкевича и В. Г. Богорова о взаимосвязанности и взаимообусловленности биологических процессов в океане, происходящих в его поверхностных слоях, в толще вод и на дне. Количественное распределение и биомасса живых организмов в поверхностных слоях океана и в толще его вод проецируются на дно, хотя в несколько обобщенном «размытом» виде. Первостепенное значение трофического фактора для количественного развития жизни хорошо известно. Основным источником, снабжающим пищей донных животных, служит население поверхност-

ных слоев и толщи воды. Поэтому естественно соответствие между картиной количественного распределения жизни в толще воды и на дне океана.

Основные общие особенности количественного распределения жизни в Мировом океане следующие.

1. Повышение биомассы в периферических частях всех океанов вдоль материков и больших островов (таких, как Новая Зеландия, Гренландия или Мадагаскар). Это повышение биомассы в целом носит циркумокеанический характер. Оно связано главным образом с зоной продуктивных мелководий и материковым стоком.

2. Обширные акватории с низкой биомассой бентоса приурочены главным образом к районам тропической абиссали Тихого, Индийского и Атлантического океанов. По площади они резко преобладают над районами, богатыми жизнью. Суммарное количество зообентоса в открытых глубоководных частях океана, занимающих $\frac{3}{4}$ всей площади его дна, составляет лишь около 1% общей суммарной биомассы бентоса всего океана и его окраинных морей (Зенкевич и др., 1960).

3. Более всего богата жизнью абиссаль в умеренных широтах всех трех океанов, а в южном полушарии — также и абиссаль Субантарктики. В Арктике биомасса бентоса понижается в направлении от шельфа Евразийского побережья через континентальный склон к абиссальным глубинам Северного Полярного бассейна.

Одним из основных факторов, определяющих широтную симметрию массовых биологических явлений, служит гидрологическая симметрия. Субтропические антициклонические круговороты (по два в Тихом и Атлантическом океанах и один — в Индийском) определяют существование огромных по площади олиготрофных зон с низкой продукцией планктона в поверхностных слоях. На дно эти зоны проецируются в виде зон минимальной скорости седиментации органического вещества — пищи для абиссальной донной фауны (Sokolova, 1972). Так, на дне всех трех океанов возникают области с олиготрофными (в центральных частях) и эвтрофными (по периферии) условиями для глубоководного зообентоса. Биомасса мейо- и макробентоса в олиготрофных районах почти на несколько порядков ниже, чем в эвтрофных.

Закономерности количественного распределения бентоса, наблюдающиеся в абиссали, прослеживаются вплоть до ультраабиссальных глубин. В желобах, расположенных в эвтрофной зоне северной части Тихого океана и Южной Атлантики, биомасса на 2—3 порядка выше, чем в желобах олиготрофной части тропической зоны (Беляев, 1972). Если в желобах в эвтрофной зоне число животных в уловах составляет сотни и тысячи экземпляров, то в Марианском желобе, например, численность зообентоса не превышает нескольких десятков экземпляров на 1 м^2 .

§ 7. ЛИЧИНКИ ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Пелагические личинки донных беспозвоночных — это существенный компонент планктона (и гипонейстона) всех неритических районов Мирового океана. В период интенсивного нереста донных видов с пелагическим развитием численность их личинок в неритическом планктоне и в планктоне над шельфом повсеместно составляет сотни и тысячи экземпляров на кубический метр. Над некоторыми плотными поселениями донных беспозвоночных (например устричными и мидиевыми банками, поселениями *Mercenaria mercenaria* и др.) в период массового нереста численность личинок в планктоне достигает десятков, а иногда и сотен тыс. (более 700 000) экз/м³. В период максимального обилия эти личинки составляют весьма значительный процент от общей численности зоопланктона (в исключительных случаях до 80—99,5%).

Биологическая роль пелагических личинок донных беспозвоночных

в жизни Мирового океана очень многообразна. Они не только обеспечивают воспроизводство большей части донных видов в океане, в первую очередь на шельфе и склоне, не только заметно определяют закономерности распределения и расселения этих видов, но в то же время играют существенную роль и в воспроизводстве подавляющего большинства донных сообществ океана, а также определяют многие общие закономерности распределения и расселения океанического бентоса (Thorson, 1950, 1957, 1964 и др.; Mileikovsky, 1971, 1972). Одновременно личинки участвуют в круговороте органического вещества между дном и водной толщей, играя значительную роль в многообразных биотических связях с различными компонентами нейстона, планктона, nekтона и бентоса. Благодаря своей массовости личинки играют существенную роль в неритических планктонных и нейстонных (Зайцев, 1970а, б) сообществах, определяя многие важные особенности их структуры и биологии. Кроме того, личинки обеспечивают восстановление популяций прибрежных и мелководных, а также эстуарных донных беспозвоночных, состояние которых нарушено промыслом и которые подвергаются вредному воздействию антропогенного загрязнения (Mileikovsky, 1971; Милейковский, 1973а, 1973б).

Типы личиночного развития, роль пелагического типа развития в различных районах. У различных морских донных беспозвоночных есть 4 типа личиночного развития (Mileikovsky, 1971): пелагическое, прямое, демерсальное и живорождение.

Не менее чем 70—80 % видов бентоса Мирового океана свойственно пелагическое развитие, при котором личинка определенное время живет в планктоне или гипонейстоне.

Распределение видов с этим типом развития имеет характерную биологическую полярность. В шельфовых водах тропической зоны океана пелагическое развитие, как правило, абсолютно доминирует и, по Торсону (Thorson, 1964, 1965), свойственно 90—95 % видов. По мере перехода ко все более высоким широтам на шельфе и на всех широтах в батии и абиссали (а также в интерстициали) доля видов с пелагическим развитием прогрессивно уменьшается. В бентосе соответствующих районов, экологических зон и глубин происходит «замещение» пелагического типа развития другими его типами безотносительно к положению группы на филогенетическом древе (Mileikovsky, 1971; Милейковский, 1973б).

Торсон (Thorson, 1950; и др.) считал, что с переходом в экстремальные условия существования (на шельфе с возрастанием широты и от шельфа к батии и абиссали) пелагическое развитие в бентосе полностью выклинивается. Анализ новых данных свидетельствует, что нигде в Мировом океане, за исключением, возможно, лишь самых высокоширотных глубоководных районов Арктики, оно не исчезает полностью. У Echinodermata и Lamellibranchia оно представлено и в батии и в абиссали, по крайней мере в лецитотрофной модификации, а у архианнелид и других групп наблюдается и в интерстициали; оно свойственно также некоторым видам на шельфе Арктики и Антарктики (Mileikovsky, 1971, 1973а; Милейковский, 1973б).

Виды, сохранившие пелагическое развитие за пределами «оптимальной» для этого типа зоны шельфовых вод океана от северного до южного полярного круга, во всех случаях входят в число наиболее обычных и многочисленных компонентов бентоса соответствующих районов или экологических зон.

Распределение личинок в шельфовых водах. Можно выделить три характерные особенности распределения пелагических личинок.

1. Численность личинок в поверхностных водах неритической зоны по мере удаления от берега в открытое море обычно понижается. Для анализа их распределения удобно поделить зоны шельфовых вод морских прибрежий на «полосы»: 1) «береговых вод» (воды врезанных в береговую линию при-

даточных водоемов: заливов, бухт, фиордов, эстуариев и т. д., а также полоса открытых вод, непосредственно примыкающих к побережью, шириной 2—3 мили), 2) «прибрежных вод» (узкая полоса вод, располагающаяся над внутренней частью шельфа непосредственно мористее «береговых вод») и 3) «внешних шельфовых вод» (располагающихся над шельфом и зоной перехода его в склон мористее полосы «прибрежных вод») (Милейковский, 1965).

Численность личинок в полосе «береговых вод» бывает, как правило, заметно выше, часто в десятки раз, чем в более мористой полосе «прибрежных вод»; значительно более редкие случаи большего обилия личинок в «прибрежных» или даже «внешних шельфовых» водах связаны с обильными местными популяциями донных беспозвоночных с пелагическим развитием именно в «прибрежных» или «внешних шельфовых» водах (Милейковский, 1973б).

2. Во всех районах неритической зоны и во всех полосах ее шельфовых вод («береговых», «прибрежных» и «внешних шельфовых») происходит перераспределение всей массы личинок донных беспозвоночных в планктоне под воздействием местных течений, которому способствует ряд особенностей биологии самих личинок, например, их вертикальное перемещение, наличие у них приспособлений для парения, длительность их пелагического развития и др.

В результате повсюду наблюдается «местный перенос» личинок в шельфовых водах без выноса их в значительном количестве в открытое море. Из-за практической неспособности личинок подавляющего большинства видов к самостоятельным горизонтальным перемещениям указанное явление играет существенную роль в обеспечении нормального воспроизводства и расселения видов. Одновременно оно же лежит в основе возникновения у этих видов неперiodических колебаний возрастной структуры, численности и биомассы донных популяций.

3. Особенности гидрологического режима шельфовых вод, а также особенности биологии большей части встречающихся в планктоне личинок приводят к тому, что основная масса отрожденных шельфовым бентосом личинок концентрируется над самим шельфом и на нем же в конечном итоге оседает. Благодаря воздействию разного рода «консервирующих механизмов» из «внешних шельфовых» и «прибрежных» вод в открытое море сносится лишь небольшое число личинок — меньшее, чем из «береговых вод» в эти две зоны. Как правило выносятся личинки с длительной пелагической стадией и какими-либо приспособлениями, сильно увеличивающими их «плавучесть».

Основная масса личинок донных беспозвоночных, населяющих окружающий атоллы и океанические острова шельф, лагуны атоллов и островов, а также мелководные изолированные океанические банки, сохраняется в неритических водах и над самими банками. Очень небольшая их часть выносятся за пределы этих вод (Милейковский, 1973б; и мн. др.).

Связь распределения личинок с распределением родительских форм. Распределение личинок в планктоне над шельфом обусловлено экологическими и географическими особенностями распределения родительских форм. Например, для хорошо изученных акваторий шельфовых вод Норвежского и Баренцева морей и Медвежинско-Шпицбергенского района эти экологические особенности заключаются в следующем (Милейковский, 1973б).

1. Суммарная численность личинок в планктоне зависит от численности в бентосе популяций видов с пелагическим развитием — личинок больше всего там, где эти популяции наиболее многочисленны. Для всей акватории в целом ширина зоны массовой встречаемости личинок прямо пропорциональна ширине шельфа: в районах, где шельф широкий, личинки обильны и в открытом море вдали от берегов (южная часть Баренцева моря), там, где шельф узкий, личинок много лишь в узкой полосе вод, окаймляющих побережье (Норвежское море, западное побережье о-ва Западный Шпицберген).

2. Повсеместно или почти повсеместно в планктоне встречаются лишь личинки широко распространенных в Северной Атлантике и Субарктике арктическо-бореальных видов. Личинки южно-бореальных, бореальных и даже некоторых аркто-бореальных видов, которые в тех или иных районах рассматриваемой акватории (в Фареро-Шетландском районе, у Лофотенских островов, между Лофотенскими островами и м. Нордкап и п-овом Рыбачий и т. д.) находятся у северной и северо-восточной границ своего распространения, выпадают из планктона вскоре после того, как их родительские формы исчезают из состава бентоса. Сходным образом личинки видов, заселяющих всю площадь шельфа, включая платформенную часть, встречаются по всей акватории, а личинки чисто прибрежных видов встречаются только у берегов или в струях течений (Норвежского и Нордкапского), которые сносят их от берегов.

3. Совпадение между распределением личинок в планктоне и их родительских форм в бентосе наблюдается у видов, входящих во все группы донных комплексов, которые выделены по биомассе В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем (1939). Наблюдается оно также у видов, относящихся к 4 трофическим группам бентоса из 5, выделенных Е. П. Турпаевой (1950) и А. П. Кузнецовым (1970), т. е. у плотоядных, неподвижных сестонофагов, у подвижных и малоподвижных сестонофагов и у собирающих детрит (рис. 12). Такое совпадение распределения планктонных личинок и соответствующих видов в донных сообществах, группировках и трофических зонах бентоса (несмотря на разное расстояние от десятков до 300 и более миль системой вод Нордкапского течения и на меньшие расстояния разного рода местными прибрежными течениями) показывает, почему сохраняется стабильность состава и границ донных сообществ и группировок, несмотря на то, что в них много видов с пелагическим развитием. Очевидно, большая часть пелагических личинок в конечном итоге оседает в пределах площадей, занятых исходными сообществами и группировками, обеспечивая тем самым их воспроизводство и стабильность положения на шельфе.

4. Так как распределение пелагических личинок зависит от распределения бентоса, личинки как комплекс в целом распределены иначе, чем голопланктеры.

Рассмотрим *разнос личинок* в нескольких системах течений северного полушария.

В Норвежском море личинки донных беспозвоночных выносятся с шельфа Фареро-Шетландского района и от побережья Норвегии в открытые глубоководные районы водами системы Норвежского течения. По мере удаления от шельфа качественный и количественный состав комплексов дрейфующих личинок неуклонно обедняется за счет выпадения форм, неспособных дрейфовать дальше, а также за счет естественной смертности личинок. В «ближнем сносе» (на расстоянии 50—200 миль от шельфа) качественный состав комплексов личинок еще достаточно разнообразен, но в «дальнем сносе» он все более и более беднеет: на расстоянии более 600 миль от шельфа попадают только рострарии многощетинкового червя *Euphrosyne borealis* и личинки *Lamelli-branchia*, а на расстоянии 700 миль от него — только личинки двустворчатых моллюсков. На еще большем удалении от шельфа никаких личинок не обнаружено. Личинки различных видов и групп дрейфуют в этом течении на разное расстояние, дальность и продолжительность дрейфа не случайны, они обусловлены различиями морфо-биологической приспособленности к длительному пребыванию «наплаву» в толще воды (Милейковский, 1965, 1973б).

В Курило-Камчатском районе Тихого океана разнос личинок донных беспозвоночных с шельфа осуществляется течением Оясио. Дальность разноса личинок разных видов варьирует от 100 до 500 миль, а у единичных видов составляет 800—1000 миль (Mileikovskiy, 1968с; Милейковский, 1970а,

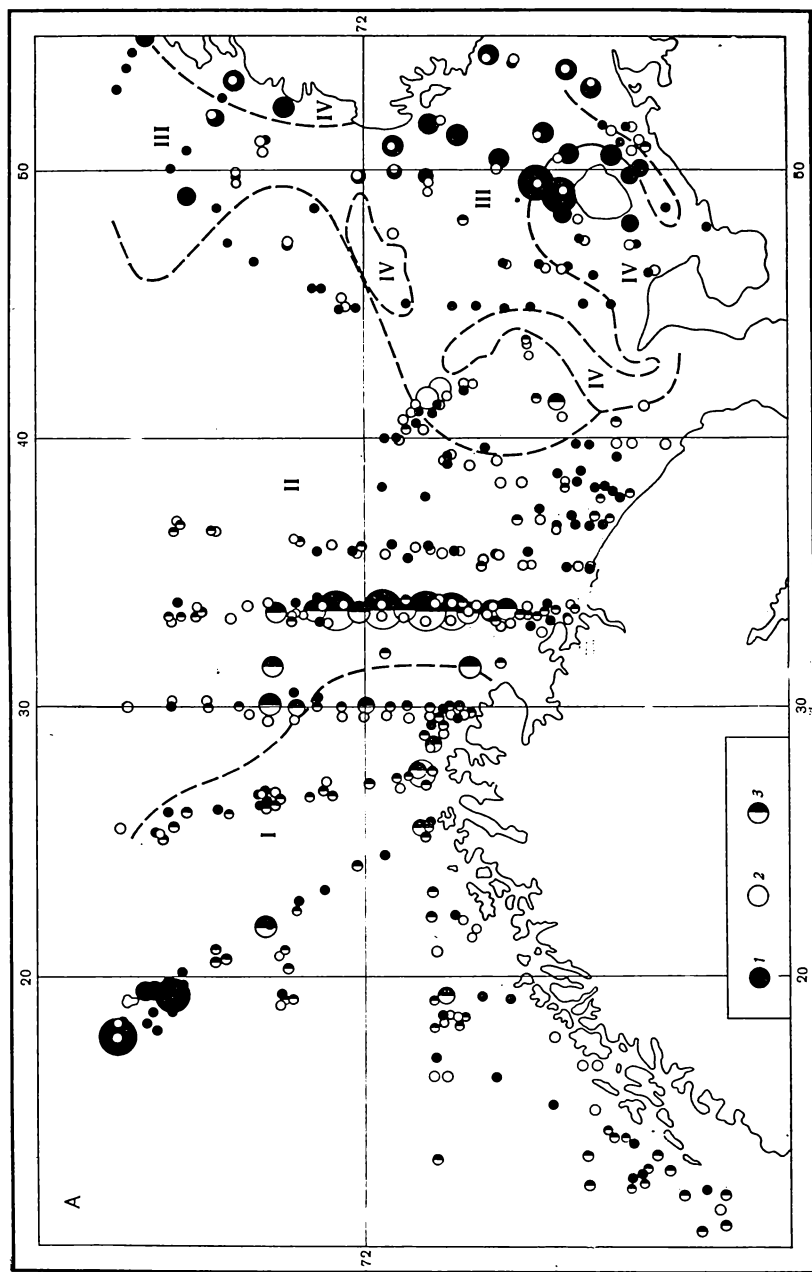


Рис. 12. Связь распределения пелагических личинок донных беспозвоночных в планктоне южной половины Баренцева моря с распределением их родительских форм по донным комплексам

I — IV — донные комплексы бентоса (по Броукой, Зенкевичу, 1939); A — Г — личинки многощетинковых червей; A: *Narchothoe imbricata* (1), *Polysioidea* (2) и *Phyllodoce* spp. (3) Родительские формы относятся к второстепенным видам, встречающимся во всех комплексах бентоса. Личинки встречаются повсеместно, над всеми типами донных комплексов

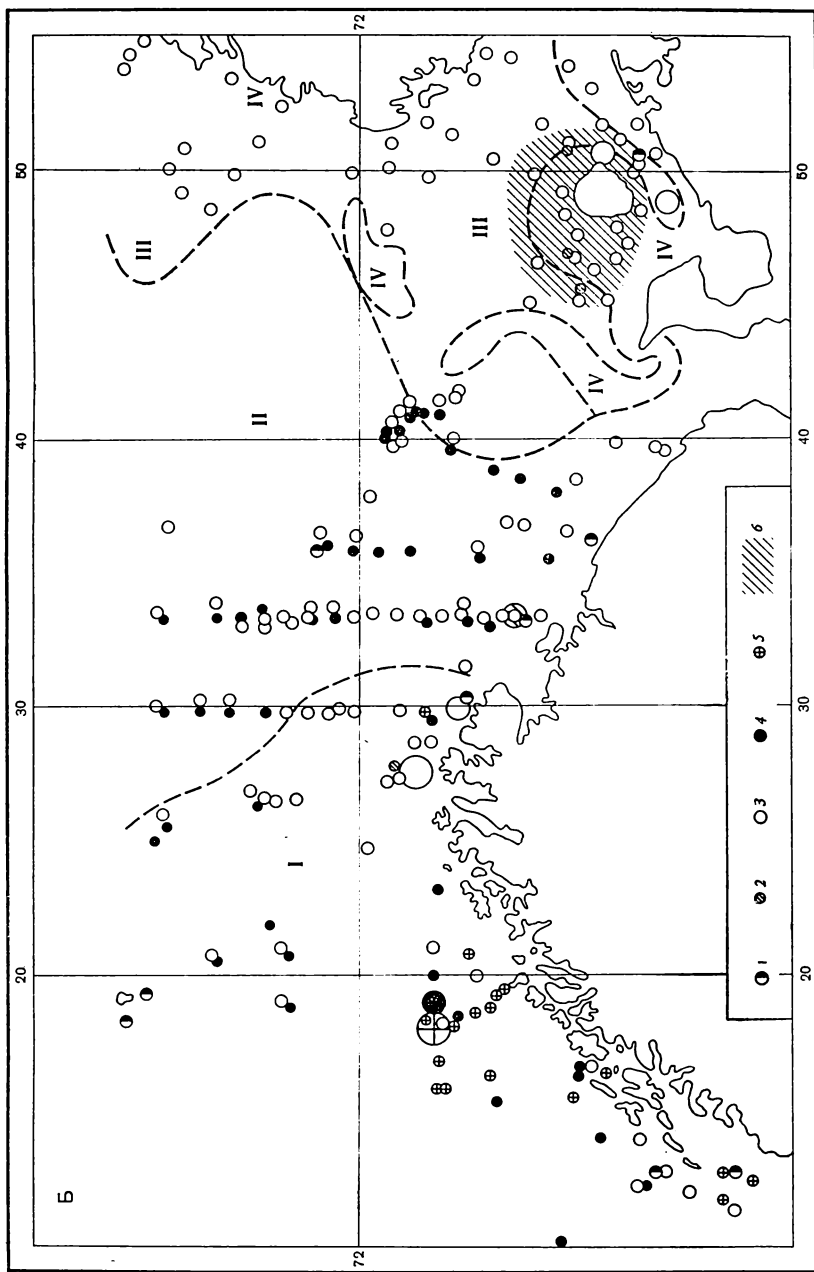


Рис. 12 (продолжение)

Б: *Neretis* spp. (1), *Scoloplos armiger* (2), *Nephtys* spp. (3), *Glycera* spp. (4), *Eunice* spp. (5); 1, 3 и 4 — второстепенные формы всех групп донных комплексов; встречаются в пределах акватории повсеместно; 5 — личинки второстепенных форм, встречающихся лишь в ограниченном числе донных комплексов юго-западной части моря; 2 — личинки вида, встречающегося во всех группах донных комплексов, но доминирующего лишь в некоторых комплексах, личинки редко встречались в планктоне, но 3 нахождения из 4 приписаны на район максимального обилия этого вида в бентосе, над так называемым «Канниским иловым пятном» (6);

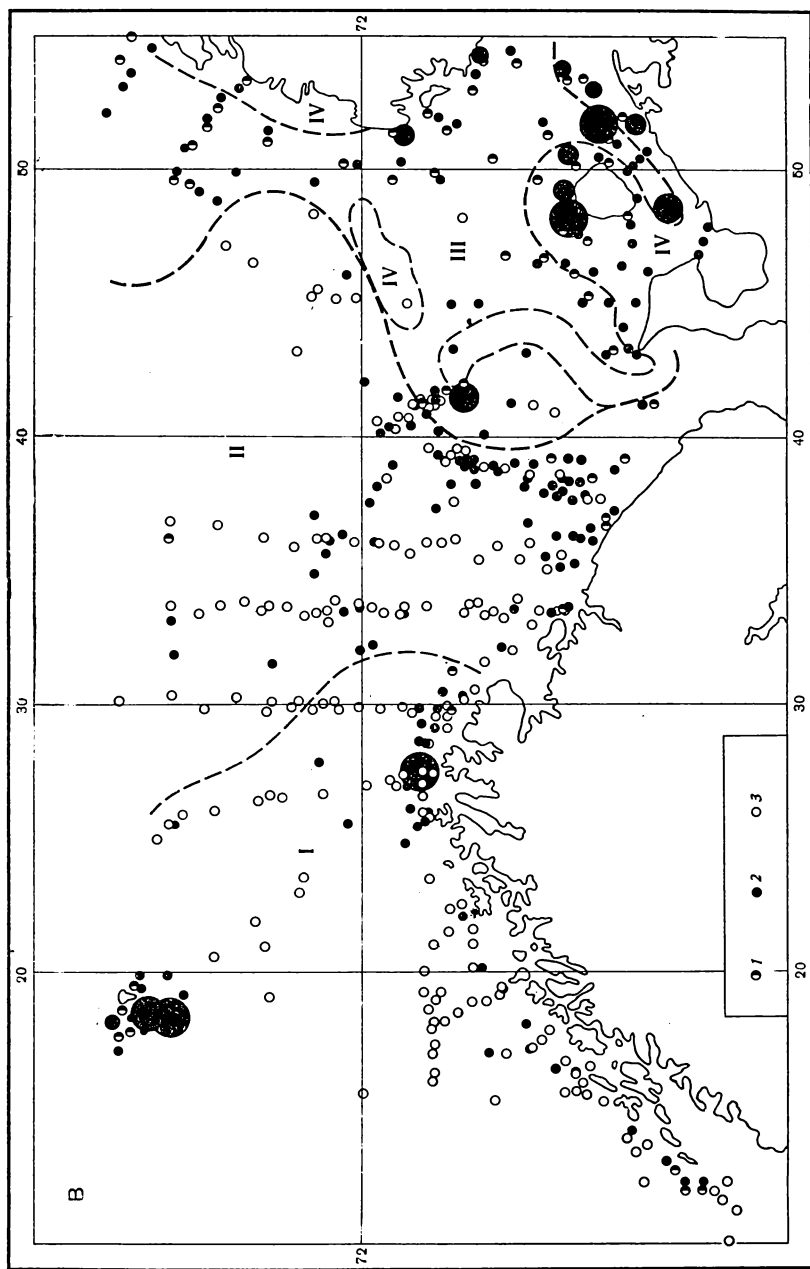


Рис. 12 (продолжение)

В: *Polydora ciliata* (1), *Polydora elegans* (2) *Prionospio cirrifera* (3); 2 и 3 (и, очевидно, 1) относятся к второстепенным формам всех групп родных комплексов. Личинки встречаются повсеместно, повторяя распределение родительских форм;

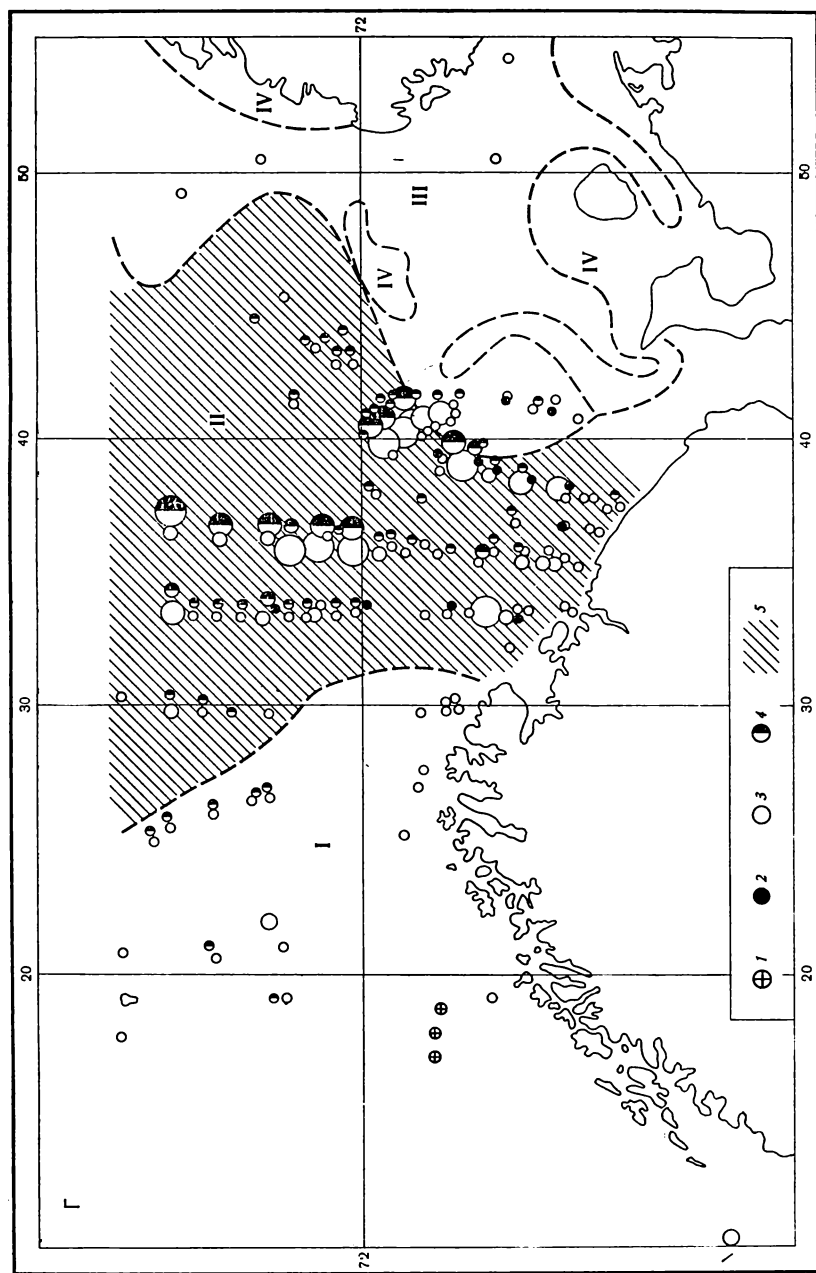


Рис. 12 (продолжение)

Г: *Spiochaetorlepus tyricus* (1), *Myriochele osculata* (2), *Pectinaria kotenii* (3) и *P. belgica* (4); относятся к видам, встречающимся во всех группах донных комплексов; личинки образуют плотные скопления в планктоне над комплексами второй группы, в которых эти виды представлены обильнее всего

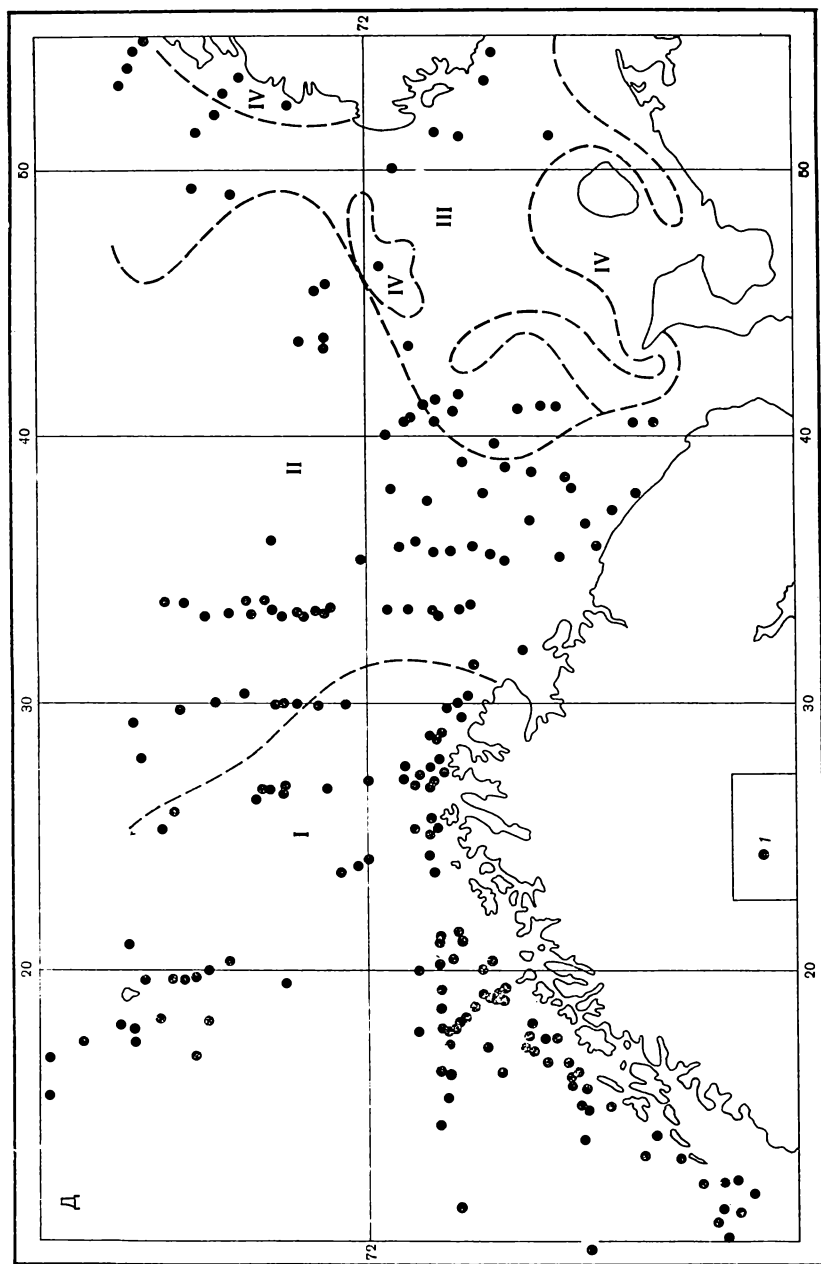


Рис. 12 (окончание)
 Д: Личинки морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* (1), встречающегося повсеместно и доминирующего во всех группах донных комплексов; личинки встречаются также повсеместно

19736). Такая же дальность дрейфа личинок с шельфа в открытое море (от 200 до 1000 миль) отмечена при разносе личинок течением Куроисио, причем распределение по течению оказывается в общем таким же, как и в Норвежском течении (Magumo, Kitou, 1956; Shimomura, 1957). Сопоставление данных по Норвежскому и Нордкапскому течениям, Оясио и Куроисио показывает, что в разных течениях умеренной зоны океана дальность дрейфа и особенности распределения личинок оказываются схожими.

В системе течений Гольфстрим — Северо-Атлантический дрейф личинки некоторых шельфовых донных беспозвоночных дрейфуют на расстояние от 300 до 1000 миль и более. Личинки некоторых видов, лучше всего приспособленные морфологически к далекому дрейфу, способны дрейфовать в этой системе течений на расстояние в несколько тысяч миль и благодаря этому пересекают Атлантический океан с запада на восток (Scheltema, 1963; Allen, Scheltema, 1972; Robertson et al., 1970, и др.). Больше всего личинок в стержневой части Гольфстрима, в «мористой» и в «прибрежной» периферии течения их численность меньше. Начиная с 60° з. д. и далее на северо-восток в Гольфстриме прослеживается тенденция к обеднению качественного и количественного состава дрейфующего комплекса личинок (Милейковский, 19736). Сопоставление распределения личинок в двух системах течений — Гольфстрим — Северо-Атлантический дрейф и Норвежское — Нордкапское течения показывает, что в первом случае они переносятся на большее расстояние.

Многие из встречающихся в Гольфстриме и Северо-Атлантическом дрейфе личинок могут иметь не шельфовое, а местное происхождение. Это — потомство донных видов с пелагическим развитием, входящих в состав богатой эпифауны обильных в этой системе течений саргассов и плавника. То же самое относится и к личинкам из других течений, проходящих через тропические и субтропические воды Мирового океана и несущих в изобилии саргассы и плавник с богатой эпифауной. Поэтому встречаемость и распределение личинок донных беспозвоночных в водах таких течений должны анализироваться с учетом происхождения этих личинок. Они не могут быть прямо сопоставлены с распределением личинок в течениях умеренных и холодных вод, которые обычно несут личинок почти исключительно шельфового происхождения.

Можно уверенно говорить о возможности трансокеанического дрейфа личинок некоторых видов через Северную Атлантику с запада на восток, а также через экваториальную Атлантику в обоих направлениях (Scheltema, 1968). На востоке тропической части Тихого океана отмечен дрейф личинок лангустов в экваториальных течениях на расстояние в 1000—2000 морских миль на запад от Галапагосских островов и возвращение некоторых из них к Центральной Америке в глубинном экваториальном противотечении (Johnson, 1971b). Однако ни для Тихого, ни для Индийского океанов нет убедительных доказательств возможности трансокеанического дрейфа каких бы то ни было личинок. Таким образом дальность дрейфа личинок донных беспозвоночных оказывается самой большей в течениях тропической зоны. Здесь у многих видов дальность дрейфа достигает нескольких сотен—тысячи миль, а у некоторых, лучше всего приспособленных к дрейфу — нескольких тысяч миль. В течениях умеренной зоны дрейф личинок короче (обычно десятки — сотни миль, иногда до тысячи миль), а в течениях, проходящих через Субарктику и Арктику, короче, чем в умеренных водах (обычно десятки или немногие сотни миль).

Одной из причин укорочения дальности дрейфа личинок с возрастом широты служит, очевидно, уменьшение в составе местных фаун числа видов, личинки которых хорошо приспособлены к длительному парению в толще воды (подобно тому, как это наблюдается у голозоопланктона). Другой причиной может быть ухудшение условий существования личинок в планктоне во

время их дрейфа (в частности, вероятно, может иметь значение усиление прессы хищников как следствие большего обилия зоопланктона по мере возрастания широты).

Известные построения Г. Торсона (Thorson, 1961) о сравнительной потенциальной дальности дрейфа личинок различных систематических групп донных беспозвоночных, а также личинок различных морфологических типов, нуждаются в пересмотре, так как в основу их была положена неверная посылка, что все без исключения дрейфующие в течениях личинки на всем протяжении своего дрейфа находятся в одних и тех же водных массах. Явление дрейфа личинок не может быть сведено к простому переносу течениями на расстояние, обусловленное лишь двумя факторами — морфо-биологической приспособленностью личинок к дрейфу и скоростью течения (Милейковский, 1973б). Явление включает в себя и «вертикальную компоненту» — опускание большинства личинок во время дрейфа во все более глубокие слои, иногда в подстилающие течение водные массы, и наличие у некоторых дрейфующих личинок активных вертикальных миграций (суточных и др.). Кроме того, поступательный дрейф личинок в течениях замедляется и сокращается тем, что в пределах течения личинки попадают в различные местные завихрения, а также в различные слои и струи этих течений, которые нередко имеют разное направление и разную скорость. Один из важных факторов, определяющих дальность дрейфа личинок, — продолжительность их пребывания «наплаву» именно в стрессных течениях. Важным фактором является также способность дрейфующих личинок долго не опускаться в подстилающие водные массы, так как при этом они часто попадают в глубинные противотечения и начинают дрейф в обратном направлении, и иногда даже возвращаются к исходным берегам, сделав «петлю» в океане. Длительность и дальность дрейфа личинок в каждом отдельном случае определяется морфо-биологической приспособленностью личинок к дрейфу и абиотическими (гидрологическими) и биотическими условиями их существования во время дрейфа.

Расселение донных беспозвоночных с пелагическим развитием за счет разноса их личинок течениями как вдоль побережий, так и через открытые водные пространства различной ширины — от шельфа к шельфу или от материка к матерiku — представляет собой довольно обычное явление в умеренных, субтропических и тропических водах Мирового океана и служит важным фактором, обуславливающим распределение бентоса.

§ 8. ПТИЦЫ НАД ОКЕАНОМ

Морские птицы занимают несколько обособленное положение среди других морских животных. По существу, они живут на границе двух сред — водной и воздушной; кроме того, в период размножения им нужна суша.

Морские птицы встречаются во всех районах океана, в обоих полушариях они проникают в самые высокие широты. Встречаясь в океане повсеместно, морские птицы стали обязательным звеном прибрежных и пелагических биогеоценозов.

8.1. Эволюция морских птиц

По видовому разнообразию морские птицы уступают наземным. Настоящих морских видов 250—260, что составляет только около 3% от всей орнитофауны Земли. Такое соотношение выглядит несколько неожиданным. Во-первых, морские птицы имеют весьма длительный период эволюции, не очень отличающийся от продолжительности развития сухопутных птиц. Во-вторых, площадь Мирового океана, как известно, более чем в два раза превосходит площадь суши. Относительно небольшое число видов морских птиц, по-видимому, объясняется меньшим разнообразием морских ландшафтов.

Птицы давно освоили водную среду. Достаточно сказать, что почти все известные птицы мелового периода были водными; в их числе морские *Baptornis*, *Hesperornis*, *Ichthyornis*, *Apatornis*. Уже в первой половине третичного периода существовали представители современных отрядов и семейств и даже некоторых современных родов морских птиц (Lambrecht, 1933; Howard, 1950; Дементьев, 1964; и др.).

Как ископаемые, так и все современные морские птицы относятся к нескольким филогенетическим древним ветвям. В настоящее время представители морских птиц есть в четырех отрядах: пингвинообразных (Sphenisciformes, сем. Spheniscidae), трубконосых (Procellariiformes, сем. Diomedidae, альбатросы; Procellariidae, буревестники; Hydrobatidae, качурки; Pelecanoididae, ныряющие буревестники), веслоногих (Pelecaniformes, сем. Fregatidae, фрегаты; Phaethontidae, фаэтоны; Phalacrocoracidae, бакланы; Sulidae, олуши; Pelecanidae, пеликаны) и ржанкообразных (Charadriiformes, сем. Stercorariidae, поморники; Laridae, чайки; Sternidae, крачки; Alcidae, чистиковые).

Освоение птицами водной среды, и в частности морей и океанов, происходило в двух главных направлениях, ведущими моментами при этом были способ передвижения, а также поиск и ловля добычи. Одно направление обусловлено преобладанием адаптаций, связанных с полетом, другое — адаптаций, связанных с плаванием и ныранием. Уже мезозойские морские птицы дают примеры крайних типов приспособлений к обитанию в море. Например, гесперорнис (*Hesperornis*), с его недоразвитыми крыльями отлично нырял и плавал, а ихтиорнис (*Ichthyornis*) — хорошо летал. В современных отрядах и семействах морских птиц две тенденции в развитии и становлении приспособлений, свойственные этим двум экологическим типам, также видны очень четко.

Пингвины и трубконосые, имеющие, по-видимому, общее происхождение, эволюционировали в разных направлениях. В отряде пингвинов нет ни одного летающего вида, все они хорошо плавают (вернее, летают под водой) и ныряют. Трубконосые (исключая ныряющих буревестников), напротив, в совершенстве освоили воздушную среду. В двух других отрядах — веслоногих и ржанкообразных — хорошо представлены оба основных экологических типа. С одной стороны это крачки, чайки (ржанкообразные), фрегаты, фаэтоны, олуши (веслоногие), с другой — чистиковые (ржанкообразные) и бакланы (веслоногие).

Эволюция по указанным направлениям происходила независимо в разных группах птиц. Как результат параллельного развития в сходных условиях, среди морских птиц нередко примеры морфоэкологических типов — аналогов. Например, у ныряющих морских птиц наибольшее распространение получили приспособления для движения под водой с помощью крыльев (в отличие от птиц, обитающих в пресных водах, основным двигателем которых являются ноги). Этот способ передвижения в южном полушарии освоили пингвины, а в северном — их экологические аналоги — чистиковые. Полного сходства здесь, конечно, нет, но в обоих случаях становление этого способа передвижения проходило через аналогичные адаптивные стадии, в процессе которых развитие приспособления к полету под водой происходило в ущерб летным качествам в воздушной среде (Simpson, 1946; Storer, 1960;). Кстати, в южном полушарии такой способ передвижения под водой освоила и небольшая группа трубконосых — ныряющие буревестники. Адаптации к водному образу жизни обусловили их заметное морфологическое сходство с мелкими чистиковыми (Kuroda, 1967).

Несомненно, первоначально птицы освоили прибрежные морские районы, и лишь затем — воды открытого океана. Различные этапы этого процесса отражают современные экологические группировки, особенно хорошо пред-

ставленные в отряде ржанкообразных. Отряд ржанкообразных демонстрирует огромное разнообразие приспособительных форм, от околотовных и прибрежных до настоящих океанических, отличающихся тесными связями с водной средой (Юдин, 1965).

Значительное число видов чаек и крачек тяготеет к рекам и озерам, появляясь на морских побережьях только в период сезонных миграций. В реках и эстуариях Африки, Северной и Южной Америки, а также тропической Азии обитают виды близкого к крачкам семейства водорезов — *Rynchopidae*. В то же время чистиковым, представляющим крайнее звено в ряду специализации ржанкообразных, суша необходима только в период размножения. С реками и озерами связана жизнь и некоторых веслоногих, особенно бакланов. Только для внутренних водоемов характерно близкое к бакланам небольшое семейство змеешеек — *Anhingidae*. Большая часть видов отряда веслоногих обитает в прибрежной морской зоне и их гораздо меньше в открытом океане. В целом достаточно отчетливо видно, что воды открытого океана освоили в основном хорошо летающие птицы. Не случайно больше всего океанических видов есть в отряде трубконосых.

О местах происхождения и эволюции большинства групп морских птиц можно говорить только предположительно. Происхождение пингвинов и трубконосых, вероятно, связано с южной частью Тихого океана и сопредельными водами Южного океана; происхождение веслоногих, чаек и крачек — с районом восточной части моря Тетис; происхождение чистиковых, поморников и, по-видимому, некоторых чаек — с северной частью Тихого океана и Арктикой. И в настоящее время значительная часть видов перечисленных групп тяготеет к указанным районам.

8. 2. Биogeографическая характеристика

Орнитофауну Атлантического океана в основном можно считать производной от орнитофауны Индийского и Тихого океанов. Она менее разнообразна и в эволюционном отношении более молода, как и сам океан. Формообразование здесь, конечно, также имело место, но протекало в основном на уровне дифференциации видов. Поэтому в Атлантическом океане мало эндемичных видов и почти нет эндемичных родов. Исключением можно считать только чистиковых: в северной части Атлантического океана сформировалось несколько родов этого семейства.

О числе видов в семействах морских птиц, а также о количестве гнездящихся видов в различных районах Мирового океана дает представление табл. 7. Но с морем связаны и многие другие водные птицы, а не только настоящие морские виды. В прибрежной зоне проводят значительную часть года гагары, нырковые утки, гаги, кулики и некоторые другие. В период размножения они тяготеют к внутренним водоемам, зато на зимовках и во время миграций во многих прибрежных районах умеренных и арктических широт они нередко численно преобладают над настоящими морскими видами. Впрочем, некоторые из них по существу уже стали чисто морскими. Это относится в первую очередь в гагам, гнездящимся на арктических побережьях материков и островов. Такие виды в экологическом, и в первую очередь в трофическом, отношении тесно связаны с морем.

Распределение морских птиц и их видовой состав в том или ином районе зависят от исторических причин, и во многом определяются особенностями климата и гидрологического режима. Распространение значительной части видов зонально, особенно в гнездовой период. Каждой крупной климатической зоне океана — арктической, северной умеренной, северной субтропической, тропической, южной субтропической, южной умеренной и антарктической — свойственна специфичная орнитофауна.

Таблица 7. Число гнездящихся видов морских птиц в различных районах Мирового океана

Семейство	Арктика	Тихий океан			Атлантический океан			Индийский океан		Южный океан	Всего видов в семействах
		С	Т	Ю	С	Т	Ю	Т	Ю		
Spheniscidae	—	—	2	7	—	—	3	—	3	14	18
Diomedidae	—	3	1	3	—	—	3	—	2	9	13
Procellariidae	1	6	14	29	7	3	10	6	6	24	62
Hydrobatidae	—	10	6	5	4	1	3	—	2	5	21
Pelecanoididae	—	—	1	2	—	—	1	—	—	3	4
Fregatidae	—	—	3	—	—	4	—	3	—	—	5
Phaethontidae	—	1	3	2	1	2	—	3	1	—	3
Phalacrocoracidae	3	6	8	13	4	3	4	7	7	7	28(30)
Sulidae	—	3	5	2	1	3	1	4	2	—	9
Pelecanidae	—	2	3	2	3	1	—	3	1	—	7(8)
Stercorariidae	3	3	—	1	4	—	1	—	1	2	5
Laridae	9	10	5	5	10	1	4	4	3	4	30(45)
Sternidae	1	16	18	13	9	13	6	14	10	4	32(42)
Alcidae	11	18	—	—	5	—	—	—	—	—	22
Всего видов	28	78	69	84	48	31	36	44	38	72	259(287)

Примечание. В скобках указано полное число видов в семействах, включая гнездящихся на внутренних водоемах. С — северная, Т — тропическая, Ю — южная часть океана.

Распространение зональных группировок морских птиц хорошо вписывается в систему океанических биогеографических областей и подобластей. Арктическая и северная умеренная группировки входят в состав фауны Аркто-Бореальной области, северная и южная субтропические, а также тропическая группировки — в состав Тропической области, а южная умеренная и антарктическая — в состав фауны Нотально-Антарктической области.

В пределах Аркто-Бореальной области гнездятся представители 9 семейств птиц. Многочисленнее других характерные в основном для этой области семейства Alcidae, Laridae и Stercorariidae. Здесь гнездятся по несколько видов из семейств Phalacrocoracidae, Procellariidae, Hydrobatidae, Sternidae, по одному виду из семейств Sulidae и Pelecanidae. Характерная черта Аркто-Бореальной области — значительное число свойственных только ей родов, в основном из семейств Alcidae и Laridae (*Xema*, *Rissa*, *Pagophila*, *Plautus*, *Cerpphus*, *Uria*, *Fratercula*, *Lunda*, *Alca* и *Cerorhinca*).

В пределах Тропической области гнездятся представители 12 семейств. Только для этой области или преимущественно для нее характерны семейства Phaethontidae, Fregatidae, Sulidae, Sternidae, Pelecanidae. Значительным числом видов и родов здесь представлены семейства Hydrobatidae, Phalacrocoracidae, отдельные роды сем. Procellariidae; меньшим числом видов — сем. Laridae. В основном на периферии области встречаются отдельные представители семейств Diomedidae, Spheniscidae и Alcidae. В семействах, характерных для этой области или имеющих в ней много представителей, есть значительное число эндемичных родов: *Fregata*, *Sula*, *Phaethon*, *Bulweria*, *Calonectris*, *Halocyptena*, *Anous*, *Gygis*, *Procelsterna*, *Creagrus*, *Nesofregatta*, *Nannopterum* и *Lasosterna*.

Для Нотально-Антарктической области характерны представители 10 семейств, из них наиболее типичны Spheniscidae, Procellariidae, Pelecanoididae,

Diomedidae. Здесь встречается по несколько видов из семейств Hydrobatidae, Phalacrocoracidae, Sternidae, Laridae, Stercorariidae. Эндемичны для области роды пингвинов и трубконосых *Megadyptes*, *Eudypetes*, *Aptenodytes*, *Pygoscelis*, *Phoebastria*, *Garrodia*, *Macronectes*, *Halobaena*, *Daption*, *Thalassoica*, и *Pagodroma*.

По окончании гнездового периода общие черты зонального распространения морских птиц сохраняются, но в меньшей степени, чем во время размножения. Оседлых видов среди морских птиц мало, меньше 10%. У большинства видов область кочевков значительно шире области распространения во время размножения. Некоторые виды совершают трансокеанские миграции.

В итоге в большинстве крупномасштабных зон океана на кочевках наблюдается приблизительно в 1,5—2 раза больше видов, чем число видов, гнездящихся в этих зонах, что хорошо видно при сравнении табл. 7 и 8.

Таблица 8. Число видов морских птиц на кочевках в различных районах Морского океана

Семейство	Арктика	Тихий океан			Атлантический океан			Индийский океан		Южный океан
		С	Т	Ю	С	Т	Ю	Т	Ю	
Spheniscidae	—	—	2	9	—	—	3	—	4	14
Diomedidae	—	3	3	9	—	—	8	—	8	9
Procellariidae	2	22	28	43	12	9	21	10	30	30
Hydrobatidae	—	11	17	11	5	7	6	6	5	5
Pelecanoididae	—	—	1	4	—	—	1	—	1	3
Fregatidae	—	3	3	2	1	4	2	3	2	—
Phaethontidae	—	3	3	3	2	2	2	3	2	—
Phalacrocoracidae	3	6	11	13	4	4	5	8	7	7
Sulidae	—	4	5	5	3	4	1	5	2	—
Pelecanidae	—	2	7	2	4	3	—	5	1	—
Stercorariidae	4	4	5	5	4	3	4	3	4	3
Laridae	10	21	15	10	21	4	6	10	5	4
Sternidae	1	21	27	25	16	19	17	20	18	5
Alcidae	11	19	—	—	6	—	—	—	—	—
Всего видов	31	119	127	141	78	59	76	73	89	80

П р и м е ч а н и е. С — северная, Т — тропическая, Ю — южная часть океана.

8.3. Сезонные миграции

Особенности и размах миграций определяются, с одной стороны, приспособленностью видов к переживанию неблагоприятного или менее благоприятного периода года, с другой — степенью изменчивости условий обитания, особенно изменениями обеспеченности пищей и ее доступности.

Суровее всего и сильнее всего меняются по сезонам условия жизни в Арктике. На зимний период большая часть птиц покидает арктические воды. В Антарктику улетает полярная крачка (*Sterna paradisea*), от северной субтропической зоны до южной умеренной располагаются зимовки поморников (*Stercorarius parasiticus*, *S. pomarinus*, *S. longicaudus*), в тропиках Тихого и Атлантического океанов зимует вилохвостая чайка (*Xema sabinei*). Но

большая часть видов, гнездящихся в Арктике, зимует в смежной умеренной зоне — в северной части Тихого и Атлантического океанов.

В бореальной зоне условия жизни птиц также очень сильно меняются от сезона к сезону, хотя они менее контрастны, чем в Арктике. Гнездящиеся здесь виды в зимний период проникают в тропики, достигают Антарктики, но основная масса кочует в пределах северного полушария.

Во время зимовки за пределы умеренной зоны не выходит подавляющее число чистиковых, хотя некоторые виды этой группы — рогатый тупик (*Cerorhinca monocerata*), атлантический тупик (*Fratercula arctica*), старик (*Synthliboramphus antiquus*), очковый чистик (*Cephus carbo*), топорок (*Lunda cirrhata*) и другие нередко встречаются зимой и в северной субтропической зоне. Как в умеренной, так и в субтропической зонах зимует большая часть чаек. Некоторые из них — обыкновенная моевка (*Rissa tridactyla*), клуша (*Larus fuscus*), серебристая чайка (*Larus argentatus*), тихоокеанская морская чайка (*L. schistisagus*) — часто зимой встречаются как в умеренной, так и в субтропической зонах; другие чайки — чернохвостая (*L. crassirostris*), западная (*L. occidentalis*) — тяготеют к субтропикам, а третьи — серокрылая чайка (*L. glaucescens*), красноногая моевка (*R. brevirostris*) — к умеренным водам.

Трубноносые северной умеренной зоны (глухыш *Fulmarus glacialis*, серая качурка *Oceanodroma furcata*) в основном также зимуют в пределах умеренной и субтропической зон; часть видов (северная качурка *O. leucorhoa*, британская качурка *Hydrobates pelagicus*, обыкновенный буревестник *Puffinus puffinus*) зимой проникает (залетает) в тропические воды. Таким образом, морские птицы, гнездящиеся в бореальной зоне, зимой используют для кочевек все зоны океана.

Морские птицы северной субтропической зоны для сезонных кочевок используют в основном смежные зоны. Зимой они частично остаются в субтропической зоне и весьма обычны в тропических водах. Массовых миграций южнее экватора они, как правило, не совершают. Правда, миграции отдельных видов бывают очень далекими. Так, качурки *O. monorhis* и *O. matsudairae*, а также пестролицый буревестник (*Calonectris leucomelas*) из вод, омывающих берега Японии, регулярно мигрируют в тропические воды Индийского океана. Из субтропических птиц только северотихоокеанские альбатросы — темноспинный (*Diomedea immutabilis*) и черноногий (*D. nigripes*) регулярно кочуют в зимний период в умеренных водах. Первый из этих видов всю зиму довольно многочислен даже у Алеутских островов. Летом, когда в умеренных водах сильно увеличивается количество планктона, в южные районы умеренной зоны также проникают субтропические виды буревестников и качурок.

Гидрологические и биологические сезонные изменения в тропической зоне выражены слабо, если исключить районы муссонного климата и районы апвеллингов. Тропические птицы не совершают значительных сезонных перемещений с запада на восток и с востока на запад. Но многие виды летом расширяют область кочевок в смежные субтропические зоны — до 30—40° широты в обоих полушариях. Так кочуют буревестники, тайфунники, крачки, олуши, фрегаты, фазаны и др. Исключая отдельные оседлые виды, большинство тропических морских птиц совершают кочевки различной протяженности в широтном направлении.

Важное отличие тропических районов состоит в том, что здесь нет синхронных для всей зоны изменений условий жизни. В любой сезон, когда в одних районах складываются благоприятные кормовые условия для птиц, в других концентрация кормовых организмов уменьшается. Например, в западной части Аравийского моря обильное развитие планктона, вызванное подъемом вод, наступает летом при юго-западном муссоне, а в восточной части моря — зимой, при северо-восточном муссоне. Птицы в тропиках посте-

пенно перекечевывают из одного продуктивного района в другой. Для откорма птиц исключительное значение имеют обширные районы подъема вод на восточных окраинах океанов, в зоне экваториальной дивергенции, а также локальные области подъема вод, формирующиеся в открытом океане, в районах океанических островов и архипелагов.

В других зонах сезонные явления в жизни птиц выражены резко. Уже в южной субтропической зоне амплитуда биологических сезонных изменений, и в том числе амплитуда обеспеченности птиц кормом, т. е. обилия в поверхностных слоях планктона и рыбы, почти достигает уровня, свойственного умеренным широтам.

Целый ряд южных субтропических трубконосых совершают перелеты на север через экватор. Некоторые из них достигают северной умеренной зоны: тайфунники Штейнегера (*Pterodroma longirostris*), Кука (*P. cooki*), Пила (*P. inexpectata*), Соландера (*P. solandri*), буревестники Буллера (*Puffinus bulleri*), розовоногий (*P. creatopus*), бледноногий (*P. carneipes*). Много южных субтропических птиц зимует в тропиках, а также остается в пределах своей зоны. Летом отдельные виды птиц, гнездящиеся в южной субтропической зоне, проникают в воды Южного океана.

Еще сильнее выражены сезонные колебания условий жизни птиц в южной умеренной зоне. Характер сезонных изменений планктона в этой зоне во многом похож на сезоны в планктоне северной умеренной зоны. Количество планктона здесь в поверхностных слоях летом бывает на порядок больше, чем зимой. Как и в южной субтропической зоне, это привело к формированию у ряда видов планктоноядных трубконосых птиц перелетов через экватор в северную умеренную зону. Так мигрируют буревестник серый (*P. griseus*), тонкоклювый (*P. tenuirostris*), большой (*P. gravis*), тайфунник Пила (*P. inexpectata*), качурка Вильсона (*O. oceanites*). Многие виды южной умеренной зоны кочуют в зимний период в субтропических водах, а некоторые — в тропических. Очень характерны для птиц этой зоны, особенно альбатросов, миграции через Южный океан в системе течения Западных ветров. Летом большое количество неполовозрелых альбатросов и буревестников мигрирует в Антарктику до кромки льдов. Таким образом, морские птицы, гнездящиеся в южной умеренной зоне, используют для кочевок почти все климатические зоны океана.

Миграции большой протяженности есть и у некоторых антарктических морских птиц. На север до бореальной зоны проникают качурка Вильсона и южнополярный поморник (*Stercorarius maccormicki*). Большинство антарктических трубконосых на кочевках обычны или многочисленны в соседней южной умеренной зоне, а некоторые, например, капский голубь (*Daption capensis*) и гигантский буревестник (*Macronectes giganteus*) зимой достигают южной части тропической зоны. Среди птиц южного полушария сезонные миграции самой небольшой протяженности совершают пингвины.

Сравнение особенностей сезонных перемещений птиц в различных климатических зонах Мирового океана хорошо показывает, что в целом размах миграций увеличивается с возрастанием широты в связи с усилением контрастности сезонов, т. е. усилением сезонных изменений (климата, гидрологического режима, обеспеченности пищей). Во всех зонах преобладают кочевые птицы. Особенно много их, не менее 90%, в тропической зоне. По мере движения от экватора на юг и север увеличивается процент перелетных и перелетно-кочевых птиц.

Во всех зонах, за исключением тропической, климатические и кормовые условия обитания птиц наиболее благоприятны в весенне-летний период. В это время размножается большая часть видов. В крайних северных и южных районах в связи с коротким летом сроки выведения потомства очень сжаты. В более низких широтах размножение сильнее растянуто, часть

видов гнездится и в зимний период. В тропиках размножение происходит круглогодично, при этом в одних районах преобладает гнездование в летний, а в других — в зимний период.

Из всех изменений среды, определяющих характер и масштабы миграций, важнее всего изменения обеспеченности пищей и ее доступности. Обеспеченность пищей зависит главным образом от сезонных изменений численности морских беспозвоночных и рыб в поверхностных слоях и на малых глубинах. В этом смысле исключительное значение имеют сезонные вертикальные миграции планктона и рыб, четко выраженные в умеренных и высоких широтах. Уход планктона и рыб зимой на большую глубину уменьшает обеспеченность птиц пищей. Изменения кормовой базы сильнее всего сказываются на видах, добывающих пищу в поверхностном слое моря. Протяженность миграций таких птиц (особенно трубконосых) достигает многих тысяч миль. Виды, способные добывать пищу на разной глубине, меньше зависят от сезонных изменений обилия пищи. Такие виды (чистиковые, бакланы, пингвины) совершают миграции меньшей протяженности.

8.4. Экологические группировки морской орнитофауны

Распространение и распределение птиц в океане контролируется комплексом факторов, самые общие черты того и другого, как показано выше, определяются климатической зональностью. При этом решающее значение имеет температура. Подтверждением исключительного значения температуры воды и воздуха для зонального распространения видов и групп птиц является конфигурация ареалов. Там, где теплые течения направлены в сторону высоких широт (Гольфстрим, Күросио, Восточно-Австралийское и др.), в том же направлении сдвигаются границы распространения. Напротив, по направлению к экватору сдвигаются границы вслед за холодными течениями (Перуанским, Калифорнийским и другими). Классическим примером может служить распространение птиц в районе Перуанского течения. Здесь до приэкваториальных широт гнездятся представители таких южных групп, как пингвины, ныряющие буревестники и альбатросы. С другой стороны, настоящие тропические птицы — фрегаты и фазтоны — гнездятся здесь лишь немного южнее экватора. В юго-западной части Тихого океана пингвины и ныряющие буревестники гнездятся приблизительно до 35° ю. ш., а южная граница гнездования фазтонов и фрегатов опускается до 25° — 30° ю. ш.

На распределение птиц в пределах каждой климатической зоны накладывают отпечаток течения и распределение кормовых организмов. Различные океанические и прибрежные водные массы явились предпосылкой формирования соответствующих группировок птиц. Для них, по-видимому, может быть использована терминология, применяемая К. В. Беклемишевым (1969) для планктонных организмов: неритические, дальне-неритические и океанические.

К прибрежной или неритической группе морских птиц относится большая часть бакланов, некоторые виды чаек, крачек, пингвинов, по-видимому, отдельные чистиковые. Прибрежными водами ограничено также распространение полуморских птиц — нырковых уток, гагар, водорезов. Неритические птицы живут в узкой, не более 4—5 миль прибрежной зоне, вдоль побережий проходят и их миграции. Неритические птицы шире всего распространены и очень многочисленны в северном полушарии, особенно в Аркто-Бореальной области.

К дальне-неритическим видам относятся поморники, ныряющие буревестники, большая часть чистиковых, морских чаек, крачек, пингвинов, олуш, фрегатов. Область распространения дальне-неритических видов шире, она охватывает весь шельф с сопредельными глубоководными районами. Дальне-

неритические виды широко распространены и многочисленны в районах с хорошо развитыми мелководьями. Это объясняет обилие и широкое распространение таких видов в северном полушарии, а точнее в Аркто-Бореальной области. В зимний период в северных частях Тихого и Атлантического океанов дальне-неритические птицы встречаются на расстоянии нескольких сот и даже тысяч миль от побережий. В южном полушарии, где шельф в среднем уже, распространение дальне-неритических птиц не такое широкое. К дальне-неритической группе могут быть причислены и птицы, распространение которых связано со льдами: белая чайка (*Pagophila eburnea*), снежный буревестник (*Pagodroma nivea*), антарктические виды пингвинов — императорский (*Aptenodytes forsteri*), Адели (*Pygoscelis adeliae*).

И в неритической и в дальне-неритической группах птиц преобладают ныряющие виды, как правило, с высокой численностью особей.

Представители океанической группировки есть только в некоторых семействах. Только океаническими видами представлены семейства альбатросов и качурок; в основном океаническими — семейство буревестников и, по-видимому, фазанов. Есть океанические виды в семействе крачек. Область распространения океанических птиц включает, по существу, весь Мировой океан за исключением прибрежной зоны. Впрочем, в районах, где шельф очень узкий и большие глубины подходят близко к берегу, океанические птицы встречаются непосредственно у побережий.

Океаническая группа включает только птиц, которые добывают пищу в поверхностных слоях. Все они хорошо летают и в поисках пищи постоянно обследуют большие пространства. Шире всего океаническая группировка распространена в южном полушарии, где слабо развиты шельфовые зоны. Самое большое разнообразие океанических видов также наблюдается в южном полушарии.

Рассматриваемые группировки морских птиц отличаются не только распространением и морфо-экологическими адаптациями для поиска и добычи пищи. Можно назвать также некоторые особенности в характере размножения. У птиц океанической группы половое созревание наступает в среднем заметно позднее, дольше у них и гнездовой период (табл. 9)

Таблица 9. Длительность инкубационного и птенцового периодов (недели) и возраст первого размножения (годы) в различных семействах морских птиц (Lack, 1967, с сокращениями)

Семейство	Инкубационный период	Птенцовый период	Возраст первого размножения	Семейство	Инкубационный период	Птенцовый период	Возраст первого размножения
Laridae	3	4	3	Hydrobatidae	6	9	3
Stercorariidae	4	8	3	Sulidae	6	13—19	5
Sternidae	3	4—5	3	Procellariidae	7,5	10—14	5—6
Phalacrocoracidae	4	7—8	3	Diomedidae	9—11	21—29	8—11
Alcidae	4—6	7	3				

Тяготение различных видов и группировок птиц к открытым или прибрежным районам океана объясняется, по всей вероятности, комплексным влиянием ряда факторов. Особенно нужно подчеркнуть роль распределения, состава и обилия кормовой базы, а также условий добычи пищи в прибрежных и океанических водах. Эти факторы имели первостепенное значение при формировании морфоэкологических типов морских птиц в прошлом и в формировании сообществ птиц в различных районах океана в настоящее время.

Вообще влияние состава кормовой базы на количественное соотношение различных типов птиц в сообществах хорошо видно при анализе состава орнитофауны любого достаточно изученного района. В Перуанском районе, где очень высокую численность имеют мелкие пелагические рыбы, больше всего рыбоядных птиц (веслоногих). В Южном океане, где основу кормовой базы составляет планктон, преобладают планктоядные птицы (трубноносые, пингвины). В северных частях Тихого и Атлантического океанов обилён планктон, много рыбы, богато развита донная фауна литорали и обширных шельфов. Здесь высока численность планктоядных (мелких чистиковых и трубконосых), рыбоядных (средних и крупных чистиковых, бакланов), бентоядных (нырковых уток, гаг) и всеядных (чаек) птиц.

Отечественные биологические исследования в Мировом океане в последние десятилетия проводятся с учетом представлений о биологической структуре океана (Зенкевич, 1948; Богоров, Зенкевич, 1966). Особенности биологической структуры океана определяются законами биологического продуцирования, зональностью распределения климатических и океанографических характеристик и явлений. Известные в настоящее время особенности биологии, видового состава в различных районах, географического распространения, распределения, сезонных миграций морских птиц, определяемые климатической, географической и биологической зональностью, можно расценивать как один из компонентов биологической структуры океана.

8.5. Количественное распределение

Плотность популяций морских птиц в целом также подчинена широтной зональности. По значениям показателей биологической продукции основные ландшафтные зоны океана объединяются в три группы (Зенкевич, 1970). Как правило, высокопродуктивными следует считать сообщества нижней Арктики, Антарктики, северных и южных умеренных широт, а также прибрежных участков и коралловых рифов в тропических широтах. Уровень продукции сообществ открытого океана в умеренных широтах и сообществ экваториальных течений можно считать средним. В открытых районах тропических и субтропических широт уровень биологической продукции низкий.

Количественное распределение птиц в общих чертах соответствует данной градации зон. В Тихом океане высокая численность птиц наблюдается в дальневосточных морях, включая сопредельные воды открытого океана, а также у Тихоокеанского побережья Северной Америки, в Чилийско-Перуанском, Австрало-Новозеландском районах и в районах многочисленных коралловых островов, расположенных на западе в центральной части океана. В Атлантическом океане птиц больше всего в его северной части и в сопредельных водах Арктики, а также в южной части океана у побережья Африки, Южной Америки, о-вов Тристан-да-Кунья и Гоф. В Индийском океане птиц много в Аравийском море, у берегов Австралии и у коралловых островов и архипелагов. В Южном океане птицы очень многочисленны в зоне антарктической дивергенции, у кромки льдов и поблизости от многочисленных островов. Во всех океанах плотность популяций птиц, как правило, значительно уменьшается в открытых водах. Реже всего птицы встречаются в открытых водах тропических и субтропических широт, известных как области с минимальной биологической продукцией. В целом можно констатировать, что численность морских птиц (в пересчете на единицу площади) в умеренных водах в среднем в 20—30 раз выше, чем в тропических и субтропических, также различается численность птиц в прибрежных и океанических водах. Численность птиц в самых продуктивных (особенно в прибрежных) районах обычно составляет от нескольких десятков до нескольких сот (редко тысяч) на квадратный кило-

метр. В бедных жизнью океанических водах тропиков и субтропиков одна птица нередко приходится на десятки квадратных километров.

Морские птицы до сих пор остаются недостаточно изученной группой животных. В дальнейшем изучении нуждаются многие вопросы их биологии, экологии, систематики, структуры популяций, происхождения, морфо-экологических адаптаций и т. д. Особое место занимает изучение места и роли птиц в морских и океанических биогеоценозах. Для этого необходимо хорошо знать численность птиц, состав и величину их рационов. Такие работы проводились и проводятся во многих районах. Определялась численность отдельных видов, количество птиц в том или ином районе океана и количество потребляемой ими пищи (Успенский, 1959; Головкин, 1963; Jordan, 1967; и мн. др.). Имеющиеся данные говорят о том, что численность морских птиц может быть высокой, поэтому их роль в биологическом балансе моря должна быть достаточно заметной.

По-видимому, в Мировом океане живет несколько миллиардов птиц. Принято считать, что на земном шаре около 100 миллиардов птиц (Fisher, Peterson, 1964). На долю морских птиц по числу видов приходится около 3%. Если предположить, что численность сухопутных и морских видов в среднем сопоставима, нужно признать, что в Мировом океане около 3 млрд. птиц. Примерно такое же число получено на основании визуальных учетов численности птиц в море (Шунтов, 1972). Ясно, что для конкретных расчетов биогеоценотической роли птиц нужны более точные сведения и в первую очередь по отдельным локальным районам с учетом сезонных и многолетних колебаний.

Значение птиц в биогеоценозах, конечно, не ограничивается только их ролью как потребителей других морских животных. Морские птицы — это одно из звеньев круговорота органического вещества в океане, при этом в местах скопления птицы, удобряя воды экскрементами, повышают их продукцию и ускоряют круговорот (Головкин, 1972).

Глава III

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНИ В ОКЕАНЕ

ПЕЛАГИАЛЬ

§ 1. ФИТОПЛАНКТОН

В этом разделе рассматриваются географические особенности вертикального распределения фитопланктона, свойственные районам крупного масштаба, а также особенности его распределения в пределах биотопа (Семина, 1974, 1976). С этой точки зрения вертикальное распределение фитопланктона прежде другими авторами не обсуждалось.

Планктонные водоросли (в том числе иногда и с протоплазмой) встречаются во всей толще вод, но совершенно ясно, что фотосинтезирующие организмы на больших глубинах жить и размножаться не могут. Рассматривая вертикальное распределение фитопланктона в океане, необходимо различать два слоя — верхний, до глубины нижней границы основного пикноклина (биотоп фитоцена) и нижний — от нижней границы основного пикноклина до дна — слой глубже биотопа фитоцена. Биотоп фитоцена населен жизнедеятельными клетками, продуцирующими органическое вещество. Толща вод, лежащая глубже, содержит водоросли, не участвующие в создании первичной продукции.

К фитопланктону применимы понятия «средней плотности» и «экологической плотности» числа особей или биомассы, введенные Одумом (1975). Средняя плотность — это число особей или биомасса на единицу всего пространства, в применении к фитопланктону — на единицу объема воды от поверхности до дна. Экологическая плотность — это число особей или биомасса на единицу заселенного пространства, т. е. единицу доступной площади или объема, которые фактически могут быть заняты популяциями, в применении к фитопланктону — на единицу объема воды в биотопе, т. е. до глубины нижней границы основного пикноклина. Заселенное фитопланктоном пространство может быть и меньше. В слое воды от нижней границы основного пикноклина и глубже может быть определена плотность псевдопопуляций фитоцена.

Все три упомянутые величины представляют интерес с разных точек зрения. Особенно важна плотность популяций в биотопе. Именно эта плотность определяет жизнь организмов, относящихся к более высоким трофическим уровням. Экологическая плотность определяет и среднюю плотность и плотность псевдопопуляций за пределами биотопа.

Плотность псевдопопуляций важна для потребителей фитопланктона в глубоких слоях воды и на дне. При оценке продуктивности вод особенно важно учитывать экологическую плотность популяций в биотопе или в слое, близком по толщине к слою биотопа.

Нижней границей биотопа фитоцена в океане за пределами малых глубин служит основной пикноклин (постоянный, не сезонный, слой скачка плотности, Семина, 1966, 1967, 1972, 1974). Сравнение вертикального распределения фитопланктона с глубиной нижней границы биотопа показывает следующее. Почти всюду в океане (кроме очень бедных участков) можно выде-

лить более богатый фитопланктоном верхний слой воды. Он выделяется тем легче, чем большая толща вод и с большей подробностью обследована¹. Распределение фитопланктона по глубине почти никогда не бывает равномерным, обычно более богатые слои чередуются с более бедными. Может оказаться, что бедные горизонты верхнего слоя по количеству фитопланктона сравнимы с его количеством в более глубоких слоях. В то же время, обогащенные горизонты верхнего слоя по количеству фитопланктона обычно гораздо богаче тех скоплений, которые бывают глубже основного пикноклина, особенно на больших глубинах.

Слой, в котором наблюдаются особенно плотные скопления фитопланктона, — это трофогенный слой (Naumann, 1931). Его нижняя граница лежит на самом нижнем богатом горизонте, глубже которого на данной станции такого обилия фитопланктона уже нет. Экологическая плотность популяции (плотность в биотопе) выше, чем плотность псевдопопуляции в слоях глубже основного пикноклина.

Толщина трофогенного слоя в океане может изменяться в довольно широких пределах от очень тонкого приповерхностного слоя (по-видимому, меньше 5 м) до 200 м. Глубина положения основного пикноклина в Тихом океане изменяется от 10 до 250 м. Средняя толщина трофогенного слоя в районах, различающихся по количеству фитопланктона, соответствует средней глубине положения основного пикноклина (табл. 1). Соответствие между толщиной трофогенного слоя и глубиной положения основного пикноклина показано на рис. 1. На этом рисунке показано распределение клеток в юго-восточной части тропической зоны Атлантического океана в районе 8° ю. ш. — 17° ю. ш., от берегов Африки до нулевого меридиана. Максимальное число

Таблица 1. Средняя глубина трофогенного слоя и средняя глубина верхней и нижней границ основного пикноклина в Тихом океане и юго-восточной части Атлантики (Семина, 1976)

Район	Число станций	Толщина трофогенного слоя, м	Верхняя и нижняя граница основного пикноклина, м
Тихий океан			
Субарктический (весна)	23	Не меньше 80 *	91—122
Северный субтропический (центральная часть)	8	147	106—122
Южный субтропический	20	97	96—125
Восточный экваториальный	15	50	33—52
Центральный экваториальный	24	87	111—136
Атлантический океан (юго-восточная часть)	67	34	24—44

* Глубже 100 м наблюдений не было.

клеток на отдельных горизонтах на этих станциях колебалось от 10^2 до 10^5 кл./л. За трофогенный слой здесь принят такой слой, в котором на каждом горизонте содержится не меньше 20% числа клеток от их максимальной концентрации. На 11 станциях из 14 трофогенный слой ограничен основным пикноклином. Только на бедных станциях 111, 126 и 139, где максимальное число клеток было не больше 10^2 — 10^3 кл./л, трофогенный слой не совпадает с основным пикноклином. Трофогенный слой можно выделять и по опубликованным данным. Так, в Субантарктике, судя по рисункам, приведенным в работе

¹ Представительность выборки тоже имеет значение.

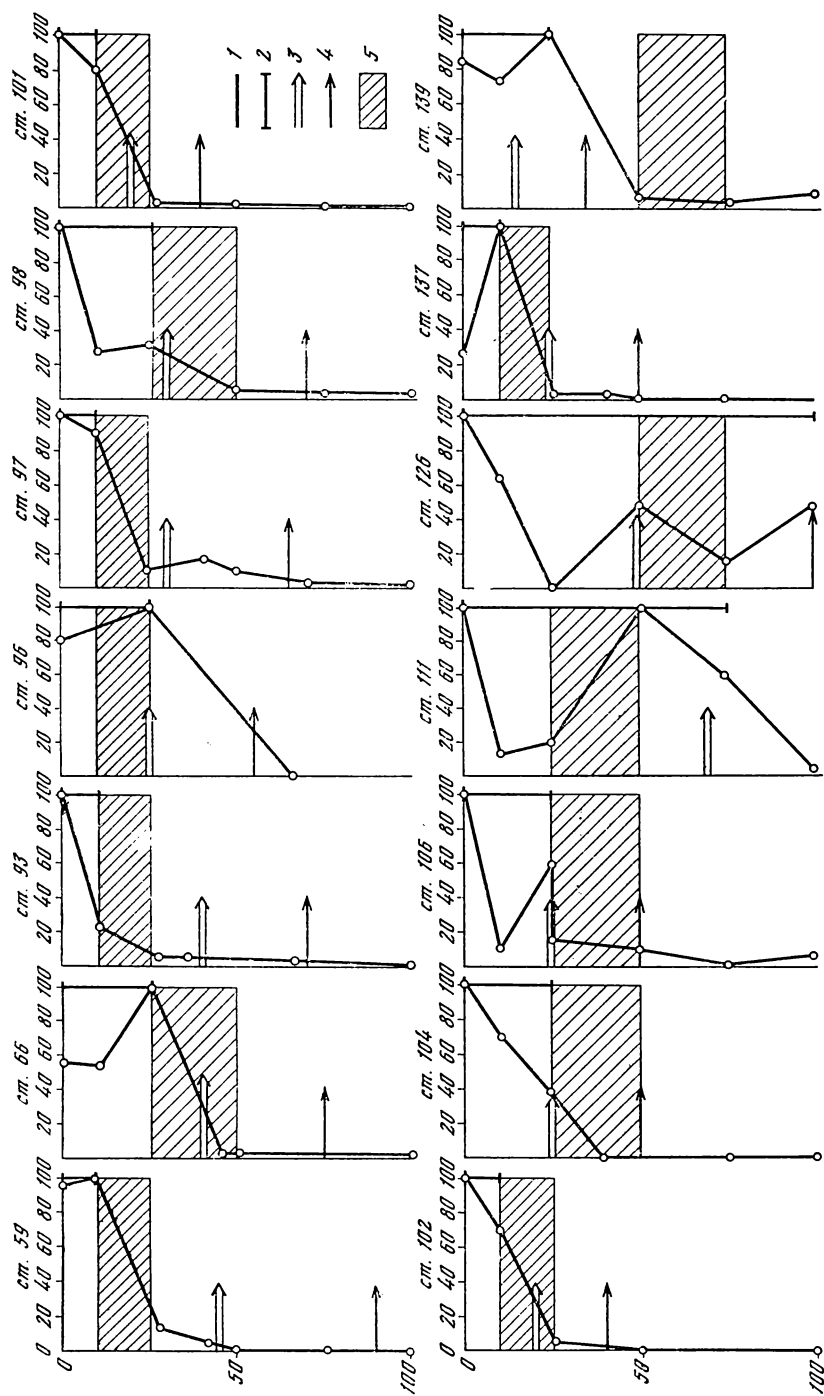


Рис. 1. Распределение фитопланктона в юго-восточной части тропической зоны Атлантического океана. За 100% принято число клеток, максимальное для каждой станции. 4 — глубина компенсационной точки (изолюма 1% от освещенности на поверхности); 5 — основной пик оклин на поверхности; 3 — глубина изолюмы 10% освещенности (от освещенности на поверхности); 2 — толщина трофического слоя; 1 — фитопланктон;

Гасле (Hasle, 1969), трофогенный слой имеет толщину около 90 м и его нижняя граница тоже близка к глубине положения основного пикноклина. В Тихом океане на четырех полигонах вдоль экватора (с 97 до 155° з. д.) видно, как увеличивается толщина трофогенного слоя с востока на запад с 35 до 50—80 м в соответствии с увеличением глубины верхней границы основного пикноклина (Сорокин и др., 1975).

Толщина трофогенного слоя в океане в среднем уменьшается по направлению от открытого океана к берегам, так как глубина основного пикноклина меньше в прибрежных районах. В тех районах, в которых происходят сезонные изменения стратификации вод в биотопе, т. е. возникают сезонные слои скачков температуры или солености, трофогенный слой в период существования таких скачков обычно ограничен глубиной их положения.

Лишь изредка трофогенный слой равномерно обогащен фитопланктоном, чаще всего более богатые горизонты чередуются с более бедными. Численность клеток на богатых и бедных горизонтах обычно различается в несколько раз. В пределах трофогенного слоя может быть от одного до трех, изредка до четырех максимумов численности клеток, если за максимум принять всякий положительный экстремум на кривой, описывающей распределение численности клеток по глубине (см. рис. 1).

Богатые слои могут быть тонкими и занимать несколько метров по глубине, могут они быть довольно большими и простираются на десятки метров. Широко распространенный способ сбора проб батометром на стандартных горизонтах не всегда отражает существование узких слоев. Наиболее полная картина вертикального распределения фитопланктона получается при прицельных сборах проб, сделанных после предварительной оценки самописцами *in situ* таких характеристик, как температура воды, свечение, прозрачность, флуоресценция хлорофилла. Распределение этих характеристик по глубине помогает установить места скопления фитопланктона. Иногда обнаруживается, что скопления клеток занимают очень узкие слои. Так, Стрикленд (Strickland, 1968) вблизи Калифорнии предварительно установив вертикальное распределение флуоресценции *in situ*, нашел слой толщиной всего 3 м, богатый *Skeletonema costatum*. Слой толщиной несколько метров при прицельных сборах проб обнаружены на западе и на востоке Тихого океана (Виноградов и др., 1971; Семина, 1974; Сорокин и др., 1975). Исследования, во время которых применялся метод прицельного сбора проб, пока немного. Несмотря на указанные недостатки сборов по стандартным горизонтам, такие сборы позволяют выявить особенности распределения фитопланктона по глубине, свойственные всему океану и районам крупного масштаба.]

В пределах биотопа максимумы численности клеток могут располагаться на любой глубине. Так, по сведениям Кавамуры (Kawamura, 1967), рассмотревшего положение максимумов от 90° с. ш. до 70° ю. ш. по 25 работам разных авторов, максимумы могут встречаться на любой глубине от поверхности до глубины 100 м (скопления глубже 100 м Кавамура не рассматривал).

По отношению к нижней границе биотопа скопления могут быть расположены по-разному. Максимумы могут встречаться на любом горизонте в толще биотопа, в том числе часто встречаются в основном пикноклине. Чем выше расположен основной пикноклин, тем чаще наблюдаются в нем максимумы численности клеток.

Скопления в основном пикноклине бывают как в районах, где градиент плотности большой, так и в районах с небольшим градиентом плотности в основном пикноклине. Скопления эти выражены резче всего в продуктивных районах тропической зоны при резком градиенте плотности в основном пикноклине и неглубоком его положении. На 231 станции, исследованной в этом

Таблица 2. Среднее отношение максимальной численности клеток в основном пикноклине (А) к максимальной численности клеток на горизонтах выше основного пикноклина (Б) и глубже основного пикноклина (В) в юго-восточной части тропической зоны Атлантического океана (Семина, 1976)

Глубина основного пикноклина, м	Число станций	А : Б	А : В	Глубина основного пикноклина, м	Число станций	А : Б	А : В
0—10	10	—	100 : 1	50—75	14	6 : 1	30 : 1
10—25	16	—	20 : 1	75—100	5	1 : 3	—
25—50	26	1 : 7	17 : 1				

отношении, скопления в основном пикноклине в Тихом и Атлантическом океанах обнаружены на 70% станций.

Скопления в основном пикноклине по численности клеток могут быть больше, чем выше расположенные максимумы, а могут быть и меньше них, особенно при глубоко расположенном основном пикноклине. Вместе с тем максимумы в основном пикноклине, как правило, больше небольших максимумов, лежащих на большей глубине. Это можно показать на примере юго-восточной части тропической зоны Атлантического океана (табл. 2).

Вертикальное распределение фитопланктона в пределах биотопа зависит от таких факторов, как устойчивость водных слоев, градиент плотности в основном пикноклине, наличие или отсутствие сезонного слоя скачка плотности, концентрация биогенных элементов, освещенность, а также турбулентный обмен с нижними слоями воды, скорость вертикального подъема или опускания вод, горизонтальный перенос течениями. Выедание клеток зоопланктоном и оседание клеток тоже отражаются на вертикальном распределении фитопланктона.

В высоких и умеренных широтах основной пикноклин располагается глубоко. На севере Тихого океана он расположен на 90—120 м. В этих районах весной после зимней конвекции при интенсивном еще перемешивании вод и большой концентрации биогенных элементов в пределах биотопа часто встречается равномерное распределение фитопланктона. Весной происходит быстрый переход к неравномерному распределению фитопланктона, связанный с увеличением устойчивости вод в пределах биотопа и формированием сезонного слоя скачка плотности. Иногда неравномерное распределение может быть и при полной или почти полной изотермии и изогалинности (Кузьмина, 1959; Семина, 1959, 1974; Kawamura, 1967; Ryther, Hulburt, 1960). Весной наблюдаются небольшие скопления клеток в основном пикноклине, несмотря на небольшой градиент плотности в нем.

После возникновения сезонного слоя скачка плотности весной и летом распределение фитопланктона по глубине обычно очень неравномерно, с максимумом в слое скачка. В это время в верхней части биотопа возникает недостаток биогенных элементов, а под скачком плотности недостаточно света. В сезонном скачке плотности водоросли получают больше биогенных элементов и развиваются в большем количестве. Под скачком плотности из-за недостатка света водорослей немного. Трофогенный слой в это время тоньше, чем весной, так как он ограничен глубиной сезонного слоя скачка плотности. Таким образом, биотоп в это время года разделен на верхнюю и нижнюю части.

Так как очень часто глубже сезонного слоя скачка плотности не происходит увеличения продукции фитопланктона, то, следовательно, экологическая плотность популяций в это время года может быть определена только в слое от нижней границы сезонного скачка плотности до поверхности океа-

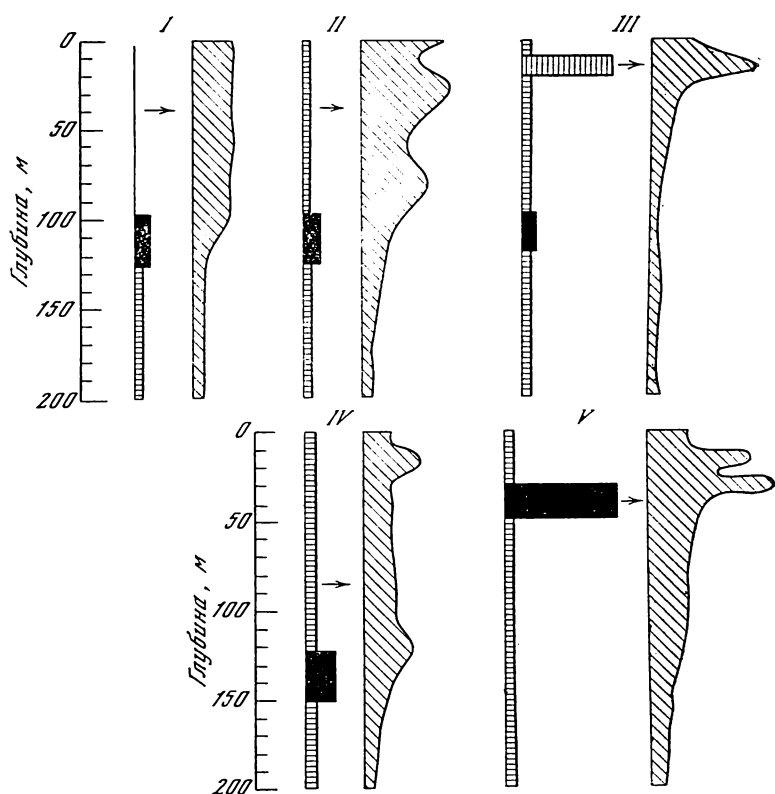


Рис. 2. Схема вертикального распределения фитопланктона (по Семиной, 1974)

Субарктический район Тихого океана: I — ранняя весна; II — поздняя весна; III — лето; субтропические районы (IV) и восточноекваториальный район (V). Справа на каждом рисунке показано распределение фитопланктона, слева — устойчивость вод в биотопе. Черным выделен основной пикноклин, сезонный скачок выделен вертикальной штриховкой, стрелками показана глубина положения компенсационной точки

на. В слое между сезонным скачком плотности и основным пикноклином находятся популяции, зависящие от популяций водорослей, живущих над сезонным скачком плотности.

После разрушения сезонного слоя скачка плотности осенью распределение фитопланктона становится более равномерным (Ohwada, 1972). В это время восстанавливается состояние, сходное с весенним, и зависящие популяции могут быть вовлечены в продукционный процесс. Таким образом, в морях высоких и умеренных широт происходят сезонные изменения вертикального распределения фитопланктона, связанные с использованием всего биотопа или только его верхней части (рис. 2).

В тропической зоне океанов весь год сохраняется большая устойчивость водных слоев в пределах биотопа фитопланктона. Концентрация биогенных элементов, за исключением зон подъема вод, в пределах биотопа мала и возрастает в разной степени на глубине основного пикноклина. Освещенность в верхней части биотопа в течение всего года достаточна для развития фитопланктона. В нижней части биотопа освещенность при глубоко расположенном основном пикноклине может быть недостаточна для интенсивного деления клеток.

Для понимания природы образования скоплений фитопланктона в тропической зоне важно соотношение глубины положения основного пикноклина

и глубины положения компенсационной точки¹. В Тихом океане на востоке экваториального района компенсационная точка расположена на 20—50 м глубже основного пикноклина. В субтропических районах и вблизи берегов компенсационная точка расположена на глубине основного пикноклина, а в центральных частях этих районов она находится на 50—100 м выше него.

Основные скопления фитопланктона в тропической зоне образуются, как правило, в пределах биотопа независимо от того, насколько нижняя граница биотопа не совпадает с нижней границей эвфотической зоны (т. е. глубиной положения компенсационной точки). Скопления в пределах биотопа не зависят от того, располагается ли компенсационная точка на глубине основного пикноклина или она расположена ниже или выше него. На рис. 1 видно, что все скопления клеток (больше 20% от максимального их числа для каждой станции) на всех станциях, кроме самых бедных (ст. 111, 126), на которых максимальная численность клеток была не больше 10^2 кл/л, располагались в пределах биотопа. При этом толщина эвфотической зоны часто была больше, чем толщина биотопа. Интенсивнее всего использовалась только верхняя половина эвфотической зоны с освещенностью выше 10% от поверхностной освещенности. Такое неполное использование эвфотической зоны характерно и для восточной части экваториального района Тихого океана. Скопления клеток в местах, подобных только что рассмотренному, образованы жизнедеятельными клетками, способными размножаться в наилучших для данного места условиях минерального питания и при достаточной освещенности. Известно, что способность клеток к парению возрастает при улучшении условий минерального питания и при увеличении плотности воды. Все это определяет здесь образование скоплений в основном пикноклине.

При увеличении толщины биотопа, т. е. при глубоком залегании основного пикноклина, условия освещения в нем делаются все хуже. На больших акваториях тропической зоны Тихого океана глубина основного пикноклина близка к глубине компенсационной точки. В центральных частях субтропических районов и местами в экваториальных районах толщина эвфотической зоны может быть меньше, чем глубина основного пикноклина. Скопления водорослей в основном пикноклине бывают и в этих местах. Они образованы главным образом клетками, опустившимися сверху и не способными к размножению. Возможно также, что в таких местах происходит медленное размножение клеток, адаптировавшихся к низкой освещенности.

В пределах биотопа скопления встречаются на любых глубинах, вплоть до нижней границы основного пикноклина. Чем толще биотоп, тем на большую глубину распределяются скопления клеток. Так, на востоке тропической зоны Тихого океана наибольшая частота встречаемости максимумов численности фитопланктона (80%) приурочена к глубине 20—35 м (при средней глубине основного пикноклина 43 м). При большой глубине основного пикноклина (100 м и более) частота встречаемости максимумов более равномерно распределяется по биотопу до глубины 100 м и более.

В богатых районах при неглубоком залегании основного пикноклина неравномерность вертикального распределения фитопланктона в пределах биотопа обычно больше, чем при глубоко расположенном основном пикноклине и бедном планктоне (рис. 1).

Как уже говорилось, вертикальное распределение фитопланктона может зависеть не только от условий, меняющихся в пределах биотопа по вертикали, но также и от условий, изменяющихся от одного района к другому. Например, в бедном олиготрофном районе тропической Атлантики (16° с. ш., 32° з. д.) равномерное в марте-апреле распределение фитопланктона смени-

¹ За компенсационную точку принимается освещенность, при которой продукция органического вещества в результате фотосинтеза равна тратам на дыхание.

лось в июле-августе неравномерным (с максимумом в верхней части биотопа) (Зернова, 1976).

В субтропических районах, при бедном планктоне, сезонный скачок плотности, если он есть, мало влияет на распределение фитопланктона. Небольшие скопления клеток могут быть как на глубине сезонного скачка плотности, так и в основном пикноклине. В то же время при богатом планктоне распределение напоминает то, которое бывает в умеренных и высоких широтах, а именно: основная масса клеток скапливается в слое сезонного скачка плотности (Магито, 1957; Семина, 1974), что ведет к неполному использованию биотопа.

Следовательно, биотоп фитоценоза в океане используется с разной полнотой. В умеренных и высоких широтах на протяжении большей части вегетационного периода недостаточно полно используется нижняя часть биотопа. Подобное неполное использование биотопа может быть иногда и в богатых местах субтропических районов в том случае, если есть сезонный скачок плотности. Полнее всего используется биотоп, вероятно, там, где нижняя граница основного пикноклина близка к глубине положения компенсационной точки или, возможно, к глубине изомомы 10% от поверхностной освещенности. Там, где глубина основного пикноклина превышает глубину компенсационной точки, интенсивно используется не весь биотоп, но основной пикноклин может здесь служить местом сохранения скоплений водорослей. На небольших участках тропической зоны океанов, где нижняя граница биотопа находится выше компенсационной точки, неполностью используется часть эвфотической зоны, а сам биотоп используется интенсивно, особенно его нижняя часть.

§ 2 БАКТЕРИОПЛАНКТОН

Микрофлора в целом и отдельные ее группы распределены в толще воды морей и океанов крайне неравномерно. Выявление слоев с обильной микрофлорой и изучение локализации ее наибольшей биохимической активности следует рассматривать как необходимый этап на пути к оценкам интенсивности процессов трансформации вещества и энергии в морских бассейнах и к пониманию их механизма.

Основная часть микробного населения моря не способна к существенным активным миграциям в толще воды. Следовательно, характер распределения микрофлоры определяется соотношением между интенсивностью ее размножения (продукцией) и ее выедания зоопланктоном, а также физическими факторами, которые способствуют ее перераспределению в толще воды (турбулентный обмен, адсорбция и перенос на частицах оседающей взвеси, и т. д.). Очевидно, что выявление слоев наибольшей (или наименьшей) концентрации бактериопланктона и выявление причин этого явления служит важным стимулом для исследования факторов, регулирующих численность и продукцию бактериопланктона.

2.1. Вопросы методики

Основные параметры вертикального распределения бактериопланктона — абсолютная численность и биомасса бактерий, а также абсолютная или относительная активность их отдельных физиологических групп, как показатель локализации бактерий этих групп в толще воды. Соответствующие анализы производятся в сериях проб воды или грунта, взятых по вертикали. Совершенно очевидно, что адекватность полученной картины вертикального распределения микрофлоры в значительной степени будет зависеть от репрезентативности отобранных проб, от того, в какой степени они отражают

распределение максимумов и минимумов концентрации бактерий. Опыт соответствующих исследований в стратифицированных морских бассейнах, которые преобладают в Мировом океане, указывает на крайне неравномерный характер распределения микрофлоры. Большинство же исследователей до сих пор производят отбор микробиологических проб в море с произвольно выбираемых стандартных горизонтов. В таком методе *a priori* заложена идея о сравнительно равномерном распределении микрофлоры в толще воды. В действительности такой подход к отбору проб дает недостаточные и часто ошибочные сведения о характере вертикального распределения микрофлоры.

Проблема отбора репрезентативных проб в определенной степени решается путем выбора глубин на основании результатов зондирования некоторых физических параметров, с распределением которых коррелирует распределение микрофлоры (рис. 3). Такими параметрами могут служить обратная величина прозрачности воды (мутность), биолюминесценция и, в меньшей степени — температура. Горизонты отбора проб выбирают в точках, соответствующих глубинам максимумов и минимумов мутности или биолюминесценции, а также на глубине около границ основного их максимума у поверхности и у нижней границы эвфотической зоны.

Для определения общей численности бактерий и их биомассы в пробах воды используют 2 основных метода: метод прямого микроскопирования численности на мембранных ультрафильтрах и биохимический метод. Мембранные ультрафильтры окрашивают эритрозином или флуорохромами (Sorokin, Kadota, 1972; Wood, 1965). На тех же фильтрах измеряют средний размер клеток и вычисляют общую биомассу популяций бактерий на основании их численности. Другой метод — биохимический используется для анализа биомассы микропланктона, которую автор метода принимал идентичной биомассе бактерий (Holm-Hansen, 1969), хотя последнее неверно, особенно в отношении эвфотической зоны. Метод основан на относительном постоянстве содержания аденозинтрифосфата (АТФ) в биомассе микропланктона, которое составляет около 0,4% от содержащегося в организмах углерода. Высокая чувствительность применяемого фотолюминесцентного анализа АТФ (10^{-8} моля) позволяет определять биомассу микропланктона при концентрации углерода менее 1 мг/м^3 . Но методом АТФ измеряется фактически суммарная биомасса микропланктона, в котором бактериопланктон составляет лишь какую-то неизвестную часть. Поэтому, не определив предварительно с помощью методов микроскопического подсчета биомассу остальных компонентов микропланктона: фитопланктона и микрозоопланктона (зоофлагелляты, простейших и науплиев), по данным АТФ определить биомассу одного бактериопланктона нельзя. Попытки механического разделения бактериопланктона и остального микропланктона с помощью фильтров-сит *Nucleopore* (диаметр отверстий 5 мк) не дали удовлетворительного результата из-за того, что отверстия быстро забиваются фитопланктоном и сито начинает задерживать часть бактериопланктона (Сорокин и др., 1975).

При изучении вертикального распределения численности отдельных групп морской микрофлоры в настоящее время часто применяют микробиологические методы посева на селективные питательные среды или проращивания колоний на фильтрах, помещенных на питательный агар. Это касается в первую очередь исследований распределения гетеротрофных бактерий (или так называемых сапрофитов), растущих на белковых средах. Получаемые таким путем кривые вертикального распределения какой-либо группы бактерий близки к кривым относительной активности этой группы, методы определения которой описаны ниже. Но полученные значения относительной численности бактерий не отражают их абсолютной численности и не могут быть использованы для характеристики последней. Например, разница между

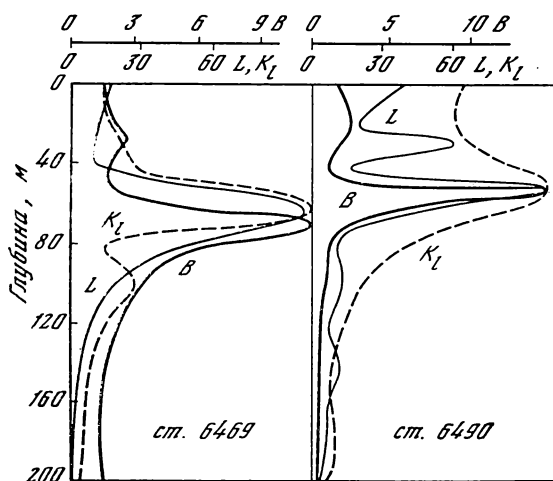


Рис. 3. Вертикальное распределение биомассы бактерий (B , mgC/m^3) и профили физических индикаторов вертикальной структуры планктонного сообщества — биолюминесценции (L , %), мутности воды (K_L , %) в поверхностных тропических водах западной части Тихого океана

абсолютной численностью бактерий и численностью гетеротрофных бактерий, учитываемых на питательных средах, в олиготрофных водах океана составляет 3—4 порядка, причем это соотношение может значительно варьировать (в пределах двух порядков). Если данные о численности гетеротрофных бактерий, учтенных на питательных средах, использовать как оценку абсолютной численности бактерий в морской воде, то истинная роль бактерий в биопродукционном процессе морских экосистем неизбежно окажется заниженной. Именно это стало одной из причин недостаточно полного учета бактерий, результаты которого и до настоящего времени можно встретить в печати.

Абсолютную активность бактериопланктона в толще воды измеряют, учитывая его продукцию или биохимические изменения, которые происходят в пробах за счет метаболизма бактерий при кратковременной экспозиции (до 1 суток при t выше 15°) в условиях, близких к условиям водоема. В качестве биохимического показателя активности гетеротрофных бактерий обычно используют скорость дыхания. Последнюю определяют по убыли кислорода в склянках (метод БПК) или с помощью радиоуглеродного метода.

Некоторые параметры, характеризующие абсолютную активность гетеротрофной микрофлоры, можно получить, анализируя скорость потребления бактериопланктоном меченных C^{14} растворенных органических веществ (сахаров, органических кислот), которые вносят в пробы морской воды в концентрации 1—5 $\text{мкг C}/\text{л}$, не изменяя практически естественной концентрации органического вещества. При этом можно выяснить максимальную скорость потребления органического вещества, интенсивность минерализации, константу скорости потребления (Williams, Askew, 1968; Takahashi, Ishimura, 1971; Williams, 1970).

Для оценки вертикального распределения относительной активности отдельных физиологических групп микрофлоры в толще воды в серии проб определяют потенциальную интенсивность их метаболизма или продукции в искусственно создаваемых оптимальных условиях, одинаковых для всех проб серии. Результаты относят к результату, полученному для поверхностной пробы и взятому за 100%. Кривая, построенная по этим данным, отражает относительную активность исследуемой группы микроорганизмов в толще воды.

Относительную активность гетеротрофной микрофлоры определяют путем добавок усвояемого растворенного органического вещества, меченного

C^{14} в количестве 50—100 $мкг\ C/л$ (Сорокин 1970б). Лучшим субстратом для этой цели является кислотный гидролизат планктонных водорослей, который содержит разнообразный спектр органических молекул, используемых практически всеми физиологически активными клетками бактериопланктона.

Относительную активность тионовых бактерий также определяют с помощью C^{14} , измеряя в сериях проб интенсивность их хемосинтеза в равных и оптимальных условиях в присутствии 100 $мг/л$ тиосульфата и пузырька воздуха (Сорокин, 1970а). Относительную активность сульфатредуцирующих бактерий определяют с помощью сульфата, меченного S^{35} .

2. 2. Распределение бактериопланктона в толще воды морских бассейнов с нормальным кислородным режимом

При отсутствии вертикальной стратификации и интенсивном вертикальном водообмене наблюдается достаточно равномерное распределение микрофлоры в толще воды. Такая ситуация складывается в умеренных водах в зимний период при выравнивании температуры поверхностных и глубинных вод, а также летом в прибрежных мелководных районах, подверженных ветровому перемешиванию или воздействию течений (рис. 4). Относительно равномерное распределение микрофлоры наблюдается также и в отдельных слоях водной толщи с малыми вертикальными градиентами плотности, например, в верхнем перемешанном слое, если толщина его значительна (60—80 м), а также на больших глубинах, где малы градиенты плотности (рис. 5).

В морских сообществах умеренной зоны период максимума развития бактериального населения, и, соответственно, период его наибольшего трофического значения приходится на середину лета — начало осени. В это время наблюдается четкая стратификация. Глубина залегания верхней границы термоклина составляет 15—30 м (рис. 6). Именно на этой глубине постоянно существует основной максимум численности и продукции бактериопланктона, где концентрация бактерий в 5—10 раз выше, чем в верхнем перемешанном слое, составляя $1-3 \cdot 10^6$ $кл/мл$. Ниже слоя максимума концентрация бактерий убывает. В холодных водах нижней части основного термоклина она обычно снижается до ничтожно малой величины: $2-5 \cdot 10^3$ $кл/мл$, что на 2 порядка ниже, чем у поверхности.

В тропической зоне, где существует постоянная температурная стратификация водной толщи, в пределах эвфотической зоны у верхней границы термоклина постоянно существует максимум концентрации бактериопланктона, так же как в умеренных водах в летний период (Сорокин, 1971; Sorokin, 1973). Глубина основного максимума концентрации бактериопланктона, как правило, почти совпадает с положением слоя максимального градиента плотности (рис. 7). Концентрация бактериопланктона и его относительная активность в слое максимума могут на порядок превышать соответствующие показатели в выше и ниже лежащих слоях, а его продукция — в 3—5 раз. Даже в олиготрофных тропических водах пассатных течений биомасса бактерий в слое их максимума достигает значений, соизмеримых со средними значениями в поверхностном слое мезотрофных вод, составляя $100-200$ $мг/м^3$ при численности $200-500 \cdot 10^3$ $кл/мл$.

В тропиках наряду с постоянно существующим основным максимумом в пределах эвфотической зоны характерно наличие еще двух сравнительно регулярно обнаруживаемых максимумов количества бактериопланктона. Один из них образуется при тихой погоде в поверхностной пленке (Цыбань, 1970; Sorokin, 1973). Концентрация бактерий в пробах воды поверхностной пленки может в 10—20 раз превышать среднюю концентрацию в толще эвфо-

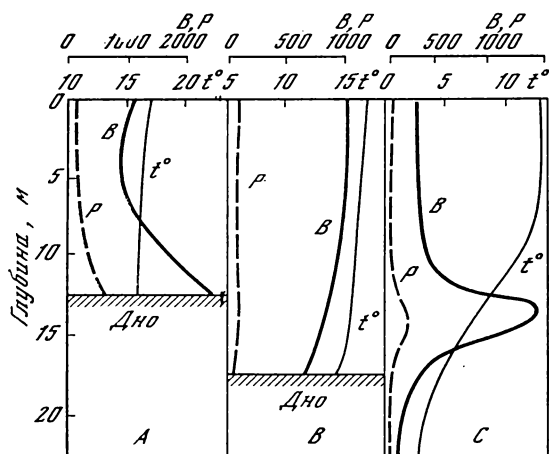


Рис. 4. Вертикальное распределение биомассы (B) и суточной продукции (P) бактериопланктона (мг/м^3) в толще воды прибрежных районов умеренных вод в районе Татарского пролива в конце июня

А — залив Чихачева;
В — Татарский пролив, севернее Де Кастри;
С — Татарский пролив, против Мосолово;
 t° — температура воды

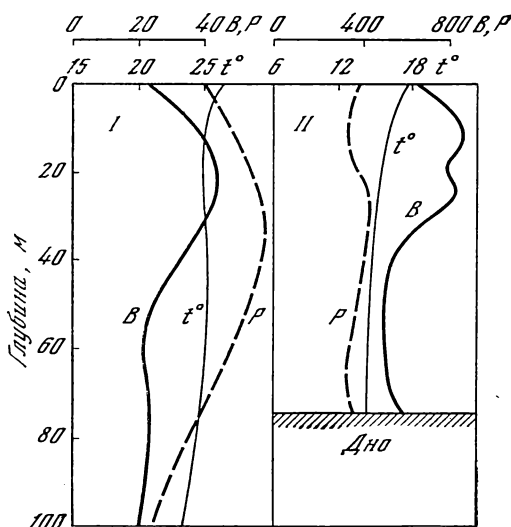


Рис. 5. Вертикальное распределение биомассы (B , мг/м^3) и суточной продукции (P , мг/м^3) бактериопланктона в толще воды эвфотической зоны в районах Тихого океана с интенсивным вертикальным водообменом

I — экваториальная дивергенция на 154° в. д.;
II — апвеллинг у берегов Перу на 7° с.ш.;
 t° — температура воды

тической зоны. Другой, менее резко выраженный максимум образуется на глубине 20—25 м в слое, совпадающем с глубиной оптимума фотосинтеза фитопланктона (рис. 8). У нижней границы эвфотической зоны на глубине 70—90 м непосредственно под слоем основного максимума количества бактерий обычно наблюдается глубокий минимум, в котором численность и биомасса на 2 порядка ниже, чем в выше лежащем максимуме.

Ниже 150—200 м общая численность бактерий падает до $3\text{--}6 \cdot 10^3$ кл/мл, что на порядок ниже средних значений для эвфотической зоны олиготрофных вод. Однако на глубине 450—550 м в слое, где условная плотность воды составляет 27,02—27,10, у верхней границы промежуточных антарктических вод (в тех районах, куда эти воды проникают) наблюдается второй постоянный максимум концентрации бактериопланктона (Сорокин, 1971; Sorokin, 1973; Holm-Hansen, 1969). В этом слое численность и биомасса бактерий достигают уровня средних значений, наблюдающихся в эвфотической зоне олиготрофных вод ($30\text{--}50 \cdot 10^3$ кл/мл) (рис. 8).

Представленная выше картина вертикального распределения микрофлоры типична для районов олиготрофных вод пассатных течений тропической зоны океана. В районах с более активным вертикальным водообменом (район

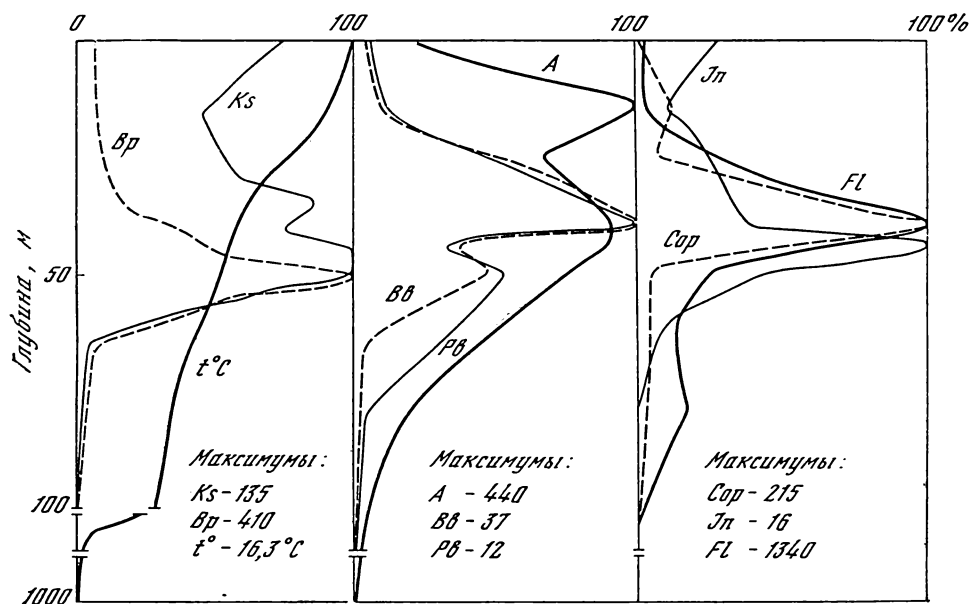


Рис. 6. Вертикальная структура планктонного сообщества в центральной части Японского моря в июне (все величины выражены в процентах от максимальных, приведенных на графике)

K_s — относительная скорость фотосинтеза; B_p — биомасса фитопланктона ($мг/м^3$); B_b — бактериальная биомасса ($мгС/м^3$); P_b — продукция бактерий ($мгС/м^3$ в сутки); A — относительная активность гетеротрофных бактерий; Cop , J_n , Fl , соответственно, биомасса первых копепоидитных стадий Calanoida, инфузорий и бесцветных жгутиконосцев ($мг/м^3$)

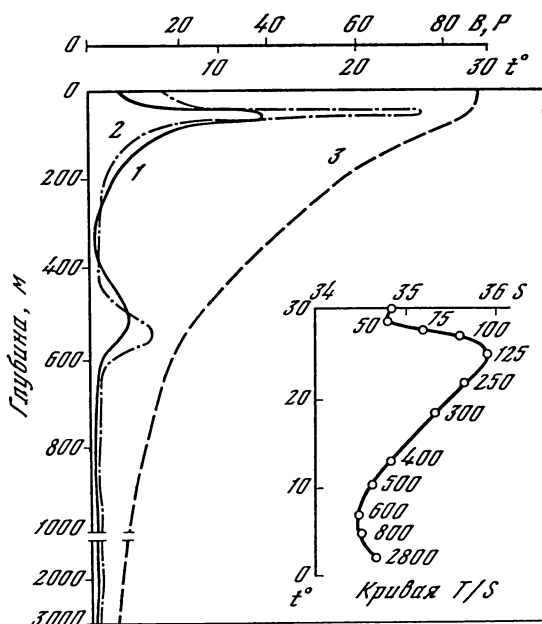


Рис. 7. Вертикальное распределение бактериопланктона и T, S-кривая в толще воды центральной части Тихого океана

1 — продукция бактериопланктона ($мг/м^3$ в сутки);
 2 — его биомасса ($мг/м^3$);
 3 — температура воды, $^\circ C$;
 цифры у T, S-кривой — глубина, м

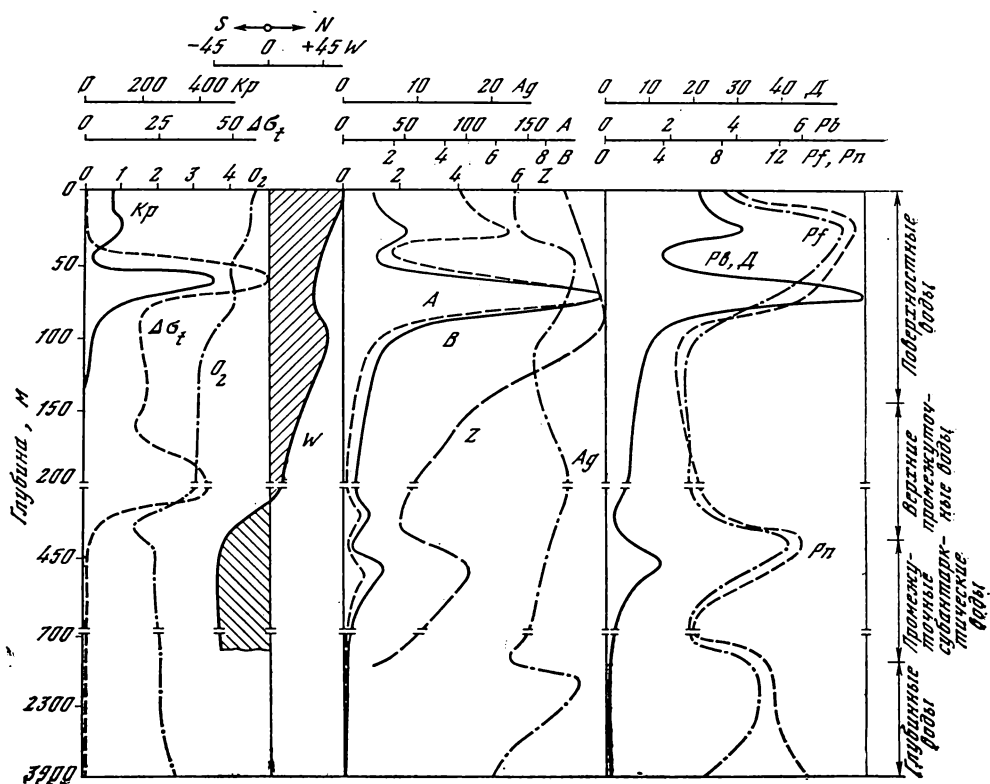


Рис. 8. Вертикальное распределение бактериопланктона в толще воды в западной части Тихого океана («Витязь», ст. 6429)

K_p — активный фитопланктон (%); $\Delta\sigma_t$ — градиент условной плотности (10^{-3}м^{-1}); O_2 — растворенный кислород (мг/л); w — меридиональные составляющие скорости течения (см/сек); Ag — процент агрегированного бактериопланктона; A — относительная активность гетеротрофной микрофлоры (%); B — биомасса бактерий (мг С/м^3); P_b — продукция бактерий ($\text{мг С/м}^3/\text{сутки}$); z — биомасса сетного зоопланктона (мг/м^3); D — бактериальная деструкция ($\text{мг } O_2/\text{м}^3/\text{сутки}$); P_f — потенциальная продукция бактерий в пробах воды, профильтрованных предварительно через мембранные фильтры с порами 1 мкм (P_f) и в нефильтрованных пробах (P_n)

ны конвергенций, дивергенций и апвеллингов) она может несколько меняться. В зонах конвергенций, где верхняя граница основного термоклина опускается до 90—120 м, четкий максимум концентрации бактериопланктона находится в толще перемешанного слоя на глубине 50—60 м. Наряду с ним сохраняется и основной максимум на глубинах 100—130 м.

Распределение бактериопланктона тесно связано с динамикой вод. Так, например, в районе экваториальной дивергенции, в Тихом океане, где проходит мощное подповерхностное противотечение, верхняя граница которого находится в пределах эвфотической зоны, картина вертикального распределения микрофлоры усложнена. Основной максимум количества бактериопланктона выражен здесь гораздо слабее. В районах, где существуют мощные подповерхностные и глубинные течения, или во фронтальных зонах, где происходит опускание поверхностных холодных вод, перекрываемых сверху водами теплых течений, опускающиеся холодные поверхностные воды, богатые планктоном и микрофлорой, могут обогащать глубинные слои. Поэтому в таких районах на вертикальном профиле могут появляться максимумы численности бактерий на значительной глубине. Такие явления отмечались в районе Куросио (Тага, 1968) и нами в водах Перуанского течения.

Все три постоянно существующие максимума количества бактерий (поверхностная пленка, основной максимум над термоклином и глубинный максимум у верхней границы промежуточных антарктических вод) формируются на границах раздела фаз (вода — воздух) или водных масс, в слоях с наибольшей устойчивостью водной среды. Последнее становится очевидным, если сравнить, скажем, кривую вертикального распределения биомассы бактерий в толще воды стратифицированного бассейна с T/S-кривой, характеризующей физическую структуру водной толщи (рис. 7). Основной максимум концентрации бактериопланктона находится на глубине перегиба T/S-кривой, которая соответствует границе водных масс. При этом основной максимум соответствует слою с максимальной устойчивостью. В слое глубинного максимума количества бактериопланктона с помощью зонда плотности обнаружено определенное возрастание градиента плотности (Stommel, Fedorov, 1967). Повышенная устойчивость в этом слое способствует аккумуляции в нем, как на жидком дне, оседающих органических частичек взвеси и клеток отмирающего фитопланктона, имеющих плавучесть, близкую к нейтральной. Они обогащают этот слой органическим веществом и микрофлорой. Высокая вертикальная устойчивость слоя обеспечивает также возможность аккумуляции здесь организмов микропланктона, не способных в заметных масштабах к миграции. Однако повышенную устойчивость нельзя признать единственной причиной формирования максимумов количества бактериопланктона. Другая причина состоит в том, что в слое максимума численности и биомассы бактерий существуют более благоприятные условия для питания бактериопланктона, чем в выше и ниже лежащих слоях. В поверхностной пленке существуют условия для аккумуляции в тонком слое поверхностно активных органических веществ типа жирных кислот и стероидов, доступных для бактерий. В слое основного максимума плотности в стратифицированных водоемах создаются наиболее благоприятные условия для развития фитопланктона (Виноградов и др., 1971).

Существенное значение в процессах, которые приводят к формированию слоев, где одновременно возникает высокая концентрация многих компонентов сообщества (см. рис. 8), имеют трофические и метаболические отношения между разными компонентами сообщества. Развитие гетеротрофного микропланктона стимулируется в слое максимума интенсивным развитием фитопланктона, образующего органическое вещество, а также, в определенной степени, и зоопланктоном, который скапливается здесь ввиду повышенной концентрации корма. Зоопланктон не только потребляет часть популяции микропланктона, но и выделяет органические метаболиты и биогены, которые в свою очередь стимулируют развитие фитопланктона и бактерий. Аккумулирующаяся в таком слое микрофлора синтезирует и выделяет в воду витамины (в частности, B_{12}), которые необходимы для жизнедеятельности фитопланктона.

Что касается факторов, влияющих на формирование глубинного максимума, можно полагать, что у верхней границы промежуточных антарктических вод происходит их прогрев. В связи с этим интенсифицируется развитие бактериопланктона за счет органического вещества, приносимого из высокопродуктивных районов, где формируются промежуточные антарктические воды.

Таким образом, слой повышенной концентрации бактериопланктона образуются в результате взаимодействия целого комплекса экологических факторов, которые в общих чертах уже ясны. Гораздо сложнее объяснить происхождение глубокого минимума концентрации бактерий, который обнаруживается непосредственно под слоем основного максимума, и в котором концентрация бактериопланктона снижается до значений, близких к тем, которые наблюдаются в глубинных водах.

Распределение по вертикали относительной и абсолютной активности гетеротрофной микрофлоры аналогично вертикальному распределению общей численности и биомассы бактерий (см. рис. 6 и 8). Это подтверждает, что слои максимальной концентрации бактериопланктона формируются за счет повышенной продукции и метаболической активности микрофлоры в этих слоях.

§ 3. ЗООПЛАНКТОН

3.1. Биотоп сообщества в толще вод

Каждая водная масса, занимающая определенную часть акватории океана и обладающая определенными гидрологическими условиями и происхождением, содержит характерное население; она может рассматриваться как подвижный биотоп планктонного сообщества. В то же время планктонное население может служить такой же характеристикой водной массы, как и ее физико-химические особенности. Вертикальное распределение планктона в значительно меньшей степени зависит от распределения водных масс. Только сменой водных масс по вертикали нельзя объяснить наблюдающуюся картину вертикального распределения планктона (Banze, 1964; Paxton, 1967; Виноградов, 1968, 1970; Vinogradov, 1972; и др.). Благодаря малой вертикальной протяженности слоев с различными термогалинными характеристиками и способности многих планктонных животных к активному движению по вертикали они могут за короткое время перемещаться из одной водной массы в другую, иногда даже через слои с высокими градиентами плотности или из градиентных слоев в гомотермные (Vucetic, 1961; Banze, 1959; Виноградов, 1968, 1974а; и др.). Более того, вертикальные миграции через слои, занятые разными водными массами, свойственны значительной части населения вод одной структуры, закрепились эволюционно и дают мигрирующим видам ряд биологических преимуществ. Биотопом для мигрирующих таким образом видов оказывается уже не одна водная масса, а вся водная структура или ее определенная часть.

Постоянные перемещения планктона, концентрация его в разные сезоны года и в разное время суток на разной глубине, изменение глубины пребывания одного и того же вида на разных стадиях развития приводят к тому, что приуроченность населения к той или иной вертикальной зоне океана оказывается не столь уж строгой, а это обуславливает нечеткость границ между зонами. Но естественное разделение океана на поверхностную — продуцирующую и глубинную — потребляющую зоны (Ekman, 1953; Богоров, 1948; Bruun, 1956; Виноградов, 1968; и др.) не вызывает сомнений.

В водах поверхностной зоны есть сезонные изменения температуры и солености (главным образом, во внетропических районах), в них проникает большое количество солнечной радиации. Именно в этой зоне идет фотосинтез фитопланктона и создается то органическое вещество, за счет которого существует животное население океана. Ее сообщества, включающие автотрофов, энергетически независимы, и могут, согласно Одуму, считаться полноценными биоценозами.

Вертикальная протяженность поверхностной зоны меняется в разных районах океана, но в среднем можно считать, что ее нижняя граница проходит на глубине 150—200 м и совпадает с верхней границей слоя основного пикноклина. При этом в нее включаются не только те слои, где есть положительная продукция фитопланктона, но и те, где дыхание превалирует над фотосинтезом, но еще есть большое количество живых растительных клеток.

Вместе с сезонными и суточными изменениями абиотических и теснейшим образом связанных с ними биотических условий существования изме-

няется и вертикальное распределение населения поверхностной зоны. Его постоянные и регулярные перемещения составляют одну из основных особенностей вертикального распределения планктона.

Характеристики потребляющей глубинной зоны практически не меняются по сезонам. Эта зона включает в себя промежуточные, глубинные и придонные воды или нижнюю часть вод термосферы, все воды психросферы и более глубокие слои. Количество света, проникающее даже в ее верхние слои, недостаточно для существования фотосинтезирующих организмов, и сообщества, практически лишенные автотрофов, оказываются в энергетической зависимости от сообществ поверхностной.

Существуя за счет органического вещества, вырабатываемого в поверхностной эвфотической зоне, все животные, населяющие толщу вод океана, оказываются связанными с этой зоной. Одни из них непосредственно питаются в ней фито- и бактериопланктоном или животными и никогда ее не покидают (поверхностный планктон или эпиланктон). Другие, откармливаясь в основном в поверхностной зоне, часть жизни проводят в глубинной (интерзональный планктон) и тем самым осуществляют транспорт органического вещества из поверхностных слоев в глубинные. В зависимости от того, где происходит основной откорм молоди и насколько активно интерзональные виды используют пищевые ресурсы поверхностной или глубинной зоны, они могут быть разделены на верхне- и нижне-интерзональные (Виноградов, 1968). Наконец, третьи на всех стадиях развития обитают только в глубинной зоне (глубоководный планктон), и их связь с поверхностными видами осуществляется через промежуточные звенья пищевой цепи или ограничивается поеданием органических остатков, опускающихся сверху.

Между населением обеих вертикальных зон устанавливаются тесные топические и трофические связи. Эта особенность резко отличает пелагические сообщества от сообществ дна океана и оказывает большое влияние на их функционирование и пространственную структуру. Происходит постоянный и довольно интенсивный обмен населением, объединяющий сообщества поверхностных и глубинных слоев. С этой точки зрения сообщество поверхностной зоны и энергетически зависимые от него глубоководные сообщества должны рассматриваться как части единого сообщества, охватывающего всю или почти всю толщу вод океана, а вся эта толща с населяющими ее организмами представляет собой единый биогеоценоз. Однако для удобства изложения сообщества поверхностных и глубинных слоев мы рассмотрим порознь.

3.2. Различия в распределении планктона поверхностной зоны в холодноводных и тропических районах

Основное отличие субполярных и тропических районов океана заключается в том, что в первых происходят четкие сезонные изменения внешних условий (интенсивности солнечной радиации, температуры и стратификации вод), тогда как в тропиках эти условия если и меняются, то менее значительно. Этими планетарными различиями в конечном счете и диктуется разница вертикального распределения планктонных сообществ низких и высоких широт.

Средние и высокие широты. В полярных и субполярных районах зимний минимум в развитии фитопланктона сменяется весенней вспышкой, которая наступает на фоне достаточного количества неизрасходованных за зиму биогенных элементов, из-за увеличения интенсивности солнечной радиации и возникновения устойчивой стратификации вод над основным пикноклином. Возникновение сезонного термоклина приводит к концентрации основной массы фитопланктона в приповерхностных слоях. Стремление к наиболее полному использованию основных пищевых ресурсов (фитопланктона) обуславливает

концентрацию всех растительноядных видов поверхностного и верхне-интерзонального зоопланктона в приповерхностном слое воды. За счет весенней вспышки фитопланктона происходит основной откорм популяций этих животных, и образуется годовой максимум биомассы большинства доминирующих среди них видов.

Летом слой сезонного термоклина опускается глубже, соответственно толще становится слой, в котором обилен фитопланктон, а общее количество фитопланктона в открытых районах уменьшается. При этом основная часть популяций фитофагов тоже распределяется в большей толще воды и среди доминирующих видов со сходным спектром питания намечается чередование преобладания по глубине.

Зимой наступающая гомотермия вод всей поверхностной зоны (до 150—200 м, а в ряде районов глубже) и уменьшение уровня солнечной радиации приводят к тому, что толщина перемешанного слоя делается больше критической глубины, а это вызывает резкое уменьшение количества фитопланктона. Для зоопланктона условия существования в поверхностной зоне становятся неблагоприятными. Это ведет или к резкому сокращению численности популяций или вызывает уход животных в более глубокие слои.

Весной зимовавшие на глубине верхне-интерзональные виды или их молодь поднимаются к поверхности, а численность оставшихся на зиму в поверхностной зоне эпипланктонных видов быстро увеличивается за счет размножения.

Непостоянство вертикальной стратификации поверхностных вод, длительные периоды полной гомотермии, очевидно, не позволяет сформироваться группировкам видов, распределение которых приурочено только к определенным слоям поверхностной зоны.

Низкие широты. На большей части акватории тропической зоны весь год сохраняется более или менее постоянная стратификация вод, интенсивность солнечной радиации достаточна для фотосинтеза, а поступление биогенных элементов в поверхностные слои не определяется сезонной цикличностью как ведущим фактором. В результате фитопланктон развивается в течение всего года более равномерно, чем в субполярных водах.

Мало меняющаяся во времени стратификация и весь гидрологический режим вод способствуют возникновению группировок, приуроченных к определенным (иногда очень узким) слоям поверхностной зоны. В то же время для тропической области характерна невысокая концентрация эпипланктонных видов у поверхности. Лишь у поверхностной плёнки и на ней развиваются своеобразные сообщества неистонных и плейстонных организмов. Днем максимум биомассы, особенно в прозрачных центральных водах, часто находится в слое 25—50 или 50—100 м.

Существование группировок, приуроченных только к средним и нижним слоям поверхностной зоны, как отмечает А. К. Гейнрих (1961), вообще возможно только в тропиках, так как там фитопланктон может развиваться на больших глубинах, чем в умеренных водах.

Сравнительно равномерное развитие фитопланктона, более высокая, чем в холодноводных районах, стабильность экосистем и постоянство гидрологических условий определяют и более или менее постоянный характер вертикального распределения планктона. Нет стимула, вынуждающего планктонных животных покидать поверхностные слои в определенные неблагоприятные периоды. Сезонные миграции отсутствуют или же выражены слабо. Поэтому роль верхне-интерзональных видов невелика.

Отсутствие массовых мелких интерзональных видов, служащих основой питания макропланктона среднеглубинных слоев в субполярных районах, вынуждает большинство видов тропического среднеглубинного макропланктона предпринимать регулярные миграции в поверхностную зону. Благодаря

этому роль ниже-интерзональных, главным образом макропланктонных, видов в тропиках выше, чем в продуктивных высокоширотных районах.

Следует отметить еще одно существенное различие распределения планктона в тропических и холодноводных районах. В последних диапазон вертикального распределения интерзональных видов очень велик. Большая часть их популяций живет в глубинных слоях, вплоть до 2000—3000 м, тогда как в тропической зоне верхне-интерзональные виды не опускаются так глубоко. Лишь единичные их экземпляры встречаются глубже 1000 м. Такое различие связано, вероятно, именно с тем, что в холодноводных районах преобладают сезонные миграции, а в тропических — миграции с гораздо более коротким периодом (суточные). Существенное влияние должна оказывать также и температурная стратификация. В холодноводных районах в водах полярных и субполярных структур температурные различия между поверхностными и глубинными слоями сравнительно невелики. Они значительно меньше, чем сезонные колебания температуры в поверхностных слоях. Таким образом для интерзональных видов, откармливающихся и развивающихся в поверхностных слоях, температурная преграда, препятствующая их опусканию на глубину, отсутствует. В тропических районах, в водах субтропической, тропической и экваториальной структур, различия температуры поверхностных и глубинных слоев существенно больше. Они составляют 20—25°, причем промежуточные слои отделены от глубинных, менее стратифицированных вод слоем стационарного (основного) пикноклина со сравнительно высокими градиентами плотности.

3.3. Количественное распределение планктона во всей толще открытых районов океана

Микрозоопланктон (простейшие). Общая картина распределения по глубине одноклеточных гетеротрофов до сих пор во многом остается неясной, что связано прежде всего с методическими трудностями их количественного учета. Более или менее достоверные данные могут быть получены лишь при анализе живого материала, но достаточно надежные и точные методы учета отсутствуют даже для поверхностных слоев (Сорокин, 1975; и др.).

По мнению Ф. Бернара (Bernard, 1963, 1966; и др.), одноклеточные организмы играют существенную роль в питании глубоководного зоопланктона. Он считает, что в отличие от диатомей и перидиней, которые быстро разлагаются при опускании, палмеллоидные стадии *Cyclococcolithus fragilis*, не разлагаясь, достигают глубин в тысячи метров и снабжают животных пищей и необходимыми витаминами.

Наблюдения, проведенные в Средиземном море, у Африканского побережья Атлантики и в северо-западной части Индийского океана показали, что глубинные воды этих районов, вплоть до 1000—3000 м, богаты одноклеточными гетеротрофными организмами — динофлагеллятами и др. (Lecal, 1952; Bernard & Lecal, 1960; Bernard, 1963). Количество их столь велико, что на одно животное зоопланктона приходится от 300 тыс. до 28 миллионов клеток гетеротрофов, т. е. количество, которое от 2 до 30 раз превышает его объем (Bernard, 1958b).

Остается неясным, столь ли многочисленны гетеротрофные одноклеточные в других районах океана. В частности, в сборах «Витязя» в Тихом и Индийском океанах они не встречались в таком большом количестве. Более того, исследования наннопланктона в Ионическом море, проведенные на нис «Академик Ковалевский» Кондратьевой (цит. по Грезе, 1963а), дали для разных глубин результаты в 50—200 раз меньшие, чем результаты Бернара (Bernard, 1961) для того же района. Причем сезон работ, а также методика наблюдений почти совпадали.

Другая группа наннопланктона — так называемые оливково-зеленые клетки, описанные впервые Хентшелем (Hentshel, 1928, 1936) по материалам экспедиции на «Метеоре». Они представляют собой округлые оливково-зеленые тельца размером 1—15 мкм без видимой внутренней дифференциации и, вероятно, могут быть отнесены к флагеллятам (Fournier, 1970). Эти клетки, согласно данным многих авторов (Schiller, 1931; Hasle, 1959; Fournier, 1966, 1970; Hamilton et al., 1968; Мельников, 1975; и др.), встречаются главным образом ниже эвфотической зоны, максимум их концентрации лежит на глубине 500—1000 м, где численность достигает 100—200 тыс. кл/л. Глубже количество оливково-зеленых клеток несколько уменьшается, но даже на глубине 3—4 тыс. м обычно не опускается ниже 25—50 тыс. кл/л. Они обнаружены в большом количестве в желудках глубоководных равноногих ракообразных (Menzies, 1962b), креветок (Wheeler, 1970), оболочников (Fournier, 1970) и веслоногих (Fournier, 1973; Harding, 1974).

Согласно Ф. Бернару (Bernard, 1964, 1966), максимум численности одноклеточных гетеротрофов лежит на глубине 700—1000 м и более, но их обилие на этих глубинах не коррелирует с обилием планктона в поверхностных слоях. Если бы действительно одноклеточные организмы служили основой питания глубоководной фауны, то ее количественное распределение должно было бы быть аналогичным распределению этих одноклеточных. Однако, как будет показано ниже, количество планктона очень быстро убывает с глубиной и на глубине более 1000—2000 м оказывается в сотни раз меньше, чем в поверхностных слоях. Кроме того, существует постоянное, практически повсеместно сохраняющееся соотношение между количеством поверхностного и глубинного мезопланктона. Такой характер вертикального распределения мезопланктона вполне понятен, если считать, что пищевые ресурсы глубоководной фауны поступают из поверхностных слоев, но становится необъяснимым, если принять, что такими ресурсами служат автохтонные гетеротрофные одноклеточные.

У большинства глубоководных пелагических животных имеются крупные лецитотрофные личинки, что также говорит против обилия на глубинах одноклеточных, которые могли бы быть постоянной и легкодоступной пищей для личинок обычного типа. Таким образом, распределение количества одноклеточных гетеротрофов в толще вод океана и его изменения с глубиной еще требуют специального и тщательного исследования.

Сетной планктон (мезопланктон). Биомасса сетного планктона в глубинных слоях океана непосредственно определяется его биомассой (или продукцией) в поверхностной зоне. Соотношение между количеством планктона в поверхностных (0—500 м) и глубинных (500—4000 м) слоях практически постоянно для всей акватории океана. Сетной планктон верхнего 500-метрового слоя составляет примерно $\frac{2}{3}$ (65%) от его общего количества в слое 0—4000 м. Оно нарушается лишь там, где имеет место подток глубинных вод из соседних районов, существенно отличных по продукции поверхностного планктона. Если этот глубинный подток идет из более продуктивных районов, то общая доля глубоководного планктона увеличивается и может достигать 70%, а если из менее продуктивных, то она уменьшается. Слои, в которых происходит подток, обычно хорошо заметны на кривой вертикального распределения биомассы планктона.

Изменение с глубиной общей биомассы зоопланктона происходит довольно однотипно почти для всей акватории океана и на глубине более 500—1000 м как в тропиках, так и в умеренно холодноводных районах, в общем подчиняется экспоненциальной зависимости $y = ae^{-kx}$, где y — биомасса планктона (мг/м³), x — глубина (м), a — коэффициент, связанный с количеством планктона в вышележащих слоях, k — коэффициент интенсивности убывания биомассы планктона с глубиной. В зависимости от изменений биомассы планк-

тона в поверхностных слоях коэффициент a меняется довольно сильно, в то время как коэффициент k остается практически постоянным и различается лишь для умеренно-холодноводных и тропических районов океана. В тропиках интенсивность убывания биомассы мезопланктона с глубиной оказывается выше (рис. 9). Например, для Курило-Камчатского желоба $y = 56,2 e^{-6,5 \cdot 10^{-4}x}$, для Кермадекского $y = 7,75 e^{-6,5 \cdot 10^{-4}x}$, для Марианского $y = 1,82 e^{-8,5 \cdot 10^{-4}x}$, для Бугенвильского $y = 5,74 e^{-8,5 \cdot 10^{-4}x}$.

Более детальный анализ изменения биомассы с глубиной показывает, что на самом деле оно происходит не столь равномерно и есть слои с более высоким и более низким градиентами. Они могут быть рассмотрены на примере детально исследованного района Курило-Камчатского желоба. На кривой вертикального распределения биомассы мезопланктона в этом районе (рис. 10) достаточно четко обособливаются три участка. Первый из них охватывает слой от поверхности до 500—750 м, занятый поверхностной водной массой, холодным промежуточным и верхней частью теплого промежуточного слоя. Распределение планктона на этом участке чрезвычайно неравномерно и кардинально меняется по сезонам (Виноградов, 1968), но вообще для всего участка характерен один порядок значений биомассы — сотни $мг/м^3$. Глубже, от 1000 до 2500 м, лежит участок медленного изменения биомассы, где она уменьшается, примерно, в два раза, сохраняя один порядок — десятки $мг/м^3$. Третий, наиболее протяженный участок охватывает всю толщу вод ниже 3000 м. Биомасса планктона здесь составляет единицы или десятые доли $мг/м^3$ и во всем громадном интервале глубин от 3000 до 9000 м изменяется менее чем в 10 раз. Между этими участками биомасса меняется более быстро: в относительно узком слое 500—1000 м она уменьшается примерно в 10 раз, а в слое 2500—3000 м — в девять раз. Эти участки или типы вертикального распределения хорошо видны на рис. 11.

Поверхностный тип распределения характеризует изменение количества планктона в водах поверхностной продуцирующей зоны и в подстилающих ее слоях, населенных главным образом верхне-интерзональными видами, откармливающимися в поверхностной зоне. Среднеглубинный — характерен для промежуточных слоев, где количество интерзональных животных делается меньше, но все же остается сравнительно высоким, а основную роль играют автохтонные плотоядные животные как мезо-, так и макропланктона. Абиссальный тип распределения наблюдается в самых бедных планктоном водах на глубине свыше 3000 м. Роль плотоядных видов здесь невелика, а по мере увеличения глубины и вовсе сходит на нет. Они практически исчезают из планктона, когда его общая биомасса опускается ниже 0,5—0,25 $мг/м^3$, уступая место мелким детритофагам и видам со смешанным типом питания.

В тропической зоне на кривой вертикального распределения биомассы также могут быть более или менее четко выделены те же участки с поверхностным, среднеглубинным и абиссальным типами распределения планктона. Но границы между ними обычно лежат на несколько иных глубинах, чем в бореальных районах. Смена поверхностного типа распределения среднеглубинным происходит в слое 100—200 м, а среднеглубинного абиссальным — в слое 1500—2500 м. Эти отличия связаны с тем, что в планктоне поверхностных слоев субполярных районов преобладают верхне-интерзональные виды, значительная часть популяций которых обитает и в водах, подстилающих поверхностную зону. В тропиках роль верхне-интерзональных видов мала. Благодаря этому поверхностный тип распределения в холодноводных районах охватывает большую толщу вод.

В субполярных районах значительная масса интерзональных видов совершает сезонные миграции, имеющие амплитуду до 2000—2500 м. В тропических районах основной тип миграций интерзональных видов — суточный,

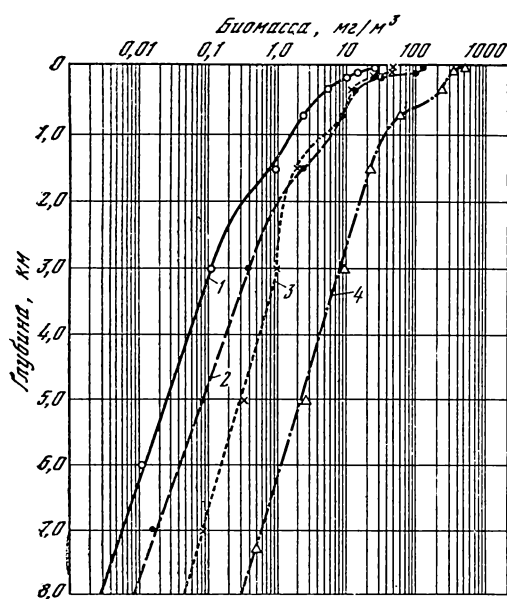


Рис. 9. Вертикальное распределение биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) сетного зоопланктона в глубоководных желобах

- 1 — Марианский желоб («Витязь», ст. 3686 и 3689);
 2 — Бугенвильский желоб («Витязь», ст. 3663);
 3 — желоб Кермадек («Витязь», ст. 3629);
 4 — Курило-Камчатский желоб («Витязь») (среднее по 6 станциям с протяженными слоями облова; май-июнь 1953 г.)

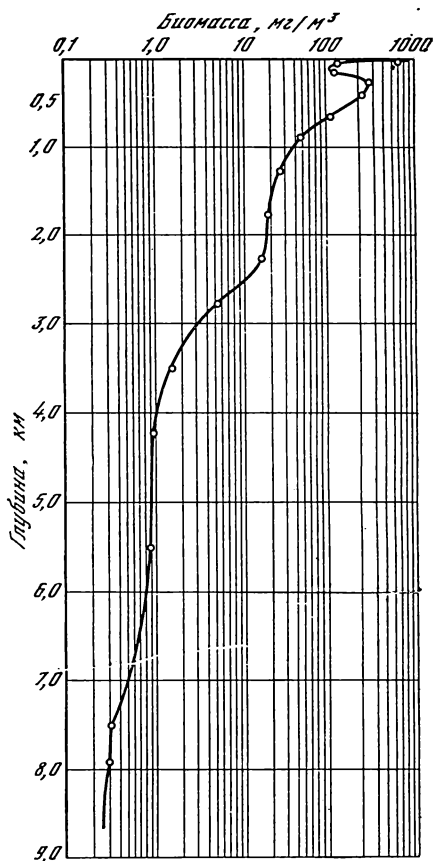


Рис. 10. Вертикальное распределение биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) сетного зоопланктона в Курило-Камчатском районе Тихого океана (среднее по 9 станциям с дробными слоями облова, июль-август 1966 г.)

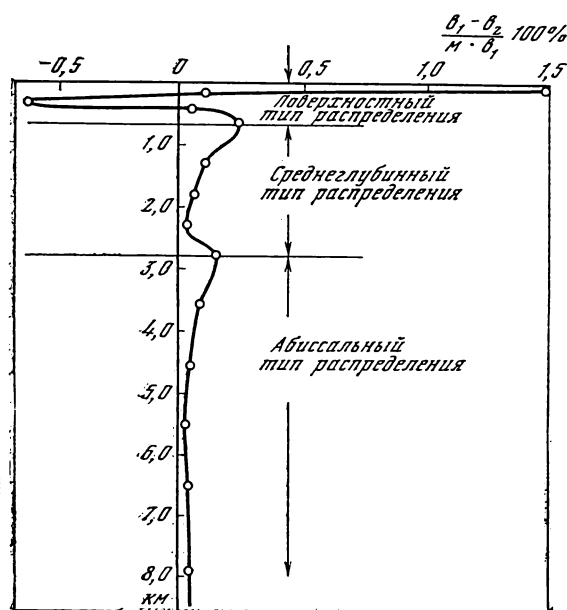


Рис. 11. Изменения с глубиной интенсивности уменьшения биомассы зоопланктона в Курило-Камчатском районе Тихого океана (среднее по 9 станциям, июль-август 1966 г.)

- B_1 — биомасса в лежащем выше слое облова;
 B_2 — биомасса в лежащем ниже слое облова;
 M — расстояние (м) между серединами сравниваемых слоев облова

со значительно меньшей амплитудой. Поэтому естественно, что в субполярных районах среднеглубинный тип распределения, связанный с присутствием большого количества мигрантов из поверхностной зоны, охватывает значительно бóльшую толщу и простирается до бóльших глубин, чем в тропиках.

Неравномерное (ступенчатое) изменение интенсивности уменьшения биомассы мезопланктона с глубиной имеет вполне определенный биологический смысл и объясняется зональной сменой трофических отношений в пелагических сообществах, что неизбежно приводит к изменению их структуры. Ниже мы специально рассмотрим эти вопросы.

Связать чередование слоев разной интенсивности изменения биомассы с границами водных масс или слоями наибольших градиентов, т. е. температурной стратификацией водной толщи, не удастся (Виноградов, 1968; Vinogradov, 1972).

*Макропланктон*¹. Вертикальное распределение макропланктона значительно отличается от распределения сетного мезопланктона. Макропланктон может более активно скапливаться в слоях наилучшей обеспеченности пищей.

Наблюдения при помощи эхолотов за звукорассеивающими слоями, ловы крупноячеистыми горизонтально-буксируемыми сетями, ловы глубоководными пелагическими тралями, и, наконец, визуальные наблюдения при погружениях батисферы и батискафов позволяют утверждать, что животные макропланктона образуют сравнительно узкие по вертикальной протяженности скопления. Поэтому очень трудно судить об общем количестве макропланктона по сборам горизонтально буксируемыми сетями. Тем не менее такие сборы, проведенные в разных районах океана, показали неравномерность количественного распределения макропланктона, показали они также, что по крайней мере на средних океанических глубинах (от 500 до 1500—2000 м) не наблюдается четкого уменьшения количества макропланктона с глубиной, столь характерного для мезопланктона. Однако в ловах глубже 1800—2000 м количество макропланктона постоянно очень низко.

Интересно оценить, хотя бы приблизительно, количество макропланктона и его роль в общей массе планктона на разной глубине и в разных районах океана. В данном случае для этого использованы вертикальные ловы замыкающимися крупногабаритными сетями типа БР 113/140. Поимка крупных животных сетями БР происходит нерегулярно и поэтому отдельные пробы не пригодны для суждения о количестве макропланктона. Но при осреднении результатов, полученных на многих станциях, появляется возможность судить о средней биомассе. В табл. 3 сопоставлено среднее количество планктона с учетом и без учета макропланктонных животных в открытых тропических и экваториальных районах Тихого и Индийского океанов.

В олиготрофных тропических районах максимум биомассы макропланктона лежит в слое 500—1000 м. На меньших и больших глубинах (в слоях 200—500 и 1000—2000 м) количество макропланктона понижается, а в поверхностных водах, в слое 0—200 м, в уловах сетями БР, сходит на нет. Но и в слое 500—1000 м биомасса макропланктона в общем невысока и составляет лишь около $\frac{1}{3}$ от биомассы мезопланктона и $\frac{1}{4}$ от количества всего планктона. Иная картина характерна для продуктивного экваториального района. Уже в слое 200—500 м биомасса макропланктона составляет почти 30% от биомассы мезопланктона, в слое 500—1000 м увеличивается до 52%, а в слое 1000—2000 м биомасса макропланктона оказывается в 5 раз выше, чем биомасса мезопланктона, причем в этом слое преобладают более крупные животные, чем в слое 500—1000 м (рис. 12). При дифференцированном облове этого слоя

¹ К макропланктону мы относим животных длиной больше 3 см.

Таблица 3. Средняя биомасса ($мг/м^3$) мезопланктона и макропланктона в мезотрофных экваториальных (12° с.ш.— 12° ю.ш.) и олиготрофных тропических (40° с.ш.— 12° с.ш., 12° ю.ш.— 40° ю.ш.) районах Тихого и Индийского океанов (среднее по 32 сериям ловов сетями БР)

Глубина, м	Мезопланктон		Макропланктон			
	12° с.ш.— 12° ю.ш.	40° с.ш.— 12° с.ш., и 12° ю.ш.— 40° ю.ш.	12° с.ш.— 12° ю.ш.	% от веса всего зоо- планктона	40° с.ш.— 12° с.ш. 12° ю.ш.— 40° ю.ш.	% от веса всего зоо- планктона
0—50	63,5	27,6	0	0	0	0
50—100	52,3	25,9	15,2	22,5	0	0
100—200	18,8	14,7	0,3	1,6	0	0
200—500	7,8	6,8	2,2	22,3	0,8	10,5
500—1000	5,2	4,8	2,7	34,2	1,6	25,0
1000—2000	1,2	1,8	5,9	74,0	0,3	14,2
2000—4000	0,23	0,40	0,02	8,0	0	0

(1000—1500 и 1500—2000 м) макропланктонные животные (главным образом креветки) встречаются и в верхних и в нижних ловах, но чаще в слое 1000—1500, чем в 1500—2000 м. Глубже 2000 м животные макропланктона почти совершенно исчезают из уловов.

Эти результаты свидетельствуют о том, что по всей акватории тропического океана под поверхностными слоями на глубине 500—2000 м живет большое количество крупных плотоядных животных (креветок, рыб и головоногих). Скопления крупных плотоядных животных создают как бы живой фильтр или, как ее называет Барэм (Barham, 1963a), «живую сеть», растянутую под продуцирующей зоной океана и потребляющую значительную часть органического вещества животного происхождения, поступающего из поверхностных слоев. Благодаря этому в более глубокие слои воды проникает очень малое количество пищи, и планктона в них оказывается особенно мало.

В малопродуктивных тропических районах слой плотоядного макропланктона сравнительно тонок, биомасса в нем невысока, а в продуктивных экваториальных этот слой чрезвычайно мощен и охватывает большую толщу вод. Как видно на рис. 12, суммарная биомасса мезо- и макропланктона в экваториальном районе мало меняется с глубиной во всем интервале от 200 до 2000 м.

Животные макропланктона существуют, очевидно, как за счет планктона и органических остатков, опускающихся в глубинные слои, так и за счет собственных активных миграций в поверхностную зону. Именно в наиболее продуктивных экваториальных районах регулярно наблюдаются особенно мощные и многослойные звукорассеивающие слои, население которых совершает миграции большой амплитуды, охватывающие как слой высоких градиентов температуры, так и однородные воды, лежащие ниже и выше него (Воронина, 1962, 1964; Dietz, 1948; Виноградов, 1968, 1974a; и др.). В бедных тропических водах звукорассеивающие слои наблюдаются менее регулярно и не достигают такой мощности.

При помощи эхолотов удается регистрировать скопления рассеивателей только до 500, реже — 1000 м, что создает ложное представление о глубине скоплений макропланктона. Судя по нашим данным для Тихого и Индийского океанов (Виноградов, 1968), данным Аизава (Aizawa, 1974) для северной части Тихого океана, Левитт (Leavitt, 1935, 1938; и др.) для Атлантики, концентрация макропланктона в слое 1000—1500 и даже несколько глубже не уступает или мало уступает его концентрации в слое 500—1000 м. И действи-

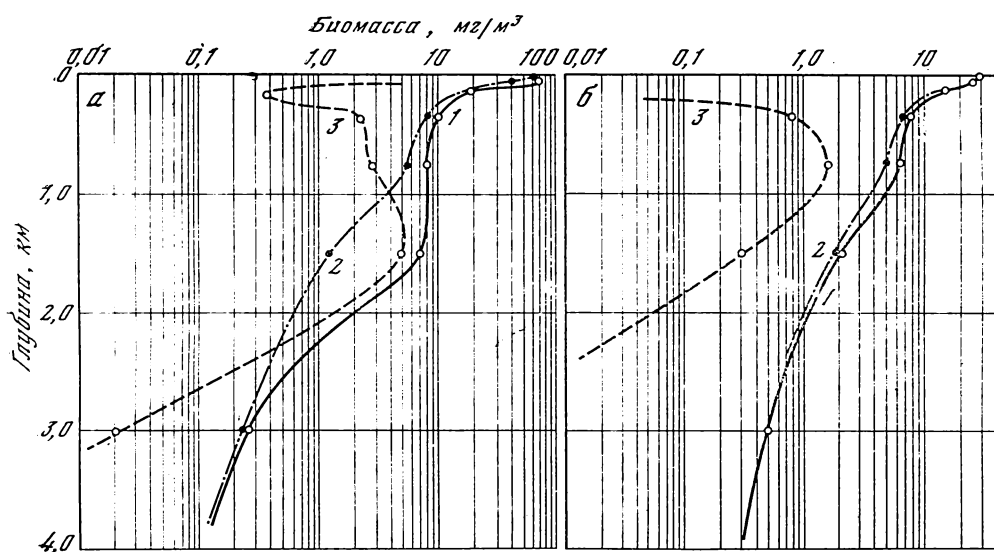


Рис. 12. Вертикальное распределение общей биомассы сетного мезо- и макропланктона (1), только мезопланктона (2) и только макропланктона (3) в продуктивных экваториальных (а) и олиготрофных тропических (б) районах Тихого и Индийского океанов

По ловам сетями БР 113/140. Среднее по 32 станциям

тельно, И. Б. Андреевой и Ю. Житковскому (1968), применившим методику заглубленных взрывов, удалось обнаружить звукорассеивающие слои на глубине до 2000 м.

Как мы видим, в тропических районах, где превалируют суточные миграции, т. е. миграции сравнительно небольшой амплитуды (не более 500—800 м), фильтр плотоядного макропланктона концентрирован и непосредственно прижат снизу к продуцирующим слоям. В нем самая велика роль мигрирующих форм.

В продуктивных субполярных районах основная масса верхне-интерзональных видов мезопланктона, откармливающихся в поверхностной зоне, совершает сезонные и возрастные (онтогенетические) миграции огромной амплитуды в 2000 и более метров. Не только зимой, но и летом значительная часть их популяций рассеяна в глубинных водах и может служить пищевой базой для глубоководного планктона. Основным потребителем опустившихся в глубинные слои верхне-интерзональных видов (главным образом веслоногих рачков) здесь выступают немигрирующие хищники, и прежде всего крупные мезопланктонные щетинкочелюстные (*Eukrohnia fowleri*). Благодаря этому относительное количество макропланктона, в первую очередь, креветок и мелких рыб, в среднеглубинных слоях меньше, чем в тропиках и он более равномерно распределен в широком диапазоне глубин, вплоть до слоя 3000—4000 м. Максимум концентрации макропланктона так же, как и в тропических районах, лежит в слое 500—1000 м, но его доля в общей массе планктона максимальна на глубине 2000—3000 м (табл. 4) (рис. 13).

В общем и в субполярных и в тропических районах основные скопления макропланктона приурочены, главным образом, к тем слоям, для которых характерен «среднеглубинный» тип распределения мезопланктона. Но в тропиках доля плотоядного макропланктона в общей массе населения пелагиали этих слоев заметно выше, чем в субполярных районах (сравни табл. 3 и 4). Следовательно, в тропической зоне макропланктон выедает относительно большую долю мезопланктона. По-видимому, именно этим в первую очередь

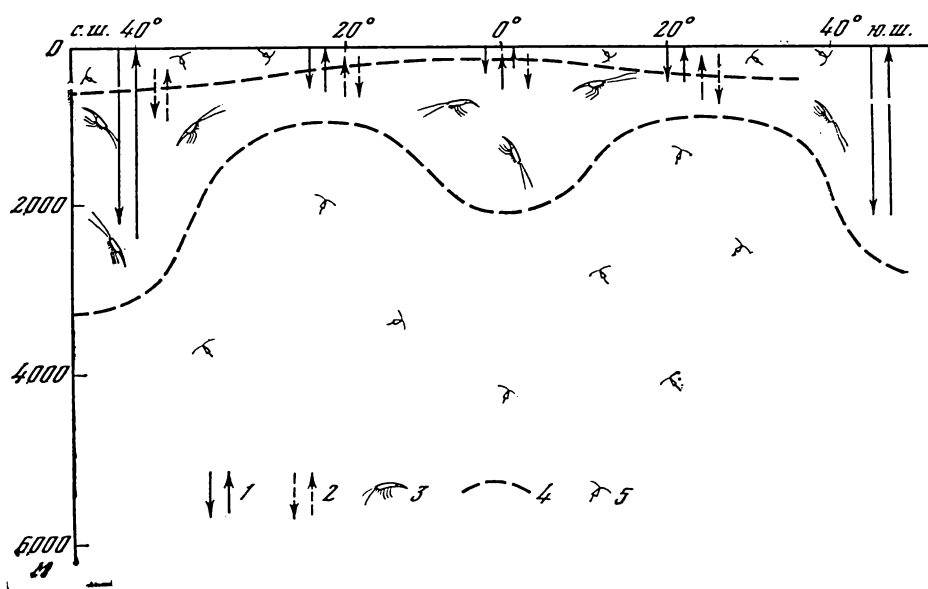


Рис. 13. Схема распределения мезо- и макропланктона на меридиональном разрезе через океан

1 — амплитуда суточных или сезонных миграций мезопланктона; 2 — амплитуда суточных миграций макропланктона (по эхолотным записям); 3 — зона концентрации макропланктона; 4 — граница зоны концентрации макропланктона; 5 — зона господства мезопланктона

и объясняется большая интенсивность убывания с глубиной биомассы мезопланктона в тропических районах океана, о которой говорилось выше.

Среднеглубинные скопления возникают, вероятно, не только у макропланктонных плотоядных животных, но и у питающихся ими крупных nektonных форм. Это может приводить к появлению в промежуточных слоях промысловых скоплений среднеглубинных рыб. В конечном счете они существуют за счет органики, образующейся в продуцирующей зоне, но так как у nektonных животных жизненный цикл значительно длиннее, чем жизненные циклы предыдущих звеньев трофической цепи, их общая биомасса может быть сравнительно большой.

Таблица 4. Средняя биомасса ($мг/м^3$) мезопланктона и макропланктона в северо-западной части Тихого океана (среднее по 9 сериям ловов сетями БР)*

Глубина, м	Мезопланктон	Макропланктон	% макропланктона от всего планктона	Глубина, м	Мезопланктон	Макропланктон	% макропланктона от всего планктона
0—50	626 ± 60	0	0	1500—2000	$19 \pm 1,7$	1,3	5,7
50—100	109 ± 34	0	0	2000—2500	$17 \pm 2,8$		
100—200	108 ± 13	0	0	2500—3000	$5 \pm 0,8$	1,3	11,8
200—300	272 ± 51			3000—4000	$1,6 \pm 0,17$	0,11	6,9
300—500	234 ± 19	0,3	0,05	4000—5000	$0,91 \pm 0,08$	0,03	3,2
500—750	103 ± 15			5000—6000	$0,86 \pm 0,05$	0	0
750—1000	$51 \pm 10,5$	3,4	4,4	6000—7000	$0,60 \pm 0,04$	0	0
1000—1500	$27 \pm 2,4$	1,3	5,7	7000—8000	0,32	0	0

* Станции «Витязя», взятые летом 1966 г. в районе Курило-Камчатского желоба.

3.4. Изменение состава населения с глубиной

С увеличением глубины и уменьшением количества планктона изменяется и характер питания основной массы планктонных животных. Это обеспечивается изменениями количественного соотношения различных систематических групп, имеющих различный пищевой спектр.

Каждый вид существует в определенной экологической нише, занимающей некоторый объем в многомерном пространстве описывающих ее параметров. Аналогичная ниша в другом районе может быть занята другим видом, предъявляющим к среде такой же набор требований, т. е. имеющим ту же «жизненную форму». Чем полнее перекрываются многомерные пространства экологических ниш различных видов, тем активнее эти виды конкурируют между собой. Другими словами, конкуренция оказывается выраженной острее всего у видов, или групп, принадлежащих к одной и той же или близким жизненным формам.

В морских пелагических сообществах, занимающих достаточно однородные биотопы, экологические различия проявляются прежде всего в характере питания слагающих их видов. Именно пищевая конкуренция является основным фактором, определяющим расхождение или перекрывание экологических ниш совместно обитающих видов, и препятствует их сосуществованию. Конкурентное исключение должно приводить к более резкой смене качественного состава фауны по вертикали, чем если бы эта смена определялась влиянием изменений только абиотических условий.

В случае «переобеспеченности» пищей возможно сосуществование экологически сходных и одинаково питающихся видов (Frauer, 1957, 1959; Виноградов, 1968; и др.). При оскудении пищевых ресурсов конкуренция обостряется. Сначала происходит частичное перекрывание трофических проекций эконош сходно специализированных близких видов. При этом конкуренция между трофическими группами может быть небольшой, в то время как ниши отдельных видов перекрываются полностью, что приводит к их конкурентному исключению. При дальнейшем уменьшении обеспеченности пищей конкуренция начинает касаться видов, со все более различающимися спектрами питания и в конце концов охватывает целые группы видов, принадлежащих к одной трофической группировке.

В качестве конкретного примера вертикального распределения различных таксонов рассмотрим Курило-Камчатский район Тихого океана (табл. 5 и 6). В верхней части продуцирующей зоны здесь доминируют верхне-интерзональные фитофаги-фильтраторы *Calanus cristatus*, *C. plumchrus* и *Eucalanus bungii*; на втором месте стоят хищники щетинкочелюстные, представленные главным образом видами группы *Sagitta elegans*. В нижней части продуцирующей зоны, в «холодном промежуточном слое», резко уменьшается количество *Calanus cristatus* и *C. plumchrus*. Благодаря этому средняя общая биомасса веслоногих понижается до 40 мг/м^3 . В то же время количество щетинкочелюстных (хищников) существенно не меняется (средняя биомасса 40 мг/м^3), и их роль в общей массе планктона заметно возрастает, составляя примерно 45%, а на отдельных станциях достигая 60%. Таким образом, основную массу населения холодного промежуточного слоя составляют хищники. Роль фитофагов, которые представлены здесь главным образом веслоногим рачком *Eucalanus bungii*, эвфаузидами и немногими другими видами, сравнительно невелика.

В теплых промежуточных водах в слое 200—500 м основную массу планктона образуют те же интерзональные веслоногие фитофаги, в первую очередь *Calanus cristatus*, *C. plumchrus* и *Eucalanus bungii*, биомасса которых превышает обычно 100 мг/м^3 . Количество щетинкочелюстных остается примерно тем же, что и в вышележащих слоях. Но благодаря увеличению количества

Таблица 5. Биомасса животных различных систематических групп (мг/м³) в Курило-Камчатском районе Тихого океана (среднее по 9 сериям ловов сетями БР)

Глубина, м	Chaetognatha	Polychaeta	Ostracoda	Copepoda	Mysidacea	Amphipoda	Euphausiacea	Decapoda
0—50	36,8	0,17	0,34	461,0	0,05	11,4	14,8	0,02
50—100	33,6	0,12	0,25	78,3	+	3,6	4,6	0,07
100—200	38,7	0,55	0,58	38,9	+	4,5	4,6	0,76
200—300	33,1	0,46	1,1	203	0,15	7,2	3,5	0,05
300—500	28,4	2,0	3,8	152	0,75	5,2	2,1	0,26
500—750	15,4	1,1	1,0	57,4	3,0	0,92	0,2	1,0
750—1000	6,4	0,38	0,54	33,5	2,7	0,30	+	0,6
1000—1500	1,4	0,23	0,34	17,6	1,8	0,24	0,02	2,9
1500—2000	5,6	0,13	0,14	8,6	0,4	0,23	0,06	0,83
2000—2500	7,8	0,04	0,12	4,6	1,2	0,21	0,017	1,4
2500—3000	2,0	0,008	0,08	1,8	0,02	0,03	0,70	0,56
3000—4000	0,06	0,01	0,05	0,78	0,05	0,02	>0	0,25
4000—5000	0,01	0,006	0,02	0,41	0,25	0,02	0,03	0
5000—6000	0,002	0,002	0,005	0,18	0,13	0,1	0	0
6000—7000	>0	0,014	0,007	0,15	0,05	0,08	0	0
7000—8700	+	0,01	0,006	0,06	0	0,03	0	0

Таблица 6. Роль животных различных систематических групп в планктоне Курило-Камчатского района Тихого океана (в % от общей массы планктона в каждом из слоев облова; среднее по 9 сериям ловов сетями БР)

Глубина, м	Chaetognatha	Polychaeta	Ostracoda	Copepoda	Mysidacea	Amphipoda	Euphausiacea	Decapoda	Мелкие рыбы
0—50	8,7	<0,1	0,1	82,8	+	2,2	3,6	+	+
50—100	28,7	0,2	0,3	57,7	+	3,5	7,0	0,2	+
100—200	43,9	0,6	0,5	39,8	+	5,2	5,0	1,1	+
200—300	14,5	0,2	0,4	76,8	+	3,1	1,3	+	0,3
300—500	13,2	0,7	1,8	70,3	0,4	2,4	0,9	0,2	
500—750	15,3	1,2	1,2	61,1	3,8	1,0	0,2	1,2	3,6
750—1000	12,7	0,7	1,4	66,1	5,7	0,5	+	1,6	0,1
1000—1500	5,4	0,7	1,3	65,6	6,9	1,0	0,1	7,7	0,9
1500—2000	30,1	0,7	0,8	48,9	1,9	1,2	0,3	4,3	2,6
2000—2500	43,6	0,2	0,8	32,3	7,4	1,3	0,05	8,0	3,0
2500—3000	37,1	0,3	2,1	33,6	0,4	0,6	10,5	7,5	+
3000—4000	4,5	0,7	3,1	58,0	3,3	1,4	0,1	11,0	0
4000—5000	0,9	0,5	1,1	42,9	28,3	1,5	2,3	+	0
5000—6000	0,6	0,3	0,8	28,4	20,3	19,3	+	+	0
6000—7000	0,4	2,6	1,2	25,1	6,9	15,6	0	0	0
7000—8700	+	6,5	3,6	27,6	0	10,6	0	0	0

планктона их доля в его общей массе уменьшается (см. табл. 5, 6). Видовой состав щетинкочелюстных тоже меняется: в слое 200—300 м еще присутствует значительное количество видов группы *Sagitta elegans*, но наряду с ними появляется довольно много мелкой *Eukrohnia hamata*, обычно занимающей господ-

ствующее положение в слое 300—500 м. На глубине 300—500 м появляются немногочисленные особи (главным образом ювенильные стадии) глубоководных видов: креветки *Gennadas borealis* и *Hymenodora frontalis*, гиперииды *Prinno macropa*, *Scina borealis*, *S. incerta*, иногда мизиды *Eucopia grimaldi*, молодь гидромедузы *Crossota brunnea*, рыбы *Gonostoma gracile*, *Leuroglossus stilbius*, *Chauliodus macouni* и др.

В нижней части теплых промежуточных вод и несколько глубже, в слое 500—1000 м, состав планктона существенно не отличается от состава планктона в слое 200—500 м. По-прежнему, ведущую роль по биомассе играют интерзональные веслоногие фитофаги (главным образом *Calanus cristatus*, в то время как численность *C. plumchrus* и *Eucalanus bungii* заметно снижается) и щетинкочелюстные, представленные почти исключительно мелкой *Eukrohnia hamata*. Здесь регулярно встречаются, а иногда играют существенную роль в общей биомассе планктона креветки *Hymenodora frontalis* и *Gennadas borealis* (главным образом молодь), мизиды *Eucopia grimaldi* и молодь *Gnathophausia gigas* (см. табл. 5,6). Слой 500—1000 м — зона обитания основной части популяции медузы *Crossota brunnea*.

Глубже 1000 м структура сообщества делается существенно иной и мало меняется в интервале глубин от 1000 до 3000 м. Основную массу планктона составляют плотоядные животные, среди которых преобладают щетинкочелюстные, креветки и мизиды. Веслоногие уступают им первое место по биомассе (табл. 5,6). Биомасса щетинкочелюстных, снизившаяся в слое 1000—1500 м (около 1,5 мг/м³), затем возрастает и достигает максимума (около 8 мг/м³) в слое 2000—2500 м. Глубоководные скопления щетинкочелюстных создаются одним видом — *Eukrohnia fowleri*, не поднимающимся выше 1000 м. Биомасса креветок достигает максимума в слое 1000—1500 м. На этой глубине доминирует *Hymenodora frontalis*. Затем количество десятиногих ракообразных и их роль в планктоне несколько уменьшается, чтобы вновь увеличиться в слое 2000—2500 м, где преобладает *H. glacialis*. Среди мизид наиболее многочисленны *Eucopia grimaldi* и сменяющая ее на большей глубине *E. australis*. Доля второго вида в общей массе планктона достигает максимума (14—18%) в слое 2000—2500 м.

До глубины 2500—3000 м в пробах регулярно присутствуют мелкие рыбы, главным образом *Cyclothone atraria*, а также Melamphaeidae, мальки Macruridae и др. В слое 1000—1500 м они составляют около 1% общей массы планктона в уловах сетей БР, в слое 1500—2000 м — 2,6%, в слое 2000—2500 м — 3%.

Видовое разнообразие фауны на глубине 1000—3000 м, т. е. в батипелагиали, велико. Большинство обитающих здесь глубоководных видов не поднимается выше 1000 м или поднимается в небольшом числе и главным образом на ювенильных стадиях.

На глубине 1000—3000 м наблюдается сравнительно низкая численность и биомасса планктона, не превышающая 20—30 мг/м³. Хищники здесь значительно преобладают над детритофагами и фитофагами, среди которых основную роль продолжают еще играть верхне-интерзональные фильтраторы. Видовое разнообразие велико и у большинства групп достигает максимума.

На глубине 2500—3000 м биомасса планктона вновь уменьшается. Следует отметить, что если уменьшение биомассы планктона в слое 500—750—1000 м шло в основном за счет уменьшения количества веслоногих (резкое сокращение биомассы верхне-интерзональных фильтраторов фитофагов) и в меньшей степени за счет других групп, то в слое 2500—3000 м интенсивность уменьшения биомассы веслоногих заметно не меняется. Зато почти полностью исчезают хищники планктофаги (щетинкочелюстные и рыбы) и резко уменьшается количество других плотоядных животных. Лишь Де-

capoda и Coelenterata (как медузы, так и сифонофоры) еще присутствуют в небольшом количестве в слое 3000—4000 м, но и они почти полностью исчезают на большей глубине.

От 3000—3500 м и вплоть до максимальных глубин желоба биомасса и численность планктона чрезвычайно низкие, они постепенно уменьшаются с глубиной. Видовой состав беден, число видов уменьшается с увеличением глубины; почти полностью исчезают плотоядные животные.

Основную часть населения составляют веслоногие, на их долю приходится 30—50 % общей массы планктона в слое 4000—5000 м и до 25—30 % на больших глубинах, в слоях 5000—6000, 6000—7000 и 7000—8000 м. Как ни парадоксально это звучит, существенную роль в планктоне играют также фильтраторы-фитофаги. Это прежде всего мизиды из рода *Boreomysis* (главным образом *B. incisa*), желудки которых набиты крупными диатомеями и тинтиннидами, поедаемыми, очевидно, в приповерхностных слоях. *B. incisa* в слое 4000—6000 м составляет 20—30 % (а на отдельных станциях до 55 %) общей массы планктона.

Глубже 6000—7000 м мизиды не опускаются. Здесь второе место по биомассе занимают гаммариды, представленные как видами, населяющими всю или почти всю абиссопелагиаль (*Paralicella tenuipes*, *Parargissa arquata*, *Vitjaziana gurjanovae*), так и видами, не встреченными на глубине менее 6000 м (*Scopelocheirus schellenbergi*, *Hirondellea gigas*, *Halice quarta*). В слоях 6000—8700 м гаммариды составляют 10—15 % от общей массы планктона (рис. 14).

На глубине более 6000 м, т. е. непосредственно в водах желоба, увеличивается роль бокоплавов (гаммарид) и многощетинковых червей, т. е. групп, в составе которых есть придонные виды (рис. 14).

Смена доминирующих видов с глубиной особенно характерна для тех плотоядных групп, которые играют в глубоководном планктоне ведущую роль. Каждая из групп преобладает в нескольких определенных слоях, между которыми ее роль заметно уменьшается. У Decapoda, Chaetognatha, Coelenterata слои преобладания на разных глубинах создаются различными видами, причем каждый максимум создается, как правило, только одним видом. Роль в нем других видов той же группы мала. В таких группах, как Amphipoda, часть из которых — хищники, а часть ведет полупаразитический образ жизни, такой четкой картины нет. То же можно сказать и о Copepoda (Виноградов, 1968).

У плотоядных групп, имеющих наибольшее значение в планктоне, пищевые спектры которых частично перекрываются, наблюдается тенденция к несовпадению глубин их максимального доминирования. Так, например, в слоях резкого доминирования щетинкочелюстных понижается значение десятиногих ракообразных. Для разнородных по спектру питания групп этого проследить не удастся.

Картина слоистости распределения и чередования глубин доминирования отдельных видов становится особенно ясной при непосредственном наблюдении. Все исследователи, погружавшиеся на большие глубины, начиная с В. Биба, говорят о бросающемся в глаза чередовании слоев доминирования различных видов (Bernard, 1958a; Peres, 1958, 1965; Dietz, 1962). Р. Дитц, опускавшийся на батискафе в районе Сан-Диего, пишет: «Батискаф вошел в зону, населенную глубоководными креветками, от 1200 до 1500 футов их невозможно было сосчитать. Следующие 200 футов изобиловали светящимися анчоусами. Ниже 1700 футов находилась область, где крупные организмы были сравнительно редки. На глубине от 2150 до 2300 футов батискаф миновал зону с не встречавшейся ранее исключительно высокой концентрацией светящихся анчоусов...».

Вертикальное распределение планктонных животных подчинено принципу конкурентного исключения. Взаимоисключение видов определяется в ос-

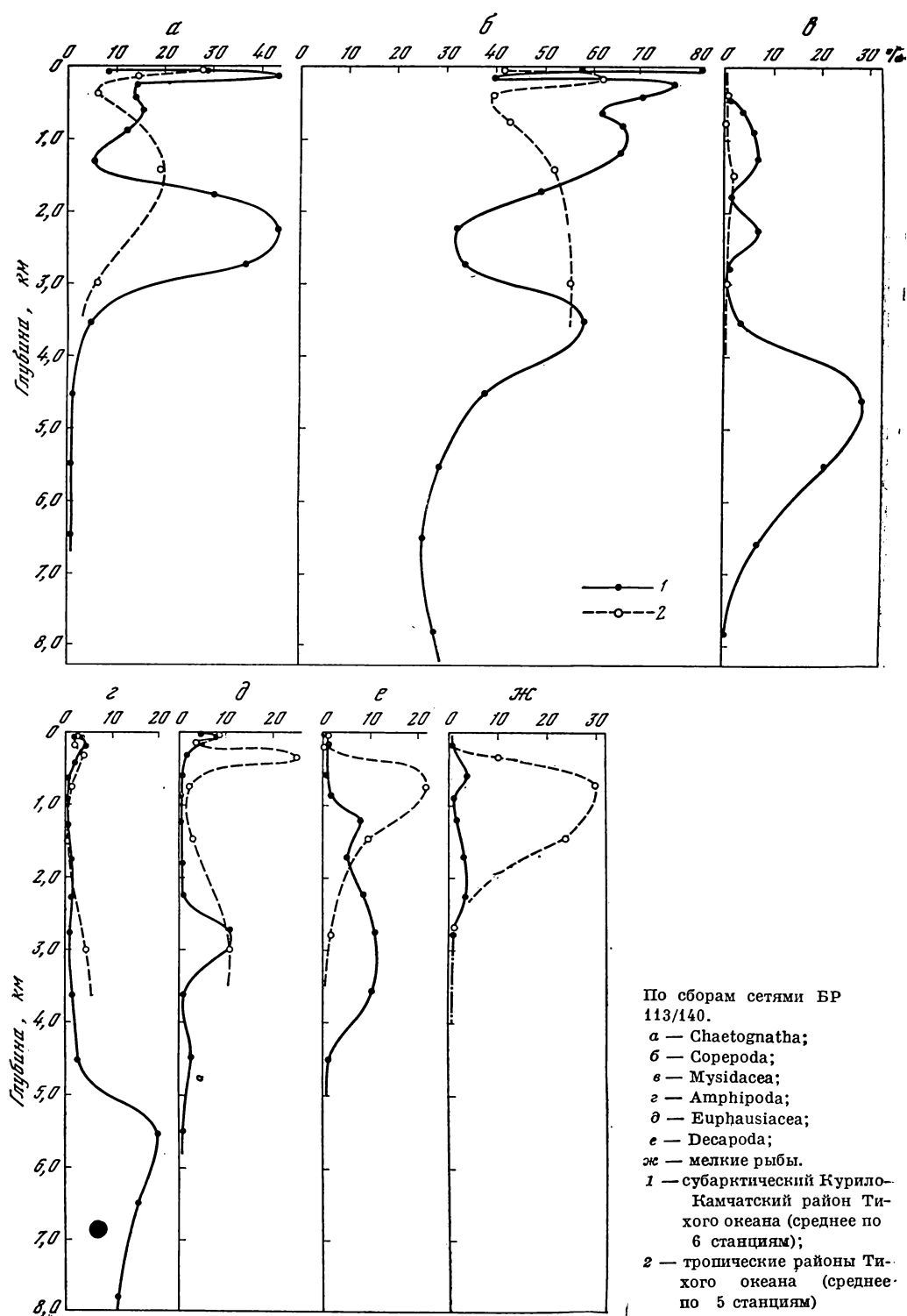


Рис. 14. Изменение с глубиной роли основных групп пелагических животных в общей биомассе планктона (в процентах от общей массы в каждом слое облова)

новном сходством спектров питания. Чем беднее пищевые ресурсы, тем более жестко происходит исключение экологически сходных видов и тем четче проявляется чередование слоев доминирования. Но благодаря вертикальной подвижности вод, чрезвычайно малой протяженности вертикальных зон обитания по сравнению с районами горизонтального распределения, наконец, благодаря способности большинства планктонных животных активно перемещаться по вертикали, не происходит полного исключения одних видов другими и нет их полного расхождения по глубине. В вертикальном распределении планктона принцип конкурентного исключения проявляется прежде всего в расхождении по вертикали слоев доминирования экологически сходных видов, имеющих близкий пищевой спектр. В результате даже постепенные изменения количества пищи с глубиной, достигнув определенного предела, вызывают резкие изменения структуры сообществ планктона.

3.5. Биологическая зональность пелагиали

Неравномерность изменения фаунистического состава планктона по мере увеличения глубины; наличие слоев особенно резкой смены фауны, обязанных своим существованием как физическим, так и биологическим факторам; возможность выделения зон, фауна которых характеризуется некоторыми общими морфологическими чертами; смена с глубиной доминирующих трофических группировок и других экологических особенностей населения — все это позволяет провести деление пелагиали на биологические зоны.

Установление вертикальных зон, как и всякое биологическое деление, становится обоснованным только в том случае, если оно базируется на результатах анализа биологических данных. В основу биологической схемы зональности должна быть положена смена по вертикали «жизненных форм», преобладающих групп экологически сходных видов, так как сходство жизненных форм определяет сходство экологических, морфологических и иных биологических особенностей организмов. Зональность, выделенная на основании изменения преобладания различных жизненных форм, кажется наиболее естественной и наиболее удовлетворяющей самому смыслу биологической зональности.

Однако при современном знании биологии морских, а особенно морских глубоководных животных провести анализ их распределения по жизненным формам не представляется возможным. Но обычно самые близкие таксономически, родственные виды принадлежат и к сходным жизненным формам. Поэтому в первом приближении анализ экологического состава населения может быть заменен анализом его таксономического состава. При построении схемы биологической зональности следует использовать прежде всего фаунистические данные. Это, конечно, не исключает того, что для подтверждения и объяснения схем, выработанных на основе фаунистического анализа, привлекаются материалы по экологическим характеристикам и физико-химическим характеристикам среды.

Недостаток сведений об изменении фаунистического состава планктона с увеличением глубины направил некоторых авторов по пути построения схем вертикальной зональности фауны на основе изменения физико-химических параметров, к которым уже после их создания привязывались фрагментарные фаунистические материалы.

Не касаясь подобных ранних работ, укажем, что А. Бруун (Bruun, 1956, 1957а, 1957б) предложил схему вертикальной зональности океанической фауны, основываясь на изменении температуры. Он выделяет эвфотическую и мезопелагическую зоны, для которых характерна температура выше 10°, батипелагическую зону с температурой 4—10° и абиссопелагическую с температурой ниже 4°, отметив, что в некоторых средиземных морях (например,

в морях Малайского архипелага) температура в батипелагической и абиссопелагической зонах может быть значительно выше названной. Еще раньше К. Айзелин (Iselin, 1936) считал возможным разделить пелагиаль на: 1) поверхностный слой (от поверхности до слоя скачка); 2) переходный слой, или слой термоклина (от верхней границы слоя скачка до холодных глубинных вод), температура в котором падает от 20° (в тропических районах) примерно до 5° на глубине 1000 м, и 3) глубинные воды. Как указывает Н. Маршалл (Marshall, 1960), переходный слой Айзелина с точки зрения проникновения света — это зона сумерек. В дальнейшем схема Айзелина повторялась и другими авторами. Недавно ее детализировал и развил К. В. Беклемишев (1969)¹, использовавший в качестве биологического обоснования схемы особенности миграций звукорассеивающих слоев. Все эти схемы построены на основе классификации водных масс и на основе градиентов температуры и недостаточно подтверждены биологическим материалом. Для подтверждения подобных схем необходимы тщательные биологические исследования, т. е. фактически необходимо создание самостоятельных схем на основе анализа биологического материала.

Различные авторы начиная с конца прошлого века предлагали десятки фаунистических схем для разных районов океана или разных групп животных. Они подробно рассмотрены Н. Г. Виноградовой и др. (1959). В общем эти схемы очень близки друг к другу, что лишний раз подтверждает наличие объективных закономерностей вертикального распределения пелагической фауны. Различия между фаунистическими схемами заключаются главным образом в некоторых колебаниях положения границ между вертикальными зонами и в дробности подразделения некоторых из этих зон.

Что касается положения границ, то они проводятся в достаточной мере условно. Постоянные перемещения планктона по вертикали, изменения глубин основных скоплений одного и того же вида на разных стадиях развития, проникновение отдельных экземпляров в слои, далеко отстоящие от глубины, на которой концентрируется вид, делают границы между зонами нечеткими. Фактически между всеми вертикальными зонами существуют не определенные и строгие границы, а достаточно обширные переходные слои, в которых планктонный комплекс, характерный для одной зоны, лишь постепенно сменяется другим, характерным для следующей.

Различия дробности подразделения зон и в первую очередь дробности подразделения глубоководной зоны зависят прежде всего от объема и качества материала, который использовал тот или иной исследователь, и от особенностей распределения изучаемой им группы.

Сопоставление распределения различных групп в разных районах океана и обобщение предложенных ранее схем дало возможность предложить общую схему вертикальной зональности планктона для всего Мирового океана, что и было сделано Хечпесом (Hedgpeth, 1957), а затем коллективом биологических лабораторий Института океанологии АН СССР (Беляев и др., 1959). Последняя схема, учитывающая в отличие от схемы Хечпеса результаты советских исследований на «Витязе» в северо-западной части и в центральных районах Тихого океана, мало отличается от схемы, предложенной ранее Я. А. Бирштейном и др. (1954).

Дальнейшие исследования вертикального распределения пелагической фауны, проводившиеся в последние годы, особенно предпринятое в 1966 г. на «Витязе» детальное изучение вертикального распределения планктона в районе Курило-Камчатского желоба, в общем подтвердили эту схему, хотя и заставили внести в нее некоторые коррективы. Для уточнения схемы поя-

¹ Как показали дальнейшие исследования, эта схема не подтвердилась (Виноградов, 1968, 1974а; Андреева, Житковский, 1968; и др.).

Таблица 7. Число видов бокоплавов и некоторых семейств веслоногих рачков, появляющихся на разных глубинах (м) в районе Курило-Камчатского желоба (по данным М. Е. Виноградова и М. В. Гептнера)

Подотряд и семейство	0—200	200—500	500—750	750—1000	1000—1500	1500—2000	2000—2500	2500—3000	3000—4000	4000—5000	5000—6000	6000—7000	Глубже 7000
Amphipoda													
Hyperiidea	2	10	2	0	4	0	0	2	4	0	0	0	0
Gammaridea	1	3	7	0	4	1	0	1	3	1	1	1	2
Copepoda													
Euchaetidae	3	1	1	2	1	5	4	3	10	3	0	0	0
Lucicutiidae	1	2	2	1	2	4	2	7	6	1	1	0	0
Heterorhabdidae	2	4	1	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0

вилась возможность наряду с фаунистическими материалами использовать данные о биомассе планктона, смене доминирования трофических группировок и т. д.

Как показано выше, кривая вертикального распределения биомассы планктона особенно резко меняет свой ход в слоях 500 (750)—1000 и 2500—3000 м. К этим же слоям приурочены и самые существенные изменения трофической структуры планктона и самая резкая смена фауны, что может быть продемонстрировано на примере хорошо изученных групп планктона Курило-Камчатского района (табл. 7). Эта таблица показывает, что новые виды, новая фауна появляются главным образом в слое 1000—1500 и 2500—4000 м, т. е. опять в тех же слоях, где происходит смена доминирующих трофических группировок и увеличивается градиент изменения биомассы.

Схема вертикальной зональности пелагической фауны может быть представлена в следующем виде:

Поверхностная зона, или <i>эпипелагиаль</i> 0—150 (200) м		
Переходный слой, или <i>мезопелагиаль</i> 150(200)—750(1000) м		
Глубоководная зона, глубже 750(1000) м	Верхняя подзона глубоководной зоны, или <i>батипелагиаль</i> 750(1000)—2500(3500) м	Этаж океанических глубин: 2500(3500)—6000 м Этаж ультраабиссальных, или хадальных, глубин глубже 6000 м
	Нижняя подзона глубоководной зоны, или <i>абиссопелагиаль</i> глубже 2500(3500) м	

Рассмотренные выше (рис. 11) типы вертикального распределения биомассы планктона хорошо согласуются с этой схемой и подтверждают обоснованность ее градаций. Поверхностный тип распределения соответствует поверхностной зоне и переходному слою, среднеглубинный — батипелагиали и, наконец, абиссальный тип — абиссопелагиали.

Особо следует отметить, что в отличие от донной фауны в пелагиали не выделяется особая ультраабиссальная зона. Эндемизм планктонной фауны на максимальных глубинах океана проявляется только в немногих группах и очень невелик. При переходе в воды желоба на глубине около 6000 м не происходит также заметного изменения ни интенсивности уменьшения об-

щей биомассы планктона, ни соотношения трофических групп. Структура планктонного сообщества меняется постепенно, следуя тенденции, наметившейся в верхних слоях абиссопелагиали (понижение биомассы, уменьшение количества хищных форм вплоть до их исчезновения, увеличение олигомикстности сообществ).

Фаунистический состав планктона в желобах обладает некоторыми негативными чертами. Из групп, обычных для глубоководной зоны, глубже 6000 м очень редки Chaetognatha, не были встречены Scyphomedusae, Physophoridae, Decapoda, Euphausiacea и пелагические рыбы. Но эти группы очень малочисленны и в нижней абиссопелагической подзоне глубоководной зоны. У остальных групп на ультраабиссальные глубины проникают лишь немногие виды. Таким образом, чрезвычайная бедность фауны глубин более 6000 м не вызывает сомнения. Но такая бедность характерна не только для этих глубин, она нарастает постепенно, начиная по крайней мере с глубины 3000—4000 м. Обеднение видового состава фауны глубин более 6000 м само по себе не дает оснований для выделения самостоятельной ультраабиссальной зоны.

§ 4. СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

Суточные изменения глубины обитания пелагических животных были замечены естествоиспытателями еще в начале прошлого века. Через сто лет появилась первая сводка, обобщающая накопившиеся данные (Franz, 1912). С тех пор работы обзорного характера с включением новых сведений и с пересмотром старых результатов начинают появляться довольно регулярно. Особенно много выпущено их в послевоенные годы (Маңтейфель, 1960, 1961; Bainbridge, 1961; Raymont, 1963; Banse, 1964; Hutchinson, 1967; Виноградов, 1968; Mauchline, Fisher, 1969). Обширный список обзоров позволяет избежать пересказа и цитирования всех работ и уделить основное внимание лишь результатам исследований последних лет.

Суточной вертикальной миграцией следует называть суточные периодические вертикальные перемещения пелагических организмов. Это вполне очевидное определение представляется очень важным для последующего изложения по двум причинам. Во-первых, оно позволяет исключить из рассмотрения известные случаи «мнимой миграции», объясняемой избеганием планктонными животными орудий лова в светлое время суток. Здесь будут рассмотрены лишь истинные перемещения, существование которых доказано материалами обработки серий ловов с разных глубин, перекрывающих возможный диапазон вертикального распределения изучаемой группы. Во-вторых, признание суточной миграции периодическим процессом требует описания этого явления в терминах, принятых в соответствующих разделах математики и физики.

Как и в случае многих других периодических процессов, изменения глубины (y) при суточной миграции могут быть описаны уравнением типа:

$$y = a + A \cos \left(\frac{2\pi}{k} t - \theta \right). \quad (4.1)$$

Здесь a служит оценкой средней глубины, относительно которой происходят колебания, и характеризует среднюю глубину жизни изучаемой популяции. Оценкой размаха колебаний служит удвоенное значение A ; и, наконец, фаза θ определяет время от начала цикла до момента достижения функцией максимального значения. Это время равно: $k\theta/2\pi$ (k равно числу интервалов, на которые поделен период, а t последовательно принимает значения $0, 1, 2 \dots, k-1$).

По-видимому, условия могут настолько изменить ход миграции, что для его описания окажется недостаточно синусоиды. В таких случаях потребуются включение в уравнение (4.1) гармонических составляющих. Элементарное изложение соответствующих методов может быть найдено в работе Блисса (Bliss, 1958), а их применение к данным о вертикальном распределении планктона в статье Ю. А. Рудякова (1971б).

В любом случае от каждой работы, посвященной вертикальным миграциям, следует требовать оценки размаха, времени достижения максимальной и минимальной глубины, а также скорости миграции (в крайнем случае, оценок максимальной скорости при подъеме и спуске).

К сожалению, среди опубликованных работ отсутствуют сведения об изменениях вертикального распределения на протяжении многих суток. Длительность наблюдений такого рода обычно не превышает 24—30 час. Поэтому, строго говоря, такой материал вообще непригоден для установления существования колебаний с суточным периодом. Сам факт существования суточных перемещений доказывается результатами повторных исследований. Однако споры относительно деталей этого процесса, замеченных в ходе отдельных непродолжительных наблюдений, можно считать беспредметными.

Вертикальные миграции описаны для водных животных всех уровней организации, начиная от простейших и кончая рыбами. В подавляющем большинстве случаев мигрирующие животные в темное время суток находятся на верхней границе слоя, в котором они живут, а в светлое время — в более глубоких слоях. При этом у мезопланктона подъем обычно начинается около полудня, а спуск — около полуночи (рис. 15). Известны случаи пребывания у поверхности вечером, а на глубине — в утренние часы. К этому типу предположительно может быть отнесена миграция *Oithona setigera* (Рудяков, 1971б). Есть описания обращенных или инвертированных миграций, при которых животные находятся в верхних слоях днем и в глубине — ночью (рис. 16). Такое поведение характерно, например, для *Podon polyphemoides* (Bosch, Taylor, 1973) и *Spinocalanus neospinosus* (Hure, Scotto di Carlo, 1974). В некоторых случаях животные довольно много времени проводят вблизи верхней и (или) нижней границы населенного ими слоя. Длительное пребывание в поверхностных слоях в темное время суток часто сопровождается временным погружением популяции около полуночи. Кушинг (Cushing, 1951) считает, что «полуночное погружение» более заметно у крупных животных, это свидетельствует о пассивности процесса, являющегося, по его мнению, следствием снижения двигательной активности. Но есть данные, свидетельствующие, что такое поведение свойственно более мелким животным (Hure, Scotto di Carlo, 1974). Миграции с резко выраженным полуночным опусканием можно считать сумеречными, а их период, по сути дела, равен уже не 24, а 12 час. Полусуточная миграция обнаружена у *Euphausia superba* (Павлов, 1974). Но в этом случае рачки находятся у поверхности приблизительно в полдень и в полночь. Полусуточная миграция 5-й копепоидитной стадии *Calanus tonsus* (= *C. plumchrus*) отмечена в Охотском море (Виноградов, 1954).

Размах суточных перемещений может достигать нескольких сотен метров и, так же как скорость перемещений, лишь в самых общих чертах связан с размерами организмов. Несомненно, что мелкие организмы, например, простейшие, не в состоянии перемещаться со скоростью, доступной организмам мезо- и макропланктона. Однако известны крупные немигрирующие организмы, а скорость миграции некоторых веслоногих (Hure, Scotto di Carlo, 1974) и ракушковых рачков (Рудяков, 1971а), достигающая 40 и даже 50 м/час, приблизительно равна скорости миграции сельдей (Цветков, 1974).

Судя по результатам исследования звукорассеивающих слоев, скорость миграции вниз в 1,5 раза больше скорости подъема (Baru, 1967). Но в дру-

гих случаях скорость их подъема и спуска одинакова (Komaki, Matsuye, 1956). В зоне Восточно-Исландского течения скорость опускания веслоногих рачков в два раза превышает скорость подъема (Грузов, 1961). Наблюдения за миграциями других видов ракообразных свидетельствуют о равенстве скоростей (Богоров, 1974) или же о том, что скорость подъема больше скорости спуска (Рудяков, 1971а; Рудяков, Воронина, 1973; Семенова, 1974; Hure,

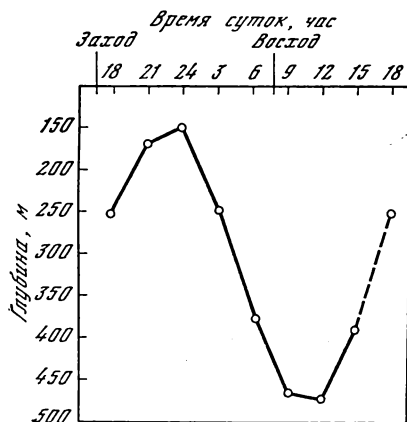
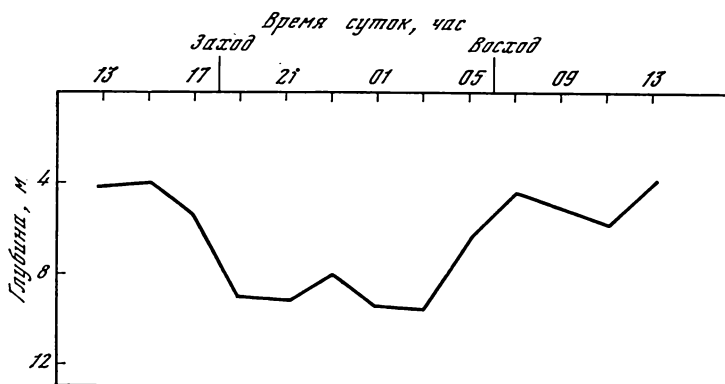


Рис. 15. Суточные изменения средней глубины нахождения *Euchaeta acuta* (по Hure, Scotto di Carlo, 1974)

Рис. 16. Осредненная картина суточных изменений средней глубины нахождения *Podon polyphemoides* по данным трехсуточной станции (по материалам Bosh, Taylor, 1973)



Scotto di Carlo, 1974), хотя бывают и исключения (Worthington, 1931). Таким образом, данные весьма противоречивы. Но в известных случаях скорости подъема и опускания различаются не более, чем в 1,5—2 раза. Поэтому в среднем их соотношение можно вслед за М. Е. Виноградовым (1968) принять равным единице.

Мнение о широкой распространенности вертикальных миграций среди пелагических организмов (Богоров, 1974) не было результатом обобщения каких-либо материалов и не аргументировано результатами расчетов или экспериментов. Напротив, экспериментальные данные иногда свидетельствуют об очень небольших суточных колебаниях биомассы сестона. Например, на двух станциях в западной тропической части Тихого океана они прослеживались лишь до глубины 50—75 м (Виноградов, Рудяков, 1971). Этот результат может быть истолкован как свидетельство преобладания в планктоне этого района немигрирующих и слабо мигрирующих животных. Сходные результаты получены для планктона Средиземного моря (Сажина, Балдина, 1975). Миграция большинства массовых форм Охотского и Берингова морей также ограничивается верхними 50—100 м (Виноградов, 1954).

На рис. 17 показано число видов веслоногих рачков, совершающих миграции определенного размаха вблизи Канарских островов, вычисленное по материалам рейса «Сонд» судна «Дискавери» (Рое, 1972). Оценкой размаха суточных перемещений здесь служит разность значений средней глубины нахождения вида днем и ночью, причем отрицательные значения свидетельствуют о миграции обращенного типа. Средний размах миграции, вычисленный по этим данным, оказался равен 80 м, но размах миграций максимального числа видов составляет от -50 до $+50$ м (Рудяков, Цейтлин, 1976).

В ходе вертикальных перемещений форма распределения особей по глубине может существенно меняться. Есть основания полагать, что дисперсия и асимметрия вертикального распределения однородных групп особей изменяются в течение суток закономерно (Рудяков, 1971а), но разные виды ведут

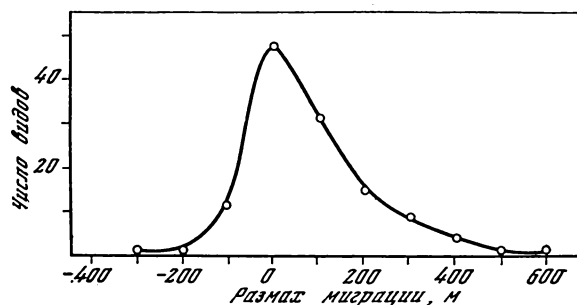


Рис. 17. Распределение видов *Calanoida* по размаху совершаемых ими суточных вертикальных перемещений

Объяснения в тексте (по Рое, 1972)

себя в этом отношении различно (Тимонин, 1975). Иногда наблюдается расслоение мигрирующей популяции (Vives, 1970; Hure, Scotto di Carlo, 1974). Причины этого явления не были предметом специального исследования, но подобное поведение, если оно не случайно, доказывает физиологическую неоднородность изучаемой группы и необходимость отдельного рассмотрения выделяющихся подгрупп.

Многообразие описаний процесса миграции вполне соответствует обилие очень противоречивых данных о влиянии внешних условий на ход перемещений. Противоречивее всего данные о влиянии освещенности на суточные миграции. Противоречие заключено уже в самом факте существования как обычных, так и обращенных миграций. Для таких хорошо изученных видов, как *Calanus finmarchicus* есть сведения о миграциях и обычного и обращенного типа (Gardiner, 1933; Marshall, Orr, 1955). В одном из озер Шотландии дафнии большого и среднего размера совершали обычные миграции, а мелкие особи того же вида — обращенные (Southern, Gardiner, 1926, 1932). Многих пелагических животных, поднимающихся вечером к поверхности, привлекают искусственные источники света, что используется для промысла некоторых рыб. Этим хорошо известным фактам противоречат наблюдения, доказывающие смещение звукорассеивающих слоев при включении мощного искусственного источника света в направлении от источника (Blaxter, Currie, 1967). Хорошо известным данным о подъеме планктона и звукорассеивающих слоев при солнечных затмениях (Петипа, 1955; Backus et al., 1965) противоречат результаты последнего фундаментального исследования такого рода (Skud, 1968). Общепринятое мнение об опускании планктона в лунные ночи (Moore, 1950; Donaldson, 1975) противоречит результатам более ранних исследований, показавших, что при ярком лунном свете планктон концентрируется в тонком поверхностном слое и рассеивается при увеличении облачности (Waldvogel, 1900; Lozeron, 1902). Что же касается мнения В. Г. Богорова (1974) об отсутствии суточных миграций планктона в полярных морях летом (т. е. в условиях маломеняющейся освещенности), то ему соответ-

ствуют представления о ходе циркадных ритмов в таких условиях (Rudjakov, 1970; Müller, 1973), но противоречат наблюдения Дайгби (Digby, 1960) и результаты исследований беломорского планктона (Перцова, 1974).

Миграционное поведение самок и самцов часто бывает совершенно различным (Marshall, Orr, 1955). Столь же большие различия могут быть между особями разных генераций (Russel, 1928, 1934) и разного возраста в пределах одной генерации. Обычно с возрастом амплитуда и скорость миграции увеличиваются, но есть и исключения из этого правила.

Для систематизации гипотез относительно механизма суточных вертикальных перемещений воспользуемся уравнением, описывающим условие вертикальной неподвижности организма, взвешенного в водной толще:

$$V_a + V_n + V_m = 0. \quad (4.2)$$

В этом уравнении V_a — скорость активного перемещения организма относительно воды, V_n — скорость пассивного перемещения под влиянием силы тяжести и V_m — скорость переноса организма движениями самой воды. Очевидно, что для периодических перемещений по вертикали необходимо, чтобы хотя бы одна из трех компонент скорости на протяжении суток колебалась относительно среднего значения, которое должно удовлетворять требованиям уравнения (4.2). Соответственно, известные теории механизма миграций можно разбить на три основные группы.

1. В первую группу удобно включить гипотезы, в которых миграции рассматриваются как совершенно пассивный процесс, вызываемый периодическим изменением скорости переноса организмов вертикальными движениями воды. Самым ранним предположением такого рода является гипотеза о переносе планктона конвекционными течениями, существование которых обусловлено суточными изменениями температуры воды (Apstein, 1896). Но такие изменения очень малы даже в приповерхностном слое, а вызванные ими колебания плотности еще менее заметны. Гораздо большее значение в жизни пелагических организмов могут иметь внутренние волны, связь которых с вертикальным распределением планктона обсуждалась впервые В. Г. Богоровым. Внутренние волны вызывают значительные вертикальные перемещения планктона и рыб (Banse, 1955; Фукс, Мещерякова, 1959; Чиндонова, Шулепов, 1965; Nakayama, 1970; Макштас, Сабинин, 1972). Амплитуда этих колебаний вполне сопоставима с амплитудой вертикальных миграций (Краусс, 1968), но их значение часто недооценивается планктонологами. Период внутренних волн обычно близок к 12 час., но есть и 24-часовая составляющая. Поэтому такой тип миграции может быть идентифицирован только при условии проведения тщательных гидрологических наблюдений.

2. Вторую группу составляют гипотезы, в основу которых положено существование периодических изменений скорости пассивного перемещения организмов относительно воды. Скорость перемещения зависит от вязкости воды, плавучести (т. е. разности значений плотности воды и организма), а также от размеров и формы организма. Вязкость воды сильно зависит от температуры, что и послужило основанием гипотезы Оствальда (Ostwald, 1902), считавшего, что суточные изменения температуры воды и вызванные ими изменения вязкости настолько велики, что могут существенно менять скорость пассивного перемещения и, следовательно, вызывать вертикальные перемещения организмов. Изменения плавучести могут быть вызваны суточным ходом удельного веса организма в связи с ритмом питания и переваривания пищи. Подобные изменения были обнаружены у дафний и приняты как причина суточных миграций (Eyden, 1923). Таких наблюдений было проведено очень немного, причем некоторые из них подтверждают, а другие противоречат результатам Эйден. Однако, несомненно, что хотя бы отчасти существование суточных миграций обусловлено изменениями плотности.

В некоторых случаях, как, например, у *Arcella discoides*, миграция полностью объясняется периодическим изменением удельного веса (Denton, 1963).

3. Третью группу составляют гипотезы, постулирующие существование изменений скорости активного движения. Перемещения под влиянием силы тяжести всегда строго ориентированы. В случае активного движения ситуация усложняется, так как для совершения закономерных перемещений необходимо наличие механизмов ориентации. Известны два основных механизма такого рода: по направлению на источник света и по направлению силы тяжести (Creutzberg, 1975; Schönnе, 1975). Фото- и геотактическим реакциям планктонных животных посвящено огромное число работ (Pardi, Papi, 1961), однако лишь в редких случаях такие реакции удастся рассмотреть в чистом виде. Дело в том, что в естественных условиях и в большинстве проведенных экспериментов преобладает освещение сверху. Поэтому положительный фототаксис неотличим от отрицательного геотаксиса и наоборот. Кроме того, из-за наличия у организма положительной или отрицательной плавучести, изменения двигательной активности приводят к вертикальным перемещениям, которые классифицируются как положительный или отрицательный фото- или геотаксис. Это смешение понятий известно специалистам (Verwey, 1966) и крайне затрудняет использование экспериментальных данных для анализа естественных ситуаций. Тем не менее ориентация по направлению силы тяжести несомненно существует. Она может осуществляться не только благодаря наличию статокиста, но и просто путем определенной ориентации тела в процессе пассивного перемещения в воде под влиянием силы тяжести (Bidder, 1929; Grosser et al., 1953). При этом знак геотаксиса определяется тенденцией организма тонуть или всплывать и усилия особи в среднем оказываются направленными на компенсацию пассивного перемещения (Huntschmann, цит. по Hutchinson, 1967; Richter, 1973).

Вертикальная составляющая скорости активного движения может изменяться либо в связи с изменением скорости движения как таковой, либо из-за изменения эффективности факторов, ориентирующих движение. Из факторов внешней среды лишь освещенность испытывает закономерные колебания суточного периода, что и послужило основанием для широкого признания изменений освещенности в качестве основной причины суточных миграций. Действие света может быть очень разнообразным. Прежде всего свет — это ориентирующий фактор, эффективность которого меняется в течение суток. Кроме того, с ритмом внешней освещенности связан ритм питания и переваривания пищи, из-за чего в результате изменения удельного веса в течение суток может меняться как скорость пассивного перемещения, так и эффективность ориентации в поле силы тяжести организмов, не имеющих статокистов. И, наконец, уровень освещения может менять скорость движения фотокинетически (Blaxter, 1973; Forward, 1974). Действие освещенности на скорость движения может быть и косвенным. Известно, что двигательной активности животных часто присущ эндогенный ритм, сохраняющийся при некоторых неизменных условиях (Aschoff, 1960; Бюннинг, 1961). Существование такого ритма у планктонных животных предполагалось еще в начале текущего столетия (Esterly, 1917; Russel, 1927) и бесспорно доказано исследованиями последних лет (Harris, 1933; Enright, Humner, 1967). Однако ритм освещенности сохраняет свое ведущее значение и в этом случае, так как он служит синхронизатором ритмов отдельных особей и определяет приуроченность тех или иных процессов к определенному времени суток. Таким образом, ведущую роль изменений освещенности для феномена вертикальных миграций, по-видимому, можно считать общепризнанной. Но до последнего времени вертикальные миграции рассматривались как активные перемещения животных то вверх, то вниз в соответствии либо с периодическими изменениями внешних условий, либо с фазой эндогенного ритма. Иными сло-

вами, было принято, что для того, чтобы возникла миграция, необходимо изменение направления активного движения.

Для доказательства этой точки зрения надо доказать существование суточных миграций у организмов с нулевой плавучестью или же показать, что скорость миграции в естественных условиях¹ превышает совпадающую с ней по направлению скорость пассивного перемещения под влиянием силы тяжести. Естественно, что и в том и в другом случае надо доказать, что эти перемещения не вызваны внутренними волнами или другими периодическими процессами вертикального переноса.

Имеющиеся данные не подтверждают такую точку зрения. Еще Рассел (Russell, 1972) считал, что активный уход от света маловероятен и что наблюдаемое погружение, видимо, представляет собой результат угнетения локомотории. Это предположение подтверждено экспериментами Штрикклера (Strickler, 1969), доказавшими, что активное движение вниз наблюдается лишь в исключительно редких случаях. Суточные миграции организмов с нулевой плавучестью не наблюдались, и в исследованных случаях скорость популяции при спуске, видимо, не превышает скорости пассивного погружения обездвиженных особей (Rudjakov, 1970; Рудяков, 1972; Рудяков, Воронина, 1973; Bosch, Taylor, 1973). Эти наблюдения позволяют выдвинуть в качестве непосредственных причин суточных миграций: а) отличие плавучести мигрирующих организмов от нулевой и б) наличие ритма двигательной активности, т. е. периодических изменений скорости активного движения (Rudjakov, 1970). Эта концепция вертикальных миграций имеет истоки в работах Оствальда (Ostwald, 1902), Эвальда (Ewald, 1910, 1912) и Шаллека (Schallek, 1943), но ближе всего к ее формулировке подошел Харрис (Harris, 1963). Объяснив вертикальные миграции дафний в сосудах периодическими изменениями двигательной активности, Харрис все же продолжал объяснять погружение в естественных условиях активным уходом организмов в глубину. Окончательная формулировка этой гипотезы находится в полном соответствии с современными представлениями о циркадной периодичности процессов жизнедеятельности, она в состоянии объяснить все разнообразие типов суточной миграции планктонных организмов (Rudjakov, 1970) и вполне приложима к миграциям планктоноядных рыб (Цветков, 1974). Использование этой гипотезы как основы математической модели миграций привело к достаточно удовлетворительным результатам (Меншуткин, Рудяков, 1975). Таким образом, ритмические вертикальные перемещения пелагических организмов могут быть следствием: а) вертикального переноса, б) изменений удельного веса и в) изменений скорости активного движения. Картина суточной вертикальной миграции складывается из компонент, определяемых этими процессами, и выяснение роли каждого из них должно стать задачей будущих исследований.

Со времен Дж. Меррея (Murray, 1885), считавшего, что подавляющее большинство планктонных организмов опускается в течение дня глубже, чем на 100 морских саженей, в гидробиологии бытует представление о широкой распространенности суточных вертикальных миграций. Несмотря на работы, свидетельствующие об обратном (Виноградов, 1954), подобная точка зрения существует до настоящего времени (Banse, 1964; Roe, 1974). При этом само миграционное поведение обычно рассматривается как возникшее в процессе эволюции пелагической фауны, благодаря преимуществам, которые получают мигрирующие животные.

Биологические преимущества животных, совершающих миграции, далеко не всегда очевидны. Сам факт существования в планктоне немигрирующих

¹ Скорость миграции необходимо определять по данным многосуточных наблюдений, так как на ее оценку может сильно влиять пятнистость распределения планктона.

или слабо мигрирующих видов свидетельствует о том, что выгоды миграционного поведения нельзя считать абсолютными¹. Более того, форма распределения размаха суточного перемещения веслоногих рачков (см. рис. 17) позволяет говорить о предпочтительности малого размаха миграций у этих животных.

Соображения о пользе суточных вертикальных миграций (McLaren, 1963; 1974; Kerfoot, 1970; Nival et al., 1974) могут оказаться верными лишь при некоторой, строго определенной комбинации внешних условий и эколого-физиологических характеристик как самих мигрантов, так и организмов, с ними биологически связанных. Такое же заключение легко сформулировать относительно преимуществ немигрирующих животных.

Суточные вертикальные миграции совершаются не только пелагическими животными. В частности, некоторые данные животные ночью поднимаются над дном во время фазы повышенной двигательной активности (Nesthagen, 1973; Macquart-Moulin, 1973). Отсюда можно сделать вывод, что суточные миграции — это не результат адаптивных изменений поведения животных в процессе завоевания пелагиали. Предположение, что одним из путей эволюции пелагических животных служит снижение удельного веса и достижение нулевой плавучести, представляется весьма вероятным, так как подтверждается многочисленными примерами разнообразных приспособлений для парения (см. Киселев, 1969). Но процесс отбора форм с минимальным остаточным весом должен неизбежно привести к исчезновению суточных миграций, включающих фазу пассивного перемещения под влиянием силы тяжести. Поэтому имеющиеся данные могут свидетельствовать о том, что вертикальные миграции были неизбежным следствием основных физических и физиологических свойств предков современных планктонных животных и сохранились лишь у тех видов, для которых достижение нулевой плавучести в процессе эволюции оказалось невозможным или невыгодным. Кроме того, состояние идеальной нулевой плавучести весьма неустойчиво и может быть нарушено даже при незначительных вертикальных перемещениях, в процессе питания, в ходе созревания половых продуктов и вымета яиц или молودي и при любых изменениях жирности организма. Для длительного сохранения нейтральной плавучести на постоянной глубине необходим быстродействующий и весьма эффективный механизм регуляции удельного веса. Но работа такого аппарата невозможна без определенных энергетических затрат, уменьшающих выгоды постоянного пребывания в состоянии идеальной нулевой плавучести. Можно полагать, что наиболее эффективным механизмом такого рода обладают рыбы. Но даже для рыб, по мнению В. И. Цветкова (1974), «при регулярных вертикальных миграциях..., по-видимому, выгодно не сохранение нейтральной плавучести, а некоторый постоянный избыток (или недостаток) ее...» и «небольшое постоянное рассогласование собственной плавучести с условиями давления на данной глубине обеспечивает пассивный, без значительных затрат энергии подъем (или спуск),...» (стр. 213).

Приведенные рассуждения позволяют присоединиться к мнению Гарриса (Harris, 1953) о возможном отсутствии адаптивного значения суточных миграций, которые, как и многие другие внешние проявления скрытой периодичности (Бюннинг, 1960), можно рассматривать как вторичное явление.

Этот вывод не отрицает важной роли вертикальных миграций в процессах трансформации веществ и энергии в водных экосистемах. Вертикальные миграции объединяют обитателей водной толщи и дна в единое сообщество, увеличивая скорость взаимодействия пространственно разобщенных элементов.

¹ По-видимому, лишь одно преимущество можно считать относительно бесспорным. Оно заключается в том, что миграцией гарантируется встреча особей со слоем концентрации пищевых объектов, если такой слой есть вообще.

Кроме того, они обеспечивают активный транспорт органики из поверхностных продуцирующих слоев в глубинные (Виноградов, 1953, 1968).

В заключение необходимо подчеркнуть, что многие противоречивые сведения о ходе миграций могут объясняться неполноценностью фактических данных. Насколько можно судить по результатам единичных многосуточных наблюдений (см., например, Bosch, Taylor, 1973), процесс миграции нестационарен. Поэтому важные шаги в понимании суточных вертикальных миграций могут быть сделаны только в результате многосуточных наблюдений за изменениями вертикального распределения пелагической фауны, сопровождаемых изучением внутренних волн и колебаний удельного веса пелагических организмов.

§5. МАКРОПЛАНКТОН И НЕКТОН

Изучение вертикального распределения макропланктона и нектона в открытом океане сопряжено со значительными методическими трудностями. Выше рассмотрен общий характер вертикального распределения зоопланктона (в том числе и крупных планктонных животных) в толще океана. Но более детальные сведения об изменении видового состава, биомассы и численности подвижных животных с глубиной можно получить только при помощи замыкающихся разноглубинных тралов и буксируемых крупноячейных сетей, которые стали входить в употребление лишь в последние годы. Большой недостаток почти всех используемых в настоящее время моделей разноглубинных тралов состоит в том, что они практически не ловят крупных нектонных рыб и кальмаров, которые бывают представлены в уловах только молодыми экземплярами. Данные о распределении крупных нектонных рыб можно получить, используя крючковые снасти, в частности, плавные тунцеловные или вертикальные ярусы. Применяется для изучения вертикального распределения животных и гидроакустический метод. В связи с этими трудностями, а также из-за большой технической сложности эксплуатации крупногабаритных орудий лова, вертикальное распределение макропланктона и нектона изучено сейчас далеко не столь детально, как распределение мезопланктона.

5. 1. Макропланктон

Макропланктонные животные, которые есть в подавляющем большинстве систематических групп пелагической фауны¹ — от кишечнополостных до рыб, населяют практически все глубины — от поверхности до придонных слоев океана. При рассмотрении распределения макропланктона по глубине бросается в глаза хорошо заметная в большинстве случаев вертикальная слоистость, выраженная значительно сильнее, чем у мезопланктона (рис. 18). Эта особенность определяется способностью крупных планктонных животных активно собираться на определенных горизонтах и образовывать сравнительно тонкие слои повышенной численности; некоторые из них могут регистрироваться акустическими приборами как глубинные звукорассеивающие слои.

Вертикальное распределение большинства видов макропланктонных животных подвержено существенным изменениям в течение жизненных циклов или на протяжении суток. Примеры крупных животных, постоянно (от рождения до смерти) живущих на одной и той же глубине, очень немногочисленны

¹ Все макропланктонные животные проходят в раннем онтогенезе мезопланктонную стадию (плавучие икринки, личинки). С другой стороны, к макропланктону относятся ранние стадии развития нектонных кальмаров и костных рыб (но живородящие акулы и китообразные, приносящие крупных детенышей, с самого начала жизни принадлежат к нектону).

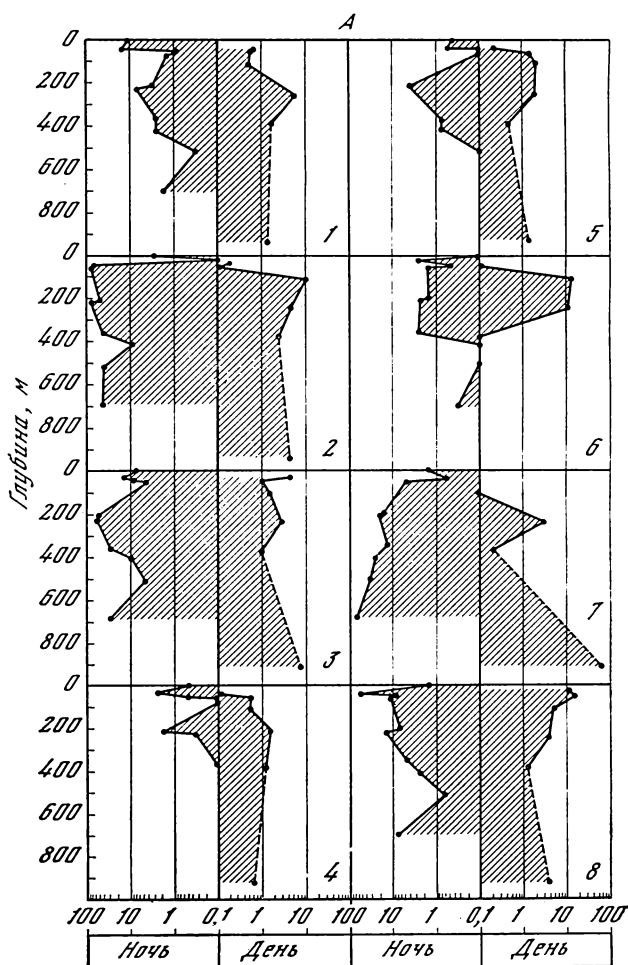
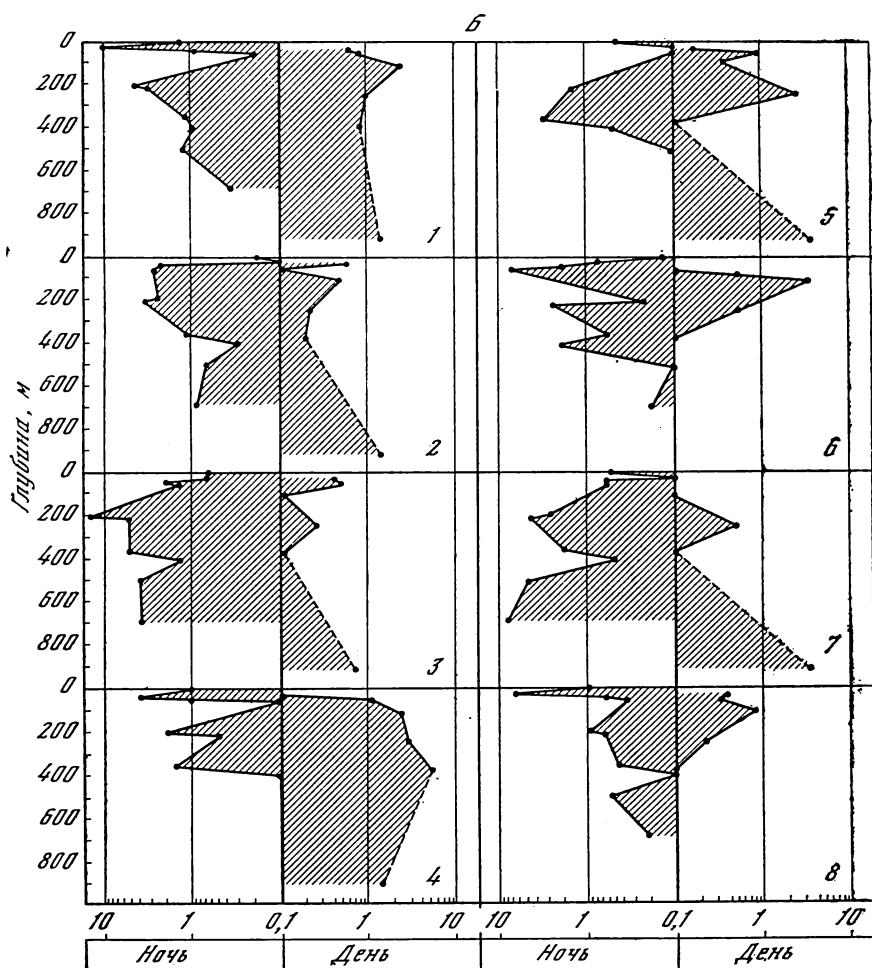


Рис. 18. Вертикальное распределение численности (А, экз/ 10^4 м³) и биомассы (Б, мг/ 10^4 м³) различных групп макропланктона в восточной части Средиземного моря
1 — сифонофоры; 2 — эвфаузииды; 3 — десятиногие раки и мизиды; 4 — киленогие моллюски; 5 — кальмары; 6 — оболочники; 7 — рыбы; 8 — личинки рыб

и скорее представляют собой исключения из общего правила. Так, постоянно живут в приповерхностном слое пелагические осьминоги *Ocythoe tuberculata* и *Tremoctopus violaceus* (Несис, 1973 в; Roper, Young, 1975). Только в эпипелагиали живут киленогие моллюски (Heteropoda), а также немногие креветки из сем. Penaeidae. Из макропланктонных рыб постоянно живет у поверхности карликовая сайра (*Cololabis adocetus*, сем. Scomberesocidae) (Парин, 1968). Среди немногих глубоководных животных, почти не меняющих горизонт обитания в продолжение всей жизни, можно отметить батипелагического головоногого моллюска *Vampyroteuthis infernalis* (отряд Vampyromorpha), у которого все возрастные стадии живут преимущественно на глубинах от 600 (900) до 1500 (2000) м и встречаются ближе к поверхности лишь в тех районах, где верхняя граница глубинных вод занимает более высокое положение (Несис, 1973а; Roper, Young, 1975). Такое же вертикальное распределение, по-видимому, характерно для батипелагических рыб из семейств Searsiidae, Cetomimidae и некоторых др. В целом же распределение макропланк-



тона по глубине в очень большой степени определяется вертикальными миграциями животных, и эти миграции следует рассмотреть в первую очередь.

Онтогенетические миграции. Онтогенетические вертикальные перемещения, общая суть которых сводится к большему или меньшему разделению горизонтов обитания взрослых животных и их личинок и мальков, существуют у многих макропланктонных видов. Обычно эти миграции проявляются в том, что развитие икринок, личинок и молоди происходит в слоях воды, расположенных ближе к поверхности, чем зона обитания подрастающих и взрослых особей. Онтогенетические перемещения иногда бывают активными, но чаще включают в себя пассивную фазу, проходимую на мезопланктонной стадии жизни (главным образом за счет гравитационного погружения или всплытия икры и ранних личинок, а также в результате турбулентных токов воды). Схемы этих миграций могут отчасти различаться, что позволяет выделять несколько их типов.

1. Взрослые особи, обитающие в мезопелагиали, поднимаются для нереста в верхние слои, где происходит эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие вплоть до стадии малька; по мере роста зона жизни смещается на большие глубины. Такой тип миграции характерен для некоторых кальмаров сем. *Euplotenthididae* (*Watasenia scintillans*, *Abralia veranyi* и др.), а среди рыб, вероятно, свойствен светящимся анчоусам, принадлежащим к

«приповерхностным» родам *Myctophum*, *Symbolophorus* и др. У всех этих животных личинки живут в эпипелагиали и совершают небольшие суточные миграции. По мере роста амплитуда миграций увеличивается и они постепенно захватывают всю мезопелагиаль, причем по ночам животные поднимаются и в эпипелагиаль, часто достигая поверхности. В дневное время половозрелые особи могут быть встречены в широком диапазоне глубин вплоть до 1000—1500 м. Онтогенетические миграции у подрастающих особей многих из этих видов маскируются протяженными перемещениями в течение суток и выражаются в усилении с возрастом размаха суточных миграций и возрастании среднего размера животных с глубиной.

2. Взрослые особи живут на глубинах (в мезо-, бати- или абиссопелагиали), размножаются там же, но икра или личинки всплывают вверх и развиваются в эпипелагиали или верхней мезопелагиали; молодь, подрастая, опускается на горизонт, где держатся взрослые. Хорошо известным примером таких онтогенетических перемещений могут служить глубоководные рыбы-удильщики (*Ceratioidei*). Как показано Бертельсеном (Bertelsen, 1951), эти рыбы в половозрелом состоянии, как правило, живут лишь на глубине более 1000 м. Там они мечут икру, которая, по-видимому, поднимается в поверхностные слои воды, где встречаются мелкие личинки; мальки удильщиков довольно обычны в верхнем тысячеметровом слое, глубже отмечены только взрослые самцы и самки. В эпипелагиали проводят личиночный период и многие другие батипелагические рыбы, например, самые массовые обитатели этой зоны — циклотоны (*Cyclothone atraria*, *C. braueri*, *C. acclindens* и др., сем. *Gonostomatidae*), икра и личинки которых попадают даже у самой поверхности (Мухачева, 1964; Дехник, Синюкова, 1964; Горбунова, 1971, 1975). Личинки мезопелагической змеиной макрели (*Gempylus serpens* сем. *Gempylidae*) входят в гипонейстонное сообщество, тогда как взрослые рыбы днем живут на глубине 300—400 м (Парин, 1967). С другой стороны, живущие у дна долгохвосты (*Macrouridae*) на ранних стадиях развития поднимаются только до глубины около 200 м (здесь встречаются самые мелкие личинки этих рыб) и по мере роста постепенно опускаются все глубже и глубже, пока не достигнут, наконец, придонных слоев воды (Marshall, 1965). В мезопелагиали проходят ранние этапы развития и батипелагические саблезубы *Anoplogaster cornuta* (Grey, 1955).

По этой же схеме происходят онтогенетические миграции большинства океанических головоногих моллюсков, в частности, мезо- и батипелагических кальмаров из сем. *Cranchiidae*. Виды рода *Leachia* размножаются на глубинах, а молодь живет в верхних слоях воды, чаще всего в эпипелагиали. Достигнув размеров, близких к предельным, они опускаются на глубины порядка 1000—2000 м и даже глубже, где происходит спаривание и нерест (Несис, 1973а; Young, 1975). Молодые *Bathothauma lyromma* живут на глубине 100—500 м и по мере роста медленно перемещаются в глубинные слои — взрослые особи держатся в слое 1000—1500 м (Несис, 1973а; Aldred, 1974).

3. Гораздо реже наблюдается такой тип онтогенетической миграции, когда взрослые особи живут на меньшей глубине, чем их личинки и молодь. Такие перемещения характерны для некоторых преимущественно эпипелагических головоногих. Пелагические осьминоги-аргонавты (*Argonauta* spp.) нерестятся у поверхности, а их личинки и ранняя молодь попадают вплоть до глубины 500—1000 м, хотя в основном придерживаются все же верхнего стометрового слоя (Несис, 1973в).

4. Несколько условно можно выделить в особый тип онтогенетических миграций такое вертикальное распределение, когда половозрелые животные постоянно находятся и размножаются на глубинах, а мальки и молодь сначала рассеиваются (за счет турбулентных токов) в более или менее обширной толще воды; затем подрастающие особи, оказавшиеся за пределами зоны

жизни взрослых, постепенно перемещаются в эту зону. Примером такого распределения может служить массовый глубоководный осьминог *Japetella diaphana* (сем. Bolitaenidae). Личинки этого вида, одетые слизистой оболочкой, имеют почти нейтральную плавучесть и пассивно расселяются в толще воды на глубинах 100—1000 м, но с возрастом постепенно опускаются в батипелагиаль, где (на горизонте 1000—1500 м) держатся взрослые особи (Несис, 1973а). Такое распределение разных возрастных стадий характерно и для некоторых других мезо- и батипелагических головоногих (*Eledonella*, *Vitreledonella*, *Bathyteuthis*, *Mastigoteuthis* и др.), а из рыб — для топориков (*Sternoptyx*, *Argyropelecus*), веретенников (*Paralepis*) и др.

По мнению М. Е. Виноградова (1968), основной смысл онтогенетических вертикальных перемещений состоит в том, что растущие личинки и молодь могут откармливаться в более богатых пищей верхних слоях воды и лишь впоследствии опускаются в обедненные пищей (особенно мелким планктоном) глубинные горизонты.

Сезонные миграции. Сезонные вертикальные миграции макропланктонных животных есть только в умеренных и высоких широтах, т. е. там, где существует четкая сезонность биологических процессов. Эти перемещения связаны преимущественно с размножением и прохождением отдельных стадий жизненного цикла в определенное время года на разной глубине, поэтому они могут рассматриваться как одна из модификаций онтогенетических миграций (Виноградов, 1968).

Суточные миграции. Многие из макропланктонных животных совершают суточные вертикальные миграции, особенно характерные для мезопелагических видов ракообразных, головоногих моллюсков и рыб, живущих в тропической зоне. Эти перемещения заметны уже у личинок многих форм, когда их амплитуда невелика. Иногда миграции бывают инвертированными. С возрастом размах миграций обычно увеличивается.

Суточные миграции макропланктона, контролируемые изменениями освещенности, в большинстве случаев поддаются причинному объяснению с трофических позиций: мигранты, поднимаясь в ночное время на меньшие глубины (вплоть до поверхности океана), используют в качестве пищи относительно более богатые ресурсы мезопланктона этой зоны, поедают животных, перемещающихся вместе с ними, или перехватывают их на каком-либо участке миграционного пути в сумеречное время. Для объяснения дневного опускания часто ссылаются на энергетический выигрыш, получаемый при временном пребывании в более холодной воде глубин (McLaren, 1963) или на другие однозначные причины, однако М. Е. Виноградов (1968) считает необходимым совокупно рассматривать целый комплекс преимуществ, получаемых мигрантами.

Размах вертикальных перемещений у разных (даже близких) видов может сильно варьировать, но многообразие отдельных суточных миграций вполне поддается типизации. Довольно подробная их классификация, учитывающая характер и амплитуду перемещений, разработана К. Ропером и Р. Янгом (Roper, Young, 1975) для пелагических головоногих моллюсков. Эта классификация с некоторыми изменениями и дополнениями вполне приложима и к другим макропланктонным животным. Суточные миграции можно разделить на два основных типа: 1) слои концентрации животных определенного вида днем и ночью полностью разобщены и 2) границы этих слоев перекрываются. Оба типа в свою очередь могут быть разделены на подтипы, отличающиеся деталями суточного распределения популяций по глубине. В особый подтип несомненно следует выделять вертикальные перемещения с ночным подъемом к самой поверхности океана, совершаемые так называемыми «никтоэпипелагическими» животными (Парин, 1968). Такие миграции характерны для пелагических осьминогов *Argonauta* (Несис, 1973в).

макропланктонных рыб — «приповерхностных» светящихся анчоусов из родов *Myctophum* (кроме *M. selenops*), *Symbolophorus*, *Gonichthys*, *Centrobranchus* и *Loweina* (Парин, 1963; Беккер, 1967), гоностоматиды *Vinciguerrina nimbaria*, молоди *Photonectes albipennis* (сем. Melanostomiidae) и *Astronesthes niger* (сем. Astronesthidae) и др. (Marshall, 1960; Парин, 1963). У «приповерхностных» миктофид и пелагических осьминогов ночью поднимаются, по-видимому, все или по крайней мере большинство особей, тогда как, например, у винцигуэррий значительная часть популяций остается каждую ночь в подповерхностных слоях. «Никтоэпипелагические» рыбы, в отличие от головоногих, опускаются днем на глубину 400—800(1000) м и имеют очень широкий размах вертикальных перемещений.

Другие животные, проникающие ночью в эпипелагиаль, в частности кальмары сем. Eupoloteuthidae, миктофиды из родов *Ceratoscopelus*, *Diaphus* и *Lampanyctus*, многие представители семейств Astronesthidae, Chauliodontidae, Stomiidae, Melanostomiidae и др., как правило, не показываются у поверхности, причем ближе всего к ней поднимаются обычно неполовозрелые (juvenильные) особи тех видов, личинки которых обычно живут в верхних слоях воды. Аналогичные миграции характерны для многих массовых креветок из семейств Oplophoridae, Sergestidae и Penaeidae. Многие из таких мигрантов во взрослом состоянии вообще не проникают в эпипелагическую зону. Днем все эти мигранты живут на глубине 300—1000 м (обычно между 400 и 700 м) а ночью большая часть особей концентрируется в слое (50) 100—300 м; амплитуда суточных перемещений варьирует от 200 м (у светящегося анчоуса *Diaphus regani*) до 700—800 м (у светящегося анчоуса *Ceratoscopelus townsendi* и креветки *Sergestes splendens*) (Foxton, 1970; Gibbs, Roper, 1971; Legand et al., 1972).

В батипелагиали суточные вертикальные миграции макропланктона с разобщением дневного и ночного горизонта обычно полностью отсутствуют, хотя из этого правила есть немногие исключения. Некоторые виды креветок, например, ночью поднимаются с глубин, превышающих 1000 м, и проникают в слой 800—900 м, где они не встречаются днем (Foxton, 1970).

Миграции с перекрытием слоев сосредоточения в светлое и темное время суток обычно имеют небольшую амплитуду. Кальмары *Histioteuthis heteropsis*, например, днем живут на глубине 400—800 м, а ночью смещаются на глубину 200—600 м (Roper, Young, 1975). Сходным образом мигрируют представители рода *Abraliopsis* (сем. Eupoloteuthidae). Из макропланктонных рыб по такой схеме перемещаются, по-видимому, *Gonostoma elongatum* и *G. atlanticum* (сем. Gonostomatidae), *Lampanyctus niger* (Myctophidae), *Diplospinus multistriatus* (Gempylidae).

Некоторые животные, распространенные днем в обширной толще воды, ночью «поджимаются» в более узкий верхний слой. У отдельных видов ночью поднимается только верхняя граница их распространения по глубине. Так, перераспределение численности происходит на глубине (100) 200—1000 м у молоди рыбы-топорика *Argyrops leuciscus hemigymnus* (сем. Sternoptychidae) (Baird, 1971) и некоторых других видов.

Особый случай суточных вертикальных миграций представляет ночное расширение пределов вертикального распределения сразу в обоих направлениях — как вверх, так и вниз. В качестве примеров можно указать креветок *Acantheephyra purpurea* (сем. Oplophoridae), которые концентрируются днем в слое 700—800 м, а ночью распределяются в толще воды от 200 до 1200 м (Legand et al., 1972), светящихся анчоусов *Diaphus raphinesquei* (сем. Myctophidae), которые рассредоточиваются ночью в значительно большем диапазоне, чем в светлое время (Badcock, 1970).

Таким образом, суточные вертикальные перемещения чрезвычайно характерны для населения мезопелагической зоны. В то же время размах этих миг-

раций у некоторых видов настолько ничтожен (не более 20—50 м), что такие виды могут рассматриваться как не мигрирующие по вертикали. В мезопелагиали есть и совсем не мигрирующие на протяжении суток животные. К ним относятся, преимущественно, некоторые креветки, мизиды и рыбы. Так, например, у *Oplophorus spinosus* (Oplophoridae) максимальная численность всегда наблюдается на глубине около 450 м (Foxton, 1970). Среди мезопелагических головоногих моллюсков отсутствие суточных миграций — редкое явление. Из мезопелагических рыб почти не мигрируют рыбы-топорики (Sternoptychidae) из родов *Argyropelecus* и *Sternoptyx*, «светлые» циклотоны (*Cyclothone alba*, *C. signata*), *Valenciennellus tripunctulatus*, *Vinciguerria attenuata*, *Bonapartia pedaliota* и др., все представители семейств Scopelarchidae, Melamphaeidae, Chiasmodontidae и др. (Badcock, 1970; Baird, 1971; Gibbs, Roper, 1971; Мухачева, 1974, 1976).

В бати- и абиссопелагиали суточные вертикальные перемещения почти полностью отсутствуют у представителей всех групп макропланктона.

Как видно из приведенных примеров, суточные миграции, конвергентно возникшие в самых разных группах макропланктона, представляют собой одну из характернейших особенностей экологии многих животных, обитающих, грубо говоря в верхнем 1000-метровом слое океана. На этих глубинах мигранты составляют преобладающую часть населения, и их утренние и вечерние перемещения дважды в сутки приводят к кардинальной перестройке вертикального распределения фауны. Отметим также, что эти миграции следует расценивать как проявление физиологических потребностей видов — в них вовлекается значительная доля особей всей популяции, и лишь некоторая их часть ежесуточно остается на ночь в том слое, где днем сосредоточена основная часть популяции.

В тропической зоне суточные миграции интерзонального макропланктона полностью или в значительной своей части (кроме самого верхнего участка маршрута) совершаются в пределах «главного термоклина». Это — градиентная по температуре вертикальная зона (мезопелагиаль), лежащая между поверхностным изотермическим слоем (эпипелагиалью, толщина которой обычно составляет 50—100 м) и глубинными однородными по температуре водами (батипелагиалью, верхняя граница которых лежит на глубине порядка 1000—1200 м).

Известный интерес представляет вопрос о факторах, ограничивающих размах вертикальных миграций. Выше было показано, что амплитуда миграций разных интерзональных видов сильно варьирует и что многие из них проникают ночью в верхний изотермический слой и даже достигают поверхности; с другой стороны, некоторые животные далеко не доходят до верхней границы термоклина, а для других видов эта граница служит естественным пределом ночного подъема. Слои, где мигранты держатся днем, расположены на разном удалении от верхней границы глубинных однородных вод. Расхождение амплитуд миграций и слоев концентрации в ночное и дневное время характерно даже для родственных форм. В районе Канарских островов близкие виды эвфаузиид и креветок как мигрирующие, так и не совершающие вертикальных перемещений, и днем и ночью образуют более или менее плотные скопления на разных горизонтах, причем в некоторых случаях последовательность смены слоев преобладания этих видов сохраняется постоянной в светлое и темное время суток (Baker, 1970; Foxton, 1970). Можно полагать, что это расхождение способствует ослаблению межвидовой конкуренции, и именно поэтому амплитуда вертикальных миграций не может быть одинаковой для всех мигрантов, а верхняя граница термоклина не может служить единственным пределом ночного подъема всех мигрантов (Виноградов, 1968). Вероятно, верхний и нижний пределы вертикальных миграций интерзональных видов (а часто и разных возрастных стадий этих видов) обусловлены при-

уроченностью животных к определенным диапазонам температуры, освещенности или давления (Беклемишев, 1969; Беклемишев и др., 1973).

Изменения видового состава с глубиной. В открытых водах Мирового океана четко выделяются три основных комплекса макропланктонных животных — приповерхностный (эпипелагический), среднеглубинный (мезопелагический) и глубинный (батипелагический).

Макропланктонных животных, постоянно живущих только в пределах эпипелагиали (если понимать под этой вертикальной зоной лишь толщу верхнего изотермического слоя), сравнительно немного; значительное число приповерхностных видов встречается и в верхних горизонтах мезопелагиали — до глубины 400—450 м. К числу приповерхностных форм относятся немногие креветки семейства Penaeidae, киленогие моллюски, осьминоги надсем. Argonautoidae, а также молодь кальмаров и многих рыб, как эпипелагических во взрослом состоянии (Echocoetidae, Scomberesocidae; Carangidae, Scombridae и др.), так и глубоководных, имеющих онтогенетическую миграцию (Gonostomatidae, Myctophidae, Ceratioidei и др.). Кроме того, сюда регулярно поднимаются ночью интерзональные беспозвоночные и рыбы никтоэпипелагической группировки — достигающие поверхности воды эвфаузииды, «приповерхностные» светящиеся анчоусы, мелкие кальмары, проникающие в нижние горизонты изотермического слоя креветки, головоногие и глубже живущие светящиеся анчоусы. Видовой состав макропланктона эпипелагической зоны в целом относительно беден, особенно за пределами тропических вод.

Богаче и разнообразнее всего макропланктон средних глубин — слоя от 100—200 до 1000—1500 м. Для многих групп животных, в частности, для пелагических ракообразных, головоногих, рыб, именно в тропической мезопелагиали наблюдается максимальное число родов и видов. Особенно характерны для этой зоны креветки (из Sergestidae, Penaeidae, Oplophoridae), кальмары (Enoploteuthidae, Octopoteuthidae, Histioteuthidae, Chiroteuthidae, Cranchiidae и др.), некоторые осьминоги (Amphitretidae), рыбы (Gonostomatidae, Sternoptychidae, Chauliodontidae, Stomiidae, Myctophidae, Melamphaeidae и др.). Видовое разнообразие фауны здесь очень велико (Парин, 1975а, 1976). В субполярных районах население мезопелагиали в общем представлено теми же группами (хотя, конечно, другими видами), что и в тропической зоне, но гораздо менее разнообразно. Особенно беден видами макропланктон в Арктике и Антарктике (к югу от Антарктической конвергенции).

В среднеглубинный комплекс макропланктона входят виды, постоянно живущие в мезопелагиали (как мигранты, так и формы, у которых суточных миграций нет), а также эврибатные виды, распространенные от нижней эпипелагиали до верхней батипелагиали, численность которых достигает максимума в мезопелагиали. Часть мезопелагического макропланктона, как показано выше, уходит ночью в эпипелагаль; с другой стороны, на средние глубины проникают в темное время отдельные батипелагические животные.

Тропическая мезопелагаль в фаунистическом отношении не однородна во всем диапазоне глубин. Рассматривая вертикальное распределение рыб, головоногих, креветок и эвфаузиид, М. Леган и др. (Legand et al., 1972) справедливо отмечают, что на глубине около 450 м проходит граница, ниже которой постоянно живут немигрирующие виды среднеглубинных рыб («светлые» виды *Cyclothone*, *Melamphaes* и др.) и эвфаузиид, а днем сосредотачиваются, кроме того, все мигранты. Примерно на этой глубине находится нижняя граница ночного подъема интерзональных макропланктонных видов. Таким образом, верхние горизонты мезопелагиали (до глубины 400—500 м) в дневное время имеют очень скудное население, состоящее из эврибатных приповерхностных форм и молоди некоторых глубоководных животных. При-

чина такого расслоения состоит, видимо, в том, что как раз на таких глубинах температурный градиент в главном термоклине сильно уменьшается, и понижение температуры происходит гораздо медленнее, чем в слоях, расположенных ближе к поверхности (Беклемишев, 1973; и др.). Это позволяет выделять на средних глубинах верхне- и нижнемезопелагическую фауну макропланктона.

Видовое разнообразие глубинного, или батипелагического, макропланктона значительно меньше, чем мезопелагического. В его состав входят, впрочем, представители почти всех основных таксономических групп — эвфаузииды (*Bentheuphausiidae*), мизиды, креветки, головоногие (*Vampyroteuthidae*, *Bathyteuthidae*, *Mastigoteuthidae*, *Grimalditeuthidae*, *Bolitaenidae*), рыбы («темные» виды *Cyclothone* из *Gonostomatidae*, *Taaningichthys* из *Mycetophidae*, *Cetomimidae*, *Cyemidae*, *Eurypharingidae*, 13 семейств удильщиков подотряда *Ceratioidei*). Богаче всего этот комплекс видов представлен в тропических водах.

В отличие от мезопланктона, в макропланктоне практически нет специфических абиссопелагических видов, и для глубины более 3000 м характерно лишь общее обеднение фауны. Зато в непосредственной близости от дна достаточно четко выделяется особый бентспелагический (или придонный) комплекс макропланктонных животных.

Количественное распределение. Уже первые попытки количественной оценки вертикального распределения макропланктона путем его облова горизонтально буксируемыми планктонными сетями (Jespersen, 1935) показали, что наибольшая концентрация крупных планктонных животных наблюдается на средних глубинах (от 500 до 1500—2000 м). Позднее М. Е. Виноградов (1968), проанализировав случаи поймки макропланктонных организмов в вертикальных ловах большими планктонными сетями (диаметр входного отверстия 113 см) и осреднив данные по значительному числу станций, пришел к заключению, что в олиготрофных тропических районах максимум биомассы макропланктона лежит в слое 500—1000 м (его биомасса составляет здесь около 25% общей биомассы планктона); в более продуктивных экваториальных водах макропланктона много на глубинах от 200 до 2000 м, а максимум биомассы лежит в слое 1000—2000 м (до 74% общей биомассы сетного планктона); в субполярных районах наибольшее количество макропланктона находится в слое 500—1000 м, но его доля (до 11% общей биомассы планктона) максимальна на глубине 2000—3000 м.

Разноглубинные тралы дали возможность получить более репрезентативные сведения. По данным М. Легана и др. (Legand et al., 1972), максимум средней суммарной биомассы всего макропланктона (исключая студенистых животных) в экваториальных районах центральной части Тихого океана днем лежит на глубине 450—950 м и достигает $5,5 \text{ мг/м}^3$, главным образом за счет мелких рыб и крупных ракообразных. Ночью распределение биомассы по глубине выравнивается в результате подъема интерзональных видов макропланктона, и в слое 0—900 м биомасса составляет в среднем $3\text{—}4 \text{ мг/м}^3$. На большей глубине (950—1200 м) количество макропланктона заметно ниже (около 2 мг/м^3), и здесь суточных изменений биомассы практически нет. В поверхностной зоне биомасса крупных планктонных животных (также без кишечнополостных и сальп) значительно меньше, чем биомасса мезопланктона, — в слое 0—110 м она даже ночью составляет не более 6—7% общего веса. С глубиной доля макропланктона в суммарной биомассе планктона заметно возрастает, и на горизонтах от 700 до 950 м рыбы, ракообразные и головоногие моллюски образуют основную часть всего планктона. В толще воды от поверхности до глубины 1200 м на макропланктон в экваториальной зоне Тихого океана приходится в среднем около 20% суммарной биомассы всего планктона.

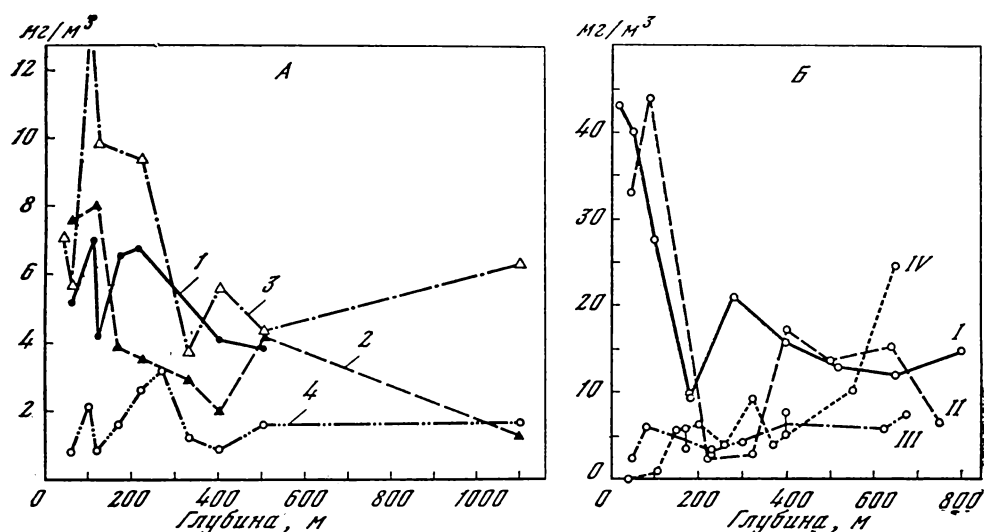


Рис. 19. Вертикальное распределение биомассы макропланктона (мг/м^3) на различных полигонах (1—4 и I—IV) в западной тропической (А) и восточной экваториальной (Б) частях Тихого океана (Виноградов, Парин, 1973; Парин, 1975а)

1 — $040^{\circ}28'$ с.ш., $142^{\circ}33'$ в.д.; 2 — $06^{\circ}33'$ с.ш., $135^{\circ}33'$ в.д.; 3 — $08^{\circ}22'$ с.ш., $120^{\circ}24'$ в.д., 4 — $13^{\circ}31'$ с.ш.; $139^{\circ}58'$ в.д.; I — IV — экватор, 97° , $130^{\circ}40'$ и $154^{\circ}47'$ з.д.

Исследования, проведенные в рейсах судов Института океанологии АН СССР, позволили оценить региональные различия вертикального распределения макропланктона в тропических водах Тихого океана (рис. 19). В этих рейсах проводились послойные ловы тралами Айзекса — Кидда в темное время суток, когда контрастность количественных показателей по глубине в значительной степени снижается из-за суточных вертикальных миграций. Тем не менее вертикальное распределение макропланктона в различных в трофическом отношении районах существенно различалось.

В западной части океана работы проводились на четырех полигонах (Виноградов, Парин, 1973). Два из них (1 и 2, рис. 19) выполнены в среднепродуктивных водах, третий полигон (3, рис. 19) также находился в сравнительно продуктивных водах, а четвертый (4, рис. 19) — в олиготрофных центральных водах. Вертикальное распределение общего количества макропланктона на всех полигонах сильно колебалось даже в небольшом интервале глубин, что свидетельствует о сильной слоистости распределения и в ночное время. Общая биомасса всех макропланктонных животных на полигонах, расположенных в продуктивных водах (1—3, рис. 19), с увеличением глубины от 60—100 к 400—500 м понижалась в среднем от 12 до 4 мг/м^3 . В олиготрофном районе (4, рис. 19) вертикальное распределение макропланктона было более равномерным, и биомасса на всех обловленных горизонтах составляла около 2 мг/м^3 . На первых двух полигонах биомасса макропланктона в слое 0—500 м составляла около 15—20%, на третьем — около 35% биомассы мезопланктона; на четвертом полигоне, несмотря на олиготрофные условия, роль крупных планктонных животных также была значительной (17% биомассы мезопланктона). Эти числа близки к приводимым М. Леганом и др. (Legand et al., 1972) и, по-видимому, могут рассматриваться как обычное соотношение биомассы макро- и мезопланктона в тропической зоне.

Четыре наиболее массовые в уловах группы плотоядного макропланктона (Decapoda, Cephalopoda, Mystophidae и остальные мезопелагические рыбы) преобладали по биомассе на разных глубинах: в слоях 80—120 и 300—

400 м доминировали светящиеся анчоусы, в слое около 200 м — креветки, в слое 120—170 м — головоногие. Глубже 500 м доминирующая роль переходит к мезопелагическим хищным и планктоноядным рыбам из семейств *Gonostomatidae*, *Sternoptychidae*, *Melamphaeidae* и др.

Другая серия из четырех полигонов (I—IV, рис. 19) была выполнена в восточной части Тихого океана на экваториальном разрезе между 97° и 155° з. д. (Парин, 1975а). Все полигоны находились в районе экваториального подъема вод, интенсивность которого убывала с востока на запад, так же как и биологическая продуктивность, сохранявшаяся, впрочем, везде на довольно высоком уровне. На разных полигонах вертикальное распределение макропланктона существенно различалось. На двух восточных полигонах (I и II, рис. 19) верхние горизонты (20—80 м) содержали чрезвычайно обильный макропланктон. За счет очень большого количества растительноядных эвфаузиид (в основном *Euphausia eximia*) общая биомасса макропланктона (без кишечнотелостных и сальп) составляла 33—44 мг/м³. В стрекне течения Кромвелла биомасса макропланктона сильно снижалась, но на глубине 300—400 м находился второй максимум (17—20 мг/м³), возникавший за счет повышения биомассы рыб (12—13 мг/м³) и плотоядных креветок (4—5 мг/м³). На большей глубине биомасса снова постепенно снижалась, но все же оставалась выше, чем в подповерхностном минимуме. На двух западных полигонах (III и IV, рис. 19) вертикальное распределение макропланктона было более равномерным, приповерхностный максимум биомассы, образованный растительноядными видами, здесь отсутствовал, и более того, макропланктон верхнего слоя (до глубины 200—300 м) оказался крайне бедным. Нижний максимум зарегистрирован лишь на самом западном полигоне (IV, рис. 19), где на глубине 650 м (максимальная глубина траления) биомасса макропланктона возрастала до 24 мг/м³ за счет обилия рыб (16,5 мг/м³) и головоногих (6 мг/м³). Сравнительно сложная картина вертикального распределения биомассы макропланктона на экваториальных полигонах свидетельствует о том, что ночные вертикальные миграции макропланктонных животных в этом районе, видимо, осложняются влиянием течения Кромвелла.

Все имеющиеся данные говорят о том, что для основных таксономических групп макропланктона характерно неравномерное количественное распределение по вертикали. Суммируя сведения о вертикальном распределении головоногих, можно показать, что в тропиках круглосуточно наблюдается два максимума численности — в нижней эпипелагиали и верхней мезопелагиали (50—200 м за счет молоди многих видов, постоянно обитающих в приповерхностных слоях, к которой добавляются ночью мигрирующие вверх интерзональные формы), и в нижней мезопелагиали, близ ее границы с батипелагиалью (от 500—700 до 800—900 м, а в субполярных районах — в слое 800—1500 м) за счет немигрирующих глубоководных и концентрирующих днем на этих горизонтах интерзональных видов; при этом нижний максимум слабее выражен в олиготрофных центральных водах. Минимум биомассы макропланктонных головоногих лежит на глубине 300—500 м.

Два максимума численности наблюдается и у пелагических креветок, но только в ночное время (Foxton, 1970; Legand et al., 1972; Виноградов, Парин, 1973; Aizawa, 1974). В отличие от головоногих, креветки редко поднимаются ночью в верхние слои воды, за исключением лишь некоторых районов, например, бореальных вод Тихого океана, где массовый вид *Sergestes similis* (Sergestidae) иногда образует приповерхностные скопления (Omori et al., 1972). Верхний максимум численности и биомассы креветок располагается ночью в нижней эпи- и верхней мезопелагиали, обычно на глубине 100—300(500) м. Он обусловлен скоплениями интенсивно мигрирующих видов, главным образом сергестид и оплофорид, которые днем опускаются в мезопелагиаль, образуя максимум на глубинах до 700—800 м, обычно в средней

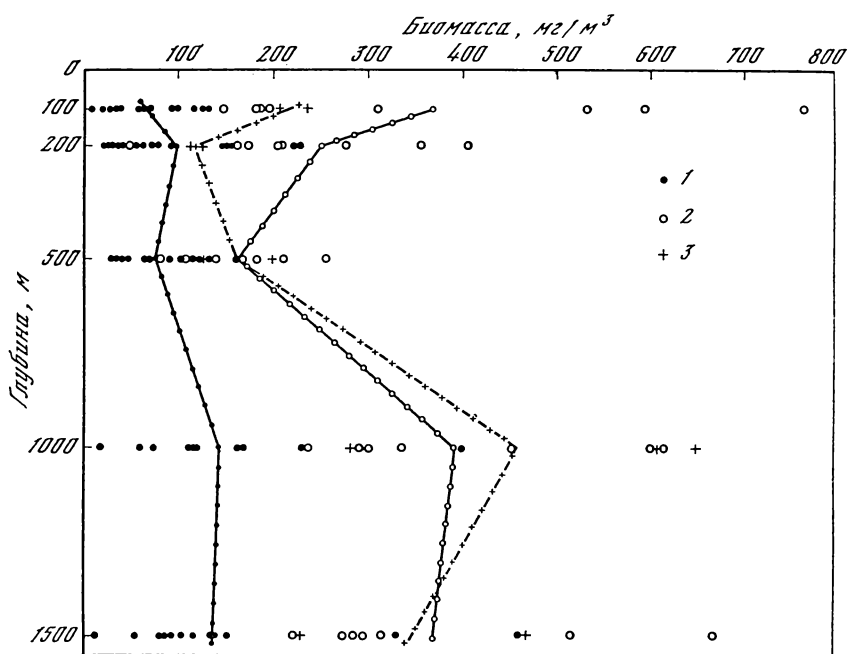


Рис. 20. Вертикальное распределение биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) пелагических глубоководных рыб на западе тропической части Тихого океана

1 — центральные воды; 2 — экваториальные воды; 3 — зона влияния Куросио у о-вов Рюкю, Волкано и Бонин. Линиями показана осредненная биомасса по группам полигонов (Парин и др., 1977)

мезопелагиали. Нижний максимум образован слабо мигрирующими видами из пасифейд, глубинных пенеид и сергестид и располагается в зоне границы мезо- и батипелагиали и в верхней батипелагиали — на глубине 700—1200 м (Michel, Grandperrin, 1969; Omori, 1969; Murillo, 1973). Днем интерзональные виды опускаются в зону немигрирующих форм, и существует только один максимум численности.

Наконец, для макропланктонных рыб характерно существование даже трех максимумов биомассы. Первый пик — у самой поверхности воды — образуют никтоэпипелагические светящиеся анчоусы, дающие в тропических водах Тихого океана биомассу от $2,1 \text{ мг}/\text{м}^3$ в центральных водах до $83,0 \text{ мг}/\text{м}^3$ в самых продуктивных участках восточной части экваториальной зоны (Парин и др., 1972; Парин, 1975а). Второй максимум, четко выраженный в продуктивных районах, но гораздо менее резкий в олиготрофных водах, располагается, как правило, у верхней границы главного термоклина или непосредственно над ней, на глубине от 50 до 120 м. В его образовании ведущая роль принадлежит интерзональным светящимся анчоусам — в западной тропической части Тихого океана, например, *Ceratoscopelus warmingi* и мелкие особи из родов *Diaphus*, *Lampanyctus* и других имеют на этих горизонтах биомассу до $10 \text{ мг}/\text{м}^3$, что составляет 25—50 и даже 75% общего веса всего макропланктона (Виноградов, Парин, 1973). Лишь в некоторых районах, отличающихся специфическими условиями, ведущая роль в этом максимуме переходит к представителям других групп — на востоке экваториальной части Тихого океана, например, к *Bathylagus nigrigenys* (сем. Bathylagidae), биомасса которого на глубине 50 м достигает $6,4 \text{ мг}/\text{м}^3$ при биомассе всех рыб $11,0 \text{ мг}/\text{м}^3$ (Парин, 1975а). Глубже количество рыб более или менее быстро убывает, но лишь до нижней части мезопелагической зоны, где оно опять повышается (третий максимум). В тропической зоне Тихого океана в экваториальных

водах на востоке (там, где главный термоклин довольно узок) это повышение хорошо заметно уже на глубине 300—400 м и вызвано скоплением на этой глубине довольно крупных хищных рыб (*Anoplogaster*, *Gonostoma* и др.) и циклотон; в центральной части океана оно смещается на глубину 400—650 м (Парин, 1975а), а на западе (в Филиппинском бассейне и внутренних морях Индо-Малайского архипелага) на глубину порядка 1000—1500 м (Парин и др., 1977).

Изменения биомассы рыб с глубиной сильно зависят от гидрологических условий и кормности вод. Например, на западе тропической части Тихого океана участкам с повышенной и низкой трофностью соответствуют разные типы распределения биомассы по вертикали в ночное время (на всех станциях облавливались стандартные горизонты — 100, 200, 500, 1000 и 1500 м) (рис. 20). В олиготрофных центральных водах пробы с разных горизонтов, как правило, мало различаются по биомассе; биомасса с глубиной несколько увеличивается, а около 500 м есть слабо выраженный минимум; подповерхностный максимум также почти не развит и лежит на горизонте 200 м. В мезотрофных районах (зона влияния Куроисио и экваториальная зона) на кривой биомассы есть два пика — верхний, на горизонте 100 м, и нижний, на горизонте 1000—1500 м. На глубине около 200—500 м есть четкий минимум. Первый максимум образован интенсивно мигрирующим компонентом мезопелагического ихтиоцена (светящиеся анчоусы и пр.); второй максимум обусловлен немигрирующими или слабо мигрирующими нижнемезопелагическими и батипелагическими рыбами — *Cyclothone*, *Sternoptyx*, *Borodina*, *Serrivomer*, *Poromitra*, *Scopeloberyx* и др.

5. 2. Нектон

Видовой состав нектона менее разнообразен, чем состав макропланктона. Нектон составляют немногие систематические группы, в основном головоногие моллюски, рыбы и китообразные, а также немногочисленные морские пресмыкающиеся; кроме того, в неритических районах существенная роль принадлежит ныряющим птицам (пингвинам, бакланам и др.) и ластоногим. Рассматривая вертикальное распространение нектонных животных в открытом океане, следует прежде всего отметить их преимущественную приуроченность к верхним горизонтам пелагиали — от поверхности воды до нижней границы мезопелагической зоны. Глубже (в батипелагиали) настоящих нектонных животных нет, что можно объяснить скудостью кормовых ресурсов на больших глубинах. По-видимому, разреженность пищи в пределах этого биотопа делает активную охоту энергетически менее выгодной, чем пассивное питание, характерное для батипелагических планктонных хищников типа рыб-удильщиков (*Ceratioidei*) и головоногих с длинными щупальцами (*Mastigoteuthis* и др.).

Миграции. Миграционные перемещения нектона по глубине, как и у макропланктонных животных, играют значительную роль, хотя их значение в целом, по-видимому, все же не столь велико. Онтогенетические изменения глубины в тех случаях, когда они выражены у нектонных форм, непосредственно продолжают миграцию, начатую еще на планктонной стадии жизни. Подрастающие особи многих видов часто держатся на меньшей глубине, чем взрослые животные. Например молодые тунцы, принадлежащие к океаническим видам рода *Thunnus* — *T. alalunga* (длинноперый), *T. obesus* (большеглазый), *T. albacares* (желтоперый), живут лишь в самых поверхностных слоях эпипелагиали, тогда как крупные особи живут обычно на глубине 100—250 м, а, возможно, и глубже, т. е. в верхних горизонтах главного термоклина при температуре до 13° (Соловьев, Кузьмин, 1970; Suda, 1973). Основную пищу крупных тунцов составляют типично мезопелагические ры-

бы и кальмары (Парин, 1970, 1971б; Бородулина, 1974). Аналогично изменяются с глубиной размеры некоторых других рыб (*Xiphias*, *Makaira*) и кальмаров (*Onychoteuthis*, *Onykia*).

Есть среди nekтона также виды, совершающие вертикальные миграции, размах которых может достигать 1000 м. Протяженные суточные вертикальные миграции предпринимают nekтонные кальмары *Ommastrephes bartrami* (сем. Ommastrephidae), многие виды Gonatidae и Euploteluthidae, часть из которых выходит ночью к поверхности (Clarke, 1966; Зуев, Несис, 1971; Roper, Young, 1975). Среди nekтонных рыб суточные вертикальные миграции — с глубин порядка 200—500 м к поверхности — особенно хорошо выражены у акул из родов *Isistius* и *Euprotomiscrus* (сем. Dalatiidae) (Парин, 1964) и у змеиных макрелей из родов *Gempylus* и *Nealotus* (сем. Gempylidae) (Парин, 1967б; Парин, Беккер, 1972). Некоторые эврибатные хищники из числа крупных акул и костных рыб используют для охоты как поверхностный изотермический слой, так и термоклин. Меч-рыба (*Xiphias gladius*), например, была сфотографирована однажды на глубине 600 м (Church, 1969). Очень глубоко ныряют в поисках корма некоторые зубатые китообразные — клюворылые киты (сем. Hyperoodontidae) и особенно кашалоты (*Physeter macrocephalus*), которые обычно добывают свою пищу (преимущественно мезопелагических головоногих) на глубине 300—700 м (Берзин, 1971; Клумов, 1971) и даже глубже. Отдельные экземпляры кашалотов были найдены запутавшимися в подводном кабеле на глубине около 1000 м (Heezen, 1957).

В то же время многие nekтонные животные постоянно живут на одной и той же глубине, не совершая существенных вертикальных миграций. Из рыб только в верхних горизонтах эпипелагиали живут макрелешука и сайра (сем. Scomberesocidae), летучие рыбы (Echocoetidae), корифены (Coryphaenidae). В нижней эпипелагиали и прилегающей части мезопелагиали (верхняя часть термоклина) держатся алеписавры (Alepisauridae) и морские лещи (Bramidae). Для мезопелагиали особенно характерны жемчужноглазки (Scorelarchidae), веретенники (Paralepididae), омосудисы (Omosudidae) (Парин, 1968). Голозэпипелагические виды есть и среди кальмаров семейств Ommastrephidae и Thysanoteuthidae, а распространение некоторых слабо мигрирующих Gonatidae приурочено к мезопелагической зоне (Roper, Young, 1975).

Изменение видового состава с глубиной. В океаническом nekтоне можно выделить три группировки: приповерхностную, подповерхностную и среднеглубинную, первая из которых приурочена к самым верхним горизонтам эпипелагиали (0—50 м), вторая — к нижней эпипелагиали и верхней мезопелагиали (с центром распространения на тех глубинах, где сильнее всего градиент температуры), а третья — к мезопелагиали в пределах главного термоклина.

В приповерхностном nekтоне, помимо голозэпипелагических животных (акул Lamnidae, Cetorhinidae, Rhinodontidae и др.; костных рыб Echocoetidae, Scomberesocidae, Coryphaenidae, *Katsuwonus* и мелких *Thunnus*, Scombridae и др.; дельфинов, морских пресмыкающихся) довольно большую роль играют (особенно в субполярных водах) нерито-океанические головоногие и рыбы. На севере, например, в него входят сельди и лососи, а в Антарктике — некоторые нототеноидные рыбы. Существенна также роль никтоэпипелагических кальмаров Ommastrephidae (особенно многочисленны *Sthenoteuthis*, *Ommastrephes*, *Dosidicus*), Onychoteuthidae, Thysanoteuthidae, и рыб гемпилид (Gempylidae), появляющихся у поверхности только в темное время суток (Парин, 1968, 1975а). Лишь немногие nekтонные животные могут быть встречены во всей толще эпипелагиали, от поверхности до ее нижних горизонтов. К их числу относятся, пожалуй, только крупные акулы (*Isurus*, *Alopias*, *Prionace* и др.), scomброидные рыбы (тунцы, марлины, меч-рыбы), читы-полосатики (*Balaenoptera*), мелкие дельфины и др.

Особая фауна нектона существует в пограничной зоне между эпи- и мезопелагиалью. Особенно характерны для нее алепизавры (*Alepisaurus*), морские леи (*Brama*, *Taractes*, *Pterycombus*), диретмы (*Diretmus*), некоторые веретенники (*Lestidium*, *Palalepis*) и гемпилиды (*Gempylus serpens* проводит здесь светлое время суток). В этих же слоях пелагиали нагуливаются во взрослом состоянии некоторые рыбы эпипелагического происхождения, в частности, большинство крупных тунцов, мечерылых и акул, служащих объектами ярусного рыболовства. На глубине 100—300 м питаются и многие мелкие китообразные. Основным источником пищи подповерхностного нектона составляют интерзональные макропланктонные организмы, мигрирующие в соответствующие горизонты ночью. Занимающие самый верхний трофический уровень хищники (алепизавры, тунцы и др.), питающиеся только в дневные часы, используют этот источник пищи лишь косвенно, через постоянно живущих в верхней мезопелагиали менее крупных хищных нектонных животных (Шарин, 1971б, 1975б; Бородулина, 1974).

В более глубоких слоях мезопелагиали встречаются многие из нектонных животных, обычных в верхней части главного термоклина, но из крупных хищников сюда проникают только «странствующие» особи кальмаров и немногих рыб (меч-рыба), а также крупные кашалоты самцы. Среди характерных представителей специфического среднеглубинного нектона нужно назвать головоногих из *Enoploteuthidae* и *Gonatidae*, рыб из *Scopelarchidae*, *Omosudidae*, *Paralepididae*, и др.; с увеличением глубины число нектонных форм постепенно убывает. В высоких широтах (в бореальных, нотальных и антарктических водах) нектонные кальмары (например, *Moroteuthis*, *Gonatus*) и рыбы (*Notolepis*, *Anotopterus*) среднеглубинного комплекса живут гораздо ближе к поверхности и нередко занимают экологические ниши, занятые в тропиках приповерхностными и подповерхностными видами.

Количественное распределение. Данные о вертикальном распределении биомассы океанического нектона пока совершенно отсутствуют, и можно высказать лишь самые приблизительные соображения об изменении количества крупных животных с глубиной. В умеренных и высоких широтах наибольшая масса нектона несомненно находится в поверхностных и подповерхностных слоях воды. Как раз в них держатся те виды кальмаров, рыб и китообразных, скопления которых используются промыслом. В тропической зоне количество поверхностного нектона заметно понижено (по биомассе, по-видимому, преобладают летучие рыбы и никтоэпипелагические кальмары), и пик концентрации смещается на глубину порядка 100—250 м. Именно в этих слоях вылавливаются основные промысловые животные открытых вод тропического океана — тунцы, мечерылые, акулы. Эти рыбы, судя по составу их пищи, используют для откорма довольно большие запасы сравнительно мелкого нектона, в основном рыб из сем. *Paralepididae*, *Alepisauridae*, *Gempylidae* и *Bramidae* и головоногих из сем. *Enoploteuthidae*, *Onychoteuthidae* и *Ommastrephidae*; по данным О. Д. Бородулиной (1974), для обеспечения годовой продукции 1,5 млн. т только тунцами рода *Thunnus* должно потребляться около 15 млн. т этих кормовых объектов (для сравнения укажем, что по расчетам В. П. Шунтова (1973) общая биомасса летучих рыб в Тихом океане составляет 15—40 млн. т). В нижних горизонтах мезопелагиали биомасса нектона, по-видимому, очень низка.

БЕНТАЛЬ

§ 1. НАСЕЛЕНИЕ ЛИТОРАЛИ

Для литорали, особенно скалистой, характерна очень четкая вертикальная стратификация растений и животных, которые образуют не менее 3, а иногда 8 и больше отчетливых поясов, основу каждого из которых составляют обычно 1—3 доминирующих вида. Большая часть доминирующих организмов и, по сути дела, все литоральные сообщества обычно имеют резкие и устойчивые верхнюю и нижнюю границы распространения, хотя большая часть контролирующих абиотических факторов изменяется плавно (Charman, 1973). Сопоставляя вертикальную зональность растений и животных с характеристиками приливо-отливных колебаний уровня, многие исследователи пытались найти корреляцию между ними и выявить критические уровни, на которых происходит резкая смена литоральных сообществ. Такие уровни были установлены в различных районах Великобритании (Colman, 1933; Charman, 1943; Evans, 1947a, 1947b, 1949), Тихоокеанского побережья Северной Америки (Doty, 1946), Новой Зеландии (Dellow, 1950; Carnahan, 1952), Индии (Rao, Rao, 1962) и в других районах. К сожалению, критические уровни, устанавливаемые в различных местах, обычно не соответствуют друг другу, так как в разных районах различаются типы приливов, а в разных местообитаниях одного и того же района зависимость распределения организмов от приливных уровней затемняют другие факторы. Поэтому использование конкретных критических уровней для построения универсальной схемы вертикального подразделения литорали оказалось невозможным.

Напрашивается мысль, что вертикальная зональность литоральных организмов и сообществ должна устанавливаться в прямой зависимости от их способности переносить пребывание без воды, т. е. от продолжительности осушения. Действительно, растения и животные, обитающие в верхних частях литорали, выдерживают значительно более длительное осушение, чем живущие ниже. Ведущую роль в способности переносить осушение играет толерантность к высыханию. Установлена прямая корреляция между этой толерантностью и уровнем поселения литоральных водорослей и животных. Виды с широким вертикальным распространением в пределах литоральной зоны более пластичны по отношению к различным факторам, в том числе и к высыханию. Высокая температура воздуха, ветер и, возможно, интенсивность солнечного света увеличивают скорость высыхания, а прибой, высокая влажность воздуха и туманы, наоборот, уменьшают ее.

Многочисленные исследования показали, что тепло- и холодоустойчивость организмов и их тканей в пределах одной климатической зоны тесно коррелируют с уровнем, занятым растениями и животными на литорали и, кроме того, меняются по сезонам. Зимой повышается холодоустойчивость, а летом — теплоустойчивость. Население верхней литорали обладает также большей резистентностью к изменениям солености и колебаниям любых других постепенно изменяющихся абиотических факторов по сравнению с населением ниже расположенных горизонтов литорали, не говоря уже о сублиторали. Таким образом, эврибионтность, вообще характерная для литоральных организмов, увеличивается по мере повышения горизонта обитания вида. Кроме того, многие типично морские литоральные организмы способны осуществлять некоторые физиологические отправления вне воды. Двустворчатые моллюски и усоногие ракообразные при осушении плотно прикрывают створки раковин и крышечки домиков, сохраняя воду для дыхания, а при более длительной экспозиции переходят к анаэробному дыханию. Многие моллюски, усоногие и десятиногие ракообразные, многощетинковые черви способны дышать кислородом воздуха. При этом, как правило, способность к атмосфер-

ному дыханию лучше выражена у верхнелиторальных форм, чем у видов, живущих в нижних горизонтах. У многих литоральных водорослей фотосинтез и дыхание могут успешно осуществляться в воздушной среде (Bergquist, цит. по Morton, Miller, 1968).

Литоральные животные, в частности, некоторые членистоногие и брюхоногие моллюски, способны питаться в период обсыхания, а некоторые из них вообще активны только в этот период. Естественно, что столь обильные на литорали сестонофаги способны добывать пищу только из водной толщи, и с повышением уровня их поселения время для питания у них сокращается. Это может привести к замедлению темпа роста, даже к тому, что жизнь вообще для них станет невозможна. Тем не менее некоторые фильтраторы могут быстро вылавливать пищу из брызг прибоя. Например, мелкий двустворчатый моллюск *Lasaea rubra*, живущий на максимальной доступной для фильтраторов высоте (вблизи среднего уровня сизигийной полной воды), отличается способностью почти мгновенно открывать раковину, вытягивать ногу и сифон и фильтровать, как только брызги прибоя коснутся его раковины (Morton, Miller, 1968); сходным образом могут фильтровать пищу из прибойных брызг морские желуды *Chthamalus*, живущие в верхней литорали.

Такая эврибионтность по отношению к абиотическим факторам среды и экологическая пластичность литоральных организмов, четко коррелирующая с высотой местообитания, может объяснить, почему один вид селится на литорали выше другого. Но объяснить всю проблему вертикальной стратификации литоральных организмов и их сообществ с точки зрения концепции «критических уровней» и разной физиологической толерантности видов к абиотическим факторам не удастся, за исключением только олигомикстных «физически контролируемых» сообществ, очень сильно зависящих от лимитирующих физико-химических факторов, например, малочисленных и обедненных сообществ Субарктики. Физико-химические факторы очень часто определяют верхнюю границу видов и сообществ, которая зависит от степени их толерантности к этим факторам, но нижнюю границу таким способом объяснить не удастся. Исключением могут быть, пожалуй, только некоторые светлюбивые растения. В особо затененных условиях нижняя граница их встречаемости может определяться недостатком света.

В огромном большинстве случаев нижние границы литоральных видов и сообществ определяются преимущественно биотическими факторами, в частности, конкурентными отношениями. Физико-химические факторы могут при этом также оказывать свое влияние, например, элиминировать более конкурентоспособные в других условиях виды, но это — преимущественно косвенное влияние.

Интересные данные, во многом проливающие свет на проблему возникновения и сохранения вертикальной стратификации литоральных видов и сообществ, получены в результате многолетних наблюдений над искусственно оголенными участками поверхности скал, которые подвергались естественной реколонизации. Сходная с первоначальной зональная структура водорослей и прикрепленных животных восстанавливалась в ходе сукцессии в течение 1—3 лет. Первыми из макрофитов на оголенных субстратах обычно появляются зеленые водоросли, которые служат субстратом для спор фукоидов, могущих закрепиться и прорасти (Charman, 1943). В верхней литорали эти участки заселялись морскими желудями. Нижняя часть новых поселений морских желудей постепенно покрывалась устрицами и митилидами, а позднее часть пояса устриц также покрывалась митилидами и восстанавливалась первоначальная зональность (Hoshiai, 1961, 1964). При этом более конкурентоспособные виды занимают благоприятные для себя местообитания, вытесняя менее конкурентоспособных, последние остаются только там, где их конкуренты не могут образовать устойчивых популяций.

Помимо конкуренции из-за места, на исход которой влияют абиотические факторы, большую роль в установлении нижних границ сообществ могут играть пищевые взаимоотношения. Морские блюдечки *Patellidae* и *Tecturidae*, истребляя водоросли и личинок митилид и морских ежей, могут препятствовать образованию этими организмами постоянных сообществ. Такую же роль играют хищные брюхоногие моллюски, поедающие молодых митилид и морских желудей, а также морские звезды, поедающие взрослых животных. В нижней литорали зональность морских водорослей могут в значительной степени определять фитофаги — иммигранты из сублиторали, в частности морские ежи (Charman, 1973). Весьма устойчивый к высыханию хищный брюхоногий моллюск *Thais dubia* обилиен значительно ниже тех горизонтов, где он мог бы жить, так как его основная пища — некоторые морские желуды и молодые блюдечки — селятся в низких горизонтах (Broeckhuysen 1940). Крупные двусторчатые моллюски, например мидии, а также морские желуды, например *Balanus cariosus*, не могут жить столь высоко, как мелкие *Lasaea rubra* и *Chthamalus* не только потому, что они менее устойчивы к высыханию, но и потому, что крупные мидии и морские желуды не могут фильтровать пищу из брызг прибоя.

Фитофаги и хищники могут не только уменьшать число образующих пояса сообществ или сужать их границы, но также и увеличивать это число. Поедание водорослей морскими блюдечками, если их скопления не слишком плотные, может подавлять развитие доминирующих видов водорослей и тем самым создавать благоприятные условия для развития других, менее конкурентоспособных видов. Р. Пейн (Paine, 1966, 1971, 1974) показал, что разнообразие прикрепленных видов на литорали максимально там, где активно действуют хищники как первого, так и второго порядка. Экспериментальное удаление хищников снижает разнообразие всех прикрепленных видов вне зависимости от того, питались ими хищники или нет. Искусственное удаление морских звезд *Pisaster ochraceus* с участков литорали в штате Вашингтон (США) привело к значительному расширению пояса мидии (*Mytilus californianus*), нижняя граница которого за 3—5 лет сместилась вниз на 1—2 м по вертикали. При этом мидии вытеснили более 25 видов водорослей и беспозвоночных.

Четкая вертикальная стратификация поясов на литорали относительно стабильна, но находится в состоянии динамического равновесия. Любое значительное изменение воздействия какого-либо абиотического или биотического фактора может вызвать серьезные изменения зональности и состава сообществ, но если условия возвращаются к норме, первоначальное состояние быстро восстанавливается. В целом для литоральных сообществ характерны непрерывные нарушения равновесия абиотических и биотических факторов, изменяющие структуру сообществ (Paul, 1974). Основная особенность литоральных сообществ заключается в том, что их верхние границы определяются главным образом лимитирующими физико-химическими факторами, тогда как нижние границы — преимущественно биотическими факторами (конкуренцией, прессом хищников и т. д.). Это связано с тем, что литораль представляет собой амфибиотическую пограничную зону между сушей и морем, но населенную преимущественно морскими организмами. Для всех гидробионтов стрессовое значение почти всех физико-химических лимитирующих факторов увеличивается в пределах литоральной зоны только снизу вверх, и, наоборот, уменьшается сверху вниз. Для супралиторальной зоны, там, где она населена растениями и животными преимущественно наземного происхождения, логично предположить обратное явление.

Любые сообщества могут существовать более или менее длительное время только в том случае, если успешно осуществляется воспроизводство составляющих их видов. Для того, чтобы вертикальная стратификация сообществ

была устойчивой, необходимо, чтобы споры водорослей и молодые стадии беспозвоночных оседали там, где живут взрослые организмы того же вида. У водорослей оседание спор случайно и неуправляемо (Morton, Miller, 1968), часть спор оседает там, где формирование взрослого растения невозможно. Элиминация может происходить как под воздействием абиотических факторов (высыхание, истирание льдом), так и от конкуренции и поедания фитофагами.

Среди беспозвоночных значительная часть литоральных видов переходит к прямому развитию или размножению бесполом путем. Оседающие на субстрат для метаморфоза личинки многих беспозвоночных обладают высокой избирательностью к субстрату (Newell, 1972; Wilson, 1937, 1955; Jägersten, 1940; и др.). У ряда животных личинки могут задерживать метаморфоз до 2 недель в поисках подходящего субстрата.

На пригодность субстрата для оседания личинок оказывают влияние его строение, очертания и наклон поверхности, светоотражающие свойства и цвет, размеры частиц и промежутков между ними, а также сила течений над субстратом (Williams, 1964). Еще важнее наличие или отсутствие поверхностного слоя бактерий или продуктов их жизнедеятельности, количество и свойства органического вещества в осадках, наличие тех или иных растений и животных или их скелетов (раковин и т. п.). Например, многощетинковые черви *Spirorbis borealis* обычно селятся на фукусах, *S. corallinae* — на кораллине, *S. pagenstecheri* и *S. tridentatus* — на камнях и скалах. Это связано прежде всего с различной избирательной способностью личинок этих видов. Такая же избирательность к «своему» субстрату обнаружена и у других видов *Spirorbis* (Knight-Jones, 1951; Silva, 1962; Williams, 1964). То же показано для личинок других животных. Личинки обладают избирательностью даже по отношению к частям тела того вида, на котором они селятся. Так, личинки мшанок *Alcyonidium hirsutum* и *A. polyomm* предпочитают селиться в желобках, идущих вдоль центральной жилки таллома фукуса, предпочитая неплодоносящие ветви (Hayward, Harvey, 1974).

Особенно важна для поддержания вертикальной зональности стойкость личинок литоральных животных при оседании и выбор того субстрата, на котором уже есть живые особи или скелеты того же вида. Например, циприсы усонного рачка *Elminius modestus* оседают на чистый субстрат намного интенсивнее, если поблизости находятся морские желуды того же вида (Knight-Jones, Stevenson, 1950).

Несмотря на наличие избирательности к субстрату, не всегда достигается полное соответствие уровней оседания личинок и существующего пояса взрослых особей. Так, на литорали Англии личинки *Chthamalus stellatus* и *Balanus balanoides* оседают на значительно более обширном пространстве, чем то, на котором живут их взрослые особи. Молодь *Balanus* погибает в верхней части зоны поселения личинок, так как она плохо переносит длительное осушение. Наоборот, более выносливый к осушению *Chthamalus* вытесняется из нижних участков в результате конкуренции с *Balanus* и выедания хищниками, в основном, *Nucella lapillus* (Connell, 1961a, 1971b). Верхняя граница пояса *Mytilus edulis* определяется более низкой, чем у взрослых особей, выносливостью молоди к обсыханию, нижняя — регулируется хищниками — морскими звездами и брюхоногими моллюсками (Ross, Goodman, 1974).

Хотя стойкость личинок при оседании, несомненно, имеет большое адаптивное значение, она может привести к перенаселению и обострению внутривидовой конкуренции за место и пищу (Newell, 1972). Поэтому очень интересны механизмы, предотвращающие избыточную скученность особей одного вида. Такие механизмы обнаружены у морских желудей и многощетинковых червей серпулид. Личинки *Spirorbis borealis* оседают на слоевище фукусов на расстоянии не менее 0,5 мм друг от друга (Wisely, 1960), а циприсы

Balanus balanoides — 1,5—3 мм (Crisp, 1961). Предполагается (Crisp, 1961), что контакт личинки с особью того же вида стимулирует ее дальнейшее передвижение.‡

Все сказанное относится прежде всего к растениям и неподвижным или малоподвижным животным. Но и у активных, подвижных организмов, как правило, существует четкая зональность, хотя она подвержена значительно большим суточным и сезонным изменениям. В общем большинство подвижных животных локализуется по вертикали на том уровне, где данный вид находит оптимальные условия и становится наиболее конкурентноспособным. Многие обитатели песчаных пляжей передвигаются по мере передвижения уреза воды вслед за ним, находясь в оптимальных условиях. Например, самки мизид *Archaeomysis grebnitzkii* и *Gastrosaccus sanctus* во время инкубации яиц и молоди и равноногие ракообразные из сем. Cirolanidae кочуют так, чтобы все время оставаться в зоне заплеска. Широко известны такие же переселения у двусторчатых моллюсков рода *Donax* (Скарлато, 1959). В отличие от ракообразных, они передвигаются в значительной степени пассивно, используя энергию набегающих волн, но при этом самостоятельно вылезают из песка незадолго до того, как их накроет очередная крупная волна, и способны, высовывая ногу, тормозить движение, чтобы не быть выброшенными слишком высоко. В этих случаях, естественно, нельзя говорить о приуроченности вида к определенному горизонту литорали.

§ 2. ФАУНА ШЕЛЬФА, МАТЕРИКОВОГО СКЛОНА И АБИССАЛИ

С увеличением глубины изменяется качественный состав фауны, степень ее количественного развития, а также некоторые важные биологические особенности обитателей разных глубин: продуктивность, способы и объекты питания, характер размножения, строение скелета, окраска, размеры тела и т. п. Направленно изменяясь, эти различия приводят к образованию последовательно расположенных и сменяющих друг друга по вертикали жизненных зон.

2.1. Вертикальная фаунистическая зональность

На континентальном шельфе, материковом склоне, океаническом ложе и в глубоководных океанических желобах сменяют друг друга соответственно сублиторальная, батимальная, абиссальная и ультраабиссальная вертикальные фаунистические зоны. В приливо-отливной области к ним присоединяются литоральная и супралиторальная зоны. Каждая зона характеризуется своим составом населения и целым комплексом биологических особенностей, обусловленных присущим ей набором абиотических и биотических факторов.

Л. А. Зенкевич (1948) считал вертикальную биологическую зональность в океане одним из главных проявлений его биологической структуры. Она характерна для всех районов океана и его краевых морей. Основные черты вертикальной зональности донной фауны едины для всего океана, но ее конкретные проявления, и в частности, положение границ между зонами в разных районах и на разных широтах, могут быть различными и определяются конкретными условиями существования. Различия в населении разных глубин нашли отражение в многочисленных схемах вертикальной биологической зональности дна океана. В конце пятидесятих годов эти схемы были суммированы в ряде работ (Hedgpeth, 1957; Pérès, 1957; Виноградова, и др.; 1959).

В последние десятилетия благодаря работам многих крупных морских экспедиций, прежде всего Советского Союза, США, Дании, Швеции, Франции и Японии, собраны обширнейшие коллекции донной фауны из многих районов и с больших глубин океана, восполнившие пробелы в наших знаниях глубоководного населения. Для многих групп животных было показано неравномер-

ное и скачкообразное изменение систематического состава, происходящее на определенных глубинах. Это значит, что на этих глубинах многие виды, распространенные в вышележащих горизонтах, имеют нижний предел своего распространения, а виды, живущие глубже, — верхний предел. Это явление не охватывает всей фауны. Можно найти группы, в которых наблюдается постепенный и плавный переход от одного набора видов к другому. Но в целом смена видового состава населения на определенных горизонтах более интенсивна, чем выше и ниже этих горизонтов. При этом на тех же глубинах во многих группах животных происходит увеличение общего числа видов за счет более глубоководных форм, впервые появляющихся здесь. В других случаях это не проявляется, и хотя смена видов в этой или иной степени происходит, кривая изменения общего числа видов по мере увеличения глубины имеет плавный характер. Наличие определенных глубин, на которых происходит интенсивная смена видового состава фауны, позволило установить границы между вертикальными фаунистическими подразделениями в пределах ложа океана и глубоководных желобов (Виноградова, 1956а, 1957, 1959; Беляев, 1966). Аналогичные четкие горизонты смены систематического состава фауны, названные «среднеглубинными максимумами видов», обнаружены также Р. Мензисом, Р. Джорджем и Дж. Роузом в нижней части материкового склона в разных районах Мирового океана (Menzies et al., 1973).

Для обоснования реальности устанавливаемых фаунистических зон в работах русских авторов, кроме смены видового состава фауны, принималась во внимание и смена по вертикали биологических особенностей животных — морфологического строения, цвета, пищевого режима, а также изменение количественных показателей развития жизни (Зенкевич и др., 1955; Зенкевич, Бирштейн, 1955; Беляев и др., 1959; Бирштейн, Виноградов, 1971; и др.). В последние годы, особенно американскими авторами, предпринимались попытки оценки общности, а также разнообразия населения различных горизонтов при помощи разных математических методов (Preston, 1962; Кусакин, 1967; Sanders, 1968; Menzies et al., 1973; и др.). При этом также сопоставляется видовой состав населения на разных глубинах. Сандерс и другие американские авторы изучали разнообразие фауны в донных биоценозах на разных глубинах на разрезе мыс Гэй-Хед (Массачусетс, США) — Бермудские острова, правда, прежде всего с точки зрения изучения структуры биоценозов (Sanders, Hessler, 1969; и др.).

К сожалению, до сих пор нет единой общепринятой схемы вертикального биологического деления дна океана даже в пределах материковой отмели, хотя никто не отрицает наличия определенной поясности в распределении населения на всех глубинах океана. Некоторые авторы всю прибрежную область, включая зону заплеска, приливо-отливную зону и зону погруженного под воду края материка, примерно до глубины 200 м выделяют в единую литоральную зону жизни. Другие ограничивают литоральную зону зоной массового развития донных макрофитов или коралловых рифов, а глубже выделяют сублиторальную зону. М. Джонсон (Sverdrup et al., 1942) и К. Франсис-Бёф (Romanovsky et al., 1953; Романовский и др., 1960), принимая единую литоральную зону (или систему) для всего континентального шельфа, верхнюю ее часть до глубины 50 м выделяют в качестве эвлиторальной подзоны (или зоны), а нижнюю (50—200 м) — сублиторальной, что соответствует самостоятельным литоральной и сублиторальной зонам предшествующих авторов. Наконец, некоторые авторы, ограничивающие литораль только приливо-отливной зоной океана и выделяющие сублиторальную зону глубже нуля глубин, в качестве нижней границы последней также принимают нижний предел массового распространения растительности, а затем до края материковой отмели выделяют самостоятельную элитораль. Иногда под термином литораль объединяют собственно либораль (приливо-отливную зону) и супралитораль (зону заплеска), причем последняя рассматривается как верхний горизонт литорали.

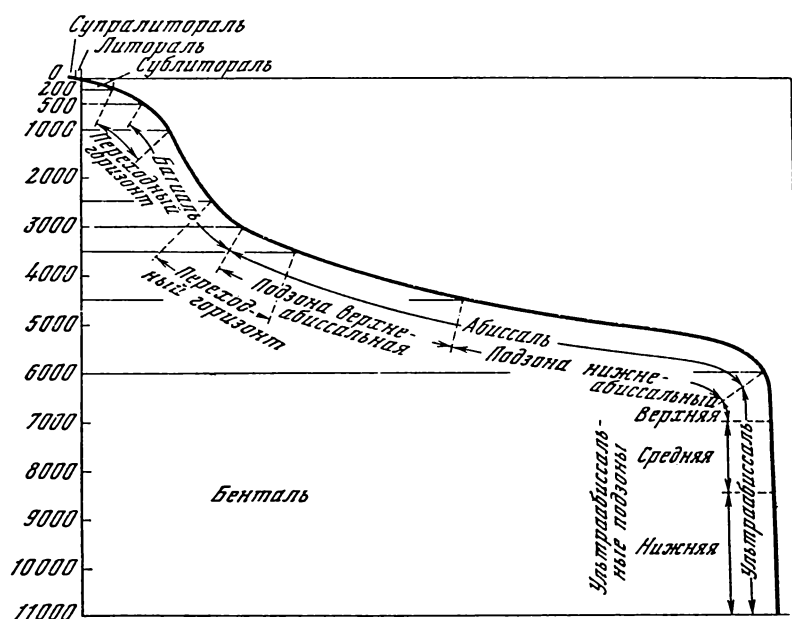


Рис. 21. Схема вертикальной зональности фауны океана (Беляев и др., 1959; Беляев, 1966)

В безливных морях полосу берега, нерегулярно заливаемую водой при нагонах, прибое и т. п., принято называть псевдолиторалью (Арнольди, 1941; Мокиевский, 1949). Она вполне соответствует супралиторальной зоне открытых морей. Подразделение этих зон на горизонты и этажи также чрезвычайно разнообразно, равно как и глубины границ, приводимых разными авторами.

В зависимости от наличия достаточного для фотосинтеза количества света, или его отсутствия выделяются фотическое и афотическое царства в пелагиали (Sverdrup et al., 1942), которым соответствуют продуцирующая (верхние 100 м) и потребляющая области В. Г. Богорова (1948), принятые последующими русскими авторами и для пелагиали и для бентали. На дне океана им эквивалентны также мелководная и глубоководная фауны С. Экмана (Ekman, 1935) и рассматриваемые Ж. М. Пересом системы фитали и афитали, в которых выделяются зоны эвфотическая (до 20—120, в среднем 50 м), олигофотическая (до 300—600, в среднем 500 м) и афотическая (Peres, 1961). Р. Мензис (Menzies et al., 1973) также выделяет фотическое и афотическое царства на дне океана.

Для того чтобы ликвидировать несогласованность в определении вертикальных зон, были предприняты попытки коллективного обсуждения проблемы вертикальной биологической зональности в океане для выработки единых схем. Первой попыткой унификации была схема вертикального деления океана, предложенная II Всесоюзным гидробиологическим съездом в СССР в 1928 г. В пятидесятых годах эта проблема в течение нескольких лет подробно обсуждалась Американским комитетом по изучению морской экологии и палеоэкологии, и была предложена единая схема вертикальной зональности океана (Nedgpeth, 1957). В Советском Союзе биологические лаборатории Института океанологии АН СССР на ряде коллоквиумов детально обсуждали закономерности вертикального распределения океанической, преимущественно глубоководной, фауны. В результате была предложена схема, созданная с учетом аналогичных схем, предлагавшихся ранее (Беляев, и др., 1959). Эта схема близка к схеме, предложенной американскими авторами (рис. 21).

Таблица 8. Границы (глубина, м) вертикальных фаунистических провинций и зон (по Menzies et al., 1973)

Фаунистическая провинция и зона	Каролина (Северная Атлантика), 30° с.ш.	Перу (Южная Пацифика), 12° ю.ш.	Антарктика (в пределах конверген- ции)	Арктика (высокая)
Приливо-отливная провинция	0—5	0—5	Не существу- ет	Не существу- ет
Шельфовая провинция	5—446	5—1238	1—100	<12 (?)
Архитектальная (переходная) зона	446—940	1927—3318	100—900	12—360
Абиссальная провинция	940—5400	3318—6280	900—5500	425—2800
Верхняя абиссальная зона	940—2635	3318—4500	950—3475	425—570
Среднеабиссальная зона	2640—3300	4500—4925	3500—3800	610—869
Нижняя абиссальная активная зона	3300—4400	5000—6280	3800—5400	1000—2600
Нижняя абиссальная спокойная зона	4400—5080	—	—	—
Нижняя абиссальная зона плато (зона красных глин)	5080—5340	Нет данных	—	—

Р. Мензис, Р. Джордж и Дж. Роув предложили еще одну схему (табл. 8) вертикального биологического деления бентали океана (Menzies et al., 1973), построенную на основании степени разобщенности фауны между разными точками сборов в разных интервалах глубин. Фаунистические зоны в ней очень дробны и не привязаны строго к определенным геоморфологическим структурам. В каждом исследованном районе океана границы зон приурочены к разным глубинам. Предлагается иерархия вертикальных фаунистических подразделений: зона — провинция — царство. Такой подход интересен, но можно не согласиться с установкой этих авторов, согласно которой для изучения вертикальной биологической зональности в океане нельзя использовать сводные данные о вертикальном распределении отдельных видов животных из разных районов океана, а следует ограничиться изучением их вертикального распределения в одном узком районе, и при единой методике сбора. Такой подход к изучению вертикальной биологической зональности дает конкретную картину распределения и взаимосвязи животных в сообществах данного района и вернее всего соответствует трофической зональности в распределении донной фауны. Например, на широких или узких шельфах А. П. Кузнецов и А. А. Нейман (1975) насчитывают от одной до трех линейно вытянутых трофических зон, каждая из которых обладает своим набором видов: сестонофагов, детритофагов и хищников. Но при этом для шельфа в целом характерна своя сублиторальная фауна, населяющая особую зону жизни, со всеми особенностями этой зоны. Генерализованные вертикальные биологические схемы, приводимые в указанных выше сводках и основанные на обобщенных материалах, дают крупномасштабную характеристику распределения жизни в океане с точки зрения его биологической структуры. Они в основном близки друг к другу и не сопоставимы с зонами, выделяемыми Мензисом, Джорджем и Роувом. В предлагаемой Мензисом иерархии вертикальных фаунистических подразделений в океане этим зонам соответствуют вертикальные фаунистические провинции.

2.2. Супралитораль

Супралитораль — это своеобразная биологическая зона на границе моря и суши, расположенная выше уровня максимального прилива. Она только эпизодически покрывается водой при ветровых нагонах, обычно же лишь заплескивается морским прибоем. Это зона соприкосновения морской и наземной фауны

и флоры. Морские обитатели супралиторали амфибионтны, а наземные — влаго- и солелюбивы. Видов животных здесь мало, но численность их бывает очень велика. Для этой зоны характерны некоторые цветковые растения, лишайники, водоросли. В морских выбросах находят приют насекомые, пауки, клещи. С этой зоной связаны ластоногие, морские черепахи и некоторые рыбы. Здесь находят себе корм наземные позвоночные, птицы. Супралитораль хорошо развита в умеренных широтах. В полярных областях и в тропиках население ее угнетается соответственно ледовым покровом или высокой инсоляцией.

2.3. Литораль и сублитораль

Литораль — зона, расположенная между уровнями максимального прилива и отлива. Как и супралитораль, литораль лучше всего выражена в умеренных широтах, где тысячи видов животных и растений входят в состав ее населения, хотя настоящих литоральных амфибионтных видов значительно меньше. Основная масса ее животного населения только временно может оставаться без воды. В полярных широтах и в тропиках литоральная зона бедна жизнью, ее население опускается в глубже лежащую сублиторальную зону и таким образом избегает уничтожения льдом или сильным нагревом солнечными лучами. Например, литораль Антарктиды, за исключением некоторых районов, практически вообще лишена жизни. Характерной чертой тропической литорали служат мангровые заросли.

Протяженность этой зоны составляет более 1 млн. км (вместе с островами). Но площадь ее по отношению к площади Мирового океана вряд ли занимает несколько сотых процента. Несмотря на то, что в некоторых районах земного шара, где высота прилива достигает 12—16 м, ширина осушной зоны может достигать нескольких километров, в среднем считают, что она не превышает 10—15 м.

Литораль — высокопродуктивная зона океана. Она населена богатейшей растительностью, дающей биомассу до нескольких десятков и даже сотен килограмм на 1 м² и богатой фауной (до нескольких кг/м²). Большое число рыб откармливается здесь во время прилива. Многие виды водорослей и животных служат объектом промысла и аквакультуры. Фауна супралиторали и литорали подробнее рассмотрена в предшествующем разделе этой главы.

Сублитораль — зона, приуроченная к континентальному шельфу, простирается от нуля глубин примерно до 200 м (до края шельфа). Нижняя ее граница может смещаться по глубине, что обусловлено как различной глубиной края шельфа в различных районах океана, так и проникновением сублиторальной фауны на большую глубину. Ширина сублиторали в общем зависит от ширины шельфа и колеблется от нескольких до многих сотен километров (например, все Баренцево море). Общая площадь занимает 27,5 млн. км², или 7,6% площади Мирового океана (Лисицын, 1974). Сублиторальная зона населена чрезвычайно разнообразной фауной и флорой, четко отграниченной по своему составу на видовом уровне как от населения вышележащей литоральной, так и от более глубокой батимальной зон.

Сублитораль подразделяют на верхнюю и нижнюю подзоны. К верхним горизонтам сублиторали, где освещенность достаточно велика, обычно приурочены значительные скопления водорослей как макро-, так и микрофитов. Как и в литоральной зоне, они создают здесь первичное органическое вещество, играющее большую роль в энергетическом балансе прибрежной зоны океана. В тропиках на этих глубинах в массе развиваются кораллы и известковые водоросли. Разнообразие фауны в сублиторали очень велико. Для видов оно достигает порядка сотни тысяч. Ее население способно создавать биомассу в сотни и тысячи грамм живого вещества на 1 м² площади дна. Предельную биомассу животных и растений в верхних горизонтах сублиторали Л. А. Зенкевич

(1947а) определяет в 20—30 кг/м². Но обычно на глубине до 200 м биомасса инфавуны составляет 100—300 г/м², иногда до 700 г/м². Основные промысловые запасы морских придонных рыб, беспозвоночных животных и растений сосредоточены в сублиторали, где добывается 12,5 млн. т рыбы и 4,5 млн. т нерыбных продуктов в год (Моисеев, 1969).

В тех районах, где край шельфа погружен до 500—800 м, например, у побережий Антарктиды, нижняя граница сублиторали также опускается глубже. Интересно, что максимум видового разнообразия сублиторальной фауны Антарктиды приходится на глубины 300—400 м (Андрияшев, 1964; Колтун, 1966; Кусакин, 1967; Аверинцев, 1972). Это обусловлено погруженностью шельфа Антарктиды, отрицательным влиянием ледников, сползающих с материка, и, возможно, условиями предшествующих оледенений этого континента, когда его ледниковый щит располагался до современной глубины 200—400 м (Аверинцев, 1972). Иные данные приводятся Мензисом, Джорджем и Роузом, утверждающими, что нижняя граница шельфовой фауны в Антарктике лежит на глубине 100 м (Menzies et al., 1973). Р. Мензис и его соавторы вообще считают, что фаунистическая граница сублиторальной зоны редко совпадает с морфологическим краем шельфа. Но многие американские авторы отмечают четкую фаунистическую границу именно на переходе от шельфа к склону на глубине около 200 м (Sanders, Hessler, 1969; Haedrich et al., 1975).

Помимо того, что сама граница сублиторали смещается вместе с краем шельфа в разных районах Мирового океана, большое число сублиторальных видов опускается по материковому склону до 500—1000 м, а некоторые широкоэврибатные виды проникают гораздо глубже. В свою очередь настоящая глубоководная фауна может подниматься на эти глубины, что в некоторых районах океана может иметь даже массовый характер. Многие авторы в разные годы на глубине порядка 200—1000 м выделяли особые зоны: «континенталь», «псевдоабиссаль», «профундаль», в значительной степени соответствующие друг другу, а также «архибенталь», которая скорее равнозначна батимальной зоне. Поскольку здесь происходит в основном смешение фаун и отсутствуют специфичные для этих глубин виды, целесообразнее выделять особый переходный горизонт между сублиторалью и батималью, который охватывает в разных районах океана глубины от 200 до 500—1000 м (Беляев и др., 1959).

2. 4. Батияль

На границе шельфа и склона проходит четкая фаунистическая граница и сублиторальная зона сменяется следующей за ней батимальной зоной, приуроченной к материковому склону. Рассматривая эту зону в общем плане биологической структуры океана, Л. А. Зенкевич (1970, 1973) отмечал, что как и предыдущие зоны, батияль имеет циркумконтинентальное протяжение и опоясывает все материка и острова. На ее долю приходится 14,5% площади Мирового океана, включая краевые моря, или 55 млн. км² (Лисицын, 1974), что соответствует почти одной трети поверхности суши. Склон, занятый батималью—это промежуточная зона между циркумконтинентальным шельфом и океаническим ложем, он имеет сложный рельеф. Для склона характерен большой угол падения глубин (средний наклон 1 : 15 или 6° против 1 : 540 или менее 0,2° для шельфа). Склон — это зона действия мутьевых потоков, зона денудации с мозаично расположенными грунтами. В противоположность шельфу и ложу океана, где осадки аккумулируются, склон — это зона их транспорта, в которой мягкие осадки отлагаются только в защищенных впадинах. Многие особенности батимальи определяются особенностями покрывающей ее водной массы, с хорошей аэрацией и слабыми изменениями температуры и солености. В этой зоне разнообразная и богатая фауна поверхностных мелководных районов океана сменяется глубоководной фауной со всеми ее особенностями.

Большие работы по изучению батии были проведены в последние годы американскими гидробиологами. Они подтвердили убывание количества фауны с глубиной и неравномерно зональное изменение ее качественного состава. Так, ловы в верхних частях материкового склона у Массачусетса содержали 2300—6000 экз/м² (включая мейофауну), в нижних — 3000—1500 экз/м², в то время как на ложе океана численность составляет только немногие сотни экземпляров на 1 м² (Sanders et al., 1965). На материковом склоне побережья Новой Англии и Бермудских островов удалось выявить четкое различие между фауной континентального склона (200—300 м до 1000 м) и фауной переходной зоны между склоном и ложем океана (от 1000 до 1700—2000 м). Различие было установлено для фауны многощетинковых червей (Hartman, 1965), бокоплавов (Mills, 1966), иглокожих, членистоногих, кишечнораотных и рыб, а также для эпибентического макробентоса. В пределах склона были установлены две зоны, одна — на глубине от 300—400 до 1100 м и другая — глубже 1100 м, примерно до 1700 м. При этом только 3,4% видов оказались общими для фауны шельфа и верхнего склона, 3,6% — для фауны верхнего и нижнего склонов (Haedrich et al., 1975). Вертикальная зональность в пределах континентального склона Северной Каролины установлена Р. Мензисом с соавторами (Menzies et al., 1973). Но зоны, выделенные на глубинах 446—940 и 940—2635 м, тракуются ими иначе и названы архибентальной транзитной и верхней абиссальной зонами. Те же зоны выделяются этими авторами и в других районах океана, хотя глубины их простираются сильно варьируют.

Данные, позволяющие подразделить батийную фауну на фауну верхнего и нижнего склона с границей на глубине около 1000 м, имеются также для донных биоценозов Калифорнийского залива и тихоокеанских побережий Калифорнии (Parker, 1963), для донных креветок восточных побережий Северной и Южной Америки (Thompson, 1963; цит. по Briggs, 1974), для донных фораминифер Мексиканского залива (Phleger, 1960), для ракушковых рачков Антарктики (Kornicker, 1975), для морских звезд северных побережий Орегона (Alton, 1966) и для двустворчатых моллюсков залива Сагами (Okutani, 1968). Для придонных рыб также четко выделяются фауны верхнего и нижнего склонов (Briggs, 1974).

Следует отметить, что на том же упомянутом нами разрезе в северо-западной Атлантике (Массачусетс — Бермуды) Г. Сандерсом и Р. Хесслером на основании анализа индексов разнообразия в биоценозах инфавны хорошая смена видового состава была обнаружена только на переходе от шельфа к склону на глубине около 200 м. Далее до глубины 5000 м им не удалось уловить резких фаунистических изменений не только в пределах материкового склона, но и при переходе на океаническое ложе, в зону абиссали (Sanders, Hessler, 1969). Позднее на основании анализа многочисленных подводных фотографий, полученных на том же разрезе с исследовательской подводной лодки «Элвин», было установлено, что и здесь существует вертикальная зональность в пределах батийной зоны, выражающаяся в смене видового состава фауны по мере увеличения глубины (Grassle et al., 1975).

Специальные исследования фауны материкового склона залива Аляска обнаружили определенную поясность в распределении различных трофических группировок на нем. На меньших глубинах преобладают сестоноеды, на больших — детритоеды. Был найден типичный для склона биоценоз эпифауны мягких грунтов (Савилов, 1961). Для батийальной зоны отмечены специфические виды среди фораминифер, брахиопод, морских перьев, десятиногих раков, двустворчатых моллюсков и других групп беспозвоночных (Зезина, 1973; Пастернак, 1973; Филатова, 1973; Хусид, 1973). Биомасса бентоса в верхней батии (до 1500—2000 м) оказалась сходной с биомассой в сублиторальной зоне и составляла несколько десятков г/м², а в нижней батии (глубже 2000 м) уменьшалась до десятых долей грамма на 1 м² и приближалась к биомас-

се бентоса в абиссали. Таким образом, верхняя батияль залива Аляска, особенно на глубине около 1500 м, оказалась очень продуктивной зоной. Аналогичные данные есть и для верхнего склона Курило-Камчатского (Зенкевич, 1967) и Перуано-Чилийского (Савилов и др., 1969) желобов, что позволило Л. А. Зенкевичу (1968, 1973) предположить, что верхняя батияль может быть местом концентрации различных промысловых объектов. Это касается всего Мирового океана, по крайней мере его эвтрофных районов. С этим вполне согласуются выводы Сандерса и др. (Sanders et al., 1965) в отношении бентоса северо-западной Атлантики, а также Бриггса (Briggs, 1974) о том, что фауна рыб верхней части склона богата и разнообразна. В некоторых районах океана она даже более богата, чем ихтиофауна шельфа. Морской промысел в настоящее время уже освоил батияльную зону в качестве нового района рыболовства.

2.5. Абиссаль

На переходе от материкового склона к ложу океана происходит еще одна четкая смена фауны, проявляющаяся не только на уровне видов, но и на уровне более крупных таксонов. Здесь батияльная фауна сменяется фауной абиссали. Абиссальная зона занимает обширные пространства океанического ложа площадью $277 \cdot 10^6$ км², или 77,1% поверхности Мирового океана. Ее площадь более чем в полтора раза превышает площадь всей суши.

Для абиссальной зоны характерна большая монотонность условий существования по сравнению с поверхностными зонами океана. Особенно большое значение для населения этой зоны имеет ограниченность пищевых ресурсов, поступающих сюда из верхних горизонтов в виде сильно переработанной органики. По мере увеличения глубины количество белков, нуклеиновых кислот, содержащих фосфор соединений, быстро падает и составляет в грунтах абиссальной зоны всего лишь несколько процентов от их количества в поверхностных слоях воды. Уже на глубине более 500 м органическая взвесь состоит в основном из малоусваиваемых высокомолекулярных остаточных веществ (Лисицын и др., 1967).

Население абиссали отличается малым числом видов при общей количественной бедности. Самая высокая для абиссали океана биомасса бентоса (более 1 г/м²) наблюдается в приконтинентальных районах. Биомасса бентоса в открытых пространствах океана в северной и южной умеренных областях на глубине 3000—4000 м колеблется от 0,1 до 1 г/м², а в удаленных от побережий олиготрофных районах тропической области биомасса падает до 0,05 г/м² и менее (Зенкевич и др., 1971).

В настоящее время приходится пересмотреть вопрос о роли в создании биомассы глубоководного бентоса фораминифер (Зенкевич, 1967б; Саидова, 1970) и ксенофиофор (Tendall, 1972). В Курило-Камчатском желобе, по расчетам Х. М. Саидовой, фораминиферы в среднем содержат 2—3 г живой протоплазмы на 1 м² на глубине более 2800 м при численности 18—56 тыс./м² живых раковин.

Это вполне сопоставимо с биомассой многоклеточных организмов в эвтрофных районах. Мы не будем касаться работ по количественной характеристике фауны мейобентоса. Они рассмотрены в соответствующем разделе книги. Микробентос в этом отношении практически не изучен.

Общее количество видов как донной, так и пелагической фауны убывает с глубиной. На глубине более 3000 м в настоящее время известно 1500—2000 видов донных животных, т. е. не более 1,5—3,5% от общего числа видов морской фауны, а в некоторых группах — менее 1% (Зенкевич, Бирштейн, 1955, Зенкевич и др., 1959; Виноградова, 1969б). Совсем не встречены в абиссальной зоне представители лишь немногих групп свободно живущих морских донных животных (донные Ctenophora, Hirudinea, Xiphosura, Kamptozoa, Phoronidea,

Pterobranchia). Почти все группы животных, обитающих в абиссали, проникают в небольшом числе видов в ультраабиссальную зону глубже 6000 м.

Роль разных групп многоклеточных животных в абиссальной фауне далеко не одинакова. По числу видов здесь на первом месте стоят иглокожие, в первую очередь голотурии, морские звезды, офиуры, затем многощетинковые черви, моллюски и равноногие ракообразные. Количество видов Isopoda увеличивается в нижних горизонтах абиссали примерно в 6 раз по сравнению с верхними горизонтами. Значение же других групп (например, Amphineura, Scaphopoda, Cumacea, Bryozoa, Crinoidea и др.) очень невелико. По биомассе в абиссальной зоне на первое место выходят голотурии. На их долю падает около 50% от общей массы глубоководного бентоса. В глубоководных океанических желобах их роль еще более велика (Беляев, 1966; Зенкевич, 1967; Филатова, Виноградова, 1974).

В условиях абиссали, за некоторыми исключениями, обитают представители тех же отрядов, семейств и даже многих родов, что и в менее глубоководных зонах океана. Однако они представлены там иными видами. Фауна больших глубин океана на видовом уровне очень четко отграничена от фауны батии и вышележащих зон. В свое время по предварительным подсчетам было определено, что 58% видов абиссальной зоны в целом являются эндемиками. В Тихом океане этот процент равен 58,7; 23,1% видов в этом океане опускаются в абиссаль из сублиторальной зоны, а 18,2% — из батии (Виноградова, 1969а). По предварительной оценке процент абиссальных эндемиков среди донных рыб равен 52% (Briggs, 1974).

Для родов и семейств в настоящее время трудно произвести такие подсчеты, но несомненно, что этот процент для родов будет гораздо меньше и совсем мал для семейств, хотя среди и тех и других есть эндемичные для абиссальной зоны. Среди таких эндемиков можно указать некоторые семейства и роды стеклянных губок, семейства Galatheanthemidae и Bathyphehlidae и некоторые роды актиний, роды *Vitjazia*, *Macellicephaloides*, *Macellicephala* и другие из многощетинковых червей, несколько родов эхиурид, два новых семейства из примитивных брюхоногих моллюсков, многие роды, а также сем. Solemyidae из двустворчатых моллюсков, много родов и несколько семейств из подотряда Asellota, из ракообразных отряда Tanaidacea — сем Neotanaididae, некоторые роды бокоплавов и ракушковых рачков. Среди иглокожих также есть в абиссальной зоне эндемичные роды и семейства: много родов голотурий, особенно из сем. Elpidiidae и Gephyrothuriidae, морские звезды сем. Porcellanasteridae, некоторые морские лилии. Среди морских ежей А. Н. Миронов (1974b) насчитывает 16 эндемичных абиссальных родов и два семейства (Kamptosomatidae и Calyaniidae). Эндемичные таксоны высокого ранга особенно характерны среди погонофоров и асцидий.

Более внимательное изучение самой глубоководной фауны позволяет установить, что и на ложе океана и в глубоководных океанических желобах прослеживается, как и в других вертикальных зонах, закономерная смена населения с глубиной. При этом качественный состав фауны изменяется не равномерно, а более или менее скачкообразно, и именно это позволяет устанавливать границы между вертикальными подразделениями.

Вопрос о вертикальном распределении глубоководной фауны, о наличии или отсутствии вертикальной зональности в ее распределении и о границах между отдельными зонами неоднократно поднимался в литературе. Различными авторами граница между батимальной и абиссальной фауной проводилась на глубинах от 500 до 3000 м и даже глубже.

Специальный анализ вертикального распределения глубоководной донной фауны проведен Н. Г. Виноградовой (1956а, 1958а, 1969а). Были использованы фаунистические материалы всех глубоководных экспедиций, русских и зарубежных, работавших на глубинах более 2000 м, начиная с середины прошлого

века и до наших дней, и проанализировано вертикальное распределение более 1500 видов донной фауны, относящихся приблизительно к 670 родам и 300 семействам.

Общее число видов животных на глубинах более 2000 м довольно быстро падает с увеличением глубины до 6000 м. Затем вплоть до максимальных обследованных глубин (11 000 м) оно уменьшается слабее. Однако это уменьшение происходит по-разному в разных группах и ему свойственны определенные особенности. У *Coelenterata*, *Polychaeta*, *Decapoda*, *Echinoidea* и *Ophiuroidea* (рис. 22) оно происходит более или менее равномерно. Только на глубине 5500—6000 м и более в ходе кривых наблюдается перелом. Такой же тип вертикального распределения числа видов свойствен *Scaphopoda*, *Sipunculoidea*, *Cirripedia*. Он несколько менее закономерен для *Gastropoda*.

Другой тип характерен для *Spongia*, *Bivalvia*, *Pantopoda*, *Asteroidea*, *Holothurioidea*, *Pogonophora* (рис. 23). В этих группах падение числа видов с увеличением глубины происходит неравномерно. У них на глубине 2500—3500 м отчетливо наблюдается относительное увеличение числа видов, так же как и на глубине около 4500 м. Правда, у некоторых из них небольшое увеличение числа видов можно отметить и глубже 5000 м, но такие колебания в ходе кривых при малом числе видов нельзя считать закономерными. Такой же тип вертикального распределения характерен и для других групп: *Echiuroidea*, *Isopoda*, *Amphipoda*, *Ascidia*, *Crinoidea*, *Brachiopoda*. В общем в этих группах относительное увеличение числа видов на глубине около 3000 м выражено более четко, чем на глубине 4500 м. Однако у *Spongia*, а также у *Isopoda*, *Echiuroidea*, *Crinoidea*, *Ascidia* именно в более глубоких горизонтах абиссали (на глубине 4500 м) число видов возрастает гораздо сильнее, чем на глубине 3000 м. На суммарной кривой изменения числа видов глубоководной донной фауны в целом эти пики сглаживаются и можно отметить лишь изменения скорости падения этой величины — ее ускорение или замедление (рис. 24).

Существенно, что на тех же горизонтах, на которых наблюдается более интенсивная смена видового состава, отмечаются и относительно более частые находки новых видов, пойманных пока по одному разу. Такие виды не учитывались при анализе вертикального распределения фауны, но это совпадение может рассматриваться как подтверждение реальности существования выделяемых горизонтов.

Таким образом, есть два типа вертикального распространения общего числа видов глубоководных донных беспозвоночных — равномерный и неравномерный. Как будет показано ниже, они связаны со степенью обособленности глубоководной фауны и с наличием в ее составе большего или меньшего числа широкоэврибатных или стенобатных видов. Но как бы ни различались между собой эти типы, систематический состав фауны на видовом уровне по мере увеличения глубины во всех группах животных меняется одинаково. На глубине около 3000 и 4500 м происходит смена фауны, у одних групп она выражена сильнее, а у других — менее четко.

Положение этих границ также несколько варьирует. Например, у *Spongia*, *Cirripedia*, *Isopoda*, *Decapoda*, *Forcipulata*, *Crinoidea* и *Holothurioidea* первая смена фауны происходит на глубине 2500—3000 м, а у *Coelenterata*, *Phanerozonia*, *Spinulosa* и *Echinoidea* — на глубине 3000—3500 м. То же самое относится и ко второй границе смены фауны, лежащей в пределах 4000—5000 м. Среди некоторых групп глубоководных беспозвоночных (*Spongia*, *Isopoda*, *Holothurioidea*) намечается еще один горизонт смены фауны на глубине 6000—7000 м.

На глубине около 3000 м происходят самые резкие фаунистические изменения. Совершенно очевидно, что именно здесь проходит верхняя граница абиссальной зоны. Естественно, что эта граница не может быть строго приуро-

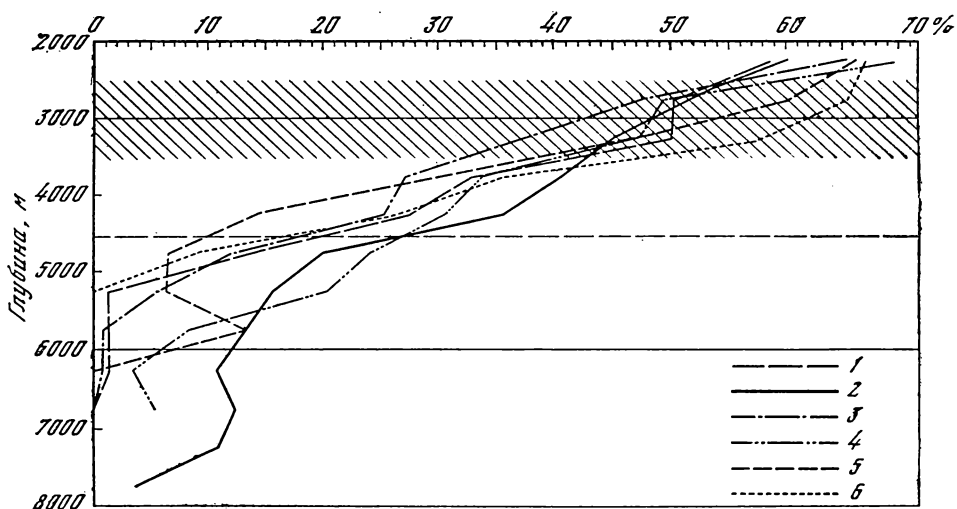


Рис. 22. Уменьшение количества видов с глубиной в группах, где преобладают широко-эврибатные виды

1 — Echinoidea; 2 — Polychaeta; 3 — Ophiuroidea; 4 — Coelenterata; 5 — Bryozoa; 6 — Decapoda (Виноградова, 1969a)

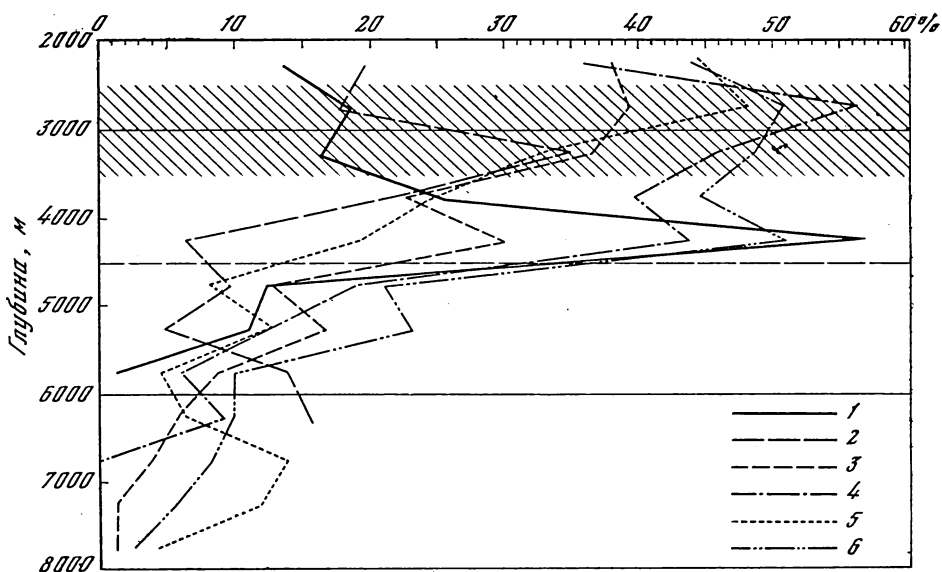


Рис. 23. Уменьшение количества видов с глубиной в группах, где преобладают стенобатные абиссальные виды

1 — Spongia; 2 — Pogonophora; 3 — Asteroidea; 4 — Pantopoda; 5 — Bivalvia; 6 — Holothuriodea (Виноградова, 1969a)

чена к изобате 3000 м. Существует хорошо выраженная переходная область между батипалью и абиссалью на глубине 2500—3500 м. Скачкообразная смена фауны на глубине около 4500 м позволяет разделить абиссальную зону на две подзоны.

1. Верхнеабиссальная подзона, верхняя граница которой служит верхней границей абиссальной зоны, а нижняя расположена на глубине около 4500 м.

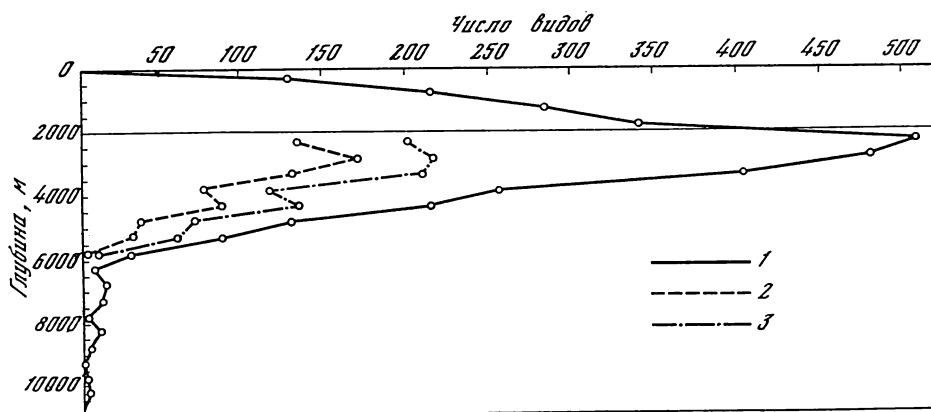


Рис. 24. Вертикальное распределение глубоководных донных видов, встречающихся на глубинах более 2000 м (Виноградова, 1958а)

1 — общее число видов; 2 — число видов, имеющих верхнюю границу вертикального распределения на данной глубине; 3 — число видов, имеющих нижнюю границу вертикального распределения на данной глубине

На глубине 2500—3500 м появляется большое число не только видов, но и более крупных систематических групп беспозвоночных (родов, семейств), характерных только для глубин более 3000 м. В этой подзоне исчезает основное число видов и целых групп батимальных животных, проникающих в абиссаль.

2. Нижнеабиссальная подзона расположена на глубине 4500—6000 (6500) м. Донная фауна этой подзоны отличается от фауны предыдущей подзоны главным образом лишь видами и редко родами, характерными только для глубины более 4500 м. Более крупных таксонов, приуроченных только к этим глубинам, нет вообще. Батимальные виды почти полностью здесь отсутствуют.

По данным, полученным в последние годы, рассмотренная картина вертикальной фаунистической зональности подтверждается на многих группах животных. Я. А. Бирштейн (1963) на основании анализа изменения по вертикали фауны равноногих ракообразных на видовом и родовом уровне в северо-западной части Тихого океана отмечает, что переходный горизонт между батималью и абиссалью приурочен к глубине 3000—4000 м. Четкая зональность в распределении равноногих ракообразных установлена О. Г. Кузаккиным (1971, Kussakin, 1973) и Р. Мензисом (Menzies et al., 1973).

Среди глубоководных морских ежей самая резкая смена видового состава происходит в переходном между батималью и абиссалью горизонте на глубине 2500—3500 м. Есть самостоятельная абиссальная фауна морских ежей, четко обособленная от фауны склона (Миронов, 1974в). Узкие и дискретные диапазоны вертикального распределения с резко выраженной вертикальной зональностью есть у глубоководных *Cumacea* Атлантики. Глубже 3200 м *Cumacea* дают очень большое разнообразие видов (Jones, Sanders, 1972). В районе Новой Англии на глубине от 2469 до 2762 м обособляется абиссальная фауна многощетинковых червей (Hartman, 1965), донные Amphipoda в том же районе в пределах нижнего склона и ложа океана разграничиваются на фауну абиссальную (2000—2800 м), переходную от абиссальной к глубоко абиссальной (2800—4000 м) и глубоко абиссальную (глубже 4000 м) (Mills, 1966). Все абиссальные семейства донных Ostracoda Антарктики имеют верхнюю границу вертикального распределения на глубине от 2500 до 3500 м. В этой группе есть некоторое увеличение числа видов на глубине около 3000 м (Kornicker, 1975). В капитальной сводке по глубоководным го-

лотуриям отряда *Elasipoda* Б. Хансен (Hansen, 1975) отмечает наличие вертикальной зональности для этой группы. Но положение выделяемых им границ несколько отлично от приводимых выше. По его данным, интервал глубин от 1800 до 2600 м служит нижней границей батимальной и верхней границей абиссальной фауны. Нижняя граница абиссали лежит на глубине 6000 м. Для абиссальных двусторчатых моллюсков было показано, что наибольшее число видов, проникающих в абиссаль из верхних зон, имеет нижний предел распространения на глубине 2500—2900 м, а для большинства абиссальных эндемиков верхняя граница лежит между 2000 м и 3000 м (Knudsen, 1970).

Донные рыбы также обладают четкой вертикальной зональностью распределения (Nybelin, 1953; Grey, 1956; Briggs, 1974). Для глубин от 3000 до 6000 м Бриггсом отмечается 71 вид донных рыб. Исключительно к абиссальной зоне приурочено 37 видов, из которых 15 были пойманы только в нижней части океанического плато на глубинах 4267—6000 м.

Тем не менее некоторые известные морские зоологи (Wolff, 1962; Knudsen, 1970; Hansen, 1975) сомневаются в реальности деления абиссальной зоны на две подзоны. Т. Вольф приходит к такому выводу на основании изучения равноногих ракообразных, т. е. той группы животных, для которой Я. А. Бирштейном (1963), О. Г. Кусакиным (1971) и Р. Мензисом (Menzies et al., 1973) была показана смена видов по вертикали в пределах абиссальной зоны. Й. Кнудсен все же отмечает три вида *Bivalvia*, распространенных только глубже 4500 м, причем после 4000 м он не зарегистрировал ни одного батимального вида.

Новые сборы в районе Курило-Камчатского желоба показали разделение донной фауны на абиссальную и ультраабиссальную с верхними границами около 3000 м и 6000 м. Кроме того, здесь ясно видна возможность подразделения абиссальной зоны на верхнеабиссальную и нижнеабиссальную на примере *Bivalvia*, *Polychaeta*, *Isopoda* и *Echinodermata* (Зенкевич, 19676; Виноградов, 1967). Р. Мензис (Menzies et al., 1973) также устанавливает дробную зональность распределения донной фауны в пределах абиссальной зоны в разных районах Мирового океана. Не привязывая свои зоны к каким-либо определенным глубинам и исходя только из фаунистических данных, Р. Мензис выделяет в абиссали верхнюю, среднюю, нижнюю активную, нижнюю спокойную зону и зону красных глин (табл. 8). Нам кажется более справедливой другая трактовка этих данных.

Как и на шельфе, в пределах материкового склона и на переходе к океаническим желобам и безусловно к ложу океана в пределах северо-западной части Тихого океана существует последовательная трехкратная смена трех типов пищевых группировок донных животных. В зависимости от способа и условий питания в них преобладают или сестонофаги, или грунтоеды или обе эти группы, а также плотоядные (Соколова, 1956, 1959а, 1959б; 1960). Очень вероятно, что активная нижняя абиссальная зона Р. Мензиса соответствует зоне преобладания сестонофагов М. Н. Соколовой, поскольку для этой зоны характерны активные процессы размыва осадков и, следовательно, большее количество взвеси в воде. Точно так же в спокойной нижнеабиссальной зоне должны преобладать грунтоеды.

В добавление к системе вертикальной зональности морской донной фауны на глубинах материкового склона и ложа океана А. П. Андрияшев (1974) на основании изучения фауны донных рыб выделил три отдельные зоны, обычно не учитываемые в схемах вертикальной зональности: а) псевдобаталь — для внутршельфовых депрессий на глубине порядка 400—1200 м, население ее отделено мелководными порогами от фауны континентального склона; б) псевдоабиссаль — для абиссальных глубин (2500—5000 м) в краевых и средиземных морях, отделенных мелководными порогами как от ложа океана, так и от нижней батии океанического склона (например, в Японском море),

большую роль в фауне псевдоабиссали играют вторичноглубоководные виды, дающие высокий процент эндемиков, а океаническая фауна здесь отсутствует; в) талассобатияль выделяется для фауны, населяющей батияльные глубины (200—2000 м) на огромном числе различного рода поднятий в океане, отграниченных от материкового склона большими пространствами океанического ложа. Такая океаническая беспельфовая батияль характерна и для всесветной системы срединно-океанических хребтов, включая их рифтовые долины, и служит важным путем для расселения батияльной фауны в Мировом океане. Эта зона часто отличается повышенной продуктивностью, особенно за счет батияльно-пелагических рыб. Сейчас эта зона активно осваивается промыслом.

Какова же причина существования вертикальной биологической зональности на больших глубинах океана?

В различных океанах (Атлантическом, Индийском и Тихом) смена систематического состава глубоководной фауны происходит в общем на одних и тех же глубинах. Это вызвано какими-то общими причинами, влияющими в одинаковой степени на основную массу глубоководного донного населения во всем океане. Очевидно, что наличие фаунистических зон и их смена в абиссали тесно связаны с определенными особенностями изменений факторов среды. Для донной фауны специфическими факторами могут быть условия осадконакопления и состав грунтов как субстрата и как источника пищи. Характер распределения грунтов определяется рельефом дна и динамикой придонных вод.

Вся глубоководная фауна живет при низкой температуре. А. Бруун (Bruun, 1957b) и Мадсен (Madsen, 1961) связывают верхнюю границу абиссальной зоны океана с изотермой 4° , указывая, что именно эта температура служит верхним пределом, при котором могут существовать эндемичные абиссальные виды. Правда, Мензис (Menzies et al., 1973) утверждает, что ни в одном конкретном районе такой зависимости не наблюдается. По нашим данным, изменения температуры и солености по вертикали на больших глубинах океана не позволяют установить определенных связей с изменением фаунистического состава. В Тихом океане изотерма 2° проходит приблизительно между глубинами 2000 и 2500 м. Далее до дна температура за некоторыми исключениями не опускается ниже 1° , кроме антарктических районов, где южнее 60° ю.ш. проходит изотерма $0,25^{\circ}$. На глубине от 3000 и до 6000 м температура изменяется в пределах от $1,83$ до $1,24^{\circ}$ и в общем ее колебания не превышают $0,5^{\circ}$, что, видимо, никак не может служить непосредственной причиной смены фаунистического состава. Каких-либо закономерных изменений температуры именно на глубине 3000 и 4500 м нет.

Колебания солености глубже 3000 м составляют всего лишь $0,23\text{‰}$, она колеблется от $34,81$ до $34,58\text{‰}$. Изогалина $34,25\text{‰}$ лежит примерно на глубине 1000 м и глубже, соленость меняется лишь незначительно (Панфилова, 1967, 1968).

Значение давления как фактора среды, определяющего вертикальную зональность, изучено мало. Тем не менее А. Бруун (Bruun, 1955) говорит о давлении, которое непосредственно связано с глубинами, как о первом из двух основных факторов, определяющих условия жизни в абиссали. Вторым фактором он считает обеспеченность и снабжение населения пищей.

Несравненно большее влияние на донную фауну, которое может быть прослежено в настоящее время, оказывает состав и характер грунта и содержание в нем органического вещества. Экман (Ekman, 1953a) предполагал, что граница между вертикальными фаунистическими зонами должна определяться границей между гемипелагическими и эпипелагическими глубоководными осадками. В то время как гемипелагические осадки содержат много терригенного материала и много органического детрита, эпипелагические осад-

ки (диатомовые и радиоляриевые илы и красная глина) содержат лишь незначительное количество органического вещества. По данным, приводимым Экманом (Ekman, 1956b), количество органики в них в 50 раз меньше, чем в гемипелагических осадках.

Что касается осадков, то, по данным А. П. Лисицына и др. (1970) и П. Л. Безрукова и др. (1961), прослеживается четкая смена их состава на определенных глубинах от более грубых и крупнозернистых песков и крупного алеврита, распространенных в основном на глубине до 3000 м, до более тонкозернистых грунтов (мелкого алеврита и алевритово-глинистых илов) на глубине более 3000 м и глинистых илов, распространенных или вместе с предыдущими двумя типами осадков на глубине 3000—6000 м или же господствующих на ложе Тихого океана на глубине 4000—5000 м. Верхняя граница абиссальной зоны в Тихом океане четко совпадает с верхней границей резкого преобладания мелкозернистых осадков. Эта граница располагается примерно на глубине 3000 м.

Особенно важно подчеркнуть, что в пределах верхнеабиссальной фаунистической подзоны лежат критические глубины карбонатных осадков, глубже которых CaCO_3 в условиях низкой температуры, высокого давления и повышенного содержания углекислоты уже не может существовать в виде нерастворенного вещества. Положение этой глубины закономерно меняется от умеренных к тропическим широтам. На 40° северной и южной широты критическая глубина равна 3200 м. Она увеличивается по направлению к тропикам и достигает 4800 м в районе экватора. Глубже этой границы распространены бескарбонатные мелкозернистые глинистые илы. Вероятно, это одна из серьезных причин, обуславливающих смену фаунистического состава в пределах абиссальной зоны на глубине около 4500 м.

Иными словами, прослеживается, во-первых, хорошее совпадение глубины, на которой происходит смена различных гранулометрических типов осадка с положением верхней границы абиссальной зоны. И в том и в другом случае эта глубина равна примерно 3000 м. И, во-вторых, есть прямая взаимосвязь распределения грунтов с вертикальными фаунистическими подразделениями в пределах абиссальной зоны. Если верхнеабиссальная фаунистическая подзона целиком приурочена к мелкозернистым карбонатсодержащим грунтам (мелкие алевриты, алевритово-глинистые и глинистые илы), то вся нижнеабиссальная подзона (4500—6000 м) расположена главным образом в районах распространения бескарбонатных глинистых илов и красных глин.

Для глубоководной фауны в целом пищевые ресурсы служат, видимо, ведущим фактором (Зенкевич, Бирштейн, 1955; Bruun, 1956; Ekman, 1953a; Бирштейн, Виноградов, 1971; и др.). Как показала М. Н. Соколова (1954), важнейшая роль в донной фауне абиссали принадлежит детритоядным животным, использующим в пищу органический детрит, который они получают или непосредственно из взвеси или из осадка. Исследуя питание глубоководных донных беспозвоночных, М. Н. Соколова (1956, 1959a, 1959b, 1960) обнаружила существование в океане вертикальной трофической зональности. В зависимости от условий питания, в первую очередь от количества и характера распределения органического детрита в грунте и в придонной воде, разные трофические группы, образующие биоценозы одного трофического типа, слагаются в четко выраженные трофические зоны. Эти зоны занимают участки дна, сходные по условиям осадконакопления, по состоянию, характеру накопления и количеству органического детрита. Закономерно чередуясь, они сменяют друг друга, строго следуя смене условий осадконакопления (Соколова, 1969). Уже неоднократно отмечалось хорошее совпадение зон, где происходят резкие изменения систематического состава донной фауны с глубинами, на которых происходит смена комплексов трофических групп

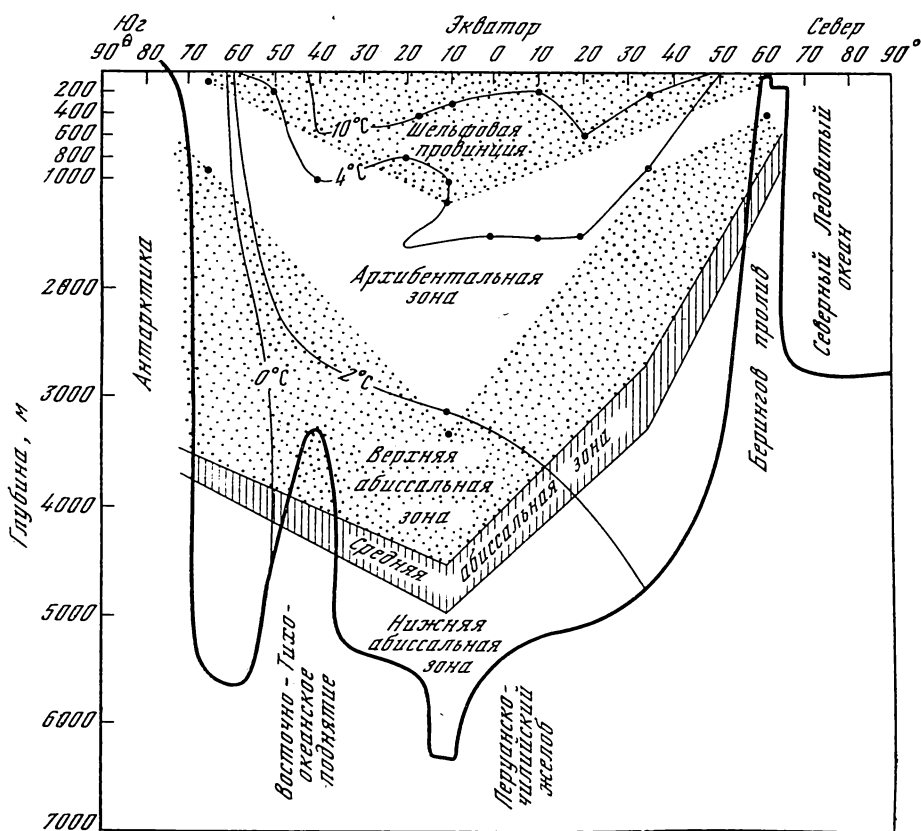


Рис. 25. Глубина залегания фаунистических зон вдоль меридионального разреза в океане (Menzies et al., 1973)

пировок. Например, основные смены трофических зон в Беринговом море и в северо-западной части Тихого океана в районе Курило-Камчатского желоба приурочены в пределах абиссали к глубинам 3000 и 5000 м.

В Мировом океане самые резкие изменения состава фауны происходят на тех глубинах, к которым приурочены изгибы гипсографической кривой земной коры в ее подводной части и в местах перехода от вогнутости к выпуклости на этой кривой, которые как раз приходятся на глубины 3000, 4500, 6000—7000 м (см. рис. 21). Естественно, что условия осадконакопления и характер распределения взвеси в придонных слоях воды должны быть связаны с характером этой кривой. Зонам наибольшей выпуклости должны соответствовать зоны повышения концентрации взвеси в придонных слоях воды, что благоприятно для развития сестоноядных беспозвоночных. Глубинам наибольшей вогнутости — зоны максимального осадконакопления и развития в первую очередь грунтоедов, а также сестоноядных и на их основе — и плотоядных животных. Как отмечает М. Н. Соколова (1964), в биоценозах одной и той же трофической зоны в зависимости от глубины, на которой развивается эта зона, меняется видовой состав населения и одни и те же трофические группировки на разных глубинах слагаются разными видами. Это положение очень важно для понимания закономерностей вертикального распределения донной фауны на больших глубинах океана. По вертикали происходит закономерное чередование не только разных трофических зон, в которых преобладает какая-либо одна трофическая группировка животных, но и комплек-

сов самих трофических зон. Смена видового состава при этом чередовании, особенно при смене комплексов зон, и служит, видимо, одной из основных причин смены систематического состава фауны на разных глубинах и возникновения вертикальной биологической зональности океана. Это подтверждается также и совпадением глубин смены видового состава фауны и комплексов трофических зон.

Таким образом, закономерности распределения абиотических факторов, связанных с условиями осадконакопления, в первую очередь смена по глубине основных форм макрорельефа и динамика придонных вод, распределение разных типов осадков, и условия накопления органических веществ в них определяют трофический облик фауны и его последовательную смену с возрастанием глубины. Это в свою очередь определяет смену видового состава фауны по мере увеличения глубины. Видимо, не только содержание органического вещества в осадке, но также и возможность осаждения карбоната кальция, необходимого для построения скелета животных, должны играть роль в отборе и формировании фауны абиссальной зоны.

Естественно, что положение верхней границы абиссальной зоны океана лишь на общей схеме соответствует глубине 3000 м. На самом деле, положение ее меняется в зависимости от многих факторов. Возможно, что в связи с увеличением критической глубины осаждения CaCO_3 в тропиках океана эта граница должна залегать несколько глубже и подниматься к умеренным широтам, где она все же не поднимается на глубину меньше 3000 м (Виноградова, 1969а). Это предположение подтверждается также Мензисом, Джорджем и Роузом (Menzies et al., 1973), согласно которым в тропических районах океана верхняя граница абиссали лежит на значительно большей глубине, чем в умеренных широтах (рис. 25).

При переходе от открытых районов океана к закрытым бассейнам фаунистические границы также смещаются вверх на меньшую глубину. Смещение вертикальных границ в закрытых водоемах — окраинных морях, заливах, фиордах — было установлено еще Гисленом (Gislen, 1930) и Моландером (Molander, 1928) для фиордов Норвегии. К. М. Дерюгин (1928) показал это для Баренцева и Белого морей, а Л. А. Зенкевич и З. А. Филатова (1957) для Карского моря. В Тихом океане эта же закономерность хорошо продемонстрирована на примере многощетинковых червей Берингова (Левенштейн, 1966) и Охотского морей (Ушаков, 1950). Подъем глубоководной фауны наблюдается в Тихом океане также в районе Командорских островов, у берегов Японии, о-ва Ванкувер, у побережий Перу и Чили, но особенно ярко он выражен в морях Малайского архипелага, главным образом в районе о-вов Кай на границе мелководного Арафурского моря с большими глубинами моря Банда (Mortensen, 1923; Гурьянова, 1935; Дьяконов, 1950; Виноградова, 1955; Левенштейн, 1964).

Глубоководная донная фауна состоит из двух четко различающихся по вертикальному распределению групп животных. Одни из них принадлежат к видам с широким диапазоном вертикального распределения, которые могут иногда встречаться даже в литоральной зоне, не говоря уже о сублиторали и батии. Это эврибатные виды. На больших глубинах такие виды встречаются обычно только в верхних частях абиссальной зоны, хотя в некоторых случаях могут проникать и на очень большую глубину. Например, многощетинковый червь *Macellicephalo mirabilis* встречается от 60 до 7230 м, из кишечнополостных к эврибатным видам принадлежит *Stephanoscyphus simplex* (500—7000 м), среди погонофор — *Siboglinum caulleryi* (22—8164 м) и т. д. Среди кишечнополостных, сипункулид, морских ежей, многощетинковых червей и некоторых других групп число таких видов особенно велико (рис. 26). Это та группа таксонов, у которых ход кривых вертикального распределения общего числа видов равномерный. С другой стороны,

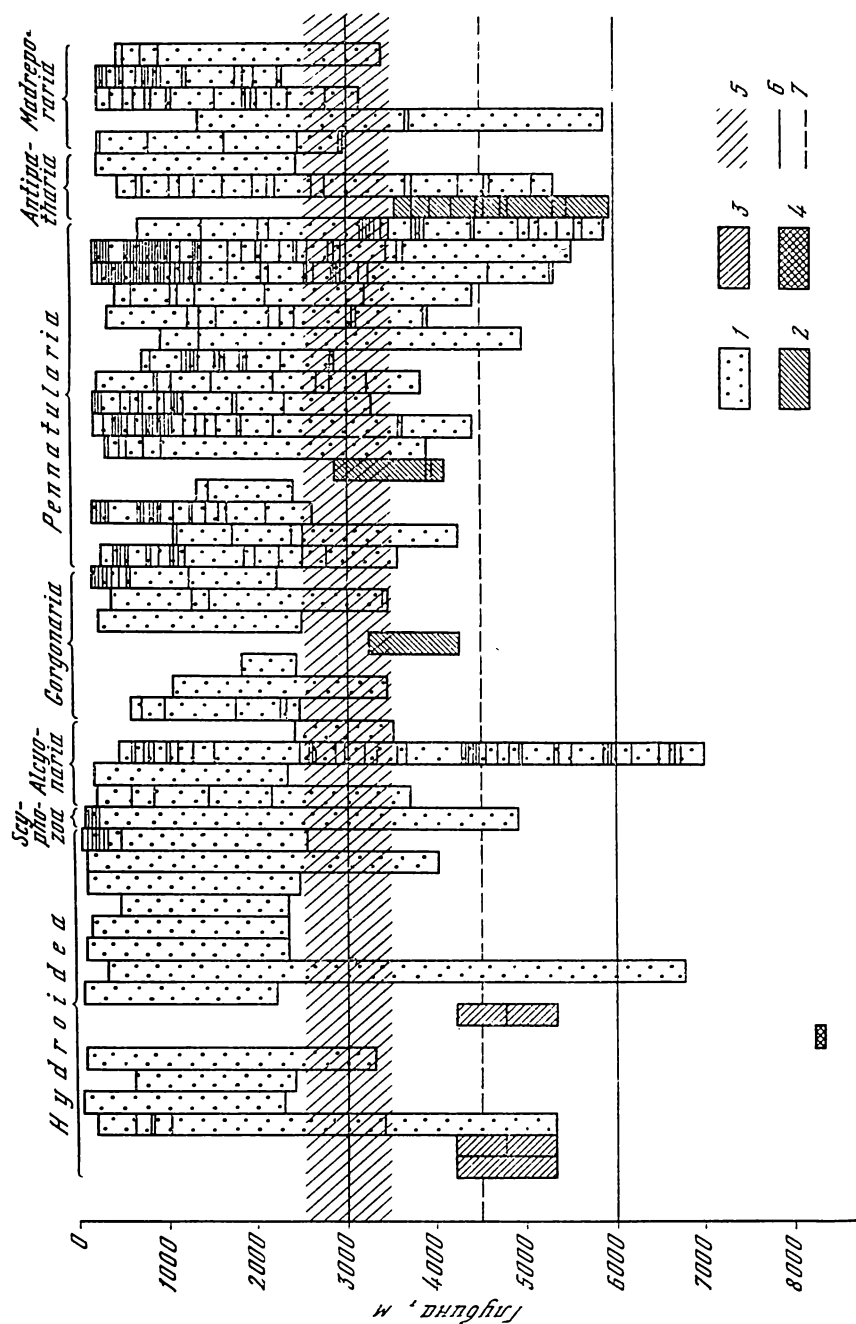


Рис. 26. Вертикальное распределение глубоководных Coelenterata (без учета видов, найденных по одному разу) (Виноградова, 1969а)

Столбики — диапазон вертикального распределения отдельных видов, черточки — отдельные находки.

1 — арибатные виды;

2 — верхнеабиссальные виды;

3 — нижнеабиссальные виды;

4 — ультраабиссальные виды;

5 — переходный горизонт;

6 — верхние границы абиссальной и ультраабиссальной зон;

7 — граница между подзонами абиссали

существуют и стенобатные глубоководные виды, не встреченные за пределами абиссали и видимо не поднимающиеся выше 2500—3000 м. Для некоторых из них известно достаточно большое число находжений. Такие виды в большом количестве представлены среди равноногих ракообразных, эхиурид, погонофор, морских звезд и др. (рис. 27, табл. 9), и именно они образуют четкие глубинные максимумы числа видов на кривой вертикального распределения.

Таблица 9. Число стенобатных абиссальных видов в разных группах донных животных на примере фауны Тихого океана (по Виноградовой, 1969а)

Группа	% от общего числа видов каждой группы	Группа	% от общего числа видов каждой группы
Isopoda	88,7	Priapuloidea	50,0
Spongia	86,8	Crinoidea	50,0
Echiuroidea	84,6	Polychaeta	42,8
Pogonophora	84,5	Amphineura	41,6
Cumacea *	82,4	Cirripedia	37,7
Ascidiae	77,8	Echinoidea	37,5
Tanaidacea	75,0	Brachiopoda	36,4
Amphipoda	67,2	Sipunculoidea	36,4
Monoplacophora	66,7	Decapoda	32,5
Asteroidea	66,0	Bryozoa	31,0
Gastropoda	62,4	Coelenterata	28,1
Bivalvia	59,6	Ophiuroidea	28,6
Pantopoda	59,3	Scaphopoda	9,1
Holothurioidea	54,4		

* По данным американских авторов, из 202 видов батимальных и абиссальных Cumacea Северной Атлантики 117 видов оказались новыми для науки (Jones, Sanders, 1972).

Две группы крупных таксонов были выделены на основании преобладания в них или широко эврибатных или стенобатных глубоководных видов. Условным критерием для включения таксона в ту или иную группу служило преобладание в нем стенобатных или эврибатных видов (больше 50%) (Виноградова, 1969а). В абиссальной фауне обе эти группы таксонов по числу видов представлены примерно одинаково. Во всех таксонах, принадлежащих к первой группе, абиссальная фауна не может быть самостоятельной и представляет собой лишь постепенно выклинивающийся остаток в основном батимальной фауны. Отдельные виды в таких группах только опускаются в абиссаль и имеют здесь нижний предел своего распределения. Во второй же группе имеется самостоятельная фауна, представленная настоящими глубоководными видами, приспособившимися к жизни только на глубинах океанического ложа. Эта самостоятельная фауна стенобатных форм более или менее четко обособлена от фауны склона. Такие классы животных, как Pogonophora, Echiuroidea, в основной своей массе живут в абиссали. В других классах (Spongia, Isopoda, Asteroidea, Holothurioidea) есть большие отряды, основное число видов которых принадлежит к настоящим абиссальным формам (Hexactinellidae, Asellota, Phanerozonia, Elasipoda). Именно они позволяют говорить о специфичности глубоководной донной фауны Мирового океана.¹

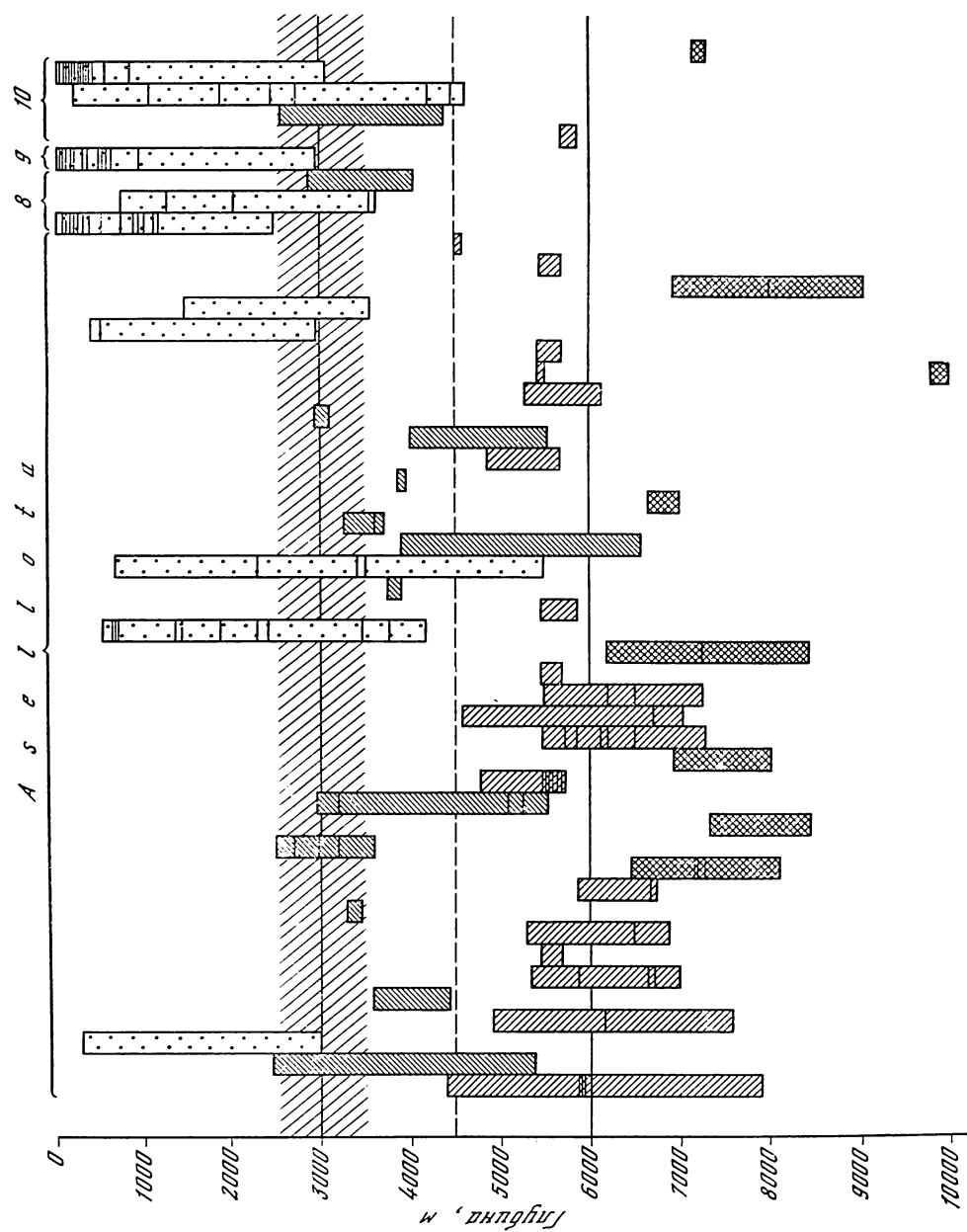


Рис. 27. Вертикальное распределение глубоководных Isopoda (без учета видов, найденных по одному разу)

Условные обозначения те же, что и на рис. 26,
8 — Flabellifera;
9 — Gnathilidea;
10 — Valvifera

В фауне абиссали эти две группы видимо в какой-то степени отражают исторически сложившуюся картину ее заселения и соответствуют вторично-глубоководным и первично- или древнеглубоководным группам рыб (Андрияшев, 1953; Расс, 1959). По систематическому составу эти группы беспозвоночных полностью совпадают с вторично- и древнеглубоководными беспозвоночными, которые были выделены на основании только различного типа вертикального распределения (Виноградова, 1958а, Мурина, 1958; Zenkevitch, Birstein, 1960; Зенкевич, Бирштейн, 1961).

Закономерности проявления вертикальной зональности на дне океана в общем хорошо соответствует тому, что происходит в пелагиали (Беляев и др., 1959; Виноградов, 1967, 1968). Верхняя граница между батипелагиалью и абиссопелагиалью проходит на глубинах порядка 3000 м. На этой глубине происходит, например, четкая смена видового состава пелагических ракушковых рачков (Чавтур, в печати). Но в пелагиали, благодаря вертикальным миграциям планктона и большей лабильности среды, самостоятельность фауны в различных слоях воды выражена слабее, чем на дне. Поэтому в пелагиали выделяется единая глубоководная зона (глубже 750—1000 м). Абиссопелагаль (глубже 2500—3500 м) выделяется на уровне подзоны. Ультраабиссальные глубины по планктону также не могут быть выделены в особую зону, но выделяются в качестве самостоятельного этажа (Виноградов, 1968). Тем не менее общая картина вертикального распределения жизни в океане едина в главных чертах для всего его населения. Вертикальная биологическая зональность распределения жизни в пелагиали и на дне океана взаимосвязана и связана со всем комплексом физических и биологических факторов, она хорошо укладывается в рамки биологической структуры океана (Зенкевич, 1948).

§ 3. УЛЬТРААБИССАЛЬНАЯ (ХАДАЛЬНАЯ) ФАУНА

После экспедиций, специально посвященных изучению фауны глубоководных желобов («Витязь», «Галатей»), было предложено на основании своеобразия фауны выделять в схеме вертикальной биологической зональности океана глубины более 6000—7000 м в особую ультраабиссальную (Зенкевич и др., 1955), или хадальную (Bruun, 1956) зону. Существование и специфичность этой зоны и ее донного населения признают почти все исследователи глубоководной фауны¹. Данные об условиях существования и населении ультраабиссальной (хадальной) зоны приведены в сводках Т. Вольфа (Wolff, 1960, 1970) и Г. М. Беляева (1966, 1972; Belyaev, 1972).

Ультраабиссальная зона — самая глубоководная зона океана. Глубины более 6000—7000 м в основном приурочены к глубоководным желобам, большей частью расположенным в периферических районах океанов и вытянутых вдоль островных дуг или побережий континентов. В Тихом океане, где находятся 20 из 28 известных желобов, они образуют его периферическое обрамление. Максимальные глубины разных желобов достигают от 6,5—7 до 11 км. Склоны желобов крутые и на осредненной гипсографической кривой дна океана переход от глубин ложа океана к глубинам желобов выражен четким перегибом. Суммарная площадь, занятая глубинами более 6000 м, сравнительно невелика и составляет около 1,5% общей площади Мирового океана. Характерная особенность глубин более 6 км в разных районах океана — их пространственная разобщенность.

¹ Пожалуй, единственное исключение в этом отношении представляют работы Р. Мензиса и его сотрудников (Menzies, George, 1967; Menzies et al., 1973). На основании изучения фауны (главным образом равноногих ракообразных) верхнего горизонта Перуанско-Чилийского желоба (до глубины 6300 м) Мензис отрицает специфичность ультраабиссальной зоны. Детальная критика положений Мензиса и его соавторов дана Т. Вольфом (Wolff, 1970) и Г. М. Беляевым (1972).

По большинству факторов внешней среды (отсутствию света, температуре, солености, содержанию кислорода и другим гидрохимическим показателям, характеру донных осадков, скорости их накопления и содержанию в них органического вещества, служащего источником питания донных животных) условия существования в желобах в целом не обладают специфичностью, которой можно было бы объяснить все черты своеобразия населяющей их донной фауны, ее отличия от фауны менее глубоководных районов. Во всех желобах, кроме двух, общий диапазон изменения температуры глубже 6000 м составляет около 3° (от -0,29 до 2,8°). Только в желобах Банда (в Индо-Малайском бассейне) и Кайман (в Карибском бассейне) температура выше (соответственно 3,43—3,63 и 4,46—4,49°). В каждом отдельном желобе изменения температуры не превышают 1°. Соленость во всех желобах изменяется очень незначительно. Общий диапазон ее изменений составляет лишь 0,5‰ (от 34,58 до 35,03‰). Кислородные условия на глубинах более 6 км благоприятны для существования жизни — количество растворенного кислорода изменяется от 3,0 до 5,9 мг/л, или от 40 до 78% насыщения и только в желобе Банда оно лишь немногим более 2 мг/л (28—29%). Однако и такое количество кислорода не лимитирует развития жизни: фауна желоба Банда не менее обильна и разнообразна, чем фауна многих других желобов. Рельеф желобов разнообразен и сложен. Средняя крутизна склонов колеблется от 5 до 15°, но часто склоны бывают разбиты на крутые уступы и пологие ступени. Осредненный поперечный профиль желоба имеет V-образную форму с узким плоским дном, ширина которого обычно не превышает нескольких километров, и лишь иногда дно желоба может расширяться до 20—40 км (например, в желобе Пуэрто-Рико).

В соответствии с разнообразием рельефа на различных участках склонов и дна желобов представлены разные типы осадков — от участков размыва и выхода коренных пород на крутых уступах и обрывах до мягких тонкозернистых осадков типа алевроитово-глинистых и глинистых илов на дне желоба и на пологих ступенях склонов. Количество органического вещества в осадках желобов может сильно колебаться в зависимости от типа рельефа и осадков, но в целом не выходит за пределы его содержания в осадках батии и абиссали прилежащих к желобу районов, а на дне желобов, расположенных в прибрежных эвтрофных районах, оно даже выше, чем в осадках соседних участков ложа океана. По всем перечисленным факторам условия жизни в желобах более разнообразны, чем на абиссальных глубинах ложа океана, и не могут лимитировать обилие и разнообразие жизни в ультраабиссальной зоне.

Насколько известно в настоящее время, единственным фактором, по которому глубины желобов отличаются от всего остального океана, является гидростатическое давление, возрастающее с глубиной. Именно давление в глубинах желобов создает крайние условия (600—1100 атм), не обычные для организмов, населяющих почти 99% дна океана.

Благодаря интенсивным исследованиям последних десятилетий ультраабиссальная фауна изучена сейчас даже детальнее, чем фауна абиссальных глубин. Глубже 6 км обнаружены бактерии, фораминиферы и ксенофиофоры из простейших и представители 33 классов Metazoa (от губок до рыб). Определено более 100 видов фораминифер и свыше 450 видов многоклеточных животных, относящихся не менее чем к 150 семействам и 240 родам. С учетом еще не определенных материалов, собранных в последние годы, общее число видов Metazoa, уже найденных на глубинах 6—11 км, должно быть не менее 800—900. Среди Metazoa, населяющих глубины желобов, наиболее велико число видов многощетинковых червей, равноногих ракообразных, бокоплавов, голотурий, двусторчатых и брюхоногих моллюсков и погонофор. Большинство кишечнорастворимых (кроме актиний), мшанки, усконогие ракообраз-

ные, морские ежи и некоторые другие группы, играющие важную роль в фауне меньших глубин, хотя и проникают глубже 6000 м, но представлены здесь немногими видами и не характерны для этих глубин. Не найдены в ультраабиссальной зоне, кроме преимущественно мелководных групп Metazoa, отсутствующих и в абиссальной зоне, еще пять крупных систематических групп многоклеточных животных, представители которых известны из нижней подзоны абиссальной зоны. Это — классы известковых губок (*Calcispongia*), киноринх (*Kinorhyncha*), малощетинковых червей (*Oligochaeta*), брахиопод (*Brachiopoda*) и отряд десятиногих ракообразных (*Decapoda*).

В целом фауна глубин более 6 км очень своеобразна. Ее эндемизм на видовом уровне составляет около 60%. По данным Н. Г. Виноградовой (1969), такая же степень видового эндемизма характерна и для донной фауны абиссальной зоны. Сопоставление видового состава абиссальной и ультраабиссальной фаун Тихого океана показало высокую степень обособленности обеих фаун. Коэффициент их видовой общности составляет лишь 11% (Беляев, 1972).

В разных систематических группах своеобразие фауны выражено в разной степени. В группах, представители которых не проникают до максимальных глубин, эндемичные виды отсутствуют (приапулиды, сипункулиды, усонogie) или немногочисленны (губки, кишечнополостные, кроме актиний, офиуры, морские ежи, асцидии). Среди групп, заселивших ультраабиссаль до максимальных глубин и представленных в ней многочисленными видами, только многощетинковые черви выделяются эврибатностью и сравнительно небольшим процентом эндемичных видов (33%). В остальных таких группах в среднем около 70% видов, найденных глубже 6000 м, эндемичны для ультраабиссальной зоны. Эндемизм на родовом уровне составляет около 12%. Известно 28 родов, эндемичных для глубин более 6 км. Из числа представленных на таких глубинах семейств эндемичны для них только 2, в том числе монотипическое семейство морских звезд *Lethmasteridae* (Беляев, 1969а), и семейство актиний *Galatheanthemidae* (Carlgren, 1956), известное по многочисленным находениям в большинстве желобов Тихого и Атлантического океанов.

Своеобразие ультраабиссальной фауны выражено не только в ее высоком эндемизме, но и в происходящем по мере увеличения глубины резко выраженном качественном обеднении на уровне крупных таксонов (отрядов, классов, типов). Такие качественные изменения фауны не свойственны вышележащим вертикальным зонам дна океана. Начинается такое обеднение фауны в нижней части абиссальной зоны и по мере дальнейшего увеличения глубины проявляется все сильнее. Из 43 классов морских свободно живущих многоклеточных донных беспозвоночных в абиссали представлены 36, в горизонте 6000—7000 м — 32, а глубже 10 км — только 8: *Anthozoa* (отр. *Actinaria*), *Nematodes*, *Polychaeta*, *Echiuroidea*, *Crustacea* (отр. *Isopoda* и *Amphipoda*), *Gastropoda*, *Bivalvia* и *Holothurioidae*.

Общее число видов в ультраабиссальной зоне (судя по имеющимся видовым определениям) примерно втрое меньше, чем в абиссальной. Но по мере приближения к максимальным глубинам это различие резко возрастает. С глубин более 9 км известно лишь около 70 видов многоклеточных животных, а глубже 10 км найдено только 15 или 16 видов.

Наряду с качественным обеднением с глубиной в пределах ультраабиссальной зоны видовой эндемизм фауны возрастает. В фауне глубин более 9 км эндемичные виды составляют уже 88%, а из числа видов, найденных глубже 10 км, ни один не известен с глубин менее 6 км и только 2 вида найдены также на глубинах менее 8 км.

Одна из характерных особенностей ультраабиссальной фауны — преобладание в ней стенобатных видов. Наиболее эврибатные виды, распростра-

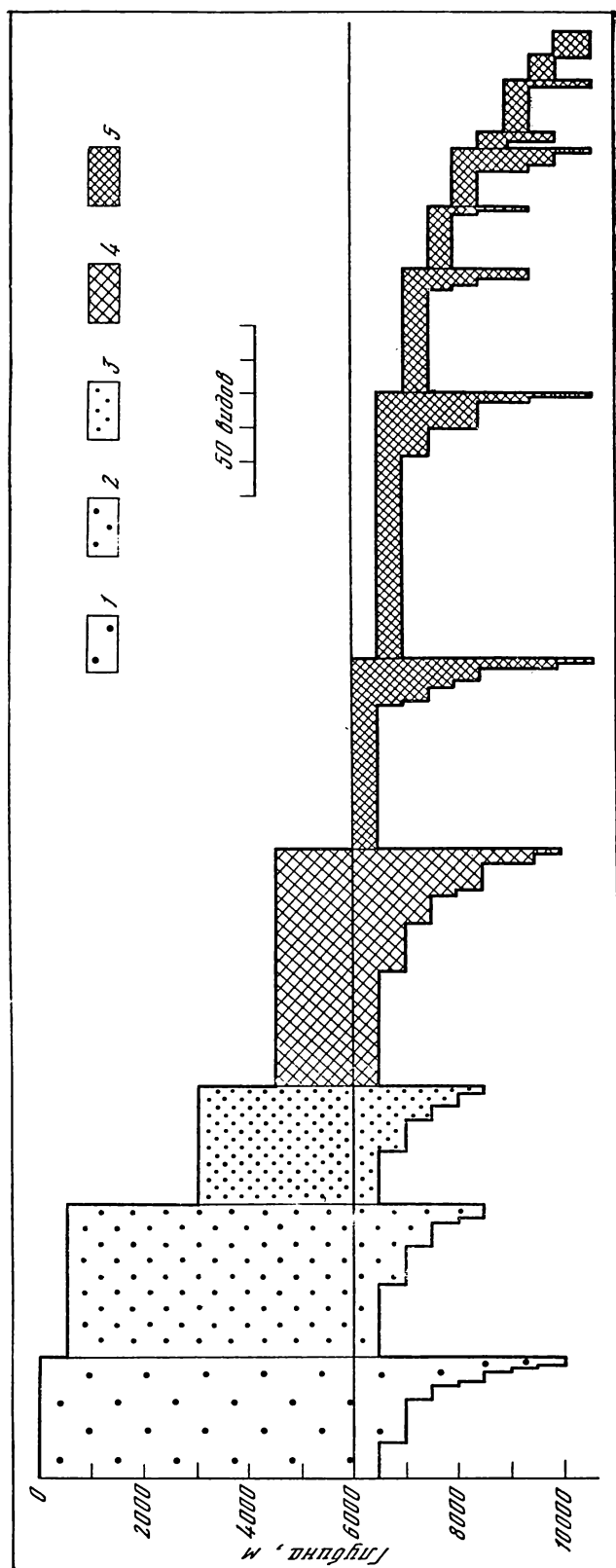


Рис. 28. Вертикальное распределение донных многоклеточных животных, найденных глубже 6000 м (Беляев, 1972)
Верхняя граница распространения (м): 1 — выше 500; 2 — 500 — 3000; 3 — 3000 — 4500; 4 — 4500 — 6000; 5 — внемикри ультраабиссальной зоны

ненные от сублиторали или батии до глубин более 6000 м, составляют в фауне ультраабиссальной зоны лишь около 18%. Среди эндемиков ультраабиссали (без учета видов, известных лишь по одному нахождению) виды с диапазоном вертикального распространения менее 1000—2000 м составляют 88%, а во всей ультраабиссальной фауне в целом такой диапазон свойствен более, чем двум третям видов. Неизбежное следствие такого преобладания стенобатных видов — ступенчатость вертикального распределения ультраабиссальной фауны (рис. 28), смена ее состава по мере увеличения глубины и значительный эндемизм фауны разных горизонтов. Смена видового состава и изменение общего числа видов резко всего выражены на глубинах около 6500—7000 и 8500—9000 м. Поэтому ультраабиссальную зону по составу фауны можно разделить на три подзоны: верхнюю (6000—7000 м), среднюю (7000—8500 м) и нижнюю (глубже 8500 м). Естественно, что положение этих границ может несколько меняться для разных систематических групп.

Своеобразие разных подзон ультраабиссальной зоны хорошо выражено и по соотношению в фауне разных систематических групп, которое может быть прослежено по таким показателям, как частота встречаемости, численность и вес животных в траловых уловах.

По частоте встречаемости во всех подзонах ультраабиссальной зоны на первом месте стоят многощетинковые черви и голотурии, представленные почти во всех уловах. При этом численность голотурий много выше, чем многощетинковых червей и любой другой систематической группы. Кроме того, голотурии обычно бывают крупнее большинства других животных, что в сочетании с высокой численностью обеспечивает им первенствующую роль и в суммарной биомассе ультраабиссальной фауны. Таким образом, голотурии господствуют в донной фауне по всем трем рассматриваемым показателям (только в средней подзоне их численность несколько меньше, чем двустворчатых моллюсков), и лишь по разнообразию видов они уступают многощетинковым червям, равноногим ракообразным и, возможно, двустворчатым моллюскам. Среди голотурий доминируют в ультраабиссали в основном представители семейств *Elpidiidae* (отр. *Elasipoda*), в первую очередь виды рода *Elpidia*, *Gephyrothuriidae* (отр. *Molpadonia*) и *Myriotrochidae* (отр. *Aroda*). На рис. 29 по осредненным данным для ультраабиссальной фауны всех районов Мирового океана показано количественное соотношение (по численности в уловах тралов) разных систематических групп в трех подзонах ультраабиссальной зоны. Самая разнообразная фауна — фауна верхней подзоны, и в ней не выражено столь резко доминирование одной — двух систематических групп, как это наблюдается в нижележащих подзонах. Фауна верхней подзоны имеет переходный характер между абиссальной и типичной ультраабиссальной фауной. Понижения до 7 км встречаются не только в желобах, но и в глубоководных котловинах ложа океана, и населяющая их фауна близка по составу к нижеабиссальной фауне прилегающих районов. Возможно, что по аналогии с переходными горизонтами между другими вертикальными зонами глубины 6000—7000 м следует рассматривать как переходный горизонт между абиссальной и ультраабиссальной зонами. Переходный характер этих глубин отмечал также Т. Вольф (Wolff, 1970).

В фауне средней подзоны лидирующее положение занимают двустворчатые моллюски и голотурии, а в фауне нижней подзоны резко доминирующей группой остаются только голотурии (около 80% по численности), двустворчатые моллюски по сравнению с голотуриями занимают второе место, а роль всех остальных групп донной фауны очень невелика.

В желобах, находящихся в разных районах океана, особенно в районах, отличающихся по трофическим условиям, соотношение разных групп может смещаться, но положение доминирующих групп, особенно в нижней и средней подзонах, сохраняется в большинстве желобов.

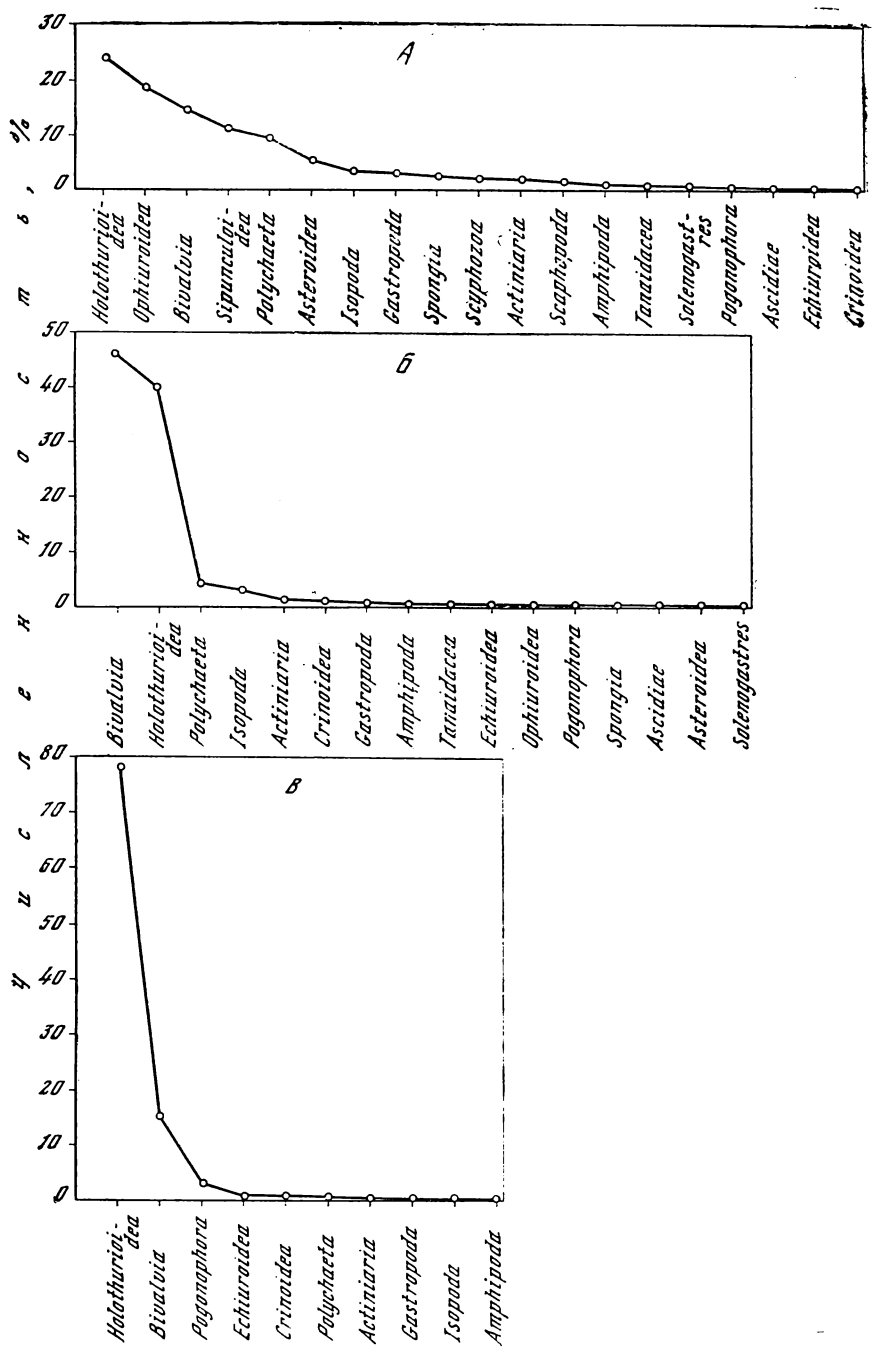


Рис. 29. Соотношение численности животных разных систематических групп в уловах тралов в верхней (А), средней (Б) и нижней (В) подзонах ультраабиссальной зоны. Осредненные данные для всех желобов. Группы, численность которых составляет в среднем менее 0,1%, не показаны.

О количестве донной фауны на ультраабиссальных глубинах можно судить по двум показателям — по биомассе на единицу площади дна, определяемую по дночерпательным пробам, и по численности животных в уловах тралов. В желобах, расположенных в высокопродуктивных районах умеренных и высоких широт, биомасса бентоса на глубинах 6—8 км обычно составляет 2—5 г/м², а иногда превышает 10 г/м², т. е. сопоставима с биомассой прилегающих к желобу глубин абиссали и даже батiali. В прибрежных желобах тропической зоны биомасса составляет десятые доли грамма на 1 м², а в желобах, сильно удаленных от крупных массивов суши и расположенных в самых малопродуктивных районах океана (желоба Тонга, Марианский, Волкано, средняя биомасса еще на порядок ниже и выражается сотыми долями грамма на 1 м². Так, например, в желобах Марианском и Волкано в пяти дночерпательных пробах с глубин от 6830 до 9540 м биомасса бентоса ни в одном случае не превышала 0,14 г/м², а в среднем составляла 0,07 г/м², что соответствует биомассе бентоса в абиссали этого района океана (Беляев, 1960б). Каких-либо закономерных изменений биомассы в зависимости от глубины в пределах ультраабиссальной зоны не обнаружено (в эвтрофных желобах дночерпательных проб не получено с глубин более 8360 м).

Приведенные выше данные относятся к биомассе донной фауны без учета фораминифер. За последние годы появились данные, свидетельствующие о чрезвычайно большой роли фораминифер в общей биомассе донной фауны (Boltovskoy, Lema, 1969; Саидова, 1970, 1971). По Х. М. Саидовой, биомасса плазмы фораминифер (без веса раковин) в Курило-Камчатском желобе на глубинах более 6 км колеблется от 2 до 10 г/м², а в Перуанско-Чилийском желобе на глубине более 7 км также достигает 10 г/м².

Интересные результаты дает сопоставление численности животных в уловах тралов на различных глубинах в желобах разного типа. Так, можно сравнить хорошо обследованные желоба, глубины которых достигают 10—11 км — Курило-Камчатский (высокопродуктивный район умеренных широт), с одной стороны, и Марианский и Филиппинский (малопродуктивные районы тропических широт), — с другой (табл. 10).

Таблица 10. Численность животных в уловах тралов на разных глубинах Курило-Камчатского, Марианского и Филиппинского желобов

Глубина, м	Число ловов	Среднее число экз. в улове	Число ловов	Среднее число экз. в улове
Курило-Камчатский желоб			Филиппинский и Марианский желоба	
6000—7000	8	358	3	60
7000—8000	3	400	3	14
8000—9000	9	1040	7	63
9000—10000	6	7123	4	77
10000—11000	—	—	7	30

В Курило-Камчатском желобе, кроме несравненно большего общего обилия фауны, наблюдается четкая тенденция к увеличению обилия уловов с глубиной. Особенно богаты уловы со дна желоба. По-видимому, причина этого заключается в накоплении на дне желоба органического вещества как за счет оседания органических остатков из поверхностной продуктивной толщи, так и за счет их сноса с прибрежных мелководий. В Филиппинском и Марианском желобах уловы бедны на всех глубинах ультраабиссальной зоны. Вероятно, в желобах малопродуктивных районов океана трофические условия неблагоприятны для обильного развития жизни во всем диапазоне глубин

ультраабиссальной зоны. Если на дне таких желобов и происходит накопление питательных веществ, оно недостаточно для обеспечения массового развития донных животных. В целом наблюдается прямое соответствие между количеством донных животных в желобах разных районов океана и количеством планктона в поверхностном слое (Беляев, 1972).

Таким образом, вертикальная зональность в пределах ультраабиссальной зоны четко выражается в изменении качественного состава донной фауны и в возрастании степени эндемизма фауны с глубиной по мере приближения к максимальным глубинам. Что же касается количественного развития, то в этом отношении изменение глубины (и непосредственно связанных с ней показателей, в первую очередь, гидростатического давления) само по себе не влияет на тех животных, которые смогли приспособиться к существованию в этих крайних условиях. Количественные различия развития жизни на разных глубинах ультраабиссальной зоны зависят не от глубины, а в первую очередь, от различий трофических условий на склонах и на дне желоба и в желобах разных районов и разных широт. В этом отношении на первое место выступает широтная и циркумокеаническая зональность.

§ 4. ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ГЛУБОКОВОДНОЙ ФАУНЫ

4.1. Различные взгляды на происхождение глубоководной фауны

Вопрос о происхождении глубоководной фауны, о степени ее древности и архаичности имеет более чем вековую историю. В начальный период изучения населения морских глубин популярным было представление о том, что именно в глубинах океана могли уцелеть остатки древних фаун (Forbes, 1859; см. также Екман, 1953). Однако кругосветное плавание «Челленджера» принесло в этом отношении разочарование. Глубины океана оказались населенными разнообразной фауной, в том числе животными, сходными с современными обитателями мелководий. Дж. Меррей (Murray, 1895) в обзоре результатов экспедиции на «Челленджере» приходит к выводу, что фауна шельфа, по крайней мере столь же богата архаичными формами, как и глубоководная.

Крупнейший авторитет по морской фауне Свен Экман в своей «Зоогеографии моря» (Ekman, 1953) отмечая, что Меррей несомненно прав, указывает вместе с тем, что по отношению к общему числу составляющих глубоководную фауну форм она, вероятно, богаче архаичными элементами и глубины стали рефугиумом для консервативных форм, вымерших во всех других местообитаниях. И, несомненно, глубоководная фауна существует в течение очень длительного времени, на что, между прочим, указывает существование богатых видами групп высокого таксономического ранга, которые стали настоящими глубоководными животными в те далекие времена, когда их предки отделились от их тогдашних родичей.

Интенсивные исследования глубоководной фауны, проводившиеся в последние 25—30 лет экспедициями разных стран, в первую очередь многочисленными советскими экспедициями на э/с «Витязь» и «Академик Курчатов», а также различными американскими исследовательскими судами и датской экспедицией на «Галатее», намного увеличили знания об этой фауне — ее составе, географическом и вертикальном распространении, степени ее своеобразия. Именно в последние десятилетия достигнуты очень большие успехи и в изучении фауны наибольших океанических глубин — ультраабиссальной (хадальной) фауны желобов, о которой еще 30 лет тому назад вообще ничего не было известно (см. Wolff, 1960, 1970; Беляев, 1966, 1972). К настоящему времени в той или иной мере обследована фауна большинства глубоко-

водных желобов, а число определенных с глубин более 6 км видов многоклеточных животных приближается к 500. Это накопление информации вновь привело к оживленному обсуждению и полемике по вопросам о происхождении, вероятном времени формирования и темпах эволюции глубоководной фауны, а также о степени постоянства условий существования в глубинах океана.

Есть две основные точки зрения на происхождение глубоководной фауны. Согласно одной из них, современную глубоководную фауну следует считать преимущественно молодой. А. Бруун (Bruun, 1956, 1957b) высказал предположение, что относительно внезапное наступление последнего ледникового периода и охлаждение океанических глубинных вод до температуры ниже 4° должно было стать катастрофическим для фауны. «Выжить могли только относительно эврибатные или эвритермные виды...». (1957, с. 668). Одновременно должно было начаться новое заселение абиссали, продолжающееся до настоящего времени. В дальнейшем эта точка зрения была в той или иной мере поддержана рядом других авторов (Menzies, Imbrie, 1958; Menzies, Imbrie, Heezen, 1961; Madsen, 1961; Clarke, 1962; Кусакин, 1971; Kussakin, 1973). По мнению Р. Мензиса и его сотрудников (Menzies et al., 1973), значительные изменения температуры глубинных вод должны были происходить неоднократно на протяжении истории океана, что каждый раз приводило к вымиранию глубоководной фауны или к ее вытеснению на мелководья.

Согласно другой точке зрения, современной глубоководной фауне в значительной мере свойственны черты глубокой древности и консерватизма, а абиссальные глубины следует рассматривать как рефугий, в котором с глубокой древности сохранились малоизмененные архаичные формы (Зенкевич, Бирштейн, 1961; Бирштейн, 1963, 1971; Зенкевич, 1969).

Эти две точки зрения зачастую считают противоположными и взаимоисключающими. Но такой взгляд основан в значительной мере на некоторых крайних полемических высказываниях сторонников той или иной концепции, не вполне точно отражающих действительную сущность различных точек зрения. Так, например, весьма категорический вывод, которым заканчивается статья Мензиса и Имбри: «Концепция о древности абиссальной фауны должна быть отвергнута в пользу концепции ее относительной молодости в геологическом смысле» (Menzies, Imbrie, 1958, с. 208), явно не согласуется с положением: «Можно ожидать нахождения на любых глубинах организмов, имеющих непрерывную историю от палеозоя до современности» (там же, с. 208). Подобные же противоречивые высказывания есть и в более поздней книге Мензиса (Menzies et al., 1973).

Другой пример может быть приведен из статьи Л. А. Зенкевича и Я. А. Бирштейна (1961). Авторы отмечают «несомненную разновозрастность отдельных элементов, составляющих современную глубоководную фауну», в которой наряду с древними видами «обнаруживаются и весьма молодые вселенцы с малых глубин» (с. 111). Это положение авторы иллюстрируют рядом примеров и в результате ориентировочной оценки роли в глубоководной фауне молодых и древних элементов приходят к выводу, что последние составляют в ней около 16%. Вместе с тем в заключительной части цитированной статьи они пишут: «Насыщенная архаичными формами абиссальная фауна должна считаться более древней, а не более молодой, чем фауна шельфа» (с. 122). Л. А. Зенкевич (1959, 1969) неоднократно писал о том, что формирование крупных систематических групп животных происходило только на мелководьях, откуда с глубокой древности шло заселение больших глубин. Несомненно поэтому, что и в приведенной цитате имеется в виду не абсолютная большая древность абиссальной фауны как комплекса видов, а лишь относительно большая роль в ней по сравнению с фауной шельфа представителей древних групп.

Мнение о значительном понижении температуры в абиссали и вымирании глубоководной фауны А. Бруун (Bruun, 1957b) основывал на данных по палеотемпературному анализу раковин известковых фораминифер в океанических отложениях олигоценового возраста, полученных в Тихом океане с глубины 4700 м (Emiliani, Edwards, 1953). Однако Я. А. Бирштейн (1959) показал, что эти определения базировались на фораминиферах эврибатных видов, которые могли быть снесены в абиссаль с меньших глубин. Таким образом, эти данные не могут служить доказательством постолигоценового понижения температуры даже в глубинах определенного района, а тем более в абиссали и ультраабиссали всего океана, как предполагает Эмилиани в более поздней работе (Emiliani, 1961). Помимо критической оценки этих данных Я. А. Бирштейном, Л. А. Зенкевич (1969) высказал убедительное соображение, что независимо от возможных изменений конфигурации и взаимного положения материков и океанов, а также положения полюсов, охлажденные полярные районы, служившие источником поступления холодных вод в глубины океана, должны были существовать во все периоды истории Земли. С этим не согласуется возможность таких значительных колебаний температуры глубинных вод, которые могли бы оказаться губительными для глубоководной фауны всего океана. Д. П. Найдин (1972), рассмотрев вопрос о палеотемпературах, также высказывает сомнение в том, что изменения придонной температуры могли охватывать одновременно весь океан, и считает вероятным, что в некоторых участках океана низкая температура сохранялась неизменной очень долго.

На основании детального анализа фауны глубоководных асцидий К. и Ф. Моннио приходят к выводу, что многие современные глубоководные представители этой группы происходят от чрезвычайно древних вселенцев в абиссаль океана, с чем не согласуется предположение о катастрофических вымираниях глубоководной фауны в третичное и меловое время (Monniot, Monniot, 1975).

4. 2. Первично- и вторичноглубоководные группы

А. Бруун, высказывая предположение о катастрофической гибели глубоководной фауны, делает, однако, оговорку, что, если будут обнаружены эндемичные глубоководные таксоны выше подвидового (Bruun, 1957b) или видового (Bruun, Wolff, 1961) ранга, они должны рассматриваться как реликты доледникового времени.

Таким образом, в подавляющем большинстве случаев расхождения во взглядах на происхождение глубоководной фауны касаются относительной роли молодых и более или менее древних элементов. Само же наличие в ней разновозрастных элементов в той или иной форме принимается почти всеми авторами, обсуждавшими эту проблему. Поэтому вопрос о древности или молодости глубоководной фауны в целом сводится, очевидно, к выяснению относительной роли эндемичных таксонов разного ранга и возраста и эврибатных видов, обитающих и на мелководье, которых следует считать самыми молодыми вселенцами в глубины океана. Имеющиеся в настоящее время данные по всей глубоководной фауне все еще недостаточны для точных подсчетов численного соотношения таких разновозрастных элементов. Но уже известны эндемичные для больших глубин не только виды и роды, но и таксоны ранга семейств и отрядов.

Хорошо известна сенсационная находка в абиссали Тихого океана «живого ископаемого» — моллюска *Neopilina*, относящегося к классу Monoplacophora, который раньше был известен только из шельфовых отложений нижнего палеозоя (Lemche, 1957; Соколов, 1965). За четверть века, истекшие со времени первой находки, современные представители этого класса уже обна-

ружены в Тихом, Индийском и Атлантическом океанах, но только на глубинах от 1,5 до 6,5 км (Филатова, Зенкевич, 1969; Rosewater, 1970). В настоящее время известно не менее 6 современных видов *Monoplasophora*, относящихся (с учетом еще не описанных форм) по крайней мере к двум родам, а возможно и к разным семействам. Вероятно, в глубинах океана существует еще более разнообразная фауна этих моллюсков. Неизвестно, когда именно *Monoplasophora* заселили большие глубины, но отсутствие ископаемых находок этих моллюсков, начиная с верхнего девона, позволяет предполагать, что они заселили глубины еще в палеозое.

Исключительный интерес представляет предсказанная А. В. Ивановым (1964) недавняя находка ископаемых погонофор. Обильная и разнообразная фауна погонофор отряда *Sabelliditida* обнаружена в шельфовых отложениях раннего кембрия и, возможно, позднего докембрия (Соколов, 1965, 1967, 1968). Подавляющее большинство современных погонофор, число известных видов которых уже приближается к 200, живет на больших океанических глубинах, большинство родов этого типа и два семейства (*Lamellisabellidae* и *Spirobrachiidae*) известно только с больших глубин. Только глубже 1000 м найден и единственный пока представитель (*Lamellibrachia barhami*) особого класса погонофор — *Afrenulata* (Webb, 1969). Мелководные же представители этого типа известны почти исключительно из холодноводных районов и, весьма вероятно, что они вторично проникли в них из океанических глубин. Б. С. Соколов связывает заселение погонофорами глубин с вытеснением их с мелководий еще в палеозое хищниками, «каковыми оказались трилобиты, на длительное время овладевшие шельфом» (1965, с. 91). Вероятно, дальнейшая эволюция погонофор протекала в глубинах океана, а формирование по крайней мере некоторых современных семейств — в абиссальной зоне.

Р. Паркер (Parker, 1962) также считает весьма вероятным, что многие донные животные могли вытесняться под влиянием конкуренции с шельфа в глубины в течение палеозоя и раннего мезозоя, и некоторые из них, сравнительно мало изменившись, смогли дожить до наших дней, на глубинах, переходных от континентального склона к ложу океана. Возможность заселения океанических глубин некоторыми животными еще в палеозое вполне согласуется с основанными на геохимических и геологических данных современными представлениями о том, что существовавший к началу палеозоя океан не мог существенно отличаться от современного по объему (А. П. Виноградов, 1967, 1968; Хаин, 1971; Яншин, 1973) и по наличию больших глубин.

Голотурии отряда *Elasipoda*, насчитывающего ныне не менее 125 видов и подвидов и около 25 родов¹ и 5 семейств, господствуют в глубинах океана и вместе с морскими звездами подотряда *Cribellosa* составляют один из основных компонентов абиссальной донной фауны. Общая биомасса этих двух групп превышает суммарную биомассу всей остальной донной фауны в абиссальной и ультраабиссальной зонах. На рис. 30 показано вертикальное распространение этих двух групп. Учтены находения различных видов в каждом 500-метровом горизонте. Большинство видов *Elasipoda* встречается преимущественно в батии и абиссали, а *Cribellosa* — в абиссали. Обе группы проникают и в глубоководные желоба, а *Elasipoda* составляют на дне желобов эвтрофных районов океана самый массовый элемент фауны. Судя по вертикальному распространению, формирование и эволюция по крайней мере двух семейств *Elasipoda* (сем. *Elpidiidae* и *Psychropotidae*) происходили в абиссали, а наименее глубоководного семейства *Laetmogonidae* — в батии. Это согласуется с мнением Б. Хансена (Hansen, 1967, 1975), согласно

¹ В результате последней ревизии отряда *Elasipoda* (Hansen, 1975) некоторые относящиеся к нему роды и виды сведены в синонимию, и их число сократилось по сравнению с более ранними данными.

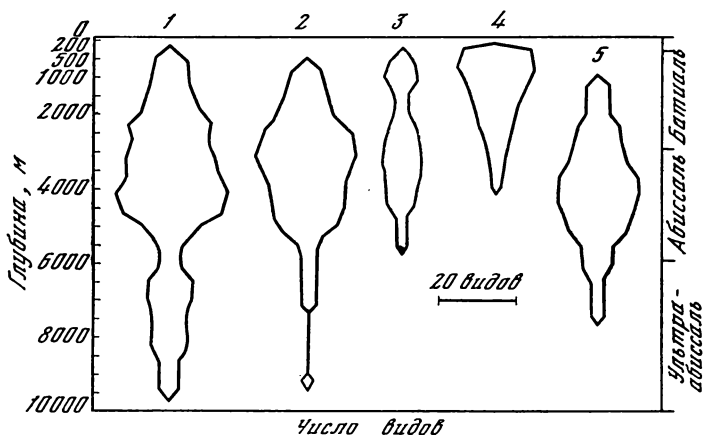


Рис. 30. Вертикальное распределение голотурий отряда Elasipoda (1—4) и морских звезд подотряда Cribelloso (5)

Семейства: 1 — Elpidiidae; 2 — Psychropotidae; 3 — Deimatidae; 4 — Laetmogonidae; 5 — Porcellanasteridae и Lethmasteridae (Беляев, 1974)

которому приуроченность разных групп голотурий к определенным глубинам служит доказательством того, что эволюция видов и более высоких таксонов протекала в пределах тех батиметрических зон, которые эти группы населяют в настоящее время. Из-за крайней скудости и фрагментарности палеонтологического материала филогенетические отношения между разными отрядами голотурий неясны (Frizzel, Exline, 1966). Нет единства во взглядах и относительно места в системе голотурий отряда Elasipoda. Но независимо от того, считать ли отряд Elasipoda сохранившим черты первичной примитивности или упрощенным вторично, для эволюции отряда и формирования в нем нескольких глубоководных семейств было необходимо очень длительное время. Ископаемые склериты голотурий, возможно относящихся к этому отряду, известны только от девона до юры (Frizzel, Exline, 1966; Pawson, 1966; Hansen, 1975). Таким образом, заселение океанических глубин предками Elasipoda, видимо, должно было произойти по крайней мере в мезозое. Пелагические представители этого отряда, часть которых поднимается до сравнительно небольших глубин, произошли вторично от глубоководных донных форм Elasipoda (Hansen, Madsen, 1956; Беляев, Виноградов, 1969; Hansen, 1975). Среди других голотурий распространение обширного семейства Synallactidae (отр. Aspidochirota), включающего около 140 видов 14 родов, ограничено батиалью и абиссалью. Ископаемые остатки голотурий этого семейства известны только из триасовых отложений. Абиссальными глубинами ограничено распространение сем. Gephyrothuriidae из отр. Molpadonia (Hansen, 1975). Становление этих семейств и эволюция в их пределах также должны были происходить в глубинах океана.

В абиссали шли также становление и эволюция подотряда морских звезд Cribelloso (отр. Paxillosida—McKnight, 1975). В настоящее время эти звезды широко распространены и процветают в абиссали океана. Они составляют самый характерный элемент фауны морских звезд абиссальных глубин. Общий диапазон их вертикального распределения охватывает глубины от 900 до 7600 м, но только два вида наиболее специализированных монотипических родов (*Benthogenia* и *Lysaster*) известны с глубин менее 1000 м, и только 4 вида (из более чем 40) не найдены глубже 3000 м. Палеонтологических находок Cribelloso пока нет, что хорошо согласуется с предположением о становлении этой группы в глубинах океана.

По данным А. Н. Миронова (1973, 1974б), большинство современных представителей морских ежей подотряда *Meridosternina* (отр. *Spatangoida*) встречаются только на больших глубинах. Ископаемые формы известны от мела до нижнего палеогена. По-видимому, переход в большие глубины предков современных *Meridosternina* произошел в конце мезозоя или в начале третичного периода. Дальнейшая эволюция, которая привела к обособлению по крайней мере трех семейств (*Pourtalesiidae*, *Urechinidae* и *Calymnidae*), шла в глубинах океана. То же можно сказать и об эндемичном абиссальном сем. *Kamptosomatidae* (отр. *Lepidocentroida*).

Высокая степень таксономической обособленности свойственна двум исключительно глубоководным семействам асцидий — *Ostacnemidae* и *Hexacrobylidae*, первое из которых иногда выделяют в особый подкласс, а второе — в самостоятельный отряд (Бирштейн, Виноградов, 1971 — по данным Н. Г. Виноградовой). Глубоководный род *Culeolus* относится к сем. *Puuridae*, включающему и мелководных представителей, но по данным К. и Ф. Моннио, он примитивен и древен и рано обособился от остальных *Puuridae*. Заселение глубин некоторыми асцидиями, по-видимому, произошло не позднее среднего мезозоя (Monniot, Monniot, 1975).

Исключительно интересно современное распространение актиний сем. *Galatheantemidae*, обладающих некоторыми примитивными особенностями. Эти крупные, живущие в кожистых чехликах актинии известны (более 40 находок) из большинства глубоководных желобов Тихого и Атлантического океанов с глубин почти до 11 км (Беляев, 1972а). Наименьшие глубины, на которых они встречены, — около 5,5 км в районе антарктических Южно-Сандвичева и Южно-Оркнейского желобов (Виноградова и др., 1974) и 5850—5900 м на склоне желоба Кермадек (Carlgren, 1966). Нигде за пределами желобов эти актинии не найдены. Вряд ли можно сомневаться в том, что становление и эволюция семейства шли в абиссали океана, где эти актинии были ранее широко распространены и откуда они проникли в удаленные друг от друга желоба. К сожалению, нет данных о том, когда и почему *Galatheantemidae* исчезли с абиссальных глубин.

Р. Хесслер и Д. Тайстл, рассмотрев вертикальное и географическое распространение и проведя сравнительно-морфологический анализ равноногих ракообразных подотряда *Paraselloidea*, приходят к выводу, что из 14 семейств этого подотряда 9 — первично глубоководные (*Janirellidae*, *Haploniscidae*, *Ischnomesidae*, *Macrostylidae*, *Nannoniscidae*, *Desmosomatidae*, *Ilyarachnidae*, *Euryscopidae*, *Munnopsidae*). Их формирование и дальнейшая эволюция шли в глубинах океана. Заселение мелководий некоторыми представителями перечисленных семейств (чаще всего в холодноводных полярных районах обоих полушарий) произошло вторично из глубин океана (Hessler, Thistle, 1975)¹.

Поскольку для обособления семейств или таксонов более высокого ранга необходимо геологически длительное время, все перечисленные группы следует считать древнеглубоководными в том смысле этого термина, который предложил А. П. Андрияшев (1953) в результате анализа фауны глубоководных рыб. Деление на древне- и вторичноглубоководных животных А. П. Андрияшев основывает на ранге таксономической обособленности тех или иных групп от мелководной фауны. К древнеглубоководным он относит формы, принадлежащие к семействам или отрядам, все представители которых живут на значительных глубинах, ко вторичноглубоководным — формы, относящиеся к преимущественно мелководным группам, лишь отдельные представители которых приспособились к жизни на глубинах. Следует уточнить,

¹ Хесслер и Тайстл не согласны с предположением О. Г. Кусакина (Kussakin, 1973) о происхождении перечисленных семейств от шельфовой антарктической фауны.

что первично- или древнеглубоководные группы могут включать и отдельных мелководных представителей, вторично заселивших малые глубины, главным образом в районах подъема холодных глубинных вод или в полярных областях (Беляев, 1974; Hessler, Thistle, 1975). Так, например, хотя становление и эволюция голотурий сем. *Elpidiidae* происходили на больших глубинах, отдельные его представители известны с шельфа арктических морей. В результате ревизии рода *Elpidia* (Беляев, 1971, 1975) можно предполагать, что его проникновение в Арктику, где *E. glacialis* поднимается до глубины 70 м, произошло вторично через абиссальные глубины Атлантического океана. Другим примером могут быть погонофоры. Их самые мелководные находки известны в Канадской Арктике и в Охотском море. Конечно, в каждом конкретном случае вопрос о том, к какой из двух категорий следует отнести тот или иной таксон, должен решаться с учетом имеющихся данных о истории формирования группы и о ее филогенетических отношениях.

Я. А. Бирштейн и М. Е. Виноградов (1971) приводят убедительные данные, подтверждающие, что высокая степень таксономической обособленности различных групп глубоководных животных (в основном батипелагических) во многих случаях связана с морфологической перестройкой организации, которая обусловлена приспособлениями к изменению характера питания в процессе освоения больших глубин. Вместе с тем эти авторы считают, что «прямой зависимости между масштабом изменений и временем существования группы на больших глубинах, по-видимому, нет» (Бирштейн, Виноградов, 1971, с. 87; см. также Бирштейн, 1969). С последним положением едва ли можно согласиться. Вероятно, все же сохраняется справедливость общего правила: обособление таксонов разного ранга в результате морфологических изменений (какими бы причинами они не вызывались) требует тем больше времени, чем выше ранг таксона (см., например, Зенкевич, 1971). При этом, конечно, приходится учитывать возможные отклонения за счет различной скорости эволюции в разных систематических группах. На больших глубинах обособление отрядов и семейств должно идти значительно медленнее, чем обособление родов, а тем более видов.

Согласно приведенным Я. А. Бирштейном и М. Е. Виноградовым (1971) данным, среди донных многощетинковых червей и моллюсков (кроме *Monoplacophora*) систематическая обособленность на больших глубинах невелика и выражена главным образом на уровне видов, иногда родов. Эти авторы пишут: «Нельзя представить себе более позднее вселение в абиссаль полихет или двустворчатых моллюсков, чем рыб, голотурий или погонофор» (с. 87). Действительно, очень вероятно, что моллюски и многощетинковые черви могли заселять глубины уже начиная с глубокой древности. Но маловероятно, чтобы в такой пластичной в эволюционном отношении группе, как многощетинковые черви, представленной в настоящее время глубже 2 км более чем 500 видами, 242 родами и 52 семействами (Hartman, 1971), могли бы с глубокой древности сохраниться в абиссали неизменившиеся роды, а тем более виды. Скорее можно предположить, что многощетинковые черви заселяли и продолжают заселять большие глубины столь интенсивно, что древних вселенцев во многих случаях вытеснили формы, вселившиеся позже, тем более, что многие представители этой эврибатной группы, видимо, легко осваивают большие глубины. Вероятно, очень пестрая по систематическому составу и большей частью эврибатная современная фауна глубоководных многощетинковых червей состоит в основном из недавних вселенцев в глубины океана. Исключение составляют, видимо, лишь немногие представители этой группы, такие, как почти полностью глубоководное сем. *Fauveliopsidae* и роды *Macellicerphala* (преимущественно абиссальный) и *Macellicephaloides* (эндемичный для ультраабиссали), заслуживающие, по мнению П. В. Ушакова (устное сообщение), объединения в группу, ранг которой должен быть выше рода.

На основании анализа систематического состава современной глубоководной фауны моллюсков (кроме *Monoplacophora*) и геологического возраста составляющих ее семейств и родов, известный специалист по этой группе А. Кларк (Clarke, 1962) считает, что, хотя в этой фауне есть представители очень древних семейств, ни одно из них не возникло на больших глубинах. По мнению Кларка, современная фауна глубоководных моллюсков происходит от групп, которые заселяли большие глубины вероятно в позднем мезозое или кайнозое. К заключению о геологической молодости современной фауны глубоководных двустворчатых моллюсков приходит и И. Кнудсен (Knudsen, 1970). Возможно, что и в этой группе древние вселенцы оказались вытесненными более поздними вселенцами.

Известны многочисленные вторичноглубоководные формы и в других систематических группах, эндемизм глубоководной фауны которых выражен на уровне вида, реже на уровне рода. Таковы, например, глубоководные представители сипункулид (Мурина, 1969, 1975) и усногих ракообразных (Зезина, 1969), среди которых нет ни одного эндемичного глубоководного рода. Среди современных брахиопод известно лишь три эндемичных глубоководных рода. Эндемизм остальных глубоководных брахиопод выражен лишь на уровне вида (Зезина, 1971). Поскольку история брахиопод изучена достаточно хорошо, О. Н. Зезиной удалось подсчитать, что средняя продолжительность существования родов, к которым относятся эндемичные глубоководные виды, меньше, чем мелководных современных родов, и не выходит за пределы неогена. По данным Т. Шопфа (Schopf, 1969), среди проникающих на большие глубины мшанок отряда *Cheilostomata* преобладают представители многих преимущественно мелководных семейств и лишь два семейства (*Farciminariidae* и *Bifaxariidae*) состоят почти исключительно из глубоководных видов. По-видимому, вторичноглубоководными следует считать и обитающих ныне на больших глубинах офиур, среди которых нет эндемичных глубоководных семейств (Баранова, Кунцевич, 1969).

Все эти примеры подтверждают, что возраст различных элементов глубоководной донной фауны может быть очень разным. Наряду с древнеглубоководными группами, предковые формы которых проникали в глубины океана в мезозое и в некоторых случаях (*Monoplacophora*, *Pogonophora*), видимо, в палеозое, в фауне больших глубин многочисленны и вторичноглубоководные группы, заселившие эти глубины в кайнозое. Освоение больших глубин представителями мелководной фауны, по-видимому, происходит и в настоящее время (Bruun, 1957b; Wolff, 1964; Беляев, 1966, 1974; Hessler, Thistle, 1975).

Некоторые из древнеглубоководных групп в настоящее время широко распространены и процветают на больших глубинах, где они представлены многочисленными родами и видами (*Elasipoda*, *Cribellosa*, *Pogonophora*, а согласно недавней работе К. и Ф. Моннио, также *Ascidia*). Такие группы не могут считаться реликтовыми, поскольку они не отвечают основным критериям понятия реликт. В статье, специально посвященной рассмотрению проблемы реликтов, Я. А. Бирштейн (1947) в числе таких критериев отмечает, что реликты представляют собой малоизменившиеся остатки фаун (и флор) прошлых геологических эпох, что они относятся к более многочисленным в прошлом группам и имеют ограниченный ареал, который представляет собой часть более обширного в прошлом ареала, и, наконец, что реликты — это замедленно эволюционирующие формы, побежденные в борьбе за существование. Все эти критерии не подходят к широко распространенным группам, эволюция которых шла в глубинах и которые там процветают ныне. Глубины океана в применении к таким группам нельзя рассматривать как рефугий. В качестве одного из очень характерных примеров глубоководных реликтов неоднократно приводились современные *Monoplacophora* (см. например, Clarke,

1962). Но широкое распространение в глубинах современного океана этих «живых ископаемых» заставляет с осторожностью подходить к решению вопроса о реликтовой природе и этих моллюсков.

Существование древнеглубоководных семейств и отрядов, сформировавшихся в глубинах океана, позволяет уточнить представление о том, что на больших глубинах могут формироваться только таксоны малого ранга (Зенкевич, 1959, 1969). В ряде случаев эволюция в глубинах океана может приводить к формированию не только видов и родов, но и таксонов более высокого ранга. Вместе с тем несомненна справедливость неоднократно высказывавшегося Л. А. Зенкевичем мнения о том, что основной областью формирования наиболее крупных таксонов водных организмов являются малые глубины.

4.3. Формирование глубоководной фауны разных районов и вертикальных зон

Естественно, что заселение больших глубин должно было происходить постепенно через глубины континентального склона (батталь). Поскольку современные даже эндемичные глубоководные группы ранга семейств и отрядов, как правило, распространены в широком диапазоне глубин от баттали и глубже, часто не удается установить, с какими именно глубинами были первоначально связаны возникновение и эволюция таких групп. В связи с этим следует отметить, что обсуждение проблемы происхождения, эволюции и относительной молодости или древности глубоководной фауны проводилось разными авторами обычно в применении ко всей этой фауне, населяющей широкий диапазон глубин. Между тем, по мере увеличения глубины возрастает стенобатность большинства представителей глубоководной фауны и соответственно этому меняется ее состав, что обуславливает существование вертикальной зональности и хорошо выраженной обособленности фаун не только абиссальной и ультраабиссальной зон, но и их подзон (Виноградова, 1958, 1969а; Беляев, 1966, 1972). Возрастает с увеличением глубины и обособленность глубоководной фауны разных районов океана (Виноградова, 1959, 1969б). Оба рассматриваемых показателя связаны между собой: чем стенобатнее вид, тем уже его ареал; ограниченный диапазон вертикального распространения служит препятствием для широкого расселения вида (Виноградова, 1958). Очень наглядно эта закономерность выявляется на примере фауны глубоководных желобов (Беляев, 1972). Около 60% видов, населяющих глубины от 6 до 11 км, эндемичны для ультраабиссальной зоны, и среди них почти у 90% диапазон вертикального распространения меньше 2000 м. Что касается географического распространения, то в фауне каждого желоба (или группы смежных желобов, объединенных глубинами около 6000 м) эндемики составляют обычно от половины до двух третей всех обитающих в желобе видов. Среди видов, распространенных и за пределами желоба, на глубинах менее 6 км, в среднем 50% составляют виды также с локальным распространением, ареалы которых не выходят за пределы примыкающей к желобу абиссальной зоогеографической провинции или подобласти. В ультраабиссальной фауне в целом виды с локальным распространением составляют около 80%. Это позволило определить зоогеографический статут разных желобов или групп желобов одного района океана как самостоятельных ультраабиссальных фаунистических провинций (Беляев, 1974), дополняющих разработанную Н. Г. Виноградовой (1956а, 1969б) схему зоогеографического районирования абиссали.

Роль пространственной изоляции для видообразования общепризнана. Не меньшее значение могут иметь и другие формы изоляции, в том числе экологическая, что неоднократно отмечал, например, И. И. Шмальгаузен (1940, 1969). Как справедливо считает У. Торп (Thorpe, 1945), оба эти типа изо-

ляции можно рассматривать как пространственную изоляцию разного масштаба. Формирование фаун разных глубоководных зон и районов должно было идти под воздействием географической, вертикальной и экологической изоляции, обусловленной как существованием разного рода преград для расселения (крупномасштабные формы рельефа дна океана, быстрое нарастание глубины в желобах, границы между эвтрофными и непригодными для существования многих донных животных олиготрофными областями, видимо, некоторые другие локальные особенности условий существования), так и самой обширностью огромных пространств океанического дна. Огромная протяженность океанического дна должна способствовать изоляции просто из-за дальности расстояний между различными популяциями (Wieser, 1960; Шмальгаузен, 1969), особенно из-за малой подвижности многих глубоководных донных животных, мозаичности их распределения и отсутствия у многих из них расселительных личиночных стадий.

Характер биогеографических закономерностей современного распространения мелководной фауны и их зависимость от происходивших в прошлом и связанных с тектоническими процессами изменений в положении материков и океанов, островных дуг и барьеров для расселения недавно были рассмотрены Дж. Валентайном (Valentine, 1971). Точно так же неоднократно и значительным изменениям подвергались на протяжении геологической истории океана положение и характер преград для расселения глубоководной донной фауны (образование подводных хребтов, изменение других форм подводного рельефа, в частности формирование глубоководных желобов, дрейф континентов или тектонических плит и т. д.), что должно было отражаться на составе глубоководной донной фауны в разных вертикальных зонах и географических районах. Поэтому, во-первых, историю формирования и степень древности батимальной, абиссальной и ультраабиссальной фауны, а также населения того или иного глубоководного района океана следует рассматривать отдельно с учетом всех свойственных этим фаунам особенностей и геологической истории данного района. Во-вторых, приходится различать вопрос о степени древности фауны в филогенетическом смысле, т. е. вопрос о геологическом времени формирования крупных систематических групп, к которым относятся различные представители современной фауны, и вопрос о продолжительности существования на тех или иных глубинах и в тех или иных районах конкретных представителей современной фауны.

Что касается типов и классов, то почти всей фауне океана как мелководной, так и глубоководной, несомненно, свойственна глубокая древность. Большинство представленных в морской фауне таксонов этого ранга известно уже с нижнего палеозоя или с докембрия (см., например, Зенкевич, 1971). В глубинах океана некоторые группы существуют, видимо, с палеозоя, а формирование некоторых отрядов и семейств происходило начиная с мезозоя. Но поскольку эндемизм фауны отдельных зон и районов выражен почти исключительно на видовом и отчасти на родовом уровнях, фауна каждого района должна была сформироваться сравнительно недавно, хотя многие ее представители могут относиться к древнеглубоководным группам. Формирование конкретных видов и родов, эндемичных для локальных фаун, должно было происходить в основном в кайнозое, частично — начиная с мезозоя. Степень своеобразования (эндемизма) фауны того или иного локуса (географического или вертикального) должна определяться, с одной стороны, длительностью его существования в геологически неизменном виде, а с другой, его особенностями, влияющими на темп эволюции фауны.

Неоднократно высказывалось мнение о замедленном темпе эволюции глубоководной фауны в целом. Авторы, выдвигавшие это положение, причинами низкого темпа эволюции считают однообразие и постоянство условий существования и разреженность населения (Зенкевич, Бирштейн, 1961; Carter,

1961; Мауг, 1965), а также малое число преград для расселения (Мауг, 1965) или отсутствие экологической изоляции локальных популяций (Carter, 1961). Но даже для абиссальной фауны эти положения справедливы далеко не всегда. Вероятно, их справедливость сохраняется главным образом в крайне бедных жизнью олиготрофных областях, приуроченных к центральным тропическим частям океанов. В прибрежных глубоководных районах условия жизни достаточно благоприятны для относительно обильного развития жизни, и ряд групп, приуроченных в основном к этим районам, эволюционировал до сравнительно высоких систематических категорий. В частности, фауна глубоководных желобов по темпам эволюции (по крайней мере на видовом и родовом уровнях), видимо, существенно отличается от абиссальной фауны, населяющей океаническое ложе, особенно центральные районы океанов.

4. 4. Формирование фауны глубоководных желобов

Основным источником, за счет которого могло происходить формирование ультраабиссальной фауны желобов, естественно, должна была быть абиссальная фауна (Зенкевич, Бирштейн, 1955; Wolff, 1959; Беляев, 1966), в первую очередь представители древнеглубоководных групп, хорошо приспособленных к жизни при давлении в несколько сот атмосфер. Благодаря длительному существованию на больших глубинах относящиеся к таким группам животные оказались как бы преадаптированными к заселению еще больших глубин. Это подтверждается фактическими данными о составе и родственных связях фауны желобов. Одним из примеров могут быть голотурии широко распространенного рода *Elpidia*, чрезвычайно характерного почти для всех желобов эвтрофных районов океана. По-видимому, становление этого рода происходило в абиссали или батии Индо-Тихоокеанского сектора Антарктики, откуда шло его расселение, сопровождающееся формированием самостоятельных видов в абиссали разных районов. В свою очередь такие абиссальные виды послужили фондом для формирования более специализированных ультраабиссальных видов в желобах (рис. 31) (Беляев, 1971, 1974, 1975).

Тот или иной глубоководный желоб, сформировавшийся в эвтрофном районе, должен был существенно отличаться от соседних районов ложа океана по ряду экологических факторов. Это прежде всего гидростатическое давление, намного превышающее давление на батимальных и абиссальных глубинах, к которому не было приспособлено население этих глубин. При заселении глубин желоба из прилежащих к нему менее глубоководных участков дна океана давление должно было действовать как ограничивающий фактор, и к жизни в ультраабиссали удавалось приспособиться лишь некоторым животным, о чем свидетельствует уменьшение с глубиной числа видов и полное выпадение из состава фауны желобов по мере приближения к их максимальным глубинам многих крупных систематических групп (Беляев, 1966, 1972; Wolff, 1970). Однако те животные, которым удавалось преодолеть барьер давления, находили в желобах в остальных отношениях даже более благоприятные условия, чем на соседних участках ложа океана, — разнообразие свободных экологических ниш, обусловленное сложным рельефом и связанным с ним различием типов осадков и темпов их накопления, а также благоприятные трофические условия, особенно на дне желобов. Последнее определяется тем, что в желобах, как в отстойниках, скапливается все, что сносится в них с прилежащих участков, в том числе и органические остатки с богатых жизнью мелководий. Со дна желобов неоднократно удавалось поднимать многочисленные остатки даже наземной растительности (Bruun, 1958; Nasu, Sato, 1962; Беляев, 1972). Содержание $C_{орг}$ в донных осадках желобов прибрежных эвтрофных районов значительно выше, чем на меньших глубинах в более

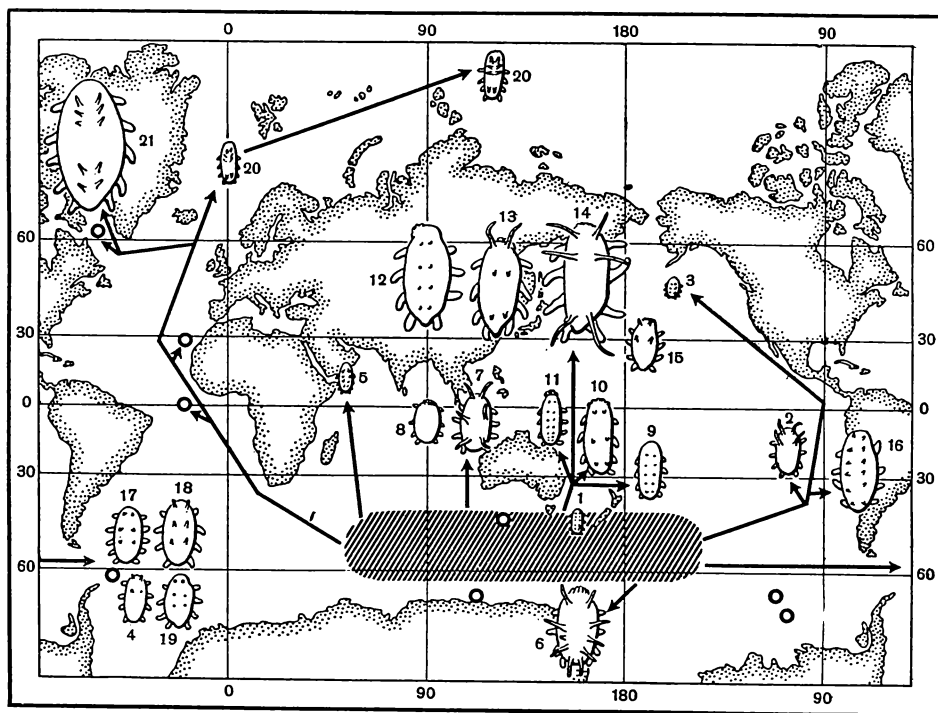


Рис. 31. Схема распространения голотурий рода *Elpidia*

Предполагаемая область формирования рода заштрихована, пути его расселения показаны стрелками; 1—6 — виды, распространенные в абиссали (1—5) и батии (6), составляющие самую примитивную надвидовую группу; 7—8 — два близко родственных ультраабиссальных вида Яванского желоба; 9—16 — ультраабиссальные виды желобов Тихого океана; 17 — антарктический абиссальный вид *E. decaroda*; 18 — 19 — ультраабиссальные виды Южно-Сандвичева желоба; 20—21 — арктические виды; кружки — места находок *Elpidia*, видовой принадлежности которых не установлена (Беляев, 1974)

удаленных от побережий участках ложа океана (Романкевич, 1970, 1975; Богданов и др., 1971).

Сочетание этих благоприятных условий с топографической и экологической изоляцией от окружающих районов должно было способствовать более быстрому видообразованию и обособлению родов в желобах по сравнению с абиссальными глубинами, особенно, олиготрофных областей океана. Э. Майр в числе факторов, благоприятствующих быстрому видообразованию, наряду с изоляцией отмечает и разнообразие свободных экологических ниш (Mayr, 1965), а И. И. Шмальгаузен (1946) — также и благоприятные пищевые условия.

Темпы эволюции в желобах, видимо, сопоставимы с темпами эволюции в крупных пресных озерах тектонического происхождения (например, в Байкале и в восточноафриканских озерах), фауна которых, иногда характеризующаяся даже большей степенью эндемизма, сформировалась за время, прошедшее с середины третичного периода. Эндемичная в основном на уровне видов фауна желобов также могла сформироваться в течение кайнозоя. Это согласуется с современными геологическими представлениями о кайнозойском возрасте существующих ныне желобов (см., например, Fisher, Hess, 1963; Menard, 1964; Удинцев, 1972). Но многие виды, населяющие желоба, относятся к древнеглубоководным группам более высокого ранга и представляют собой молодые производные таких групп (Беляев, 1966). В одной из своих последних работ Л. А. Зенкевич (1970) также приходит к выводу о том, что

Таблица 11. Общность фауны эндемиков наибольших глубин Курило-Камчатского и Идзу-Бонинского желобов (по Беляеву, 1972)

Вид	Глубина распространения, м	
	Курило-Камчатский	Идзу-Бонинский
<i>Elpidia birsteini</i>	8060—9345	8530
<i>Myriotrochus zenkevitchi</i>	8600—9530	9700
<i>Elpidia hansenii hansenii</i>	8600—9530	—
<i>E. hansenii idsubonensis</i>	—	8800—9700
<i>Yoldiella (Parayoldiella) ultraabussalis</i>	8355—9530	—
<i>Y. (Parayoldiella) idsubonini</i>	—	8800
<i>Bathyrinus sp. B</i>	8175—9345	—
<i>Bathyrinus sp. F</i>	—	9700
<i>Heptabrachia abyssicola</i>	6475—8100	—
<i>H. subtilis</i>	—	9700

формирование ультраабиссальной фауны следует относить к кайнозою. Желоба в различных районах океана формировались в разное время. Поскольку заселение желобов должно было начинаться вместе с их формированием, степень эндемизма фауны разных желобов может в известной мере служить критерием для сравнительной оценки их геологического возраста. Самые древние элементы фауны каждого желоба — это эндемичные для него таксоны, самые молодые — это эврибатные виды, ультраабиссальные популяции которых еще морфологически не обособились от популяций, живущих на меньших глубинах.

Представляет интерес сопоставление фауны самых глубоководных участков Курило-Камчатского и Идзу-Бонинского желобов, разделенных ныне значительно меньшими глубинами Японского желоба (табл. 11). Среди эндемиков наибольших глубин этих желобов есть общие виды, разные подвиды одного вида, разные виды одного эндемичного для обоих желобов подрода (*Parayoldiella*), и, наконец, близкие виды одних и тех же родов. Все эти виды не найдены за пределами рассматриваемых желобов, в том числе и в Японском желобе. Таким образом, мы наблюдаем здесь различные этапы внутривидовой дивергенции, как бы процесс видообразования «in statu nascendi». Это позволяет предположить, что все три желоба возникли как единое образование, в котором первоначально глубины более 8 км простирались непрерывно. Разобщение их должно было возникнуть лишь недавно, вероятно уже в четвертичное время, либо из-за тектонического поднятия в районе Японского желоба, либо в результате более быстрого накопления в нем осадков.

4. 5. Районы, из которых шло заселение глубин

Что касается районов, из которых могло происходить заселение океанических глубин, то фактических данных, позволяющих проследить историю формирования и дальнейшую эволюцию той или иной глубоководной группы, нет, и все высказываемые по этому поводу соображения являются более или менее вероятными гипотезами, основанными на косвенных данных. В отношении равноногих ракообразных О. Г. Кусакин (Kussakin, 1973) предполагает, что формирование глубоководной фауны в этой группе происходило, начиная с миоцена, а ее источником была холодноводная фауна шельфа Антарктиды. Однако Хесслер и Тайстл (Hessler, Thistle, 1975) считают более ве-

роятым, что миграция равноногих ракообразных в глубины могла происходить во многих районах и в разное время. Одним из важных центров формирования глубоководной фауны, по-видимому, был район Индо-Малайского архипелага (Дьяконов, 1950; Миронов, 1973, 1974б). С этим хорошо согласуется обилие относительно мелководных видов в фауне ультраабиссали расположенного в этом районе желоба Банда (Беляев, 1966). Основываясь главным образом на данных о находках *Neopilina* (Monoplacophora), Р. Паркер (Parker, 1962) высказывает предположение, что одним из районов, в котором еще в палеозое и мезозое могла происходить миграция фауны шельфа вниз по континентальному склону, могло быть тихоокеанское побережье Северной и Центральной Америки. Но это предположение было высказано еще до того, как стало известно о широком распространении Monoplacophora в Мировом океане. Весьма вероятно, что в ряде случаев источником для заселения глубин Атлантического океана могла быть более древняя индо-тихоокеанская глубоководная фауна (Беляев, 1974, 1975; Monniot, Monniot, 1975).

4.6. Заключение

Суммируя изложенное, можно сделать следующие выводы. Глубоководная фауна океана включает очень разновозрастные элементы. Заселение глубин происходило начиная с палеозоя и продолжается по настоящее время.

Условия в прибрежных эвтрофных глубоководных районах океана были благоприятными для формирования и дальнейшей эволюции на глубинах ряда групп ранга семейств и отрядов. Некоторые такие группы широко распространены и процветают в глубинах океана. Их нельзя считать реликтовыми.

Следует различать древность глубоководной фауны в филогенетическом смысле, то есть геологическое время формирования, а также продолжительность существования в глубинах крупных таксонов, к которым относятся современные представители глубоководной фауны, и возраст конкретных представителей фауны разных районов и глубин.

Современная глубоководная фауна состоит как из представителей древнеглубоководных (первичноглубоководных) групп, так и групп вторичноглубоководных, немногие виды которых лишь недавно освоили глубины. Эндемичная преимущественно на уровне видов и отчасти родов фауна отдельных глубоководных районов сформировалась недавно, в основном в кайнозое, хотя многие ее представители относятся к древнеглубоководным группам. Особенно четко это выявляется на примере ультраабиссальной фауны глубоководных желобов.

Глава IV

БИОГЕОГРАФИЯ ОКЕАНА

§ 1. ПЕЛАГИАЛЬ

Специфичность пелагиали как среды обитания, резко отличающая ее от суши и морского дна, состоит в подвижности биотопов. В пелагиали в отличие от неподвижных субстратов их границы не имеют строго фиксированного положения, а непрерывно и достаточно быстро меняют свою локализацию по сезонам и от года к году. Вместе с перемещающимися биотопами пассивно переносятся и живущие в них планктонные растения и животные; горизонтальные миграции nekтона также определяются изменчивостью среды. В результате границы ареалов пелагических видов постоянно колеблются (пульсируют) около своего среднего положения, и эта уникальная особенность не имеет аналогии на твердых субстратах. Специфика пелагиали находит свое отражение в особых закономерностях географического распределения видов и слагаемых ими флор и фаун и приводит к необходимости рассмотрения биогеографии пелагиали с обязательным учетом кинематики и динамики биотопов (Беклемишев, 1969).

[1.1. Основные принципы динамической биогеографии]

Представления о динамической биогеографии пелагиали возникли и развились в недавнее время при активном участии отечественных исследователей. Ниже конспективно излагаются некоторые общие положения, существенные для нового подхода.

Основные жизненные формы пелагических организмов. Основные экологические категории организмов, различающиеся по типу связи со средой обитания, выделяются по признаку сходства их жизненных форм. Такие группы видов образуют в составе биоценозов эргоцены (Беклемишев, 1963). Основными эргоценами, объединяющими главные жизненные формы пелагического населения, являются планктон (растительный и животный) и nekтон (только животный). Планктон парит в толще воды и отличается тем, что практически не способен к направленным горизонтальным перемещениям по отношению к окружающей воде. Часть видов животного планктона способна, однако, к более или менее протяженным миграциям по вертикали. Нектонные животные, наоборот, отличаются большой подвижностью, что позволяет им совершать значительные горизонтальные миграции. Нектон может мигрировать и по вертикали.

Основные участки пелагической среды обитания. Среда обитания пелагических организмов — толща воды — разделена на отдельные объемы (водные массы), различающиеся между собой по температуре, солености, плотности и другим физическим и химическим характеристикам. Водные массы расположены друг над другом в несколько слоев и ограничены по площади. Совокупность всех водных масс по вертикали образует гидрологическую структуру вод. Границы водных масс в некоторых своих частях выражены достаточно четко, но в других сильно размыты, так как турбулентное перемешивание уменьшает гидрологические градиенты и выравнивает все харак-

теристики. Постоянные течения осуществляют значительный перенос воды и в своей совокупности образуют крупномасштабные круговороты, охватывающие огромные акватории океана.

В Атлантическом и Тихом океанах есть по шести крупномасштабных круговоротов, но в Индийском океане — лишь три или четыре (в зависимости от сезона). Они простираются по широте от берега до берега, и каждый из них занимает, таким образом, целую широтную зону. Эти круговороты (два тропических, два субтропических, в пределах которых могут быть свои круговороты, и два субполярных) образуют гомологические пары, симметрично расположенные по отношению к экватору. Правда, симметрия эта (как и у большинства природных объектов) не идеальна и касается не всех признаков. Границы между круговоротами в открытом океане идут примерно в широтном направлении. Близ берегов зональное течение, общее для двух соседних круговоротов, раздваивается и между этими круговоротами и берегом остаются треугольники не захватываемой ими воды — так называемые нейтральные области. В нейтральных областях могут существовать свои местные круговороты среднего масштаба.

Резче всего водные массы выражены в самых устойчивых круговоротах, а именно — в крупномасштабных. Климатические факторы действуют на воду такого круговорота довольно однородно по всей его площади. По этой причине в каждом из них находится по одной поверхностной водной массе.

В пределах каждого из крупномасштабных круговоротов есть своя структура вод. Разные структуры различаются и по входящим в их состав водным массам, и по их характеристикам. В тропических структурах всегда есть поверхностный изотермический слой, для которого характерна высокая температура ($20-30^{\circ}$), не меняющаяся или мало меняющаяся по глубине. Толщина этого слоя обычно равна 50—100 м. Глубже температура воды сравнительно резко падает и ее градиент имеет порядок $0,1 \text{ град/м}$. Одновременно резко возрастает плотность воды. Под слоем повышенного градиента температура воды продолжает понижаться, хотя уже и медленнее. До глубины примерно 500 или 1000 м (в разных структурах различной) это понижение происходит, однако, быстрее, чем на еще больших глубинах. Весь градиентный слой иногда называют слоем «главного термоклина». Расположенный под ним слой отличается низкой температурой (около 2°), которая, как и в верхнем изотермическом слое, мало меняется с глубиной. Это так называемые «глубинные однородные воды».

Резкое разделение толщи воды по температуре чрезвычайно типично для тропиков. Для большей части тропических вод характерен также промежуточный слой повышенной солености, лежащий в верхней части главного термоклина. На верхней и нижней границах максимума солености обычно располагаются слои повышенного градиента плотности. В результате главный термоклин распадается на два слоя: слой максимума солености до глубин 200—400 м и слой между ним и границей глубинных однородных вод (этот слой обычно обозначается как промежуточный минимум солености).

В субполярных водах весь столб воды сравнительно однороден по температуре. Главного термоклина там нет, и набор водных масс включает: 1) поверхностный изотермический слой (0—50 м), который может нагреваться летом выше 10° , а зимой охлаждается от 0 до 5° , но иногда и еще сильнее и сливается с нижележащей водной массой; 2) летний промежуточный холодный слой (до глубины около 300 м), в котором температура удерживается на уровне самой низкой зимней температуры; в нем происходит и значительное увеличение солености; 3) промежуточный теплый слой (примерно до глубины 2000 м и более) с температурой на $1-2^{\circ}$ выше, чем в предыдущем; 4) глубинные однородные воды, мало отличающиеся по характеристикам от глубинных вод в тропических структурах.

Сравнение пространственного распределения пелагических организмов с распределением естественных участков среды обитания показывает, что эти участки (водные массы) служат биотопами соответствующих сообществ — океанических (в крупномасштабных круговоротах и в зонах их соприкосновения) или дальне-неритических (в нейтральных областях).

Закономерная структура биотопических комплексов позволяет применить к ним понятие гомологии (Беклемишев, 1966, 1969). Гомологичные биотопы в толще воды формируются под влиянием сходных процессов и имеют близкие физические характеристики и распределение течений. Примерами гомологичных биотопов в пелагиали могут служить парные крупномасштабные круговороты и их водные массы, расположенные симметрично по отношению к экватору, и одноименные круговороты в разных океанах.

Разные ярусы различных планктонных сообществ живут в биотопах со следующими гомологиями. Глубинные однородные воды гомологичны между собой во всех структурах. Поверхностный изотермический слой в тропических структурах вод лишь частично гомологичен таковому в субполярных структурах, так как последний бывает только сезонным. Соответственно в субполярных структурах в изотермическом слое нет и специфического населения. Промежуточные слои воды тропических и субполярных структур не гомологичны между собой и соответственно набор видов и некоторые черты их экологии там резко отличны.

В настоящее время можно стало описывать среду обитания всех морских видов с единой точки зрения. Весь Мировой океан может быть представлен как стройная система биотопов, которой соответствует закономерное строение морских биоценозов и распределение слагающих эти сообщества видов (Беклемишев и др., 1973). Связь популяций видов, а также всей флоры и фауны с водными массами как со своими станциями и биотопами позволяет проводить содержательные сравнения биогеографических регионов с океанографической структурой Мирового океана.

Ареал пелагических видов и его структура. При анализе географического распространения того или иного пелагического вида за границы его ареала традиционно принимается линия, соединяющая крайние известные точки нахождения особей этого вида. Получаемые в результате сводные карты, как правило, показывают географическое распространение определенного вида на значительно более обширной акватории, чем это наблюдается в океане в тот или иной момент времени. В действительности очертания ареалов пелагических видов в соответствии с сезонными и многолетними пульсациями границ естественных участков среды меняются во времени. Границы ареалов представляют собой полосу, за внешние пределы которой вид не проникает никогда, а до внутренних пределов этой полосы встречается постоянно (Беклемишев, 1965). Поэтому при описании границ распространения применим вероятностный подход.

Некоторые примеры изменения пространственного распределения пелагических организмов в связи с изменениями крупномасштабной циркуляции приведены Н. В. Париным и К. В. Беклемишевым (1966) для сообщества северной половины Тихого океана. В аномальных 1957—1958 гг., когда в этом районе, по-видимому, ослабло влияние пассатных течений и в открытом океане произошла трансгрессия центральных вод в ущерб восточноэкваториальным, было отмечено смещение границ ареалов некоторых планктонных и nektonных животных в соответствии с перестройкой их биотопов. Подобные изменения ареалов, имеющие пульсирующий характер, несомненно, очень типичны для пелагиали.

Представления о структуре перемещающихся границ ареалов существенны для понимания особенностей пространственного распределения пелагических организмов. Эти представления требуют точных конкретных и дос-

тупных статистической обработке сведений о местах нахождения изучаемых животных. Сейчас, однако, такие данные еще слишком ограничены и обычно приходится иметь дело со сводными ареалами, отдавая себе отчет во всех недостатках этого материала.

Для распространения планктонных организмов решающее значение имеет пассивный перенос течениями. Нектонные животные активно перемещаются в продолжение своего жизненного цикла, мигрируя в пределах районов, обладающих условиями существования, необходимыми для вида в тот или иной период. Это обстоятельство приводит к довольно важным различиям в функциональной структуре ареалов планктонных и нектонных животных (Парин, Беклемишев, 1966; Парин, 1968).

Первые представления о неоднородности ареала пелагических животных были сформулированы С. Экманом (Ekman, 1935, 1953), который отметил существование областей размножения и стерильной экспатриации и связал их с течениями. В последние годы функциональная структура ареала планктонных видов была детально исследована К. В. Беклемишевым (1961a, 1969), который характеризует ее следующим образом. В процессе циркуляции вод Мирового океана вода в каждом данном месте все время обновляется, пелагические организмы же, приспособленные к определенным условиям, для того чтобы выжить, должны удержаться в пределах воды с этими условиями. Так как планктонные водоросли и животные для выживания должны удерживаться в свойственной им водной массе, можно различать следующие части их ареалов.

1. Основа ареала, т. е. более или менее замкнутая циркуляция, где вид может существовать неопределенно долго вне зависимости от его наличия или отсутствия в других частях океана. На площади обширных ареалов может оказаться несколько таких циркуляций.

2. Область размножения (термин Экмана), — часть ареала, где размножение вида возможно с такой интенсивностью, что видовая популяция, не сносимая течением, для своего существования не нуждается в заносе особей из других частей ареала. Основа ареала входит в состав области размножения, но последняя может оказаться пространственно более протяженной, чем основа ареала в том случае, когда часть воды, пригодной для размножения вида, все время вытекает из циркуляции, служащей основой ареала, и более туда не возвращается. Область размножения может быть и уже основы ареала.

3. Всю ту часть области размножения, которая выходит за пределы основы ареала, можно обозначить как нестерильную область выселения. В этих областях виды не вымирают, так как внешние условия позволяют им нормально жить и размножаться, но даже размножающаяся нормально популяция не может удержаться там неопределенно долго из-за непрерывного переноса в одном направлении. Такие популяции принято называть зависимыми популяциями.

4. Стерильные области выселения (термин Экмана) — участки, где особи не могут завершить жизненный цикл или где размножение не компенсирует смертности. В стерильных областях выселения вид постепенно вымирает (Беклемишев, 1961a). Как показывают некоторые данные (Tokioka, 1959), причиной невозможности размножения или его недостаточной интенсивности могут оказаться внешние условия или слишком сильная разреженность популяции. Стерильные области выселения не входят, строго говоря, в состав ареала вида. Правда, в большинстве случаев бывает невозможно решить, где начинается стерильная область выселения: это требует специальных исследований, вроде осуществленных Мэк-Гауэном (McGowan, 1960) в Тихом океане, О'Деем и Нафактитисом (O'Day, Naftactifis, 1968) в Северной Атлантике и некоторыми другими авторами в различных районах.

Основой ареалов планктонных видов могут служить как крупномасштабные круговороты океанских течений, так и круговороты, расположенные в нейтральных областях деформационного поля с расхождением течений у берегов. В соответствии с этим планктонные виды делятся на океанические и дальне-неритические, причем последние (в виде зависимых популяций) нередко проникают далеко в открытые воды с течениями, идущими от берегов. Основа ареала многих широко распространенных организмов (в частности, видов с циркумтропическим распространением) может занимать несколько круговоротов. Такой подход позволяет объяснять весьма многочисленные типы ареалов планктонных видов. Существенно отметить, что во вторичных водных массах (например, между субполярными и субтропическими круговоротами при отсутствии замкнутых циркуляций) смешанное планктонное население состоит из зависимых популяций видов, имеющих основы ареалов в соседствующих первичных водных массах или в дальне-неритических круговоротах. Эти переходные зоны, по мнению К. В. Беклемишева (1965, 1966, 1969), не имеют биогеографического ранга.

Ареалы nektonных животных, способных к активным горизонтальным перемещениям, имеют функциональную структуру, существенно отличающуюся от структуры ареала планктонных организмов. Области распространения крупных головоногих, рыб и китообразных (а также морских птиц) представляют собой районы, границы которых определяются активными перемещениями самих nektonных животных, не выходящих за пределы вод с благоприятными условиями среды (главная роль принадлежит температуре воды). С другой стороны, способность к продолжительному плаванию дает этим животным возможность дифференцированно использовать разные части ареала в продолжение жизненного цикла.

В соответствии с этим в ареалах nektonных животных можно различать следующие части: 1) область размножения (нереста), или репродуктивную часть ареала; 2) нагульную часть ареала, используемую видом для откорма путем двусторонних активных миграций, нередко имеющих сезонный характер и весьма протяженных и 3) в некоторых случаях область выселения планктонных икринок, личинок и мальков (Парин, Беклемишев, 1966; Парин, 1968). Пространственное взаимоположение репродуктивной и нагульной частей ареала у разных видов может существенно варьировать. В некоторых случаях они полностью совпадают, в других — частично перекрываются, в третьих — нацело разобщены.

Принципы биогеографического деления. В качестве биогеографических районов выделяются участки, в пределах которых находятся ареалы видов, сходные по форме и географическому положению. Эти ареалы могут быть объединены в определенные типы, и к группам видов, относящихся к каждому такому типу, вполне применимо название «географических элементов» флоры и фауны, предложенное В. В. Алексиним (1944) при анализе географического распределения наземных растений. Чем большее число видов характерно для того или иного географического элемента, тем выше биогеографический ранг района.

Гентшель (Hentschel, 1942) находил, что в биогеографии пелагиали есть внутреннее противоречие между необходимостью делить огромную среду обитания на области, провинции, районы и т. д. и постепенностью изменения факторов этой среды в открытом океане ¹. В действительности, биогеографические границы являются не линиями, а полосами с собственным внутренним строением. В пелагиали все границы проницаемы не только для мигрирующих nektonных видов, но и для части самого биотопа, движущегося вместе

¹ Гентшель, впрочем, указывал, что в океане встречаются и резкие «биологические фронты».

со своим населением. Таким образом «проницаемость» гидрологических границ означает наличие поперек них водообмена, а значит и обмена населением.

Абсолютные значения характеристик, некоторые из которых (например, температура) столь важны для географического распространения nekтона, начинают ограничивать распространение планктона лишь в таких местах, где очень малы градиенты, велико перемешивание и гарантирован турбулентный перенос чисто механическим путем неспособных к горизонтальной миграции организмов (Беклемишев, 1961а).

Резкие гидрологические границы приводят к образованию резких биогеографических границ по двум причинам: 1) через резкую границу слаб водообмен, а, значит, — мал занос чужеродных видов; 2) те виды, которые все-таки занесены, имеют меньше шансов выжить в несвойственной для них воде. Стенобионтные nekтонные животные также, как правило, не пересекают такие границы.

С другой стороны, размытые гидрологические границы ведут к возникновению обширных участков с промежуточными условиями, которые недоступны для стенобионтных видов обеих смешивающихся вод. Эти участки фаунистически и флористически обеднены, но через них происходит занос в «чужую» воду эврибионтных видов обеих контактирующих водных масс. Эти проникшие виды вымирают очень постепенно и образуют зоны со смешанным населением. Эти зоны особенно характерны для средних и восточных частей океанов; именно тут распределение планктона начинает заметно зависеть от абсолютного значения гидрологических характеристик. К примеру, в северо-восточной части Тихого океана (около 40° с. ш. и $140-150^{\circ}$ з. д.) смешение тропических и субарктических вод так сильно, что даже специфические виды переходной зоны имеют близ этих координат характерные сужения ареалов, не говоря уже об общем обеднении видового состава (Brinton, 1955, 1962; Беклемишев, 1961б, 1969; Беляева, 1963).

Таким образом, самые резкие биогеографические границы проходят в нейтральных областях, в местах схождения течений, менее резкие — в переходных зонах, в местах соприкосновения круговоротов и еще менее резкие — в нейтральных областях, в местах расхождения течений. Естественно, граница тем резче, чем сильнее различаются между собой водные массы соприкасающихся круговоротов. Следовательно, и отдельные ареалы, и целые биогеографические районы в разных своих частях обособлены друг от друга неодинаково резко.

Степень смешения на границах различных вод и его конкретные картины столь же изменчивы, как и положение самой границы. В результате биогеографическое деление пелагиали, полученное путем осреднения положения границ ареалов, может заметно отличаться от распределения отдельных положенных в его основу видов, наблюдаемого в каждый данный момент.

Биогеография пелагиали включает в себя географическое распространение как планктона, так и nekтона (Парин, Беклемишев, 1966; Парин, 1968). Далее, биогеография пелагиали подразделяется на биогеографию собственно пелагиали (биотопов открытого океана) и на биогеографию прибрежных и придонных экотонов, биогеографическое деление которых напоминает деление бентоса (Беклемишев, Семина, 1962; Парин, 1975б). Самостоятельного рассмотрения требуют основные ярусы пелагических сообществ, связанные с температурным расчленением водной толщи — верхний однородный слой, подповерхностные воды со значительным градиентом температуры и глубинные однородные воды. В двух последних случаях (где уже нет зеленых растений) речь идет не о био-, а лишь о зоогеографии.

Глубинные однородные воды сильно отличаются от верхних ярусов по фауне и ее распространению (зоогеография этого слоя в настоящей главе

рассматривается очень кратко). Два верхних яруса, наоборот, весьма сходны в биогеографическом отношении и рассматриваются ниже совместно. Разница состоит в том, что в подповерхностном слое круговороты изолированы друг от друга лучше, чем в поверхностном и, следовательно, в верхних слоях океана можно ожидать меньший эндемизм, чем в промежуточных. Может быть, в частности, и этим объясняются в среднем более широкие ареалы фитопланктона по сравнению с ареалами зоопланктона.

В пределах каждой среды обитания биогеографическое деление является единым для всех живущих тут таксонов. Действительно, океан имеет свою историю, и она является историей внешней среды обитания всего населения океана. Общие черты в распределении видов обязаны экологическому сходству и общей для всех видов со сходным распространением историей среды обитания.

Таким образом, можно ожидать, что все пелагические виды уложатся в единую систему биогеографического деления. Можно далее ожидать, что не каждая таксономическая группа даст примеры всех возможных типов распределения, ибо не в каждой окажутся виды со всеми возможными сочетаниями экологических свойств. Между различными видами одной таксономической группы можно ожидать физиологических, а значит и экологических сходств, обязанных родству. Поэтому биогеографическое деление пелагиали должно основываться на возможно большем числе ареалов из различных таксономических групп¹.

Даже в самых далеких группах есть виды, которые имеют очень сходные требования к внешней среде (Fager, McGowan, 1963; Kanaya, Koizumi, 1966). От этих сходств будет зависеть, сколько видов и из каких таксономических и экологических групп будут жить в каждом данном районе океана, каковы будут размеры, форма и функциональная структура их ареалов. При установлении и описании биогеографической принадлежности следует опираться только на форму ареала, а не на экологические признаки, хотя именно они обусловили эту форму (Беклемишев, 1969). Тем более не следует основывать биогеографическое районирование на физико-географических признаках (по водным массам, климатическим или температурным зонам и т. п.), дающее не биогеографическое, а физико-географическое деление, при котором биологические признаки служат лишь дополнительной характеристикой различий между районами. Сурния (Sournia, 1969), например, предлагает выделить Тропическую фитопланктонную область по температуре, ограничив ее изотермой 22°. Если принять такое деление, то окажется, что к северу и к югу от этой изотермы лежат акватории, шириной не менее тысячи миль каждая, в которых обычны тропические виды. Кроме того, этот способ не дает возможности обнаружить ареалы, более дробные по сравнению с принятыми гидрологическими районами. Так, Бринтон (Brinton, 1962) не различил центральные и периферические виды, поскольку и те и другие населяют, в трактовке Свердруп, центральные водные массы. Из сказанного выше следует, что в основу биогеографического деления надо положить ареалы как можно большего числа видов, по возможности — с учетом изменчивости положения их границ и наличия или отсутствия стерильных областей выселения. Классификация ареалов дает возможность выделить биогеографические районы. Полученное деление может после этого быть сравнено с абiotическими условиями естественных участков среды обитания, геологической историей и распределением организмов в прошлом, и результаты сравнения использованы для экологических и прочих выводов.

¹ Примерами биогеографических делений, полученных в результате исследования только одной группы с недостаточным разнообразием ареалов, служат схемы Э. Бринтона (Brinton, 1962), К. А. Бродского (1964), А. Бе (Be, 1966, 1967b) и др.

1.2. Фитогеографическое районирование

Фитопланктон населяет верхний слой воды, в котором наиболее сильно вертикальное перемешивание и велики скорости течений. Благодаря сильному горизонтальному перемешиванию воды ареалы видов планктонных водорослей очень широки, особенно широки ареалы таксонов высшего порядка.

Ареалы видов фитопланктона (рис. 1—5) составлены по материалам, собранным в рейсах советских экспедиционных судов и обработанным в Лаборатории планктона Института океанологии. Были использованы также обширные опубликованные данные большого числа авторов. На этих картах показаны особенности ареалов характерных океанических видов, достаточно часто встречающихся и легко определяемых в пробах, фиксированных формалином, так как именно для таких видов есть массовый материал. Но надо сказать, что число часто встречающихся видов обычно невелико. Например, в Тропической области большинство видов принадлежит к числу редких. Так, в центральной части Тихого океана на разрезе по 174° з. д. от 33° с. ш. до 41° ю. ш. по сборам батометром и сетью только 10 из 133 видов перидиней встречались чаще, чем на 50% станций; остальные виды были более редкими (из них частота встречаемости 60 видов была 5% и меньше) (Семина, 1962). Для этих видов обычно не удастся точно провести границы ареалов, но, как правило, можно определить, к какой фитогеографической области принадлежат их ареалы.

Выяснение географической принадлежности видов, как и районирование океана в целом, затруднено существованием необследованных участков и разной степенью изученности флоры и методикой сбора и обработки материала. Новые исследования по систематике и распределению видов заставляют нас менять прежние представления о географии фитопланктона (см. Hasle, 1972). Поэтому предлагаемые ниже характеристики таксонов нельзя принимать как окончательные для всех них. Вместе с тем районирование, основанное уже сейчас на большом числе таксонов, вряд ли существенно изменится в будущем.

Географические элементы флоры. Ареалы видов фитопланктона со сходными очертаниями границ можно объединить в определенные типы — географические элементы флоры. Расположение этих элементов по акватории лежит в основе фитогеографического деления Мирового океана.

1. Аркто-бореальный тип. Виды с этим типом ареала распространены в северной части Тихого и Атлантического океанов, в Арктических морях и в Полярном бассейне, а также в Норвежском, Северном, Беринговом, Охотском и Японском морях. По крайней мере, ареалы 32 видов диатомовых и 5 видов перидиней относятся к этому типу. Из них большинство видов широко распространено, некоторые имеют ограниченное распространение. На рис. 1 показано распространение *Thalassiosira nordenskiöldii*. Этот неритический вид встречается всюду в указанной выше акватории. Более ограниченное распространение имеют виды, развивающиеся во льдах, например, на севере *Navicula granii* (рис. 2). Этот вид обнаружен вблизи Северного полюса (Усачев, 1961; Kawamura, 1967), а также в Беринговом море. Киселев (1953) нашел этот вид в Японском море. Иные очертания ареала у *Denticula seminae*, найденной только в бореальной части Тихого океана и в Беринговом море (рис. 3), и *Navicula planamembranacea*, найденной только в бореальной части Атлантики (рис. 3).

2. Тропический тип. Видов с этим типом ареала больше, чем аркто-бореальных видов и видов с другими типами ареалов. Так, в Тихом океане число тропических видов в 20 раз больше, чем аркто-бореальных. Из тропических видов по крайней мере 31 вид широко распространен. При мером может служить ареал *Planktoniella sol*, широко распространенной в

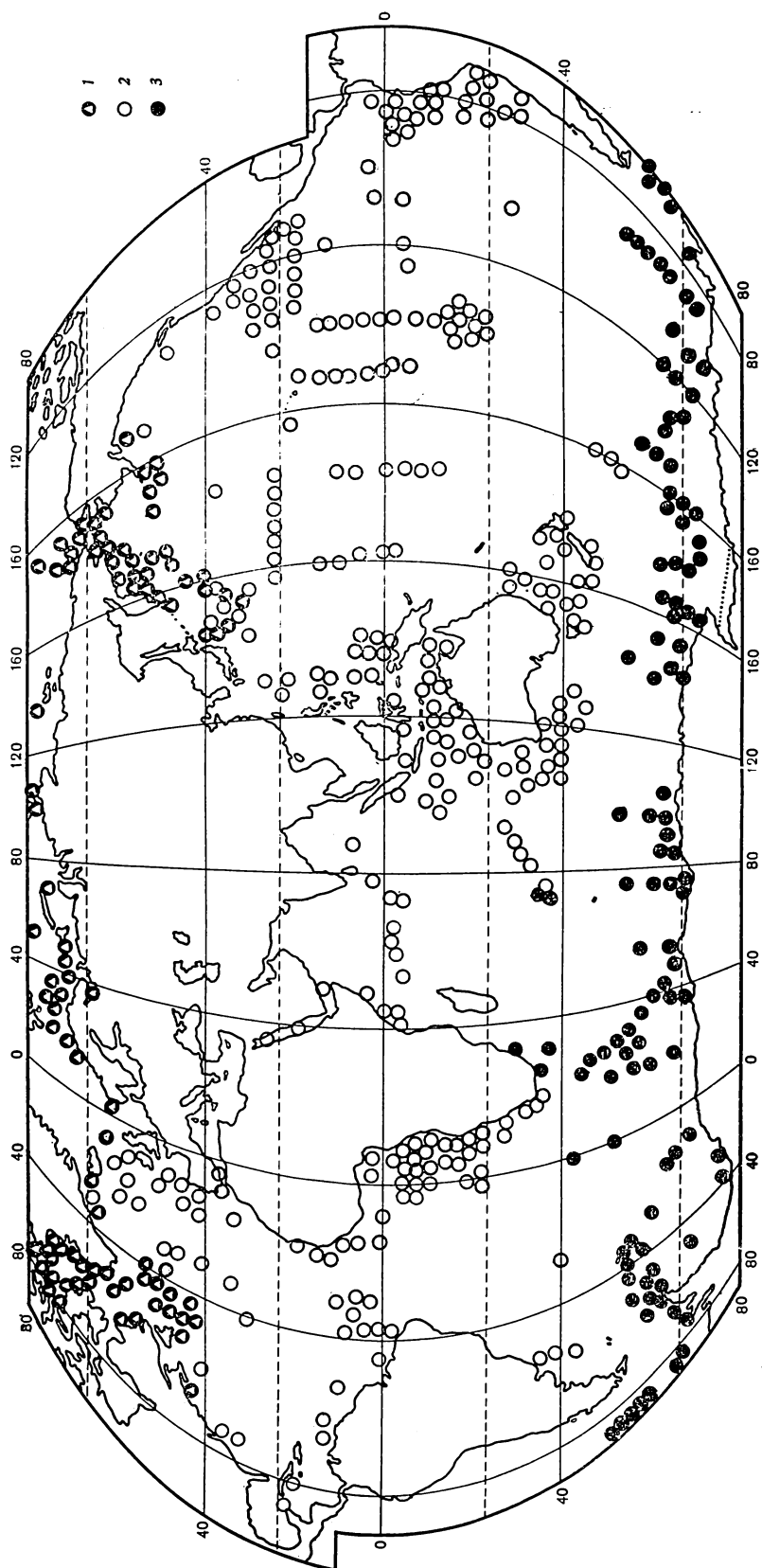


Рис. 1. Нахождение планктонных водорослей (по Семиной и др., 1977)
 1 — *Thalassiosira nordenskiöldii*; 2 — *Planktoniella sol*; 3 — *Chaetoceros neglectus*

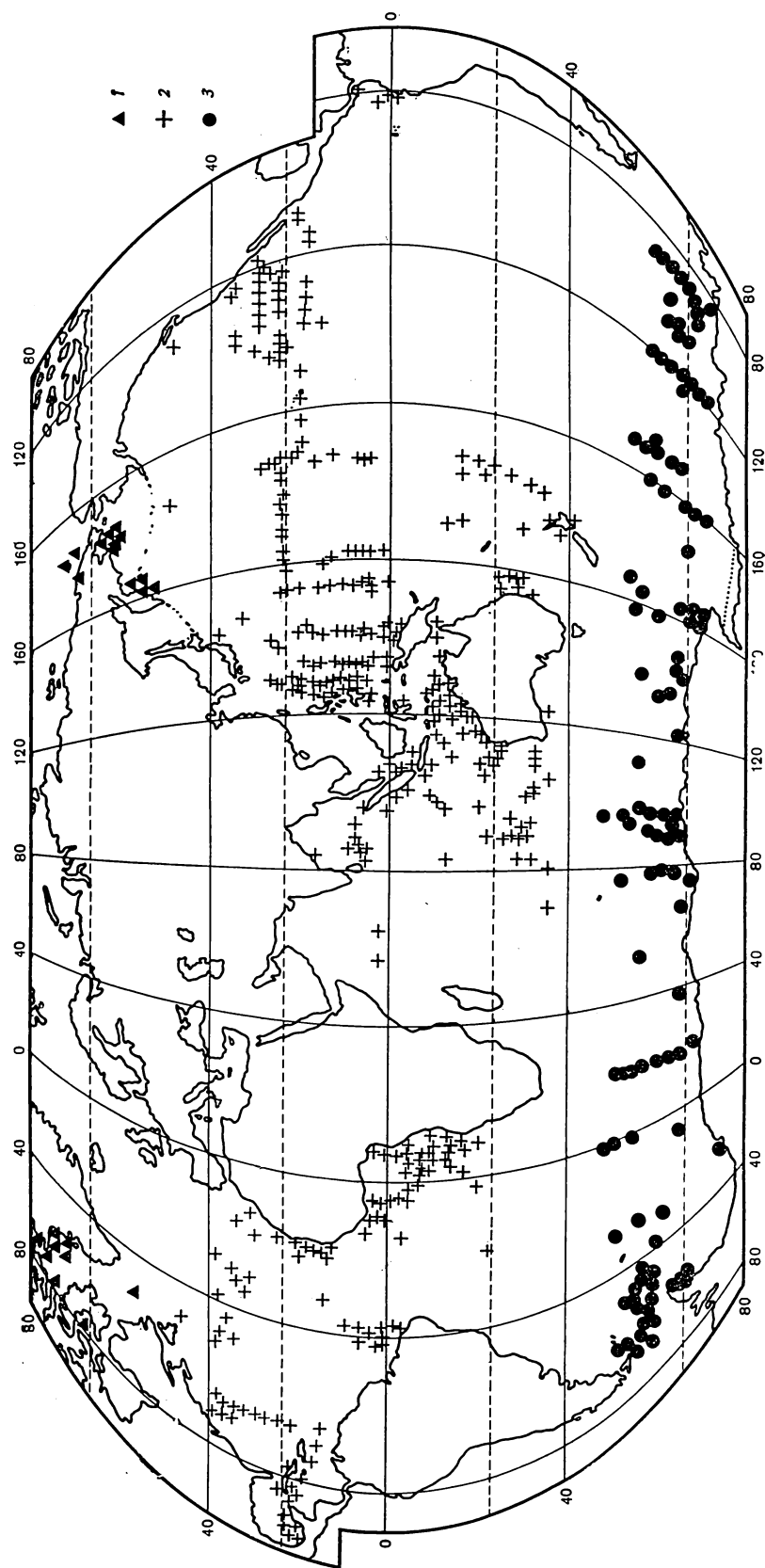


Рис. 2. Нахождения планктонных водорослей (по Семиной и др., 1977)
 1 — *Navicula grantii*; 2 — *Hemitauius hauchii*; 3 — *Chaetoceros bulbosus*

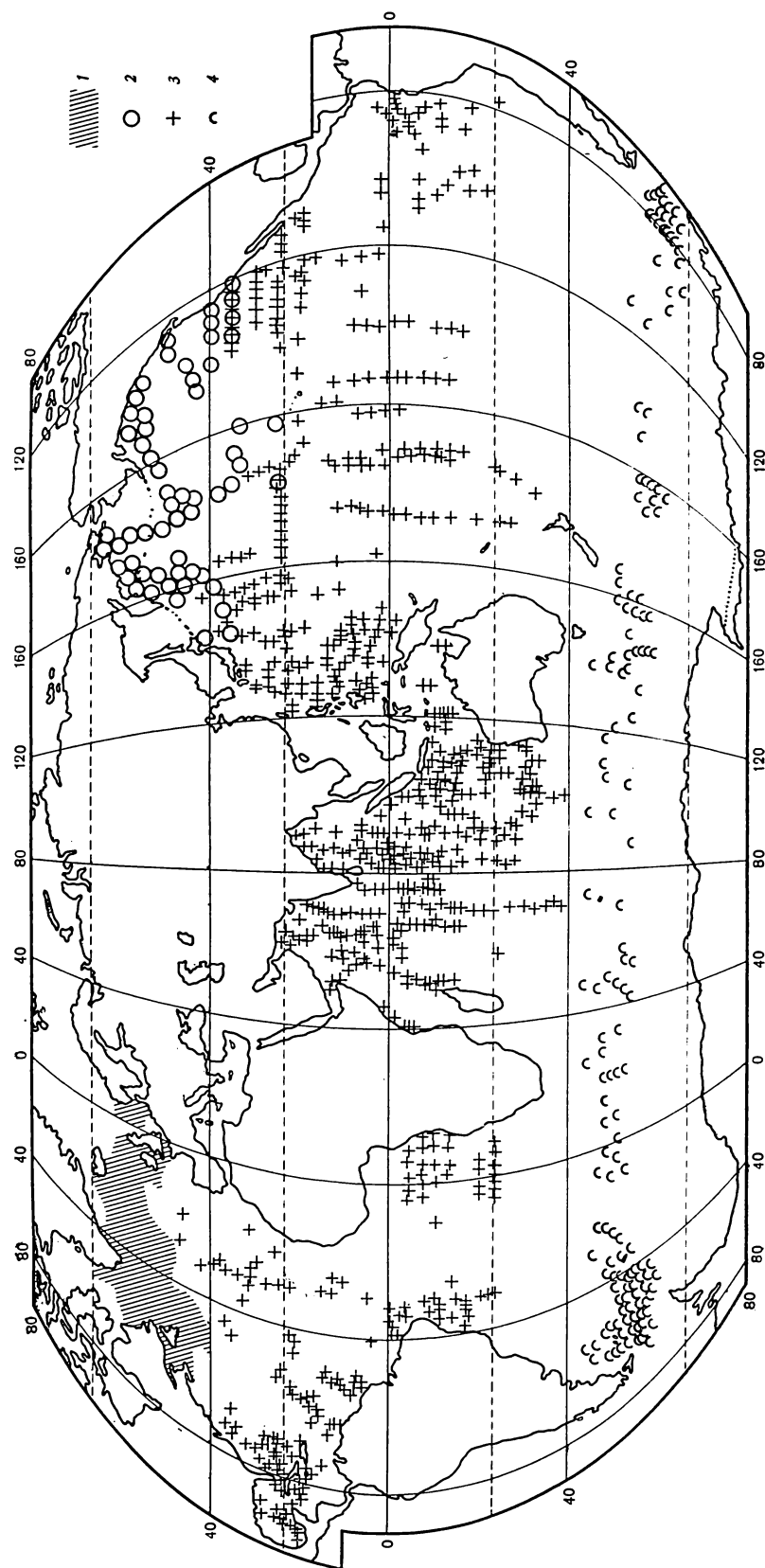


Рис. 3. Нахождения планктонных водорослей (по Семиной и др., 1977)
 1 — *Navicula planamembranacea*; 2 — *Denticula seminae*; 3 — *Pyrocystis pseudonoctitula*; 4 — *Rhizosolenia curvata*

тропической зоне всех океанов и проникающей далеко за пределы тропиков с теплыми течениями. Другой вид — *Pyrocystis pseudonoctilusa* тоже широко распространен в тропической зоне, но за пределы тропиков выносятся не так далеко, как *P. sol.* (рис. 3). Есть также тропические виды, площадь ареалов которых еще меньше. Так, *Ceratium deflexum*¹ (рис. 4), *C. lunula*, *C. praelongum* встречаются в Тихом океане в зоне от 20° с. ш. до 20° ю. ш. (в центральной части океана). На западе и на востоке они проникают дальше на север и на юг до сороковых широт. *Rhizosolenia robusta* встречается в еще более узкой зоне вблизи экватора, но тоже на востоке Тихого океана распространена до 20° ю. ш., а вблизи Японии — до 40° с. ш. В Атлантическом океане эти виды более редки и встречаются в зоне от экватора до 35° ю. ш. Диатомовые водоросли *Climacodium frauenfeldianum*, *Hemiaulus hauckii* (рис. 2), *Chaetoceros pacificus* встречаются преимущественно в центральных водах Тихого океана, лишь на западе проникая до экватора. В Атлантическом и Индийском океанах *H. hauckii* распространен по периферии тропиков. Есть и другие тропические виды с ограниченными ареалами (см. Семина, 1974).

3. Антарктический тип. Сюда относятся виды, распространенные в Антарктике и Субантарктике. Широко распространен *Chaetoceros cryophilus*. Другие виды, например *Rhizosolenia simplex* (рис. 4), не везде встречаются в высокой Антарктике. Более южную границу по сравнению с *Chaetoceros cryophilus* имеет *Ch. bulbosus* (рис. 2). В основном к высокой Антарктике приурочена *Charcotia actinochilus*; *Rh. curvata* встречается только в Субантарктике (рис. 3).

4. Космополитический тип. Виды с ареалом этого типа распространены всюду от Арктики до Антарктики (*Corethron cryophilum*, *Rhizosolenia alata* (рис. 5), *Rh. styliformis*, *Ceratium fusus*, *C. pentagonum*).

5. Тропическо-бореальный тип. Виды, ареалы которых относятся к этому типу, распространены всюду, кроме Арктики, Субантарктики и Антарктики (*Chaetoceros affinis*, *Ch. didymus*, *Coccolithus huxleyi*).

6. Биполярный тип. Видов с ареалами такого типа немного, они живут в Арктике и Субарктике на севере и в Антарктике и Субантарктике на юге (*Fragilariopsis cylindrus*, *Chaetoceros convolutus*). Биполярен род *Phaeocystis*.

7. Тропическо-антарктический тип. Виды, населяющие тропические воды и Субантарктику и Антарктику (*Rhizosolenia cylindrus*, *Dactyliosolen antarcticus*, *Rh. imbricata*). Этот тип ареала, как и тропическо-бореальный, впервые был описан Маргалефом (Margalef, 1961).

8. Аркто-бореально-тропический тип. Эти виды встречаются везде, кроме Антарктики (*Thalassionema nitschioides*). Возможно, к этому же типу относится ареал *Coscinodiscus oculus-iridis* (см. рис. 4) широко распространеного на севере вида, который иногда обнаруживается в тропиках.

Резче всего отличаются между собой аркто-бореальный, тропический, антарктический и биполярный типы ареалов. Эти ареалы или совсем не накладываются один на другой, или соприкасаются только на краях. Ареалы остальных типов в большей степени накладываются на ареалы каких-либо иных типов.

Районирование. Весь Мировой океан по распространению фитопланктона можно разделить на три области: Аркто-Бореальную, Тропическую и Антарктическую. Между областями расположены зоны смешения, где есть виды смежных областей.

Основываясь на индикаторных видах, распространение которых дано на рис. 1—5, можно показать особенности распространения планктонной

¹ В Атлантическом океане этот вид редок, в Индийском — распространен довольно широко.

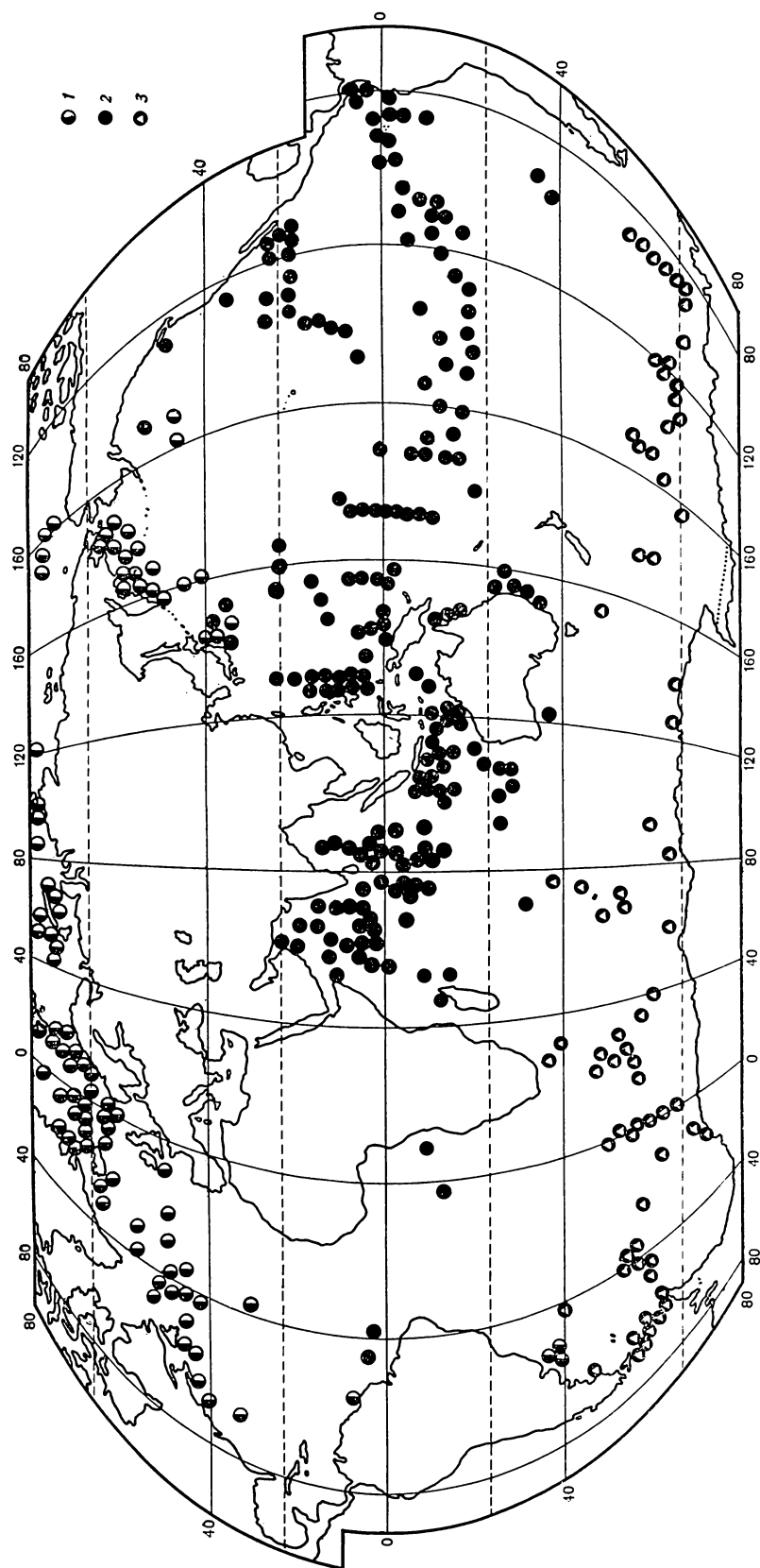


Рис. 4. Нахождения планктонных водорослей (по данным многих авторов)
 1 — *Coscinodiscus oculus-iridis*; 2 — *Ceratium deflexum*; 3 — *Rhizosolenia simplex*

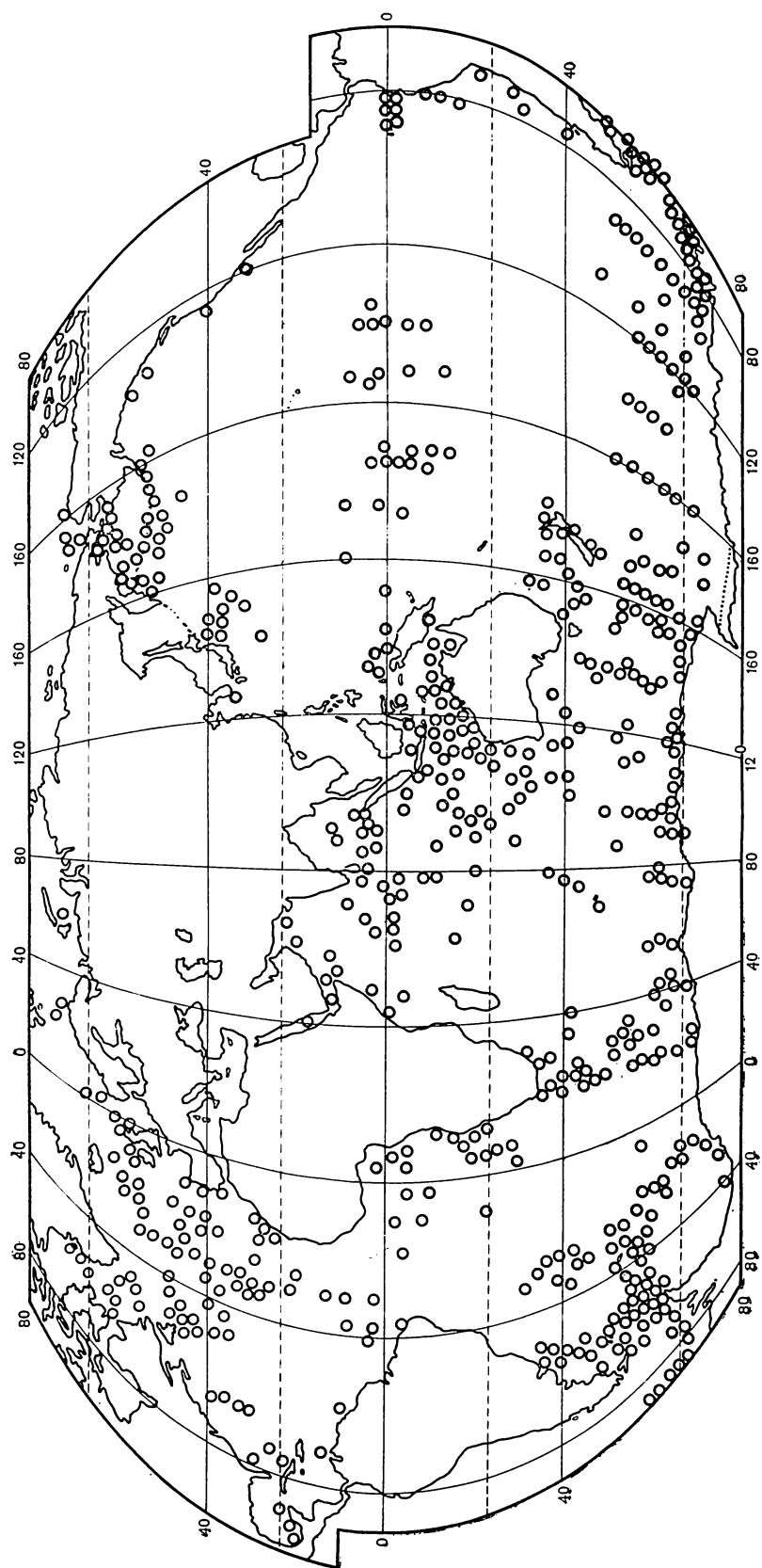


Рис. 5. Нахождения планктонной водоросли *Rhizosolenia ala'a* (по данным миссий авторов)

флоры океанов (рис. 6). Четко выделяются: 1) тропический пояс; 2) северные и южные центральные участки в пределах тропического пояса (по распространению *H. hauckii*); 3) восточные и западные половины бореальной зоны на севере (по распространению *T. nordenskiöldii*); 4) почти строго зональные участки в Антарктике, нарушающиеся у обоих берегов Америки, где эндемичные тропические и антарктические виды не соприкасаются. Форма выделенных участков показывает степень асимметрии океана и, в частности, различия в структуре северной и южной периферии тропиков.

Для выделенных ранее областей в Тихом океане были установлены эндемичные таксоны (Семина, 1974). Самый высокий ранг эндемиков — это семейство. В тихоокеанской части Аркто-Бореальной области среди *Bacillariophyta* и *Pyrrophyta* нет эндемичных семейств, а в тихоокеанской части Тропической области есть 11 эндемичных семейств. В Аркто-Бореальной области есть 1 эндемичный род (*Bacterosira*), в Тропической области эндемичных родов много (51). Число эндемичных видов тоже особенно велико в тропиках. Они составляют здесь около 50% общего числа видов, найденных в этой области. Число эндемичных видов диатомовых и перидиней в тропиках в Тихом океане больше числа эндемичных видов в Аркто-Бореальной области в 18 раз. Для Антарктической области известен один эндемичный род — *Charcotia* и 32 эндемичных вида диатомовых (Hustedt, 1958; Hasle, 1969). Балеч (Balech, 1970) считает, что среди перидиней 40 видов эндемичны для Антарктики. Таким образом, каждая из областей отличается существованием эндемичных родов и видов. В отличие от областей, в зонах смешения нет эндемичных родов и видов. Единственное исключение — *Rhizosolenia curvata* в Субантарктике, т. е. в зоне смешения тропической и антарктической флоры.

Внутри Аркто-Бореальной и Антарктической областей можно выделить ледово-неритическую и океаническую зоны (см. рис. 6). В Тропической области тоже различаются неритическая и океаническая зоны.

Внутри Тропической области в океанической зоне выделяются провинции. Во всех океанах довольно хорошо разграничены две центральные (Северная и Южная) и одна экваториальная провинции. Они выделены по распределению видов, имеющих преимущественно центральное (как *Hemiaulus hauckii*) или преимущественно экваториальное (как *Ceratium deflexum*) распространение.

Детального сравнения флоры атлантической и тихоокеанской частей Аркто-Бореальной области не проводилось, но некоторое отличие можно отметить. Часто встречающийся в Тихом океане бореальный вид *Denticula seminae* не обнаружен в атлантической части Аркто-Бореальной области. Эндемик бореальной зоны в Атлантике, возможно, *Navicula planamembranacea* (Robinson, 1965).

Кроме указанных различий в распределении видов, флора разных частей Тропической области Мирового океана во многом сходна. Большинство родов и видов, встречающихся в этой области, имеет циркумтропическое распространение. Чем больше изучается тропическая флора разных океанов, тем более подтверждается ее однородность. Например, таксоны, указанные ранее Маргалефом (Margalef, 1961) как индо-пацифические, позднее были найдены и в Атлантическом океане. Это — роды *Histoneis* и *Tripodosolenia* и виды *Oxytoxum elegans*, *Kofoedinium velleioides* (см. Balech, 1967; Halim, 1967; Зернова, 1970, 1974; Zernova, 1970). Однородность тропической флоры видна по коэффициенту сходства ($P = \frac{c}{a + b - c}$, где c — число общих видов, a — число видов в I районе, b — число видов во II районе)

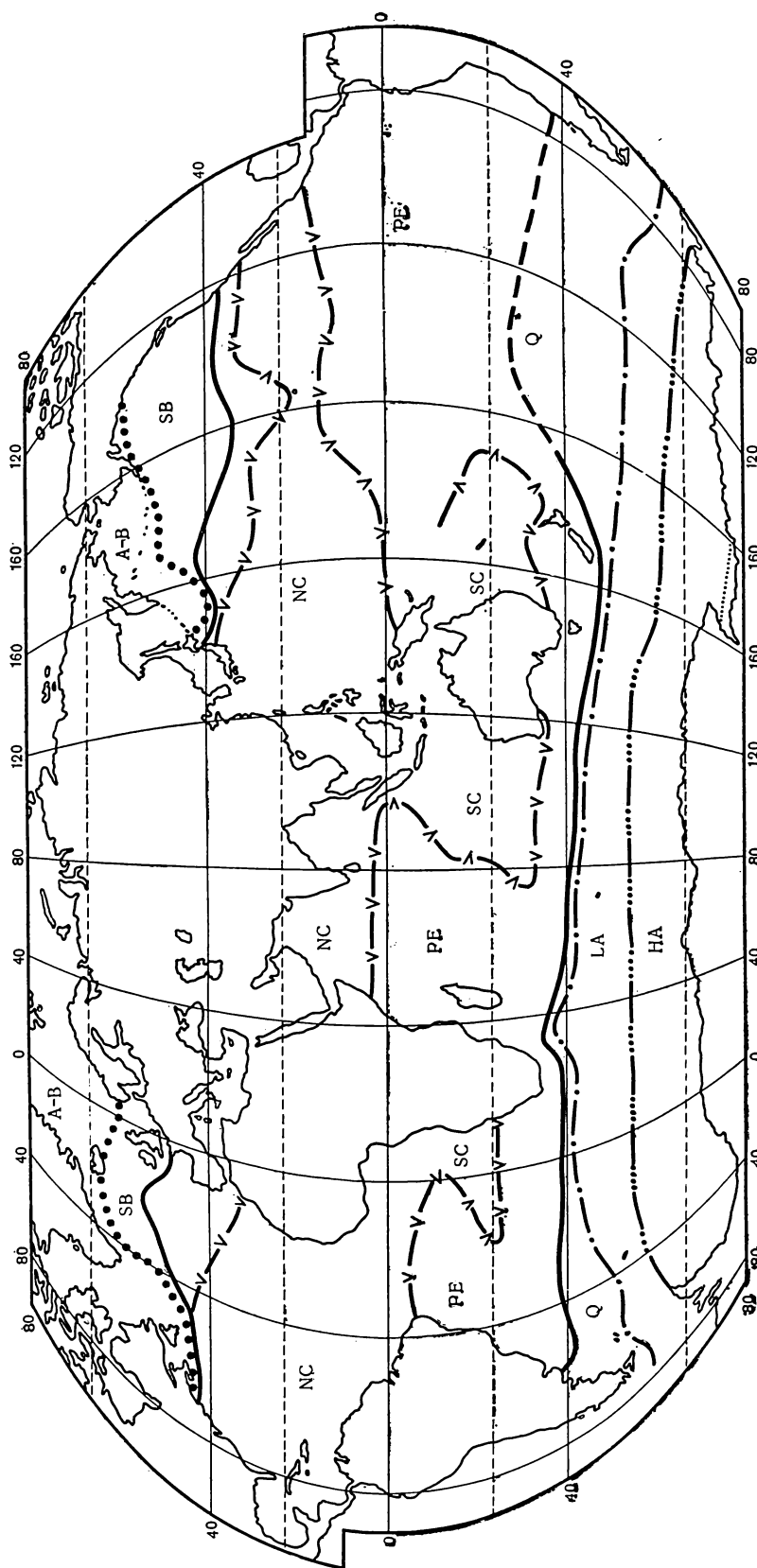


Рис. 6. Схема фитогеографического районирования Мирового океана (по распространению видов планктонных водорослей)

А — В — ледово-неритическая зона Аркто-Бореальной области;
 SB — океаническая зона Аркто-Бореальной области;
 HA — высокоантарктическая зона Антарктической области;
 LA — низкоантарктическая зона Антарктической области, включающая Субантарктику;
 NC — северные центральные провинции Тропической области;
 SC — южные центральные провинции Тропической области;
 PE — экваториальные провинции Тропической области;
 Q — флористически объединенные районы неясного ранга на южной периферии тропиков. Тропическая область расположена между сплошными толстыми линиями. В северном полушарии флористически объединенная периферия тропиков не включается в северные центральные провинции

Таблица 1. Сходство фитопланктона по числу видов в Тропической области Тихого и Атлантического океанов для некоторых родов планктонных водорослей

Род	Число видов		Число общих видов	Коэффициент сходства, %	Род	Число видов		Число общих видов	Коэффициент сходства, %
	Тихий океан	Атлантический океан				Тихий океан	Атлантический океан		
<i>Amphisolenia</i>	28	17	17	60	<i>Peridinium</i>	43	59	36	54
<i>Ceratium</i>	67	71	61	80	<i>Chaetoceros</i>	51	18	34	75
<i>Ornithocercus</i>	14	9	8	60	<i>Rhizosolenia</i>	14	14	14	100
<i>Oxytoxum</i>	28	32	18	34					

Если сравнить большие систематические группы, например, флору перидиней, сведенную в работах Пищюка (1974) и Семиной (1974), то для Тихого и Атлантического океанов коэффициент сходства составит 30%, т. е. сходство невелико. Заметная разница возникает здесь из-за того, что флора перидиней Тихого океана изучена лучше, чем соответствующая флора Атлантики. Если ограничиться некоторыми родами перидиней и диатомовых, выбрав их по принципу хорошей сохранности в пробах, фиксированных формалином, то коэффициент сходства возрастает (см. табл. 1). В среднем коэффициент сходства флоры перидиней для Тихого и Атлантического океанов около 50%. Ратькова (1975) для планктонной флоры юго-восточных районов Тихого и Атлантического океанов установила коэффициент сходства, равный 65%. Можно считать, что сходство флоры довольно велико.

В Антарктической области, по-видимому, все виды имеют циркумполярное распространение, т. е. вся флора сходна. В целом можно считать, что фитопланктон имеет больше сходства, чем различий в разных океанах для всех фитогеографических областей. Поэтому, вероятно, целесообразнее всего рассматривать в каждом из океанов соответствующие части циркумглобальных областей: тихоокеанские, атлантические и индийские.

Как уже говорилось, среда обитания фитопланктона подвижна. Клетки океанических видов водорослей не связаны с неподвижным субстратом и непрерывно движутся вместе с водой. Их несет, преимущественно, по направлению устойчивых течений, образующих круговороты. Океанический вид не может жить меньше, чем в одном круговороте, но многие виды обитают и в нескольких круговоротах.

Неритические виды могут обходиться без основ ареалов в постоянных круговоротах, так как у них удержание популяции на постоянном месте происходит за счет покоящихся спор, в виде которых они проводят часть года на дне. Для океанических видов стадией являются соответствующие водные массы с круговоротами в их пределах. У неритических видов стадий две: для покоящихся стадий это дно, а для вегетирующих стадий — прибрежная или ледовая модификация водной массы, которая в этом месте омывает шельф и берег.

Каждая водная масса имеет характерные для нее пределы значений факторов среды (температура, соленость и т. д.). Виды, живущие в этой водной массе, оказываются приуроченными именно к этому диапазону каждого фактора. Очень тесная адаптация к условиям одного круговорота препятствует потом заселению других.

Самыми холодолюбивыми оказываются, естественно, ледово-неритические виды обоих полушарий, обитающие вдоль берегов Антарктиды, в Полярном бассейне и в холодных течениях вдоль западных берегов Атлантики и Пацифики. Их называют арктическими и высокоантарктическими. Это — *Navicula granii* и *Chaetoceros bulbosus* (рис. 2).

Океанические виды этих же фитогеографических областей оказываются умеренно холодноводными. Они живут в круговоротах субарктических водных масс на севере и в антарктической водной массе — на юге. Это — *Rhizosolenia simplex* (рис. 4), *Chaetoceros neglectus* (рис. 1), *Navicula planamembranacea* и *Denticula seminae* (рис. 3).

Тропические виды (вроде *Pyrocystis*; рис. 3) — самые тепловодные, но и среди них есть виды, приуроченные к отдельным круговоротам в пределах тропиков: *Ceratium deflexum* (рис. 4), преимущественно приуроченный к эвтрофным круговоротам, но выносимый с экваториальной водой и за их пределы; *Hemiaulus hauckii* (см. рис. 2), преимущественно населяющий центральные (субтропические) круговороты и приуроченный к ним тем четче, чем они сами сильнее отличаются от экваториальных (сильнее всего в Тихом океане, слабее — в Атлантике).

Фитогеографические границы внутри неритических зон примерно соответствуют границам между соприкасающимися с берегом крупномасштабными круговоротами.

1.3. Районирование эпи- и мезопелагиали по распространению планктонных животных

Зоопланктон — самый богатый видами эргоцен океанического населения. В его составе есть виды с разнообразными (часто довольно узкими) ареалами, минимальные по площади ареалы приурочены к отдельным крупномасштабным круговоротам или к круговоротам в нейтральных областях и, соответственно, к находящимся в их пределах водным массам. Биogeографическое деление Мирового океана по зоопланктону (в пределах поверхностных и промежуточных вод, т. е. эпи- и мезопелагиали), основанное на принципах динамической биogeографии, проведено К. В. Беклемишевым (1969). Это деление опирается на анализ ареалов тех видов мезо- и макропланктонных животных из различных таксономических групп (Rhizopoda, Chaetognatha, Copepoda, Euphausiacea, Osteichthyes и др.), географическое распространение которых хорошо изучено. Учтены также ареалы планктонных водорослей.

Географические элементы фауны. Типология ареалов зоопланктонных видов, разработанная К. В. Беклемишевым (1969), включает следующие географические элементы.

А. Океанические типы ареалов. Основы ареалов большинства океанических видов располагаются в крупномасштабных круговоротах, но у некоторых из них основы ареалов лежат в местных циркуляциях, прилегающих к материкам, и в этом отношении сходны с дальне-неритическими ареалами, от которых их отличает большая вытянутость в океан. Многие из океанических видов имеют по несколько основ ареалов, расположенных в смежных или не граничащих между собой круговоротах (в том числе и в дальне-неритических участках).

1. Широкотропический тип. Животные, ареалы которых принадлежат к этому типу, имеют очень широкое распространение во всей тропической зоне, между 40° с. ш. и 40° ю. ш. Основы ареалов таких видов находятся во всех тропических и субтропических круговоротах, их зависимые популяции есть во вторичных водных массах на периферии тропиков, а многие формы живут и в тропических дальне-неритических районах. Широкотропические виды многочисленны во многих группах (в качестве примера можно назвать *Clausocalanus paululus* (рис. 7), *Stylocheiron carinatum*, *Flaccisagitta enflata*), но многие из них все же отсутствуют в тех или иных участках тропической зоны. Главные из таких участков — дальне-неритические районы (в первую очередь восточная экваториальная Пацифика или даже весь участок между

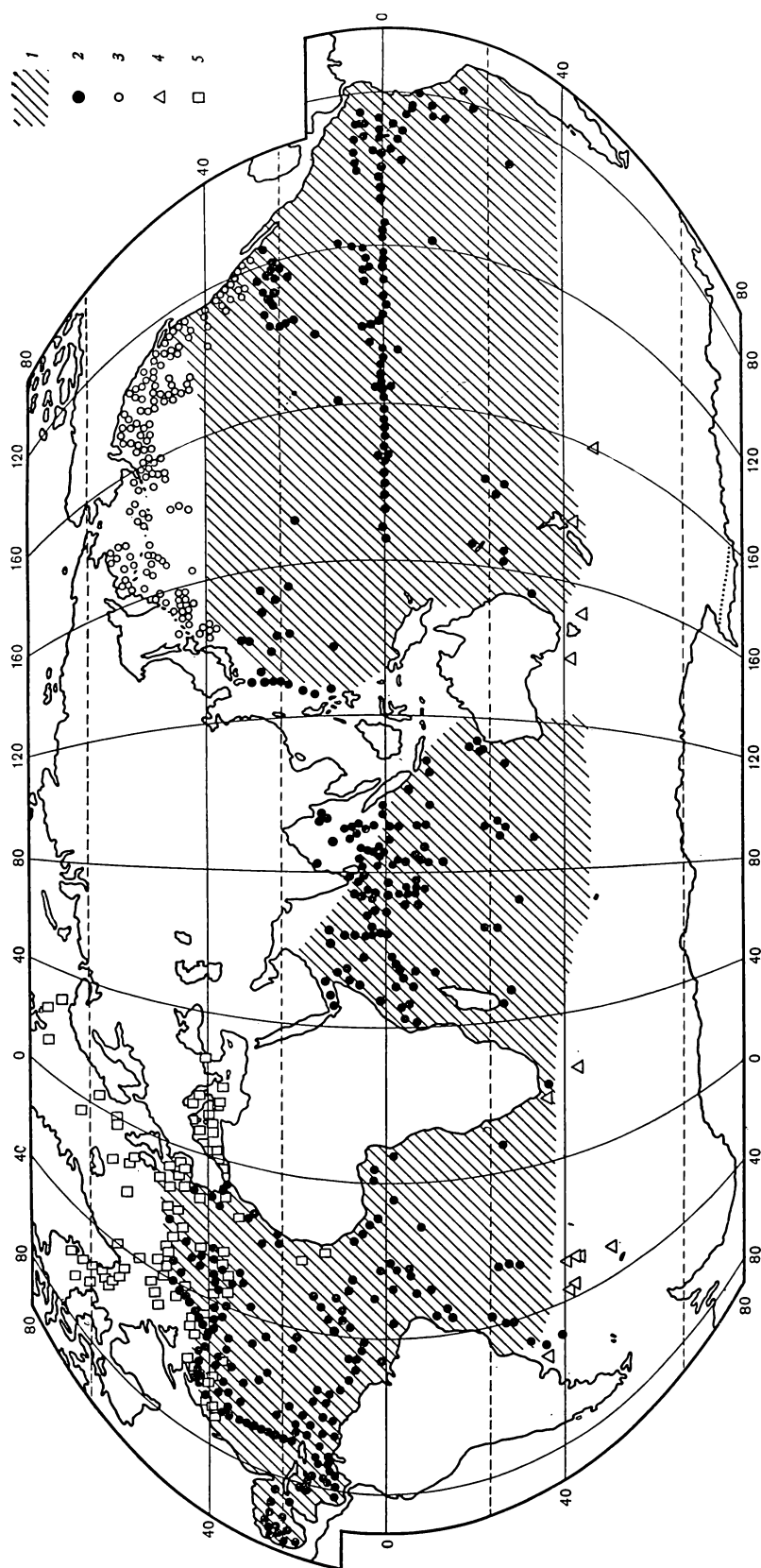


Рис. 7. Типы распространения океанических эпи- и мезопелагических планктонных животных

Широкопроширские ареалы: *Clausocalanus pacificus* (1), *Notolichinus valdiviae* (2).

Широкобореальные ареалы: *Stenobrachius leucostriatus* (3). Нотальный ареал: *Protomysticophium portmani* (4).

Аркто-бореальный ареал: *Ventilosema glacialis* (5) (1 — по Fleminger, Hülsemann, 1973; 2—6 — по данным В. Э. Беккера)

Калифорнийским и Перуанским течениями), северная часть Аравийского моря, переходные зоны (особенно у восточных берегов океанов) и ядра центральных круговоротов. Можно отметить, например, что среди макропланктонных рыб, живущих в поверхностных и подповерхностных слоях, нет ни одного широкотропического вида, не имеющего пробелов в своем ареале (из миктофид, например, более всего соответствует прототипу область распространения *Notolychnus valdiviae*, отсутствующего, однако, в западной экваториальной Пацифике; см. рис. 7). Поэтому широкотропические ареалы не всегда достаточно четко дифференцируются от более дробных типов тропических ареалов, в частности, от экваториально-центральных.

2. Экваториально-центральный тип. У всех этих видов основы ареалов находятся в экваториальных и центральных водах, но области их распространения не столь обширны, как у широкотропических видов, так как они отсутствуют во вторичных водных массах у границ тропической зоны, а обычно и в некоторых дальне-неритических участках (чаще всего в восточных частях Тихого и Атлантического океанов). Ареалы этого типа дифференцируются в несколько подтипов, один из которых объединяет наиболее широко распространенных экваториально-центральных (широкоэкваториальных) животных, обитающих во всех тропических и субтропических круговоротах. В Тихом океане есть мало видов с такими ареалами, но в Индийском и Атлантическом океанах видов с этим типом ареала больше. Другие подтипы ареалов этой группы имеют более или менее значительные пробелы в тех или иных участках экваториальных или центральных водных масс. Они представлены преимущественно в Тихом океане, где все круговороты велики, и хорошо выражены и в Атлантике. Западноэкваториально-бицентральные виды имеют основы ареалов в центральных водных массах обоих полушарий, в экваториальной воде (кроме восточных дальне-неритических участков) и обычно в западных внутренних морях. Примеры таких ареалов дают *Thysanopoda cristata*, *Nematoscelis microps*, *Myctophum lychnobium* (Тихий океан); *Corycella gracilis* (Атлантический океан) (рис. 8). Экваториально-западноцентральный элемент составляют ареалы видов, живущих в экваториальной воде (многие из них отсутствуют, однако, в восточных участках), в западных частях центральных вод и во внутренних морях. Сюда относятся *Thysanopoda tricuspidata*, *Stylocheiron microphthalma*, *Myctophum spinosum* и др. (Тихий океан); *Pterosagitta draco*, *Bolinichthys photothorax* и др. (Атлантика). К экваториально-центральному типу принадлежит и экваториально-североцентральный элемент фауны, выделенный недавно в Атлантическом океане (Маргулис, 1972).

3. Экваториальный тип. Основы ареалов экваториальных животных лежат в тропических круговоротах, т. е. приурочены к экваториальной воде, некоторые из них кроме того имеют дополнительные основы или области нестерильного выселения во всех или некоторых дальне-неритических районах западных и восточных тропических частей океанов, так что области их распространения расширяются у берегов (особенно сильно — на западе). Циркумэкваториальные ареалы, включающие экваториальные виды всех океанов, очень малочисленны. В Тихом океане вдоль всего экватора встречаются *Eucalanus subcrassus*, *Rhincalanus cornutus*, *Euphausia diomedae*, *Nematoscelis gracilis*, *Clausocalanus minor* и др., в Индийском — *Undinula vulgaris*, *Euchaeta marina*, *Euphausia diomedae*, *Parasagitta robusta* и др., в Атлантическом — *Corycaeus speciosus*, *Onychocorycaeus latus*, *Flaccisagitta enflata* и др. (рис. 9). Очень характерный подтип экваториального типа составляют ареалы видов, избегающих восточноэкваториальных дальне-неритических районов; в Тихом океане такие западноэкваториальные виды даже численно преобладают над циркумэкваториальными. К примерам К. В. Беклемишева (1969) (*Euphausia paragibba* в Тихом океане, *Corycella gracilis* в Атлантике) можно добавить

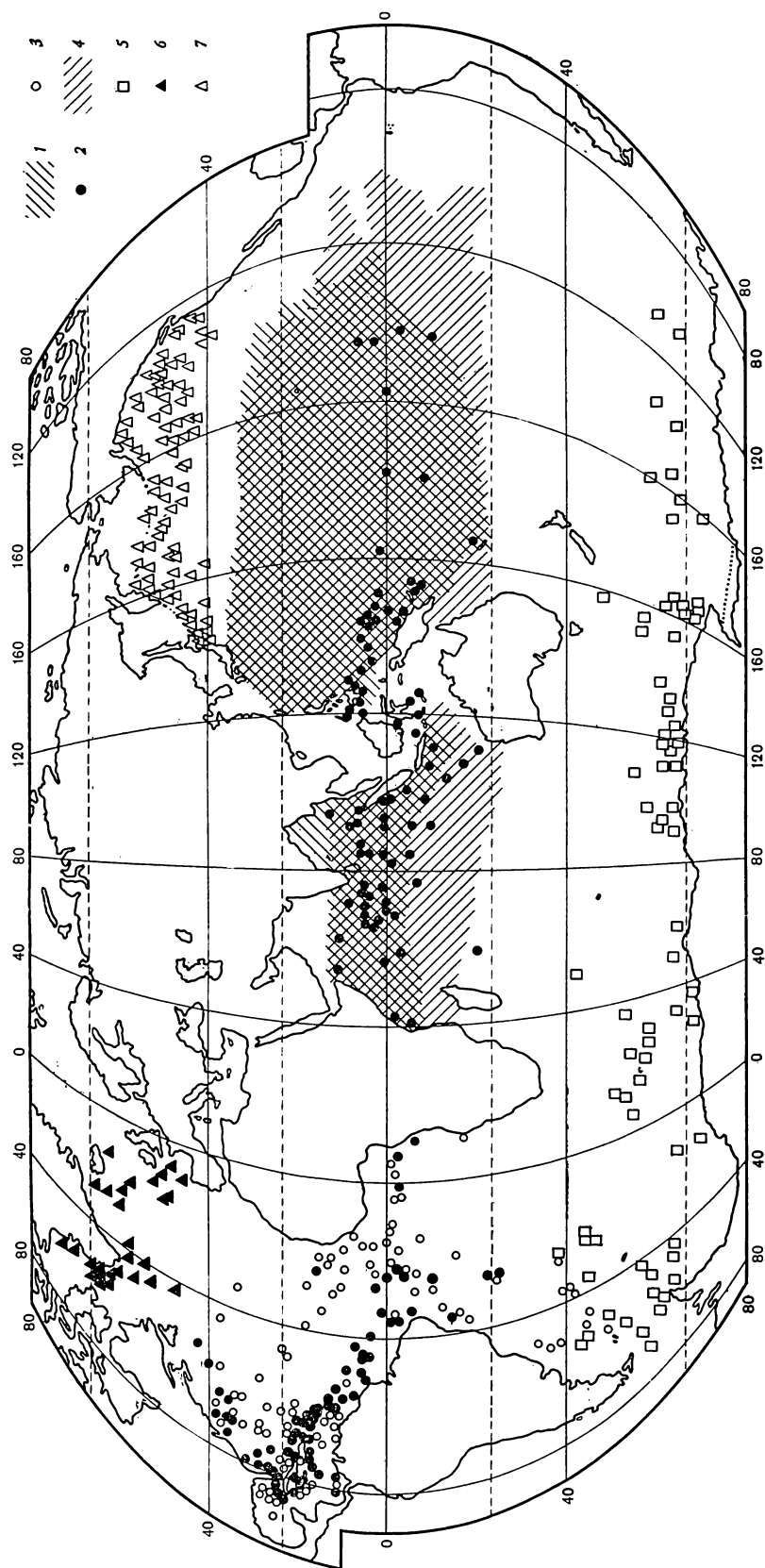


Рис. 8. Типы распространения океанических эпи- и мезопелагических планктонных животных

Экваториально-центральный ареал: *Mystorhynchus lachnophorus* (1), *Lampanyctus curvatus* (3), *Thysanopoda tricuspidata* (4).
 Экваториальный ареал: *Diaphus splendidus* (2). Антарктический ареал: *Electrona antarctica* (5).
 Североборейские ареалы: *Protomystorhynchus arcticus* (6), *P. thompsoni* (7)

(1—3 и 5—7 по данным В. Э. Беккера; 4 — по Беккеру; 6, 7 — по Беккеру, 1969; Brinton, Gopalakrishnan, 1973; Пономаревой, 1975)

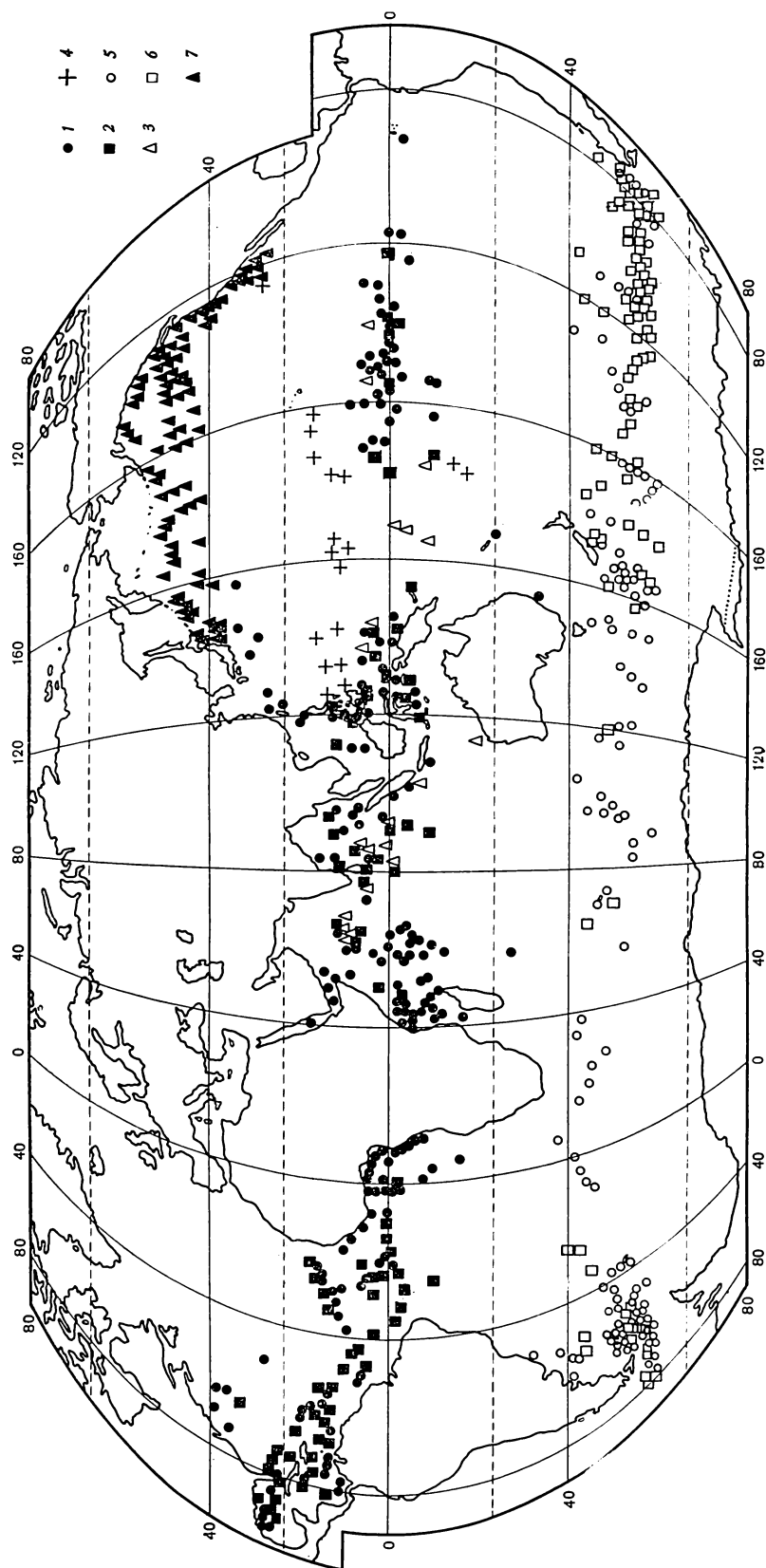


Рис. 9. Типы распространения океанических эпи- и мезопелагических планктонных животных

Экваториальные ареалы: *Stomias affinis* (1), *Diaphus lucidus* (2), *Eustomias bulbomatus* (3), *Gonosoma ebelingi* (4).

Ночальные ареалы: *Euphausia vallentini* (5), *Stomias gracilis* (6).

Южноборсальный ареал: *Tarletonbeania crepidularis* (7).

(1, 6 — по Щербачеву, Новиковой, 1976; 2, 7 — по В. Э. Бенкнеру; 3 — по Шарину, Похильской, 1974; 4 — по Мухачевой, 1972; 5 — по Ломачиной, 1964)

много других. Из рыб, например, так распространены *Eustomias bulbornatus* и *Diaphus regani* (Тихий и Индийский океаны), *Stomias affinis*, *Diaphus lucidus* и *D. splendidus* (все океаны) и др. К особому подтипу можно отнести немногочисленные ареалы, приуроченные к периферии экваториальных вод. В Тихом океане примеры такого распространения дают корненожка *Candeina nitida* и рыбы *Gonostoma ebelingi* и *Centrobranchus andreae*. Экваториальными по-видимому, можно считать и такие виды (например, *Euphausia distinguenda* и *Chauliodus pammelas*), у которых основы ареалов расположены в местных циркуляциях северо-западной части Индийского океана (Аравийское море).

4. Центральный тип. Все ареалы этого типа имеют основы в субтропических круговоротах и приурочены, следовательно, к наиболее олиготрофным участкам Мирового океана; некоторые из центральных видов встречаются также в дальне-неритических районах и внутренних морях Индо-Малайского архипелага и Вест-Индии. Среди центральных видов есть формы, живущие во всех пяти субтропических круговоротах, например, фораминиферы *Globorotalia truncatulinoides*, эвфаузииды *Euphausia brevis* и *Stylocheiron suhmi* и др. Такие ареалы есть и у многих макропланктонных рыб — *Vinciguerria attenuata*, *Argyropelecus aculeatus*, *Photostomias guernei*, *Diplospinus multistriatus* (рис. 10) и др. В Тихом и Атлантическом океанах все эти и некоторые другие виды имеют бицентральное (антиэкваториальное) распространение и населяют воды обоих полушарий с большим или меньшим разрывом ареалов близ экватора. С другой стороны, есть многочисленные примеры центральных видов, отсутствующих в том или ином субтропическом круговороте или даже ограниченных в своем распространении лишь одним из них. Из рыб к ним относится, в частности, *Myctophum punctatum*, *Chauliodus danae* (североатлантическая центральная водная масса), *Chauliodus minimus*, *Melamphaes hubbsi* (южноатлантическая центральная водная масса) и т. п. У некоторых видов основа ареалов может находиться и в части крупномасштабного круговорота: область размножения *Gonostoma gracile*, например, ограничена западной циркуляцией северных субтропических вод Тихого океана (Мухачева, 1972).

5. Периферический тип. Виды этой типологической группы живут только на периферии центральных водных масс, — главным образом, на севере северных и на юге южных субтропических круговоротов, но в относительно немногих случаях также у восточных (реже и у западных) берегов материков, и во внутренних морях (моря Индо-Малайского архипелага, Карибское море). Большая их часть характерна лишь для внешней (северной и южной) периферии субтропических круговоротов. По сравнению с центральными видами периферические животные, по-видимому, предъявляют более строгие требования к повышенной продуктивности и меньшей сбалансированности трофических циклов. Основы их ареалов находятся, по всей вероятности, в круговоротах, прилегающих к континентам — в системе Куроисио и его противотечениях, в Тасмановом море, юго-восточнее о. Мадагаскар, в юго-западной Атлантике, у банки Агульяс, в противотечении у Багамских островов, а частично, может быть, и в дальне-неритических районах. Особый подтип составляют немногочисленные ареалы, образующие почти полные окружности вокруг северных и южных центральных водных масс, т. е. включающие и экваториальную зону. К примерам периферических видов, приведенным К. В. Беклемишевым (1969) (*Mesosagitta minima*, *Euphausia recurva*, *Vinciguerria poweriae* и др.), можно сейчас добавить и многие другие. Из макропланктонных рыб, в частности, сюда относятся *Bathylagus bericoides*, *Winteria telescopa*, *Argyropelecus gigas*, *Chauliodus sloani*, *Diogenichthys atlanticus*, встречающиеся как в северном и южном полушариях, так и на экваторе (рис. 11).

6. Переходные типы. Эти ареалы приурочены к северной части Субантарктики («зона субтропической конвергенции» многих авторов), Северо-Тихо-

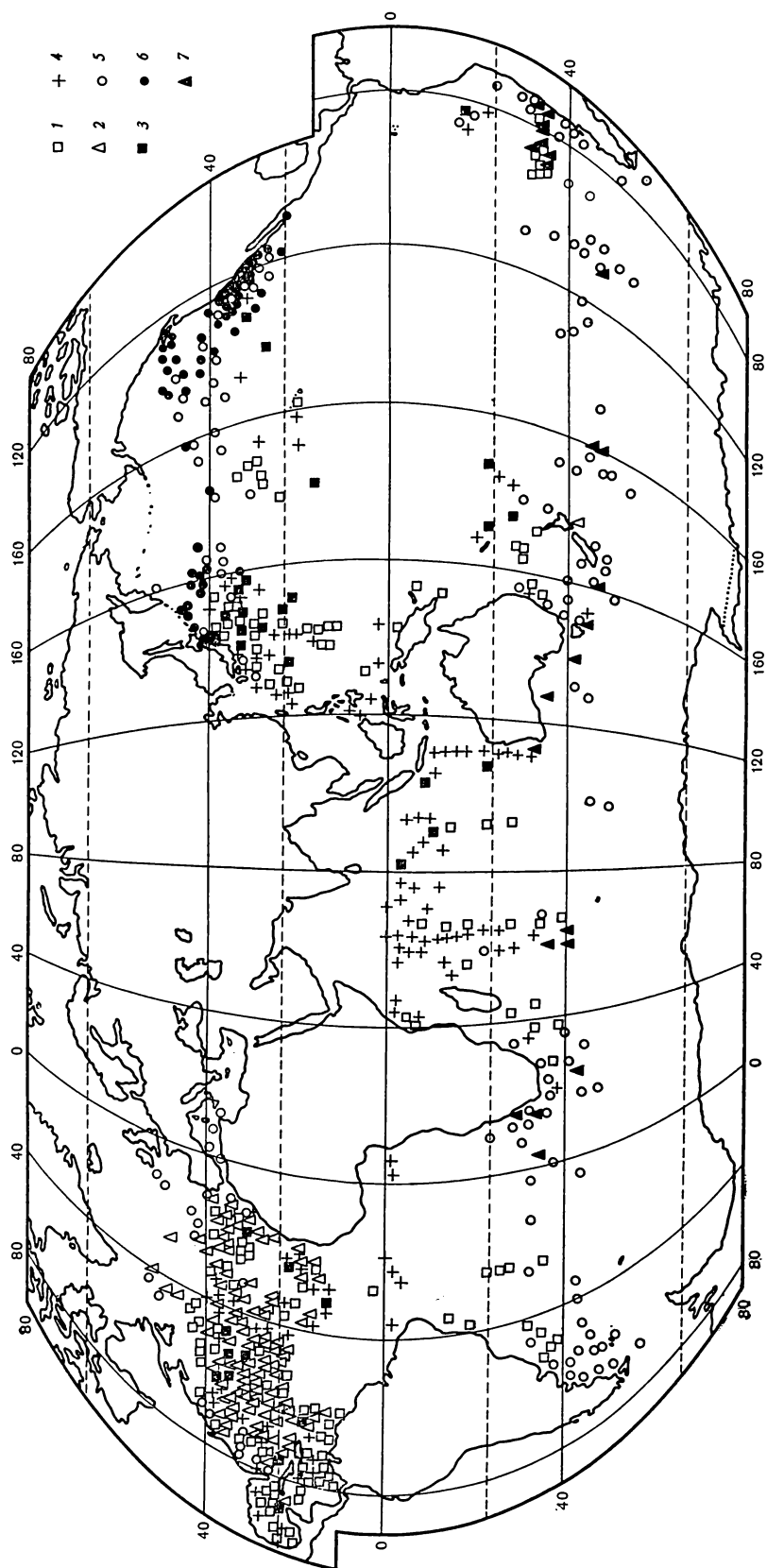


Рис. 10. Типы распространения океанических эпи- и мезопаразитических животных

Центральные ареалы: *Argyroglecia aculeatus* (1); *Chaetodius danae* (2); *Diplospirus multistriatus* (3); *Venthoesema suborbitalis* (4).

Переходные ареалы: *Thysanopora gregaria* (5), *Symbiolophorus californiensis* (6), *Protosymbiolophorus subparallelus* (7)

(1 — по Baird, 1971, с дополнениями; 2 — по Парину, Ногиковой, 1974; 3 — по Парину, Беккеру, 1972; 4, 6 и 7 — по В. Э. Беккеру; 5 — по Беккеру, 1969)

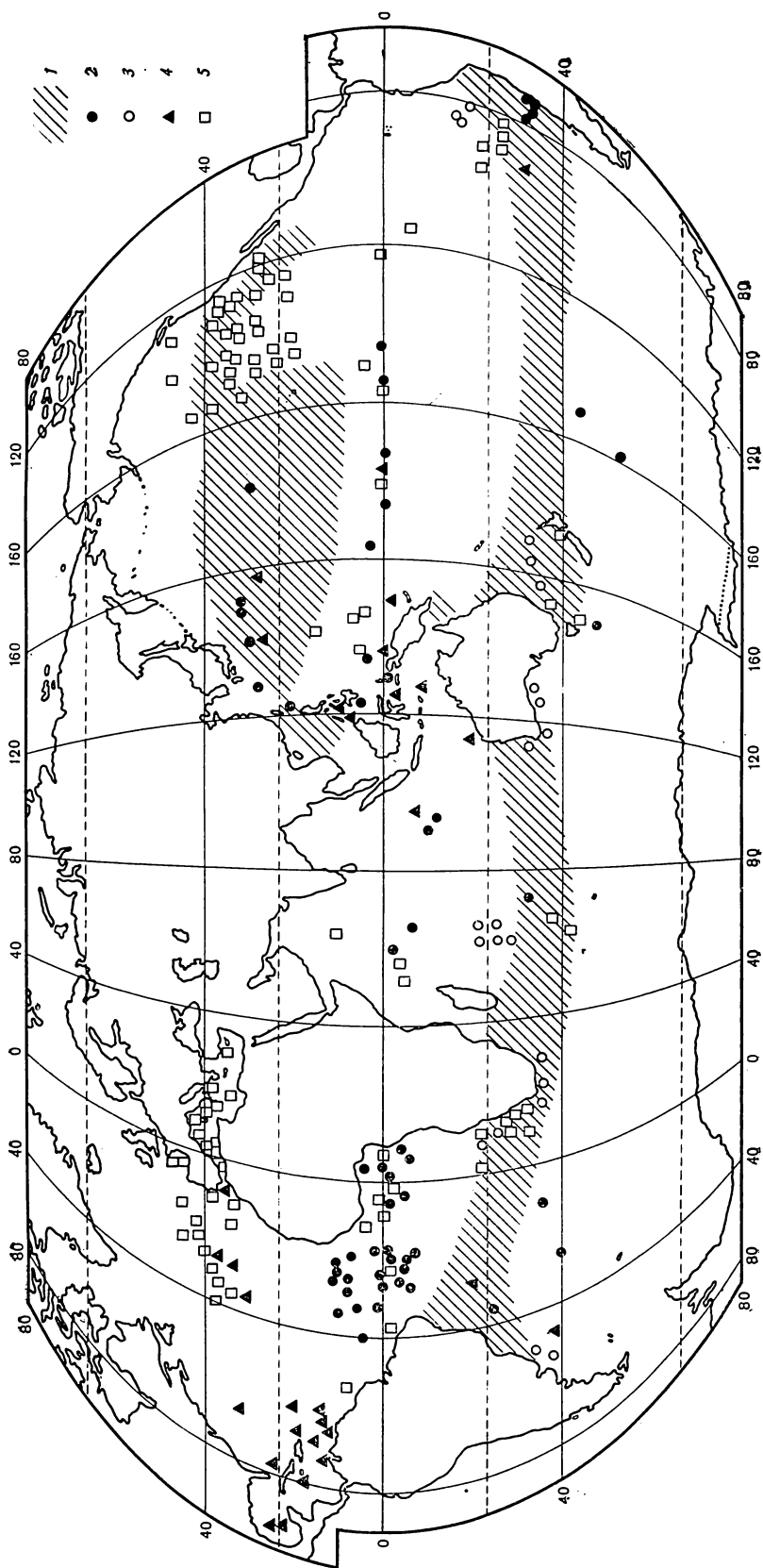


Рис. 11. Типы распространения океанических и дальне-неритических животных

Периферические океанические ареалы: *Euphausia tessera* (1), *Wintertia telescopa* (2), *Scoropais multipunctatus* (3).

Широко-дальне-неритические ареалы: *Margrethia obtusirostris* (4), *Electrona risoi* (5)

(1 — по Ломакиной, 1964, Беклемишеву, 1969, Brinton, Gorakrishnan, 1973; 2 — по Парину и др., 1976; 3 и 5 — по В. Э. Беккеру; 4 — по Мухачевой, 1976)

океанскому и Северо-Атлантическому течениям, т. е. ко вторичным водным массам, образованным в результате смешения субполярных и центральных вод. Основы ареалов, по-видимому, находятся в круговоротах, прилегающих к материкам. К этим типам принадлежат ареалы *Serratosagitta tasmanica*, *Thysanoessa gregaria* (оба полушария), *Eucalanus bungii californicus*, *Nematoscelis difficilis* (Северная Пасифика), *N. megalops* (Северная Атлантика), *Euphausia lucens* (южное полушарие) и др. (см. рис. 10). Сюда же относятся ареалы многих видов макропланктонных рыб южного полушария: только среди светящихся анчоусов (Myctophidae) Мак Гиннис (McGinnis, 1974) насчитывает 21 вид, приуроченный к «зоне субтропической конвергенции» (в Северо-Тихоокеанском течении в этом семействе есть только один переходный вид — *Symbolophorus californiensis*). Южные переходные виды есть и в других группах рыб — *Diplophos rebainsi*, *Stomias boa*, *Eustomias trewavasae*, *Borostomias antarcticus*, *Scopelarchus kreffti*, *Scopeloberyx microlepis*, *Rosenblattia robusta* и др. Специфична ли такая картина только для рыб, или она отражает более общее явление и возникла лишь в результате их лучшей изученности, пока неясно.

7—8. Нотальный и южнобореальный типы. Ареалы нотального типа располагаются в южной части Субантарктики (между субантарктической конвергенцией и Южным полярным фронтом) и имеют свои основы в течении Западных ветров, где примесь центральных вод минимальна. Примеры таких ареалов дают эвфаузииды *Euphausia longirostris* и многие рыбы — 17 эндемичных видов Myctophidae, (например, *Protomyctophum normani*; см. рис. 7), а также *Benthallbella elongata*, *Stomias gracilis* и др. Гомологичным географическим элементом фауны можно считать, по-видимому, ареалы не встречающихся в дихотермальных водах южнобореальных видов субарктической Пасифики, — *Calanus pacificus*, *Tarletonbeania crenularis*, *Diaphus theta*, *Benthallbella dentata*, *Chauliodus macouni* (см. рис. 9).

9—10. Антарктический и северобореальный типы. Такие ареалы имеют своей основой в северном полушарии западные круговороты субарктических вод Тихого и Атлантического океанов, а в южном — совокупность циркуляций, входящих в течения Восточных и Западных ветров. Характерными примерами такого распространения служат ареалы *Calanus acutus*, *C. propinquus*, *Euphausia superba*, *Electrona antarctica* (Антарктика), *Calanus plumchrus*, *C. cristatus*, *Parathemisto pacifica*, *Protomyctophum tompsoni* (Тихий океан), *Calanus finmarchicus*, *Protomyctophum arcticum* (Атлантический океан) (см. рис. 8).

11. Широкий антарктический и широкий бореальный типы. Виды, относящиеся к этим типам, более эврибионтны, чем представители типов 7, 8, 9 и 10, и основы их ареалов занимают субполярные круговороты в полном их объеме. Некоторые из них (например, *Limacina helicina* и *Parathemisto gaudichaudi*) распространены биполярно, другие имеют более ограниченное распространение — только в Антарктике и Субантарктике (*Rhinocalanus gigas*, *Euphausia frigida*, *Protomyctophum bolini*, *Lampanyctus achirus*), в Северной Пасифике (*Euphausia pacifica*, *Stenobrachius leucopsarus*) или в Северной Атлантике (*Clione limacina*, *Parasagitta elegans*, *Benthosema glacialis*) (см. рис. 7).

Б. Дальне-неритические типы ареалов. У всех дальне-неритических видов основы ареалов находятся в местных круговоротах нейтральных областей. Некоторые из них могут распространяться далеко в океан (в Индийском и Атлантическом океанах иногда от берега до берега), и их ареалы сильно различаются по протяженности и форме. Минимальные по площади дальне-неритические ареалы приурочены к одной нейтральной области, но большинство занимает многие такие участки.

1. Тропический тип. Основы ареалов этих видов расположены в нейтральных областях между тропическими и субтропическими круговоротами

и некоторые из них имеют довольно широкое распространение, хотя ни одного вида, встречающегося во всех таких участках, нет. Особенно велики ареалы у части восточно-тропических видов в Тихом океане. Западные нейтральные области во всех океанах гораздо меньше, но они примыкают к внутренним бассейнам (моря Индо-Малайского архипелага, Восточно- и Южно-Китайское моря, моря Филиппинских островов, Коралловое море, Карибское море), циркуляция которых служат дополнительными основами ареалов западно-тропических видов. Примеры тропических дальне-неритических видов, распространенных как у восточных, так и у западных берегов океанов, есть среди веслоногих рачков *Temora discaudata* (Индо-Пацифика), *T. styliifera* (Атлантика), *Centropages furcatus* (Индо-Пацифика) и *C. velificatus* (Атлантика), щетинкочелюстных *Zonosagitta bedoti* и *Z. pulchra* (Индо-Пацифика), *Sagitta friderici* (Атлантика), рыб *Microrictus taaningi* и *Myctophum aurolaternatum* (Индо-Пацифика). К числу характерных западно-тропических дальне-неритических видов принадлежат эвфаузииды *Euphausia similis*, *E. pseudogibba*, рыбы *Diplophos greyae*, *Scopelogadus tristis*, *Diogenichthys panurgus*. Особенно многочисленны примеры восточно-тропических тихоокеанских ареалов (*Eucalanus inermis*, *Pontella danae*, *Euphausia eximia*, *E. distinguenda*, *Serratosagitta bieri*, *Vinciguerria lucetia*, *Chauliodus barbatulus*, *Stomias colubrinus*, *Lampanyctus omostigma*, *Melamphaes spinifer* и др.), в Атлантическом океане ареалы такого типа есть у *Chauliodus schmidtii*, *Stomias lampropeltis*, *Diaphus vanhoeffeni* и др. (рис. 12).

2. Переходный тип. Сюда относятся ареалы, занимающие нейтральные области между субтропическими и субполярными круговоротами. Этот тип можно проиллюстрировать примерами распространения таких планктонных рыб, как *Opisthonotus mitsui*, *Idiacanthus antrostomus*, *Protomyctophum crockeri* (северо-западная и северо-восточная Пацифика), *Chauliodus vasnetzovi*, *Lampanyctus iselinoides*, *Hugophum bruuni* (юго-восточная Пацифика), *Stomias boa*, *Notoscopelus bolini*, *Gonostoma denudatum* (северо-восточная Атлантика) и др. (рис. 12).

3. Широко-дальне-неритический тип. Такие виды живут и в тропических, и в переходных нейтральных областях, т. е. между всеми субтропическими и тропическими круговоротами. Сюда относятся, например, встречающиеся во всех океанах рыбы *Margrethia obtusirostra* и *Electrona rissoi* (см. рис. 11) или тихоокеанские веслоногие рачки *Eucalanus pileatus* и *E. subtenuis*. Интересные примеры приуроченности ареалов двух восточно-тихоокеанских видов дальне-неритических рыб сем. *Scopelarchidae* приводит Р. Джонсон (Johnson, 1974): *Rosenblattichthys volucris* живет в Калифорнийском течении и зоне соприкосновения южных субтропического и тропического круговоротов, а *Scopelarchoides nicholsi* — в зоне соприкосновения северной пары круговоротов и в Перуанском течении.

Обычно принадлежность отдельных видов к тому или иному географическому элементу фауны сохраняется во всех частях ареала, но из этого правила есть и исключения. Так, *Euphausia similis* в южном полушарии распространена как океанический переходный вид, а в северо-западной Пацифике — как тропический дальне-неритический (Brinton, 1962). *Idiacanthus fasciola* в Атлантическом океане распространен как северо-центральный вид, в Индийском — как экваториальный, а в Тихом — как западно-экваториально-бицентральный (Новикова, 1967).

Ареалы, относимые к каждому из перечисленных географических элементов фауны, естественно, не абсолютно идентичны, и это связано не только с их недостаточной изученностью (т. е. невозможностью разделения областей размножения и стерильного выселения), но и с разной толерантностью видов к экстремальным значениям факторов среды или с отличиями в их конкурентоспособности. Между отдельными элементами существуют

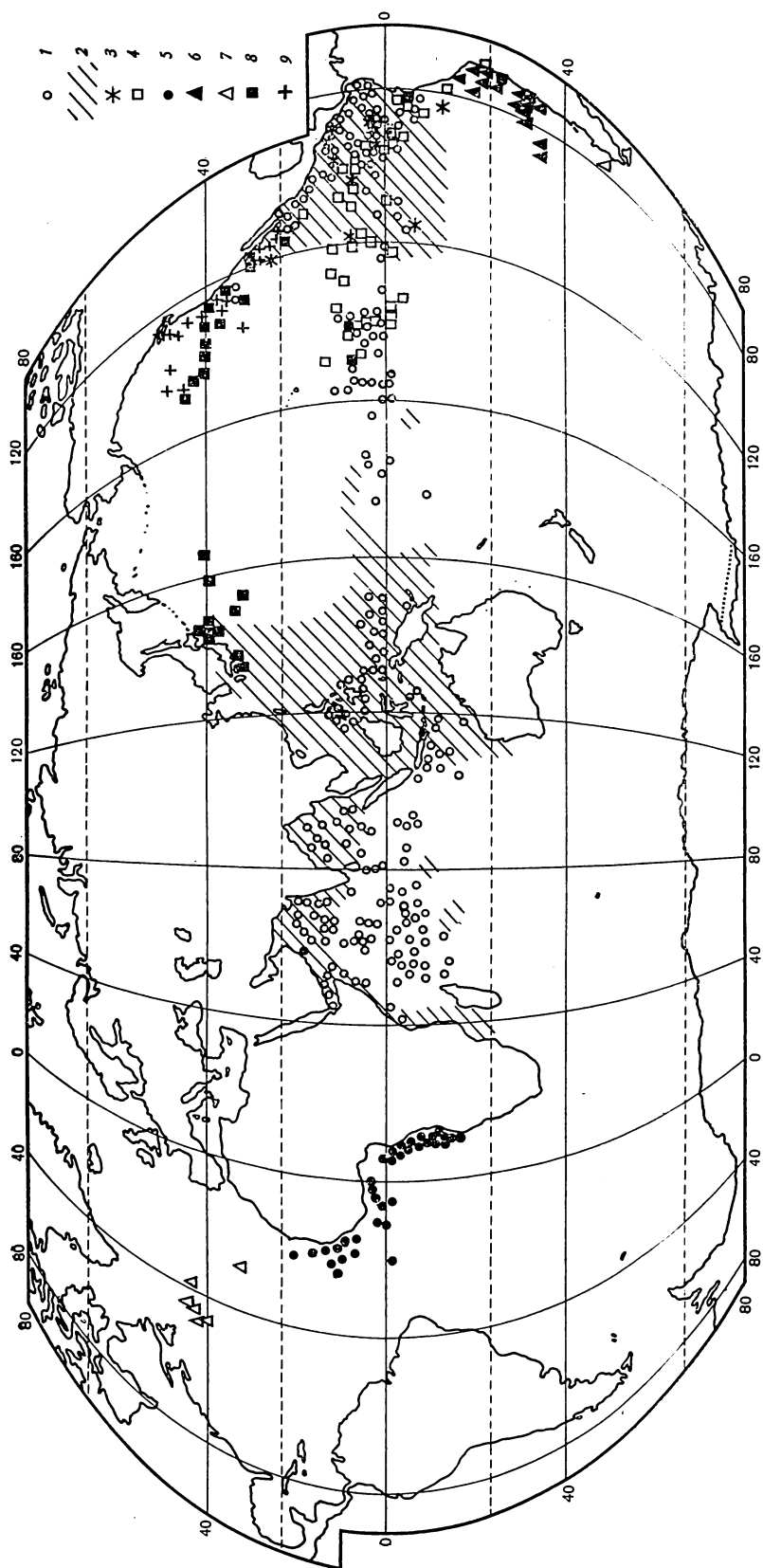


Рис. 12. Типы распространения дальне-перитических животных

Тропические ареалы: *Mystrophium aurolineatum* (1), *Temora discaloides* (2), *Melamphaes spinifer* (3), *Lampanyctus otostigma* (4), *Stomatopoda lampropeltis* (5).
Переходные ареалы: *Chaulioides vassalensis* (6), *Notoscorpius bolini* (7), *Idiacanthus antrostomus* (8), *Leuroglossus stilbicus* (9)
(1 — по Беккеру, Бородулиной, 1976; 2 — по Fleninger, Hulse-Smith, 1973; 3 — по Ebeling, 1962; 4, 7 — по В. Э. Беккеру; 5 — по Шербацеву, Новиковой, 1976; 6 — по Иарину, Новиковой, 1974; 8 — по данным О. Д. Бородулиной)

различные переходы (от восточно-тропических дальне-неритических ареалов к экваториальным, от экваториальных — к экваториально-центральному, от экваториально-центральных — к широкотропическим). Существенно, однако, что можно различать виды «более или менее экваториальные», «более или менее центральные» и т. д. Самые большие различия существуют между совокупностью тропических ареалов, с одной стороны, и бореально-арктическими и нотально-антарктическими, с другой.

Районирование. В развитии зоогеографии пелагиали большая роль принадлежит Гессе (Hesse, 1924), Штейеру (Steuer, 1933), Э. Гентшелю (Hentschel, 1942) и С. Экману (Ekman, 1935; 1953), заложившим основы современных представлений. Последнее по времени публикации деление дано К. В. Беклемишевым (1969), в котором полно использованы все доступные материалы по распределению планктонных животных. Было установлено существование двух типов распространения планктона — океанического и дальне-неритического (обусловленного взаимодействием океанов и материков). Именно поэтому пространственное расположение основных биогеографических единиц, отражающее строение деформационного поля в океанах, имеет черты не только широтной, но и циркумконтинентальной зональности.

У видов с разорванными ареалами каждый из изолированных комплексов популяций располагается в одноименных водных массах. Распределение таких видов позволило К. В. Беклемишеву выделить следующие гомологические зоогеографические регионы: Арктика — высокая Антарктика; бореаль — низкая Антарктика; переходные зоны в Северо-Тихоокеанском и Атлантическом течениях — переходная зона в Субантарктике; периферические, внешние и внутренние зоны в центральных водах южного полушария — одноименные зоны северного полушария.

В пелагиали Мирового океана выделяются Аркто-Бореальная, Тропическая и Антарктическая области. Границы между ними представляют собой переходные зоны, населенные планктоном обоих контактирующих регионов и имеющие очень небольшое число эндемичных видов, и поэтому их следует расценивать как экотоны.

Это в свою очередь не позволяет придавать им какой-либо биогеографический ранг. Все области подразделяются на подобласти, приуроченные к каждому из океанов (но в Антарктике тихоокеанский сектор не заслуживает, по-видимому, специального ранга, а выделение Индоокеанской тропической подобласти носит условный характер). В пределах Тропической области во всех океанах есть экваториальные и центральные провинции, характеризующиеся относительно невысоким эндемизмом на фоне преобладания широкотропических видов. В Тихом и Атлантическом океанах экваториальная провинция включает по два участка — западный и восточный; последний отличается не только наличием эндемичного населения (восточно-тропические дальне-неритические виды), но и отсутствием многих тропических животных, ареалы которых принадлежат к широкотропическим, экваториально-центральному и центральному географическим элементам фауны.

Районирование, обоснованное К. В. Беклемишевым (1969), позволило выделить очень дробные участки в пределах каждого из принятых регионов. Для сопоставления с делением океана по распространению фитопланктона и нектона можно использовать более генерализованную схему (рис. 13). За границы тропиков принимается южная граница зоны смешения бореальных и тропических видов и северная граница зоны смешения антарктических и тропических видов (Субантарктики). В пределах тропиков показаны границы экваториальных и центральных провинций, а также вся зона, в пределах которой распространены экваториальные виды (положение границы, за пределами которой этих видов нет вообще, дано с некоторым упрощением). С такой же схематизацией нанесены границы, за пределами которых совсем

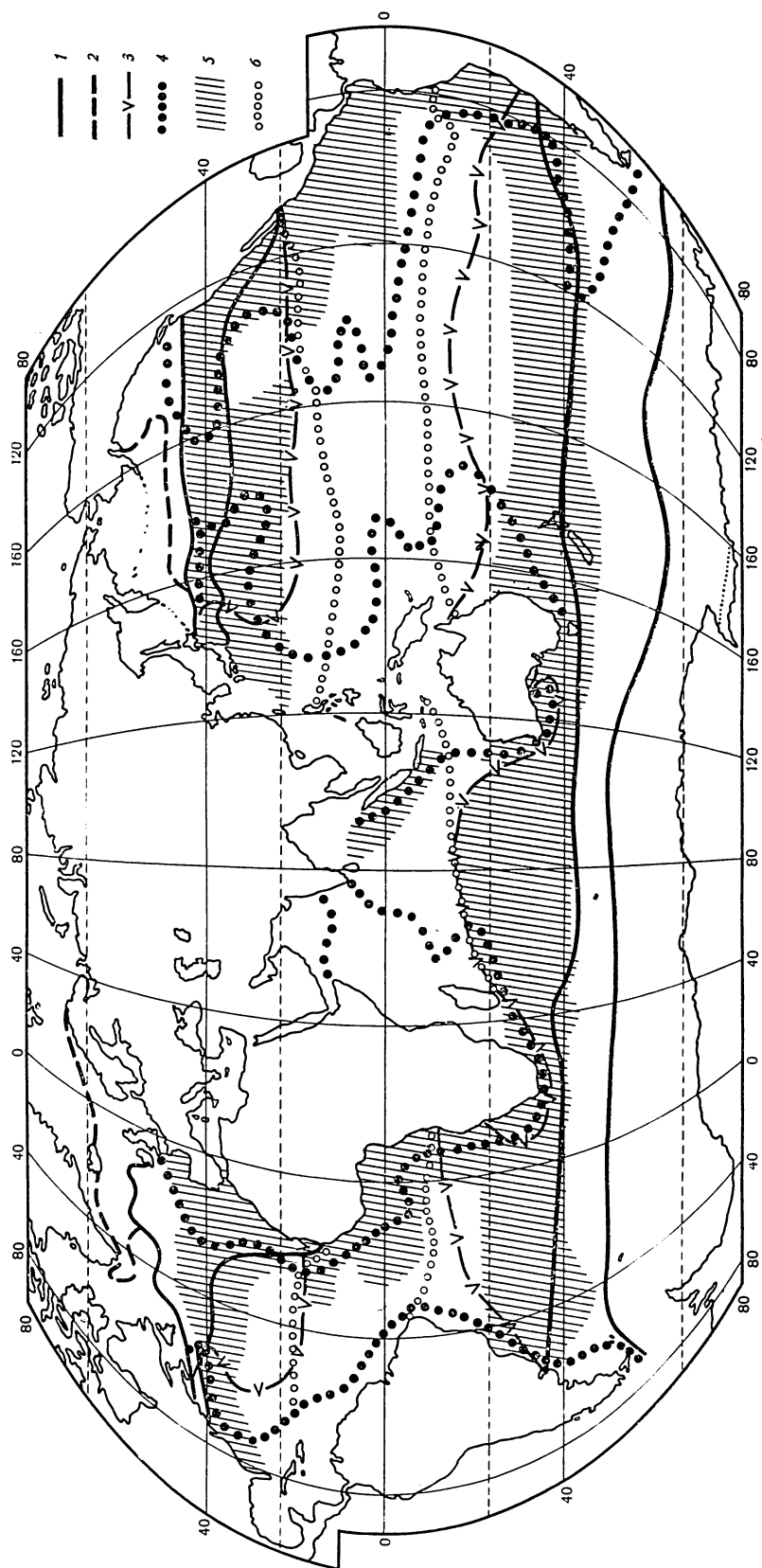


Рис. 13. Схема зоогеографического районирования Мирового океана (по распространению видов планктонных животных)

- 1 — границы переходных зон;
 2 — пределы выселения тропических видов в Бореальной области;
 3 — границы распространения экваториальных видов;
 4 — границы распространения дальне-перитических видов;
 5 — границы распространения периферических видов;
 6 — границы между экваториальными и центральными провинциями Тропической области

нет периферических видов. На карте изображено также распределение дальне-неритических видов, исключая их предполагаемые стерильные области выселения. Вне тропиков показаны пределы выселения тропических видов в Аркто-Бореальной области.

Ход полученных границ позволил выделить следующие общие категории регионов: 1) населенные центральными и периферическими видами без собственно экваториальными; 2) населенные собственно экваториальными видами и 3) населенные собственно экваториальными и периферическими видами. Видны также участки (находящиеся преимущественно в регионах 2 и 3 категории), где обычны дальне-неритические виды. Широко экваториальные виды с разными типами ареалов и другие широко распространенные виды при этом делении роли не играли.

Необходимо подчеркнуть, что в южном полушарии зона распространения периферических видов выражена хуже, чем в северном. В Южной Атлантике многих периферических видов нет в открытом океане, а те из них, которые встречаются там в открытом океане, распространены в пределах периферической зоны на разной широте. В Индийском океане их «ядро» (т. е. район, где встречены абсолютно все виды с этим типом ареала) приурочено к восточной части, а в Южной Пацифике не каждый из периферических видов распространен через весь океан.

Сравнение локализации периферической зоны во всех пяти океанских секторах, где она есть, выявляет следующие особенности.

1. Периферические зоны и зоны смешения субполярных и тропических видов в южном полушарии соприкасаются почти без налегания, а в северном — перекрываются. Это — одно из проявлений асимметрии биогеографических регионов по отношению к экватору (Беклемишев, 1969). Частичное налегание периферической и переходной зон в южном полушарии отмечено 1) к востоку от Аргентинского шельфа, 2) в районе 40° в. д. юго-восточнее оконечности Африки, 3) в районе Новой Зеландии, 4) у берегов Чили. Таким образом, все нарушения в широтном ходе границы периферической и переходной зон на юге отражают циркумконтинентальную зональность и не меняют общей картины соприкосновения этих зон (без налегания) в участках с океаническим типом зональности. В Северной Пацифике, наоборот, обе зоны перекрываются как в участках с океаническим, так и в участках с прибрежным типом зональности (в Северной Атлантике есть только участки последнего типа).

2. Есть существенные различия во взаимном положении периферических и экваториальных зон в разных океанах. В Северной Атлантике широтная часть периферической зоны на западе населена экваториальными видами, а в средней части океана (примерно между 25 и 60° з. д.) экваториальная зона не доходит до периферической. Экваториальные и периферические виды снова встречаются лишь у берегов Африки южнее 20° с. ш. В Северной Пацифике на западе тоже есть участок, где совместно встречаются экваториальные и периферические виды, и участок, где границы их ареалов далеко разобщены (между 130 и 155° з. д.). Но в северной части Тихого океана между этими сравнимыми с Атлантикой участками расположен участок (145° в. д. — 155° з. д.), где экваториальная и периферическая зоны соприкасаются без налегания. Распределение периферических и экваториальных видов у берегов Калифорнии снова сходно с их распределением у берегов Западной Африки.

В южном полушарии границы ареалов экваториальных и периферических видов в Тихом океане отстоят далеко друг от друга в отличие от двух других океанов. Трудно сказать, реально ли это отличие или оно зависит от малого числа или недостаточной изученности распространения южнотихоокеанских периферических видов. Разрыв в распределении экваториальных

видов около 20° ю. ш. в юго-восточной Атлантике у берегов Африки закрылся бы при привлечении экваториально-североцентральных видов, ареалы которых соответствуют экваториально-западноцентральным видам Тихого океана. Распределение экваториальных видов в Большом Австралийском заливе дано по Н. П. Маркиной (1976). Периферические виды в восточных частях всех трех океанов встречаются вместе с экваториальными и вытягиваются «языками» в открытый океан вдоль по течениям западного направления.

3. Распределение все еще недостаточно изученных дальне-неритических видов скомбинировано на карте по различным источникам в близком соответствии к границам, за которыми не встречен ни один из таких видов (но граница восточно-экваториальных видов в Тихом океане условно проведена посередине между границей, за которой нет ни одного такого вида и границей, за которой есть 50% таких видов, так как их западные находения явно относятся к стерильной области выселения). Обращают на себя внимание «языки» дальне-неритических видов в восточно-экваториальных районах, совпадающие по направлению с «языками» периферических видов, а также распространение дальне-неритических видов далеко в океан в восточных нейтральных областях, относящихся к зонам смешения тропических и субполярных видов. В двух случаях (к востоку от Австралии и от о. Мадагаскар) западные дальне-неритические виды распространены далеко на восток на границе между экваториальными и периферически-центральными регионами.

4. В Северной Атлантике и Северной Пацифике южная граница Бореальной области имеет принципиально сходную конфигурацию (Беклемишев, 1976). На западе вдоль берега ледово-неритические виды продвигаются довольно далеко на юг с Лабрадорским течением и с прибрежной ветвью Оясио. Затем в обоих океанах следует очень характерный теплый меандр, перед северной кромкой которого бореальная фауна несколько отступает на север. По направлению еще дальше в океан следует второй холодный меандр. После этого в Атлантическом океане фронт Северо-Атлантического течения теряет роль фаунистической границы и тропические виды из зоны смешения переносятся в верхних слоях воды далеко на северо-запад. Таково, в частности, объяснение формы ареала сифонофоры *Napomia saga* — эндемика северной зоны смешения в Атлантике, отнесенного Р. Я. Маргулис (1972) к бореальным видам.

В Тихом океане северо-западный поверхностный поток, несущий тропические виды, существует в Аляскинском заливе. Он не примыкает вплотную ко второму холодному меандру, а отделен от него зоной Аляскинского течения, где ход границ широтный. Эта вставная зона находится, примерно, между 170° в. д. и 150° з. д., т. е. она немного длиннее зоны смешения в Северо-Тихоокеанском течении, если последнюю измерять между границами нейтральных областей (по Beklemishev, Nakonechnaya, 1972).

Таким образом, при принципиальном сходстве и даже при сходстве в ряде деталей горизонтальной структуры Северной Атлантики и Северной Пацифики между ними есть и большое различие: в Тихом океане во всех широтных зонах (бореальной, переходной и периферически-центральной) есть участок с океаническим типом зональности, которого в Северной Атлантике нет. Эта закономерность, установленная ранее (Беклемишев, 1969), показана сейчас на большем числе признаков. Подтверждается также разная степень налегания зон в северном и южном полушарии и характеристика дальне-неритических видов, в первую очередь как видов нейтральных областей.

В заключение следует отметить, что данные о географическом распространении макропланктонных мезопелагических рыб в переходных зонах и восточных тропических нейтральных областях дают основание для выводов,

Таблица 2. Число видов макропланктонной ихтиофауны «переходных зон» в Субантарктике и северной части Тихого океана (по 9 семействам; в скобках — %)

Географические элементы ихтиофауны	Субантарктика			Северная часть Тихого океана		
	Южная переходная (субантарктической конвергенции)	Нотальная	Обе южные зоны	Северная переходная	Южно-бореальная	Обе северные зоны
Тропические (все категории)	61(56)	1(2) *	61(49)	48(74)	8(40) *	48(74)
Переходные	36(33)	12(30)	56(45)	6(9)	1(50)	11(17)
Нотальные или южно-бореальные	12(11)	20(50)	—	5(8)	5(25)	—
Антарктические или северо-бореальные **	—(0)	7(18)	7(6)	6(9)	6(30)	6(9)
Всего	109(100)	40(100)	124(100)	65(100)	20(100)	65(100)

* Нахождения тропических видов в нотальной и южно-бореальной (в основном в районе Аляскинского залива) зонах обязаны стерильному выселению.

** Включая широкобореальные элементы.

несколько отличающихся от изложенных выше. Во-первых, южная переходная зона должна быть разделена на две широтные зоны: собственно переходную, или «зону субантарктической конвергенции» («зону южной субтропической конвергенции» английских авторов и их последователей), и нотальную (Андрияшев, 1962). Как видно из табл. 2, составленной по данным о распространении рыб девяти относительно хорошо изученных семейств, (Gonostomatidae, Sternoptychidae, Astronesthidae, Chauliodontidae, Melanostomiatidae, Myctophidae, Scopelarchidae и Melamphaeidae), непосредственного смешения тропических и антарктических видов в южном полушарии практически не происходит: первые встречаются только в зоне субантарктической конвергенции, а вторые — только в нотальной зоне. В обеих зонах довольно высокая степень видового эндемизма (соответственно 33 и 50%), и обе зоны, по-видимому, вполне заслуживают зоогеографического ранга. В этом отношении они сильно отличаются от северо-тихоокеанской переходной зоны, даже если считать, что она включает и южно-бореальную зону¹, которую можно считать зоной, гомологичной нотальной. В Северной Атлантике никаких оснований для деления переходной зоны нет. Северо-Тихоокеанская переходная зона имеет смешанное население и минимальное число эндемиков и поэтому не заслуживает какого-либо зоогеографического ранга. При этом гомология регионов по существу сохраняется, но гомология их рангов оказывается нарушенной из-за большего своеобразия Субантарктики, площадь которой гораздо обширнее. Дальнейшее изучение ареалов планктонных животных должно показать, специфична ли такая картина только для ихтиоцены, но возможность присвоения в будущем обеим субантарктическим зонам зоогеографического ранга при сохранении статуса переходных зон для гомологичных регионов северного полушария выглядит вполне реальной.

Второе расхождение касается ранга восточной экваториальной части Тихого океана, выделяемой К. В. Беклемишевым (1969) в качестве «восточ-

¹ О возможности такой трактовки см. Беклемишев (1969, с. 214).

ного участка экваториальной провинции». Между тем, в ихтиологической литературе вполне утвердилось представление о существенной обособленности фауны рыб этого региона. А. Эбелинг (Ebeling, 1962), например, придает ему тот же ранг «первичного зоогеографического региона», что и всей остальной части Тропической области Тихого, Индийского и Атлантического океанов. Действительно, многие группы мезопелагических рыб представлены в восточной экваториальной Пацифике эндемичными видами, тогда как в ареалах большинства широко распространенных в других районах океана видов здесь есть пробел (Парин, 1971а). В качестве примера можно рассмотреть географическое распространение во всей экваториальной зоне Тихого океана видов, принадлежащих к таксономически лучше изученным семействам (табл. 3). Общее число видов, минимальное в восточных участках,

Таблица 3. Общее число видов и число эндемичных восточно-тихоокеанских видов (в скобках) 10 семейств планктонных рыб в разных участках Экваториальной провинции Тихого океана

Семейство	Восточный (восточнее 120° з. д.)			Промежу- точный (120—150° з. д.)	Централь- ный (150° з. д.—170° в. д.)	Западный (западнее 170° в. д.)
	20—10° с. ш.	10 с. ш. —5° ю. ш.	5—10° ю. ш.			
	между 10° с. ш. и 10° ю. ш.					
Gonostomatidae	5(3)	8(4)	5(2)	7(1)	10(1)	13(—)
Sternoptychidae	5(1)	3(1)	3(1)	7(1)	7(—)	8(—)
Chauliodontidae	1(1)	2(1)	2(1)	2(1)	1(—)	1(—)
Stomiatidae	1(1)	3(2)	2(2)	4(1)	4(—)	4(—)
Melanostomiatidae	1(1)	3(1)	2(1)	10(1)	17(—)	31(—)
Idiacanthidae	1(—)	2(1)	1(—)	2(—)	1(—).	1(—)
Myctophidae	16(10)	33(9)	29(8)	55(5)	46(1)	60(—)
Scopelarchidae	1(1)	3(2)	2(2)	4(2)	7(1)	7(—)
Nemichthyidae	2(2)	2(2)	2(2)	4(2)	5(1)	3(—)
Melamphaeidae	3(3)	5(4)	5(4)	5(1)	6(1)	6(—)
Всего	36(23)	64(27)	53(23)	100(15)	104(5)	134(—)
% восточных эндемиков	64	43	43	15	5	0

увеличивается в центральной части океана и достигает максимума на западе (за счет появления западных дальне-неритических форм и большего числа экваториально-центральных и даже центральных видов). Некоторые восточно-экваториальные дальне-неритические виды далеко выселяются на запад (дальше других проникают *Cyclothone signata*, *Diogenichthys laternatus*, *Rosenblattichthys volucris*), но доля их в составе фауны быстро убывает. Западная граница восточного участка проходит, по-видимому, где-то между 122 и 140° з. д. (Парин, 1975а). Высокий процент эндемичных восточных дальне-неритических видов (тропических широко распространенных), составляющий в разных участках от 43 до 64% фауны, вполне позволяет придавать восточно-экваториальному региону Пацифики более высокий ранг по сравнению с гомологичным регионом в Атлантическом океане.

Приведенные данные показывают, что в биогеографическом районировании эпи- и мезопелагиали по распространению планктонных животных еще сохраняются вопросы, требующие дальнейшей разработки, хотя генеральная схема вряд ли претерпит какие-либо изменения.

1.4. Районирование батипелагиали по распространению планктонных животных

Зоопланктон — единственный эргоцен батипелагиали, в которой нет ни фитопланктона, ни nekтона. Географическое распространение батипелагических животных в Мировом океане еще не изучено столь же детально, как распространение эпи- и мезопелагических видов, и выделение географических элементов фауны этого биотопа представляется преждевременным.

Есть много широко распространенных батипелагических видов, и ареалы некоторых из них, например, гаммарид *Cyphocaris richardi* и *Eurythenes gryllus*, можно считать даже панокеаническими. Среди рыб шире всех других видов распространена *Cyclothone pseudopallida*, которая встречается повсеместно от Гренландии и Алеутских островов до Антарктиды, но отсутствует в восточной тропической Пацифике и в Аравийском море (рис. 14). Правда, определение границ областей распространения по крайним точкам может значительно исказить конфигурацию ареала при отсутствии представлений о его функциональной структуре.

Очень характерны для батипелагических животных ареалы широко-тропического типа, расположенные между сороковыми параллелями обоих полушарий (примеры: эвфаузида *Bentheuphausia amblyops*, мизиды *Gnathophausia ingens*, головоногие моллюски *Japetella diaphana* и *Vampyroteuthis infernalis*, рыбы *Cyclothone pallida*, *Taaningichthys bathyphilus*, *Melanocetus johnsoni* и др.). Находки таких видов за пределами тропической зоны, по всей вероятности, обусловлены стерильным выселением. Так, область размножения большинства рыб-удильщиков, ареалы которых относятся к этому типу (*Ceratias hoelboelli*, *Cryptopsaras couesi* и др.), судя по ловам личинок, ограничена низкими и средними широтами, хотя крупные (экспатрированные) особи могут быть встречены далеко за их пределами.

С другой стороны, есть много видов, ареалы которых лежат вне границ тропической зоны. Антарктическо-полярное распространение свойственно бокоплавам *Orchomenella abyssorum*, *Scina antarctica*, кальмарам *Alluroteuthis antarcticus*, *Crystalloteuthis glacialis*, из рыб — *Cynomacrus piriei* и др. Только в северных частях Тихого и Атлантического океанов встречаются бокоплавы *Halice schoemakeri* и *Rachotropis distincta* (в обоих океанах), головоногие моллюски *Chiroteuthis calyx*, *Galiteuthis phyllura* (в Тихом океане) и *Nastigoteuthis agassizi* (в Атлантике), рыбы *Cyclothone utraria*, *Oneirodes bulbosus*, *Bertella idiomorpha* (в Тихом океане) и др. Некоторые виды высокоширотной фауны распространены биполярно. Например, биполярен ареал *Koroga megalops* (Gammaroidea), из рыб сходный тип распространения возможен у *Parabrotula plagiophthalma*, много находок которой есть в Северной Атлантике и которая два раза найдена в Тихом океане, в его северо-западной и юго-восточной частях.

В целом отличия между тропической и умеренно-высокоширотной фауной проявляются в батипелагиали вполне четко и вполне оправдывают выделение Тропической, Аркто-Бореальной и Антарктическо-Потальной областей, разделяемых переходными зонами со смешанным населением.

Для разделения зоогеографических областей батипелагиали на более дробные зоогеографические регионы данных пока недостает. Следует отметить все же, что ареалы некоторых макропланктонных рыб, распространение которых изучено достаточно подробно, вполне укладываются в типологию, приведенную выше для мезопелагических животных. Так, ареалы *Cyclothone obscura*, *Oneirodes carlsbergi* и *Centrophryne spinulosa* можно считать экваториальными океаническими; ареалы *Oneirodes luetkeni*, *O. heteronema*, *Borophryne apogon* (в Тихом океане) и *O. theodoritissieri* (в Атлантическом океане) — восточно-тропическими дальне-неритическими; ареал *Gonostoma*

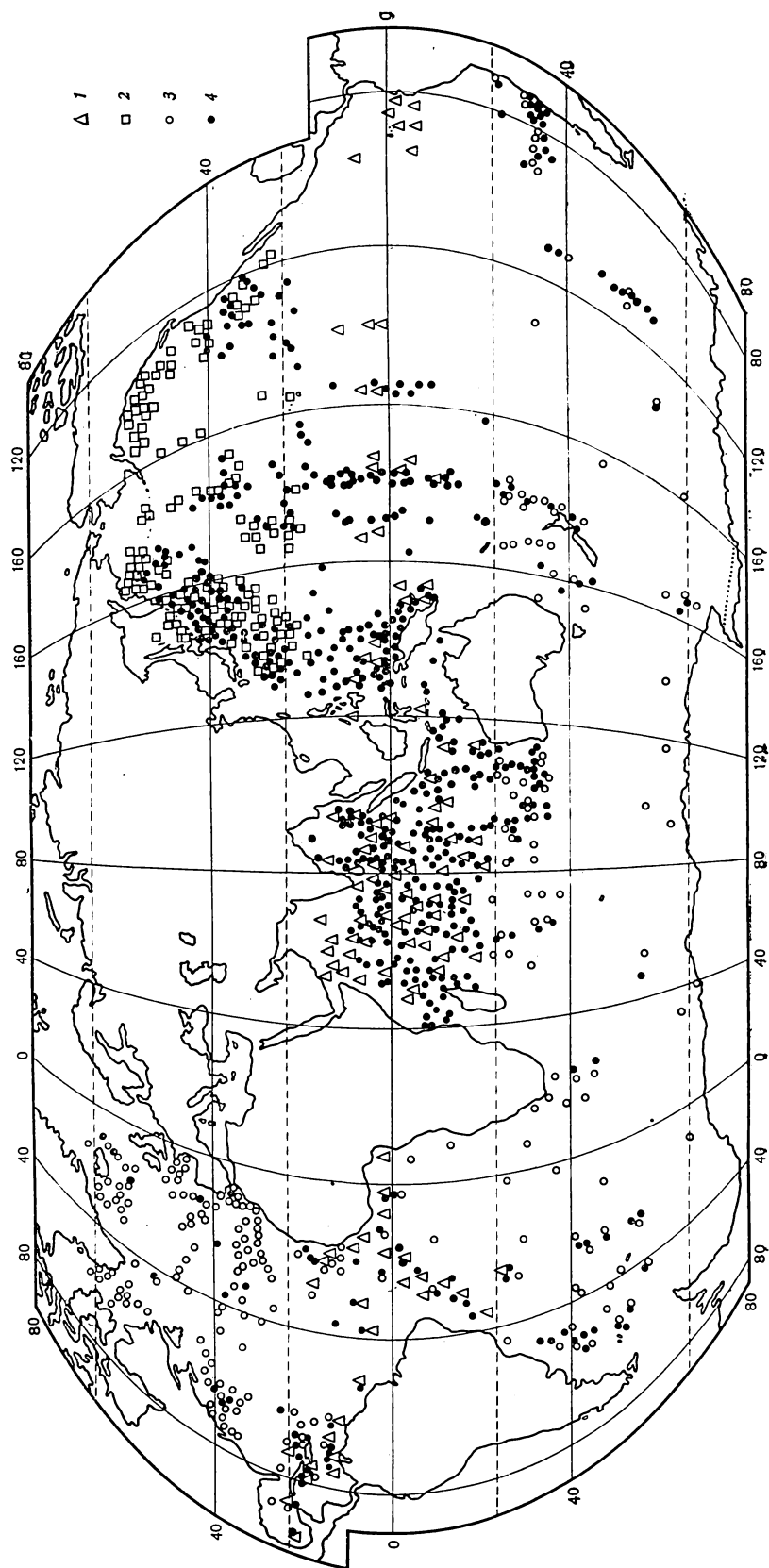


Рис. 14. Нахождения батипелагических рыб
 1 — *Cyclothone obscura*; 2 — *C. atraria*; 3 — *C. microdon* 4 — *C. pseudorallida* (по Мухачевой, 1974)

bathypbila — периферическим центральным (или переходным); ареал *Oneirodes kreffti* — южным переходным; ареалы *O. basili* и *O. acanthias* — калифорнийским дальне-неритическим и т. д. (рис. 15). Эти особенности распространения батипелагических рыб лучше всего объясняются особенностями их онтогенеза. Ранние стадии развития все названные виды проходят в верхних горизонтах пелагиали, а ареалы их в значительной степени определяются теми же особенностями деформационного поля, что и ареалы эпи- и мезопелагических планктонных животных.

Многие авторы (например, М. Е. Виноградов, 1968) справедливо подчеркивают значение глубинной циркуляции для переноса батипелагических животных. В Тихом океане некоторые виды антарктическо-полярных бокоплавов распространены на север вплоть до южного тропика, а в Индийском океане *Koroga megalops* поймана даже под 6° с. ш. Аналогичным образом выносятся на юг глубинными течениями бореальные виды Северной Пацифики. Северная граница распространения рыб *Cyclothone microdon* (см. рис. 14) и *C. braueri* в южных частях Тихого и Индийского океанов также проходит около 20° ю. ш., но в Атлантике эти виды распространены с севера на юг во всем океане в соответствии с меридиональным переносом на юг североатлантических глубинных вод через весь океан.

1.5. Районирование по распространению нектонных животных

Океанический нектонный эргоцен, представленный только в эпи- и мезопелагиали, относительно беден видами и включает представителей немногих групп — из беспозвоночных только некоторых кальмаров из подотряда *Oegopsida*, а из позвоночных — хрящевых и костных рыб (большая часть последних принадлежит, однако, к планктону), немногих морских пресмыкающихся, а также китообразных. Все нектонные животные способны к целенаправленным миграциям и могут выбирать такие условия среды, которые оптимальны для них в тот или иной период жизненного цикла. Географическое распространение морских птиц, распределение которых во внегнездовой период также определяется активным расселением, очень сходно с распространением нектонных животных. Основные закономерности географического распространения нектона рассмотрены Н. В. Париным (1968) на примере эпипелагических и мезопелагических рыб. Распространение птиц над океаном во многом сходно с распространением нектона (Шунтов, 1972а; 1972б).

Способность нектонных животных к активным горизонтальным перемещениям в значительной степени определяет их распространение в океане, оно находится в основном под контролем температуры воды и условий питания. В пределах ареалов нектонных организмов часто можно различить две функциональные части — репродуктивную и нагульную; при зоогеографическом анализе эти части ареала, если они обособлены, следует рассматривать порознь (Парин, 1968). У некоторых нектонных животных, обычных в океанской пелагиали, репродуктивные части ареалов лежат в прибрежных водах или (например, у лососей) даже в пресных водоемах. Распространение в океане этих нерито-океанических видов, иногда принадлежащих к числу самых массовых форм, также должно учитываться при районировании пелагиали. Есть в нектоне и «дальне-неритические» виды, распространение которых, возможно, обусловлено иным, чем в океанических районах (более «пятнистым»), распределением кормовых организмов в нейтральных областях.

Географические элементы фауны. Ареалы нектонных видов, характерных для открытых вод, группируются в немногие обобщенные типы, которые могут служить исходной основой районирования.

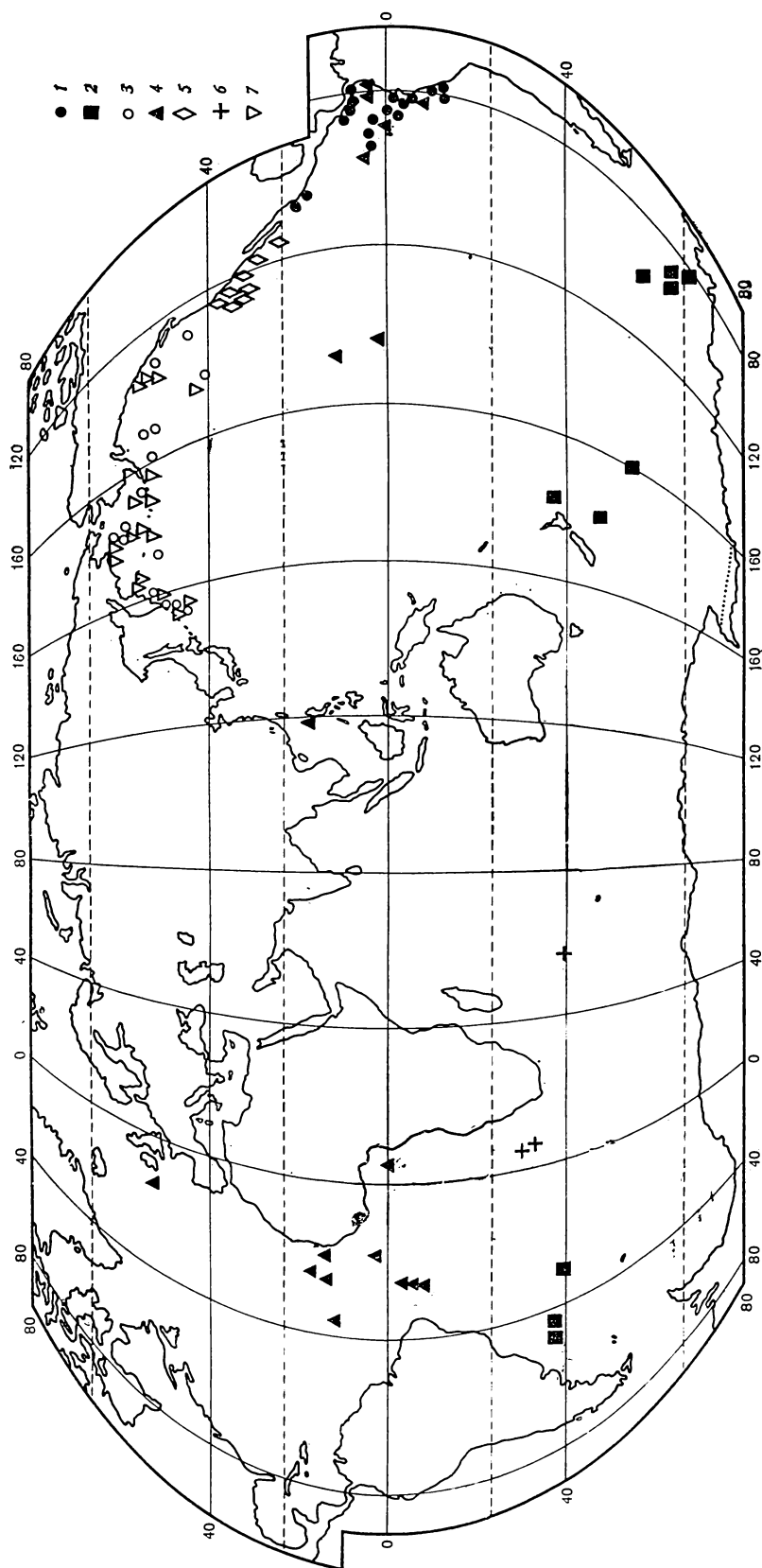


Рис. 15. Нахождения батипелагических рыб

1 — *Oneirodes leutheni*; 2 — *O. notius*; 3 — *O. thompsoni*; 4 — *O. carlsbergi*; 5 — *O. acanthias*; 6 — *O. bulbosus* (по Pietsch, 1974)

А. Океанические типы ареалов. Типичной особенностью всех океанических ареалов служит их широтно-зональное положение, оно нарушается только вблизи материков. Обычно такие ареалы простираются от берега до берега и пересекают океаны более или менее широкими поясами.

1. Тропический тип. Нектонные животные, обладающие ареалами этого типа, размножаются только в узкой тропической зоне, но многие, если не все, нагуливаются и за ее пределами (меч-рыба, например, в Северной Атлантике встречается вплоть до берегов Ньюфаундленда и Норвегии). Некоторые из тропических форм встречаются во всех океанах, другие живут только в Атлантическом или в Тихом и Индийском океанах (иногда только в одном из них). К тропическому типу относятся ареалы акул (*Carcharhinus longimanus*, *Isistius brasiliensis*), летучих рыб (*Exocoetus volitans*, *Hirundichthys speculiger*), тунцов (*Thunnus albacares*, *Katsuwonus pelamis*), меч-рыбы (*Xiphias gladius*), синего марлина (*Makaira nigricans*), змеейной макрели (*Gempylus serpens*), морских лещей (*Brama dussumieri*, *Taractes rubescens*), корифен (*Coryphaena hippurus*, *C. equisetis*) и многих других рыб (рис. 16). Тропическое распространение свойственно также многим кальмарам, в частности, *Sthenoteuthis oualaniensis* в Тихом и Индийском океанах, *S. pteropus* в Атлантическом, и, возможно, некоторым дельфинам (*Peronoccephala electra*).

2. Широкотропический (тропическо-субтропический) тип. Этот тип очень сходен с предыдущим, но у животных обладающих такими ареалами, репродуктивная зона шире, чем у тропических видов, она простирается в открытом океане, грубо говоря, между 40° с. ш. и 40° ю. ш. Примерами могут служить ареалы кальмаров *Onychoteuthis banksi* и *Thysanoteuthis rhombus*, китовой акулы *Rhincodon typus*, мезопелагических костных рыб *Alepisaurus ferox*, *Taractichthys longipinnis* (в Атлантическом океане), *T. steindachneri* (в Тихом и Индийском океанах), *Pterycombus petersi*, китообразных *Balaenoptera edeni*, *Physeter macrocephalus* и др. В нагульный период некоторые широко тропические животные заходят далеко в высокие широты — взрослые алеписавры, например, встречаются вплоть до Дэвисова пролива, Берингова моря и о-ва Кергелен; кашалоты-самцы летом встречаются у Гренландии и в Антарктике.

3. Субтропический тип. Относительно редкий тип ареалов, представленный, однако, во всех систематических группах нектона. Среди рыб к субтропическим видам относятся синяя акула (*Prionace glauca*), кинжалозуб (*Anotopterus pharao*), сайра (*Cololabis saira*), макрелешука (*Scombrosox saurus*), летучая рыба *Hirundichthys rondeletii*, морские лещи *Brama brama*, *B. japonica* и *Pterycombus brama*, тунцы *Thunnus alalunga* и *Allothunnus fallai* (только в южном полушарии), полосатый марлин *Tetrapturus audax* и др. Есть субтропические формы среди кальмаров (*Ommastrephes bartrami*) и китообразных (крупные полосатики рода *Balaenoptera*, горбач *Megaptera novaeangliae* и др.). Многие субтропические животные в нагульный период распространены более широко: особенно далеко в высокие широты заходят размножающиеся у границ тропической зоны киты; сезонные кормовые миграции в бореальные и нотальные воды хорошо развиты у сайры, макрелешуки, морских лещей; крупные кинжалозубы неоднократно встречались в Дэвисовом проливе и близ Антарктиды. В то же время некоторые рыбы нерестящиеся только в субтропиках (*P. glauca*, *T. alalunga*, *T. audax*), при нагуле нередко встречаются и в тропической зоне, но не в эпипелагиали, а в верхних горизонтах главного термоклина.

4. Широкотропическо-бореально-нотальный тип. К такому типу можно, по-видимому, отнести ареалы некоторых зубатых китов — *Tursiops tursio*, *Stenella coerulescens*, *Grampus griseus*, *Orcinus orca* (косатка во время нагула доходит до кромки сплошных льдов) и др. Рыб и кальмаров с такими ареалами нет.

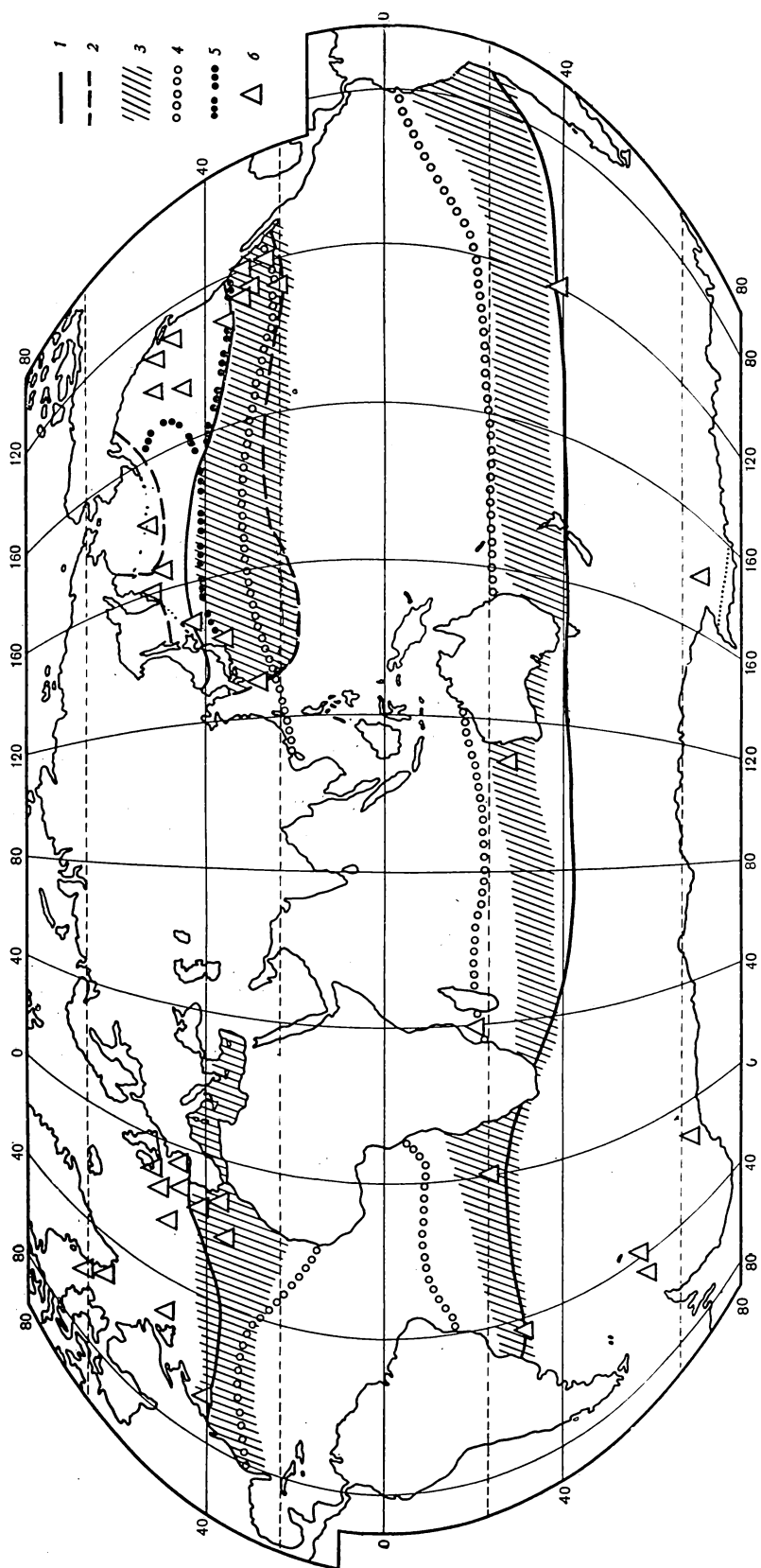


Рис. 16. Типы распространения nektonных рыб

1 — *Thynnus albacares*

(2 — границы области размножения);

3 — *Hirundichthys rondelleti*;

4 — *Cololabis saira*

(5 — границы области размножения);

6 — места ловов *Alopiurus pharao*
(по Парину, 1968, с дополнениями)

5—6. Южнобореальный и нотальный типы. Часть животных, ареалы которых принадлежат к этому типу, имеет биполярное распространение (гигантская акула *Cetorhinus maximus*, центролоф *Centrolophus niger*), другие встречаются только в одном полушарии. Для южнобореальных вод характерны сельдевые акулы (атлантическая *Lamna nasus*, тихоокеанская *L. ditropis*), *Icichthys lockingtoni* (сем. Centrolophidae), кальмары из рода *Architeuthis* и др. В нотальной зоне также встречаются акулы из рода *Lamna* и кальмары из рода *Architeuthis* (по-видимому, иные, чем на севере, виды), а также рыбы (*Pseudoicichthys antarcticus*, *Gasterochisma melampus*, головоногие моллюски *Todarodes angolensis*, *Gonatus antarcticus* и др. Только из южнобореальных и нотальных вод известны и некоторые китообразные — дельфин *Cephalorhynchus commersoni*, ряд клювкрылых китов (сем. Ziphiidae), однако не исключена возможность, что в этих зонах расположены в действительности только их нагульные области, а размножение происходит в субтропиках.

6. Северобореально-арктический тип. К этому типу относятся ареалы кальмара *Gonatus fabricii* и полярных акул *Somniosus microcephalus* (в Северной Атлантике и Арктике) и *S. pacificus* (в Тихом океане), а из китообразных — ареалы гренландского кита (*Balaena mysticetus*), нарвала (*Monodon monoceros*) и белухи (*Delphinapterus leucas*).

7. Антарктический тип. Характерными представителями антарктического нектона служат рыбы *Notolepis coatsi* (сем. Paralepididae) и *Benthallabell elongata* (Scopelarchidae).

Б. «Дальне-неритических» типы ареалов. Отличительной чертой таких ареалов, очень редких у нектонных животных, служит их приуроченность к отдельным участкам океанов, прилегающих к континентам, но в той или иной степени простирающимся и в открытые воды. Эти ареалы частично совпадают по положению с областями распространения планктонных дальне-неритических видов, живущих в нейтральных областях, и в какой-то мере служат их аналогами, хотя вряд ли определяются только особенностями циркуляции вод. Нужно отметить также, что группировка ареалов нектонных видов в дальне-неритический тип вообще достаточно условна: такие ареалы с наименьшим основанием могут рассматриваться и как нерито-океанические, и решающее значение при классификации должно принадлежать точной локализации репродуктивных районов.

1. Восточно-тихоокеанский тропический тип. К этому типу можно отнести ареалы преимущественно экваториальных летучих рыб *Hirundichthys marginatus* и *Cheilopogon xenopterus*, а также, по-видимому, ареал гигантского перуанско-чилийского кальмара *Dosidicus gigas*, не удаляющегося, впрочем, очень далеко от берегов.

2. «Переходный» тип. Сюда, по-видимому, можно отнести только ареал синего тунца *Thunnus thynnus*, основные центры распространения которого находятся в Тихом океане, у Японии и Калифорнии, а в Атлантическом — у берегов Америки к северу от Флориды, в треугольнике Северная Африка — Азорские острова — Пиренейский п-в и в Средиземном море.

Перечисленные выше географические элементы нектонной фауны выделены по положению репродуктивных частей ареалов видов, но распространение видов в период нагула столь же характерно для отдельных регионов, особенно за пределами тропической зоны. Приведем некоторые примеры. Важнейший компонент ихтиофауны южно-бореальных вод Тихого океана в летне-осеннее время — сайра, морской лещ *B. japonica*, длинноперый тунец *T. alalunga*; здесь же зимуют кета, горбуша и другие тихоокеанские лососи из рода *Oncorhynchus*. В Атлантическом океане в южнобореальные воды летом приходят макрелешука, морской лещ *B. brama* и др. Нотальные воды служат местом нагула макрелешуки, тунцов *A. fallai* и *T. macconni*, алеписавров. В то же время некоторые южнобореальные, нотальные (акулы *Lamna*) и

даже субтропические (сайра, макрелешука, кинжалозуб) виды заходят в период максимального прогрева вод даже в северо-бореальные и антарктические районы; в северных частях умеренных вод Атлантики и Тихого океана нагуливаются и нерито-океанические лососи (*Oncorhynchus*, *Salmo*), а также сельди (*Clupea harengus*), а в Антарктике нототеноидные рыбы (*Notothenia* spp., *Pleuragramma antarcticum*, *Dissostichus mawsoni* и др.). Существенная роль в нектоне антарктических, бореальных и, отчасти, даже арктических вод принадлежит китообразным, мигрирующим летом из более низкоширотных частей своих ареалов. В ледовых районах доминируют криопелагические (Andriashev, 1966) рыбы: *Boreogadus saida* и *Arctogadus glacialis* в Арктике и *Trematomus borchgrevinki* в Антарктике.

Районирование. Географическому распространению нектонных животных свойственна достаточно четко выраженная крупномасштабная зональность, хотя границы ареалов и их структурных частей у отдельных видов нередко не совпадают, и во многих случаях происходит «черепичное» перекрывание ареалов. Можно считать установленным, что границы распространения нектонных кальмаров, рыб и китообразных определяются преимущественно температурными условиями. В соответствии с этим границы ареалов видов не строго вытянуты по широте, а в общем соответствуют положению изотерм.

По распространению нектонных животных в пелагиали Мирового океана выделяются Аркто-Бореальная, Тропическая и Антарктическо-Нотальная области, подразделяющиеся на субрегионы, которые можно обозначать как особые зоны — арктическую, северно-бореальную, южно-бореальную, северную субтропическую, собственно тропическую, южную субтропическую, нотальную, нижнеантарктическую и высокоантарктическую (Парин, 1968) (рис. 17). Эти зоны, имеющие симметричное относительно экватора расположение, образуют гомологичные пары, причем два субтропических субрегиона, а также южно-бореальный и нотальный имеют сходный состав населения, включающий биполярные виды. Судя по распространению биполярных эпипелагических рыб, южно-бореальная и северная субтропическая зона Тихого океана обособлены от соответствующих зон южного полушария гораздо заметнее, чем те же субрегионы Северной Атлантики. Тропические субрегионы разных океанов почти не различаются по составу фауны, и большинство тропических видов имеет циркумглобальные ареалы, хотя есть примеры рыб и головоногих, распространенных только в одном или двух океанах.

Сравнение районирования Мирового океана по распространению планктонных и нектонных видов показывает, что основные границы, а именно те, которые разделяют основные биогеографические области, совпадают вполне удовлетворительно и даже практически идентичны в большинстве районов. В то же время, как показано выше, более детальное биогеографическое деление верхней пелагиали сходно по фито- и зоопланктону и отлично по нектону. Главные различия состоят: 1) в отсутствии каких-либо зон распространения активно плавающих животных, аналогичных переходным зонам, выделяемым по планктону, и имеющих смешанное население; 2) в существенном несовпадении границ ареалов периферических видов планктона и субтропических видов нектона; 3) в отсутствии экваториальных и центральных видов нектона. Эти различия определяются принципиально иным характером связей организмов с водными массами (прямая связь у планктонных видов и опосредованная — через температуру и биологическую продуктивность — у нектонных).

В основу единого биогеографического районирования Мирового океана, естественно, должно быть положено деление по планктону, значительно более разнообразному, чем нектон, по числу жизненных форм и включающему преобладающее число видов пелагических организмов.

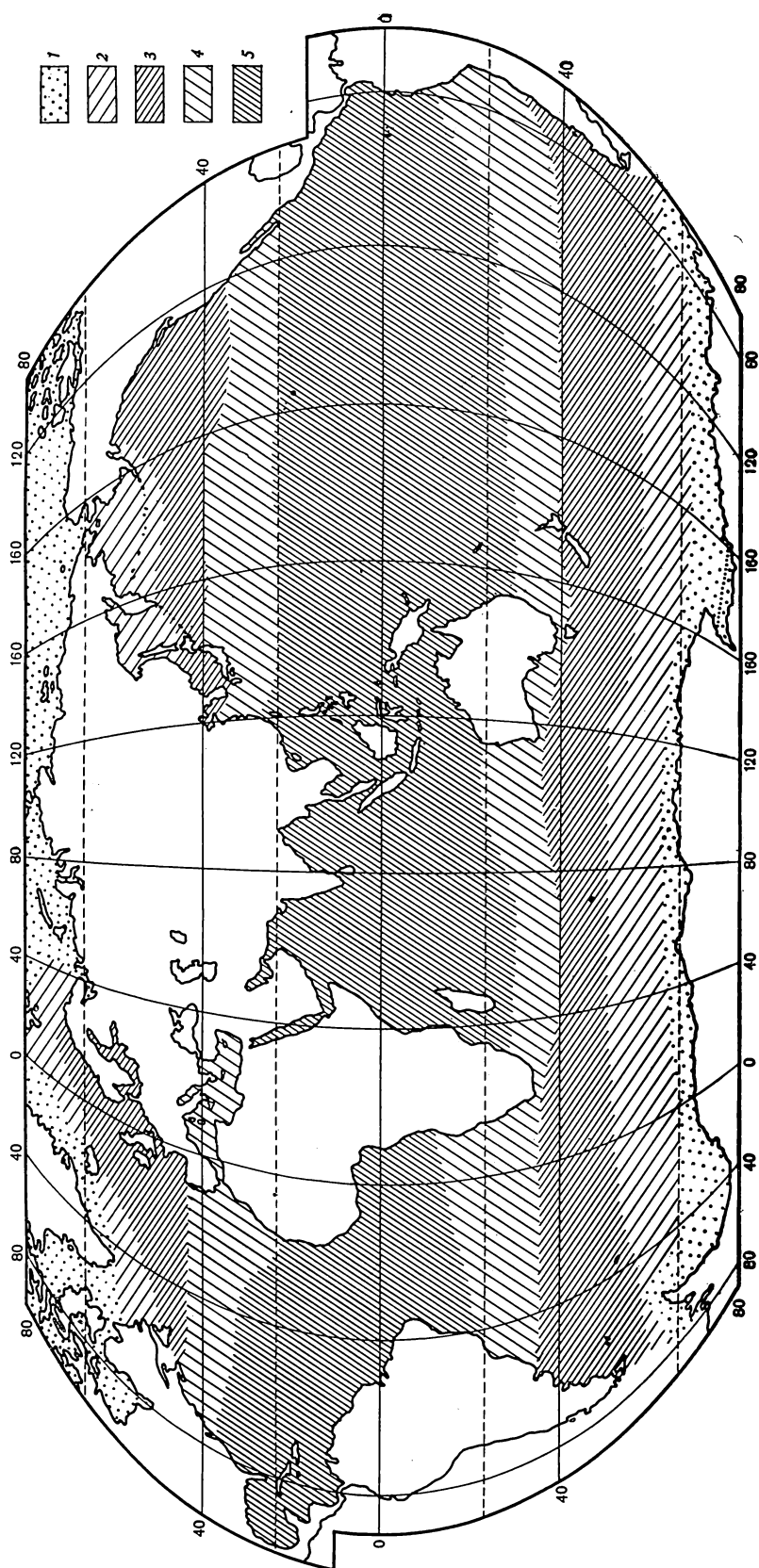


Рис. 17. Схема ихтиогеографического районирования Мирового океана (по распространению нектонных рыб)

Гомологичные районы обозначены одинаково:

1 — арктический и высокоарктический; 2 — северобореальный и южноарктический; 3 — южнобореальный и южный; 4 — северный и южный субтропический; 5 — тропический (по Парину, 1968)

§ 2. СТРУКТУРА АРЕАЛОВ ДОННЫХ ЖИВОТНЫХ И РОЛЬ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЛИЧИНОК В ФОРМИРОВАНИИ АРЕАЛА

2.1. Понятие «ареал» в применении к морскому бентосу

Качественные (биологические) и количественные (типологические) ареалы морских организмов служат, согласно Л. А. Зенкевичу (1951), основным объектом биogeографии моря. Отечественная морская биологическая литература широко оперирует понятиями «ареал», «типы ареалов», но в подавляющем большинстве случаев никак не оговаривается, что именно подразумевают авторы, говоря об «ареале», из чего следует, что «ареал» воспринимается как нечто банальное и само собой разумеющееся. Н. В. Парин (1968), давший схему типов и анализ структуры ареалов эпипелагических рыб Мирового океана, говоря об ареале, ограничился высказыванием, что «при анализе географического распространения того или иного вида рыб за границы его ареала обычно принимается линия, соединяющая крайние известные точки нахождения этого вида», и воспроизводит концепцию С. Экмана (Ekman, 1953) о наличии двух областей в составе ареала морских организмов: «области размножения» и «стерильной области выселения». К. В. Беклемишев (1969, с. 102) дает развернутое определение ареала в пелагической среде обитания как области распространения независимых и зависимых популяций вида. При этом указывается, что вид заселяет ареал не сплошь, а имеется „кружево ареала“, сильно изменчивое во времени ввиду большой подвижности водной среды обитания. К. В. Беклемишев приходит к выводу, что в ареалы видов морского и океанического планктона стерильные области выселения включать не следует. В отличие от этого В. П. Семенов (1972, 1973а), проводя типизацию ареалов морских донных беспозвоночных, не уточняет, что именно он понимает под термином «ареал» морских организмов.

В современной отечественной литературе есть еще два четких определения понятия «ареал». Применительно к растениям А. И. Толмачев (1962) определяет «ареал» следующим образом: «ареал» — это часть земной поверхности (или акватории), в пределах которой встречается данный вид или группа растений. Ареал вида объединяет все конкретные местонахождения его, т. е. все точки земной поверхности, где этот вид найден. Степень заселенности ареала особями вида может быть весьма различной. Она зависит от приуроченности вида к определенным типам местообитания, повторяющимся в пределах ареала с различной частотой, от массовости произрастания вида на отвечающих его требованиям местообитаниях, от обычности вида, т. е. от того, как часто мы фактически встречаем его при наличии подходящих для него условий.

Ареалов, сплошь заселенных тем или иным видом, в природе не существует. Вид присутствует в пределах своего ареала на соответствующих его экологическим свойствам местообитаниях, бывающих как очень обычными, так и повторяющимися лишь изредка. При этом вид не обязательно встречается на каждом подходящем участке, одни виды попадают на нас при наличии подходящих для них условий практически повсеместно, другие — от случая к случаю. В разных частях ареала, кроме того, «поведение» вида в отношении его встречаемости на подходящих местообитаниях может быть различным.

Более краткое, но практически аналогичное определение ареала дано для животных О. Л. Крыжановским и Я. И. Старобогатовым (1974). Ареалом называется совокупность территорий или акваторий, занятая популяциями данного вида. Если речь идет о распространении родов, семейств и других

высших таксонов, то их ареал занят популяциями видов, составляющих обсуждаемый таксон; можно говорить и об ареалах внутривидовых категорий.

Таким образом для морских видов за «ареал» можно принять совокупность всех акваторий Мирового океана, в пределах которых они встречаются, при этом они могут быть распределены в данных районах в тех местообитаниях, которые соответствуют экологическим свойствам данных видов.

Из этого следует, что для морского бентоса, учитывая связь его распространения с твердым дном (субстратом — аналогом почвы), практически дословно подходит определение «ареала», данное А. И. Толмачевым (1962) для растений. Единственная поправка — это замена слов «массовость произрастания» на слова «плотность популяции».

Экологическая неоднородность ареалов морского бентоса — неравномерность распределения морских донных беспозвоночных по площади своих ареалов. Для всей совокупности морских донных беспозвоночных (морского бентоса в целом) характерно многообразие форм неоднородности распределения отдельных видов по площади ареалов. Самые известные формы неоднородности — это многообразные случаи мозаичного распределения отдельных донных видов.

Такие формы неоднородности распределения бентоса Мирового океана детально описаны для многих районов шельфа, батиали и абиссали (Зенкевич, 1947, 1951, 1963; Кузнецов, 1970, 1975; Thorson, 1957, 1965). Здесь будут рассмотрены те формы неоднородности распределения, которые обычно остаются вне поля зрения исследователей бентоса, хотя все эти формы довольно обычны и имеют существенное экологическое значение.

Одна из самых обычных форм такой неоднородности — раздельное обитание взрослых особей и молоди вида в различных экологических зонах ареала: на различных уровнях побережья, на различных глубинах, грунтах, субстратах, в различных биотопах и сообществах. Это хорошо изучено на примере камчатского краба и других видов промысловых десятиногих раков, совершающих миграции для размножения и питания (Виноградов, 1941; Иванов, 1955). В качестве других примеров можно указать на обычную мидию *Mytilus edulis* европейских вод, для которой свойственно «первичное» и «вторичное» оседание, уводящее ее самую раннюю молодь от биотопов, занятых массовыми поселениями взрослых особей (Mileikovsky, 1974), морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* побережья Хоккайдо (Kawamura, 1973), обычных обитателей морской литорали и сублиторали многощетинковых червей *Nereis virens* на побережье Англии (Bass, Brafield, 1972) и *N. diversicolor* в прибрежье Италии (Cognetti-Variale, 1973), брюхоногого моллюска «морского блюдечка» *Acmaea testudinalis* на побережье Восточного Мурмана (Матвеева, 1955) и многих других.

Бокоплав *Ampelisca abdita* на песчаной литорали в бухтах Атлантического побережья США, образует массовые поселения и за счет своей жизнедеятельности (питания, строительства трубок) меняет здесь физические условия среды таким образом, что они становятся неблагоприятными для существования в них молоди вида. Во время размножения многие особи из таких скоплений покидают свои трубки и плавают в планктоне («роются»), после чего самки с яйцами оседают на субстрат за пределами данных скоплений на неизменных их деятельностных участках литорали (Mills, 1971). В результате возникает пространственное расхождение «ареалов» взрослых и молоди и снижается уровень внутривидовой конкуренции.

Для растительноядной гастроподы *Lottia gigantea* с верхнего горизонта литорали побережья Калифорнии характерно наличие «территориального поведения» крупных взрослых особей, защищающих «свои» участки дна размером 300—900 см² от других фитофагов, включая и других особей собственного вида. Крупные особи *L. gigantea* занимают самые благоприятные

для вида в биотопическом отношении ровные участки дна и не допускают туда молодь своего вида, обитающую в менее благоприятных условиях. На оптимальные участки, занятые крупными особями вида, молодь *L. gigantea* может проникнуть лишь в случае искусственного удаления «хозяев» этих участков (Stimpson, 1973).

Любопытно отметить, что расхождение по разным горизонтам «ареала», подобно тому как это наблюдается у различных возрастных стадий одних и тех же видов, может быть и у разных видов одного сообщества. Такая картина наблюдалась, например, в олигомикстном биоценозе на песчаной литорали Северной Каролины (Атлантическое побережье США) у шести доминирующих в нем видов (двух видов бокоплавов, одного вида двустворчатых моллюсков, двух видов многощетинковых червей и одного вида равноногих ракообразных), совместно составляющих 97% общей численности донного сообщества (Dexter, 1969).

Столь же обычно для донных видов различное распределение особей разного пола, разных возрастных и размерных групп. В качестве примеров можно привести упоминавшиеся выше виды: камчатского краба *Paralithodes camtschatica*, *S. intermedius*, *N. virens* и промысловую креветку *Pandalus borealis* (Poulsen, 1970—1973; и др.).

Довольно обычной формой неоднородности распределения является наличие у вида обособленных локальных популяций, которые, существуя в контрастных условиях, не имеют непосредственного контакта друг с другом даже в случае территориальной близости своих местообитаний. Например, улитка «морское блюдечко» *Actaea scabra* в одном из участков на побережье Калифорнии образовала две отдельные популяции в верхней и нижней зонах литорали, особи которых, благодаря наличию у них «хоминга», не мигрировали из одной зоны в другую (Sutherland, 1970). На побережье Уэльса наблюдались отдельные популяции литоральной гастроподы *Littorina littorea* в эстуариях, защищенных песчаными дюнами от волн, и на открытом скалистом побережье (Fish, 1972).

У видов с пелагическим развитием контакт между такими экологически разобщенными донными популяциями взрослых животных осуществляется за счет переноса течениями их пелагической молоди, в результате которого молодь, отрожденная одними популяциями вида, может осесть в местах, занятых другими его популяциями. Такое явление «местного переноса» личинок донных беспозвоночных течениями в пределах шельфовых вод, особенно в прибрежьях, очень обычно для морского шельфового бентоса в целом (Милейковский, 1973а).

Еще одной довольно обычной формой неоднородности распределения видов в пределах своих ареалов является образование ими постоянных или временных массовых скоплений в каких-то ограниченных по площади участках ареала при одновременной крайней малочисленности в сопредельных частях ареала. Такие скопления образуются неподвижными и малоподвижными видами (пример, устричные и мидиевые банки и скопления других промысловых видов двустворчатых моллюсков) и свободноподвижными видами, такими, как некоторые офиуры, плоские и иные морские ежи, морские лилии, голотурии, морские звезды, крабы, брюхоногие моллюски, у которых эти скопления играют важную экологическую роль в процессах питания (фильтрации и седиментации), дыхания, размножения, защиты от хищников, предохранения от обсыхания и от гибели в результате перегрева на тропической литорали и для других биологических функций этих видов.

У многих видов, не образующих массовых скоплений, тем не менее может наблюдаться чередование значительных скоплений особей и разреженности, например, у морских ежей *Dendroaster excentricus* на северной части тихоокеанского побережья США (Birkeland, Chia, 1971) и *Strongylocentrotus*

droebachiensis в южной части атлантического побережья Канады (Mann, Breen, 1972).

Если возникают массовые поселения неподвижных или малоподвижных фильтраторов (сестонофагов), например устриц и мидий на скалистых грунтах, или седиментаторов (например, многощетинковых червей *Polydora ciliata* на плотных песчаных субстратах), они могут создать обширные участки илистых грунтов, благодаря накоплению в пределах поселений массы слизистых фекалий и псевдофекалий (Arakawa, 1970; Morton, 1974; Daro, Polk, 1973). В ряде случаев это ведет к образованию условий для вселения сюда некоторых видов — обитателей илов, и, соответственно, к возникновению пятнистости в их распределении. В других случаях возникновение массового скопления одного вида может вызвать гибель в этом месте всей остальной донной фауны (как например, при развитии весенне-раннелетней массовой генерации *P. ciliata* у побережья Бельгии (Daro, Polk, 1973). Массовые скопления отдельных видов донных беспозвоночных могут изменять субстрат и по-иному. Например, трубки многих генераций многощетинковых червей *Sabellaria alveolata*, переплетаясь и обрастая друг друга, иногда образуют целые «сабелляриевые рифы» со своей специальной фауной (Wilson, 1971, 1974; Gruet, 1971, 1972), а «ковер» из трубок бокоплава *Ampelisca abdita* усиливает волновую эрозию песчаной литорали (Mills, 1971).

У свободноподвижных видов существуют различные механизмы для активного поддержания структуры массовых скоплений. Например, на южном побережье Англии, где в сублиторали на глубине 15 м офиура *Ophiothrix fragilis* распределена пятнисто (при сходных внешних условиях в одних участках дна образует скопления плотностью в 1000—2000 экз/м³, а на соседних участках отсутствует), отдельные особи, взятые из скоплений и посаженные на некотором расстоянии (порядка 20 см) от него на участки дна, свободные от офиур, очень быстро начинали ползти со значительной скоростью и не прекращали своего движения, пока не входили в контакт с другими особями своего вида и не присоединялись таким образом к скоплению вновь (Broom, 1975).

Характер распределения по площади ареалов (и, в частности, степень его однородности или неоднородности) у морских донных беспозвоночных зависит от многообразных биологических и экологических причин и определяется и контролируется многообразными факторами. Например, в пределах территории, занятой одной и той же популяцией, особи могут: 1) остро конкурировать друг с другом из-за места (общеизвестно для литоральных усоногих раков, мшанок, многощетинковых червей — серпулид и других форм); 2) взаимно ограничивать размещение друг друга в пространстве благодаря территориальному поведению (уже упоминавшаяся *Lottia gigantea*, а также бокоплав *Erichtonius braziliensis* и другие формы); 3) совместно использовать одну и ту же территорию как пастбище, постоянно обитая в разных ее точках и перемещаясь по ней по замкнутым путям с обязательным возвращением благодаря «хомуингу» в свои микробиотопы, что очень обычно среди литоральных брюхоногих моллюсков «морских блюдечек» паттеллид и акмеид, сифонарий, трохид и литторин.

Многим донным видам свойственно образование агрегаций особей, например, такие агрегации отмечены у ряда видов губок, морских перьев, многощетинковых червей, двустворчатых моллюсков, мшанок и офиур. Свойство образовывать агрегации, а также размеры, плотность и форма агрегаций связаны с наличием определенных типов личиночного развития, биологией размножения, избирательностью и стайным поведением личинок при оседании и другими особенностями биологии видов.

Бедующие биотические факторы, определяющие распределение особей в пределах одновидового или смешанного поселения, — это чаще всего внутри

и межвидовая конкуренция за субстрат и пищу и ограничивающее влияние хищников. Для видов-эпибионтов важнейшим фактором, обуславливающим их распределение, служит распределение макробентических видов — «носителей» (губок, крупных двустворчатых моллюсков и других), образующих основу ассоциаций — эпибиозов.

Биотические факторы, как правило, выступают в сочетании с разнообразными абиотическими факторами. Например, верхняя граница распространения голотурии *Cuscutaria pseudocurata* на литорали побережья Калифорнии обусловлена продолжительностью периода обсыхания в отлив, а нижняя (на нуле глубин) — выеданием морскими звездами (Rutherford, 1973). Брюхоногий моллюск *Terebra gouldi* в сублиторали о-ва Оаху (Гавайские острова) живет лишь там, где присутствует ее единственный пищевой объект — кишечнодышащая *Ptychodera flava*; на литораль она не выходит, так как ее распространение вверх ограничено каким-то комплексом экологических факторов, очевидно, и абиотических и биотических (Miller, Groker, 1972).

На восточном побережье США в районе мыса Хаттерас шельф и склон прорезаны идущим на глубину подводным каньоном. Большинство видов макробентоса эпифауны, обычных на шельфе и склоне и к северу и к югу от каньона, в самом каньоне или отсутствуют или очень малочисленны, так как преобладающие здесь условия (оползни, мутьевые потоки, иной состав осадков и т. д.) оказываются для них неблагоприятными (Rowe, 1971a). Таким образом возникает «разрыв» в распределении таких видов.

Распределение вида по площади ареала может меняться из-за миграций — сезонных, репродуктивных, кормовых (нагульных) и др. Такие миграции у морских донных беспозвоночных широко распространены и хорошо изучены. Достаточно назвать в качестве примеров камчатского краба *Paralithodes camtschatica*, у которого есть сложная система нагульных и репродуктивных сезонных миграций в пределах Берингова моря и прилежащих частей северо-западной части Тихого океана (Marukawa, 1933; Виноградов, 1941, 1945 и мн. др.), а также прибрежных брюхоногих моллюсков семейства Littorinidae, совершающих вертикальные миграции.

2. 2. Связь между распределением морских донных беспозвоночных и особенностями их размножения и развития личинок

Наличие у донных видов того или иного типа развития личинок в существенной мере определяет, какова их «репродуктивная стратегия», т. е. каковы способы воспроизводства популяций и поддержания, а также и расширения ареалов. Самое кардинальное отличие «репродуктивной стратегии» видов с пелагическим развитием заключается в том, что их молодь перед тем, как пополнить донные популяции родительских видов, проводит сначала какое-то время в толще воды в составе планктона и гипонейстона. У всех остальных видов, размножающихся без стадии пелагической личинки или бесполом путем, молодь сразу же попадает на субстрат, поступая уже при рождении в состав исходной экологической группировки — бентоса (Mileikovskiy, 1972).

У видов с пелагическим развитием при размножении на первое место выходит расселительная функция за счет разноса молоди течениями, а у видов с иными типами развития — функция поддержания народившейся молодью стабильности уже существующих популяций вида и занимаемого ими ареала. В итоге у видов с пелагическим развитием оказываются не только значительно большие флуктуации численности, биомассы и возрастной структуры донных популяций, но и меньшая стабильность распределения

популяций в пределах ареалов и самой формы видовых ареалов, границы которых менее устойчивы, чем у видов с другими типами развития. В то же время виды с пелагическим развитием гораздо быстрее восстанавливают сильно пострадавшие или погибшие местные популяции, а также быстрее осваивают все свободные биотопы, пригодные для жизни данных видов, те свободные биотопы, которые находятся в «пределах досягаемости» для разносимых течениями личинок.

Так как условия существования донных видов в Мировом океане очень разнообразны, а биотические отношения видов друг с другом и связи со средой очень сложны, в способах воспроизводства популяций этих видов зачастую наблюдаются самые необычные комбинации свойств, направленные на сбалансирование тенденций к «расселению» и «стабилизации». Это обеспечивает преимущества как расселения, так и стабилизации и позволяет избегать излишней «однобокости» репродуктивной стратегии.

Хорошим примером могут быть приводимые Станчиком (Stančyk, 1974) данные о репродуктивной стратегии трех обычных видов офиур в эстуариях на побережье Флориды, в которых наблюдаются сильные колебания солености как от года к году, так и от места к месту. В одних и тех же условиях нестабильной среды три вида офиур выработали различную репродуктивную стратегию для сохранения популяций и их «ареалов» в эстуарии.

У *Ophiothrix angulata* продолжительность «нормального» планктотрофного пелагического развития личинок близка к средней для морских донных беспозвоночных. Нерест круглогодичный, но каждая особь размножается лишь в определенный сезон. Пелагические личинки хорошо обеспечивают виду дисперсию (расселение), занятие новых биотопов и образование в них новых популяций, а также восстановление пострадавших или погибших популяций за счет заселения их биотопов новыми генерациями личинок. Это определяет выживание и сохранность вида в данной эстуарии. Но продолжительность жизни взрослых донных особей мала, и они плохо переносят флуктуации экзогенных факторов среды.

У *Ophiophragmus filograneus* развитие идет, очевидно, по демерсальному типу. Так же, как и у предыдущего вида, нерест круглогодичен, у каждой отдельной особи есть лишь один нерестовый сезон. Продолжительность жизни взрослых особей мала, но им свойственна значительная выносливость к колебаниям факторов среды. Стабильное существование данного вида в эстуарии обуславливается отсутствием способности к широкой дисперсии (нет разноса пелагических личинок) и высоким уровнем выживания взрослых особей и донной молодежи, толерантных к флуктуациям большинства факторов среды.

И, наконец, *Ophioderma brevispinum* при развитии проходит непродолжительную лецитотрофную пелагическую личиночную стадию — «вителлярию». Продолжительность жизни взрослых офиур этого вида большая, и они очень выносливы к колебаниям факторов среды. Сезон нереста у популяции в целом короткий, но каждая особь нерестится ежегодно несколько лет подряд. Существование вида в эстуарии обуславливается комбинацией высокого уровня выживания взрослых особей и некоторой способности к расселению вителлярий. Личинки вследствие кратковременности существования в планктоне и лецитотрофности избегают многих вредных последствий колебаний факторов среды, которых не могут избежать планктотрофные личинки *O. angulata*, значительно дольше живущие в планктоне.

Как видно из этого примера, в «репродуктивной стратегии» отдельных донных видов тесно переплетены самые разнообразные черты не только экологии размножения и развития этих видов, но и их общей экологии.

Картина «репродуктивной стратегии» донных беспозвоночных очень многообразна. У видов с пелагическим развитием, наряду с приспособле-

ниями для разноса личинок течениями, оказываются столь же многообразными приспособления для обеспечения оседания личинок на подходящих субстратах, в пределах биотопов, пригодных для существования родительских видов, в непосредственной близости от своих родительских особей или прямо на них, в условиях, обеспечивающих максимальное выживание осевшей молодежи.

У видов без пелагического развития отсутствие разноса личинок течениями часто компенсируется какими-либо иными формами разноса, обеспечивающими расселение и расширение ареалов. Это может быть разнос роящихся особей (причем не только у многощетинковых червей, но и у других беспозвоночных, например, бокоплавов и брюхоногих моллюсков), разнос взрослых особей со зрелой молодью, разнос взрослых и молодежи на плавнике, разнос непелагической молодежи, обладающей приспособлениями для парения в толще воды и т. д.

В заключение следует особо остановиться на случаях, когда пелагические личинки каких-либо донных видов в результате разноса течениями попадают за пределы «зоны размножения» вида в «стерильные области выселения», по терминологии С. Экмана. В. Н. Семенов (1972) считает, что для большинства видов с пелагическим развитием можно выделить две неравноценные стерильные области выселения: 1) область выселения взрослых особей и 2) область выселения планктонных личинок. Область выселения взрослых особей может образоваться в основном либо из-за оседания пелагических личинок и развития их во взрослых особей за пределами области размножения вида, либо за счет миграций подвижных взрослых особей. Определения области выселения планктонных личинок В. Н. Семенов не дает, вероятно, он имеет в виду встречаемость личинок в районах, сильно удаленных от мест, где живет способная к размножению донная популяция вида.

Стерильные области выселения планктонных личинок, по мнению В. Н. Семенова, не должны включаться в ареал вида, так же как и крайние места нахождения только неполовозрелых особей.

Эти положения В. Н. Семенова нельзя признать верными. Прежде всего, нет смысла делить «стерильную область» выселения на две «подобласти». Если в первой из них донные особи, развившиеся или из осевших личинок или попавшие сюда за счет миграций, достигают половозрелости, то это уже не область выселения, а область размножения. Аналогично — если во второй пелагические личинки оседают и превращаются во взрослых особей, пусть хотя бы неполовозрелых, то это уже «подобласть» выселения непелагических личинок, а взрослых особей. Лучше, как и раньше, говорить о единой «стерильной области выселения», по С. Экману, понимая под ней ту часть ареала донных видов, где встречаются взрослые особи, способные жить, но не способные размножаться. Иначе говоря, «стерильная область выселения» морского донного вида — это та часть его ареала, где вид представлен не способными к размножению популяциями, а стерильными «псевдопопуляциями», пополняющимися только за счет притока особей извне. В случае видов с пелагическим развитием это осуществляется чаще всего за счет приноса течениями пелагических личинок из «области размножения» этих видов. Такие псевдопопуляции морских донных беспозвоночных с пелагическим развитием — широко распространенное в океане явление. Хорошо известны и псевдопопуляции, возникающие в чуждых для вида глубинных зонах. Например, в батии и абиссали есть псевдопопуляции шельфовых видов, в нижней сублиторали — псевдопопуляции литоральных видов. Существуют псевдопопуляции и в чуждых для вида экологических зонах и географических районах в пределах одних и тех же глубинных диапазонов (Милейковский, 1973а).

Псевдопопуляции позволяют донным видам лучше использовать кормовые ресурсы всей акватории, ослабить опасность перенаселения в основной части ареала и обеспечить форпост (генетический материал) для завоевания новых биотопов и расширения «области размножения» вида в том случае, если условия изменятся в благоприятную сторону. Образование псевдопопуляций у видов с пелагическим развитием за счет выноса личинок за пределы области размножения служит дополнением к обычному расселению с помощью разноса личинок течениями.

§ 3. ДОННАЯ ФАУНА ШЕЛЬФА И МАТЕРИКОВОГО СКЛОНА

Районирование бентали отражает неравномерное распределение организмов на дне океанов и морей. В этом разделе будут рассмотрены вопросы фаунистического районирования, при котором учитывается неоднородность качественного состава населения, т. е. наличие или отсутствие в каждом районе животных той или иной систематической принадлежности, и сопоставляется число таксонов каждого ранга. Соотношение организмов по численности, биомассе или другим показателям во внимание не принимается.

Поскольку шельфы и склоны простираются на всех широтах и охватывают значительный перепад глубин, на них проявляются особенности смены фаун, связанные как с климатической зональностью, так и с изменениями условий жизни с глубиной. Поэтому шельфы и склоны служат естественным полигоном для решения многих проблем морской зоогеографии. Самыми актуальными из таких проблем на современном этапе исследований можно считать следующие: 1) выяснение факторов, от которых зависят фаунистические границы; 2) разработка и совершенствование методик районирования; 3) выявление сходства и различий районирования бентали на разной глубине.

3.1. Факторы, определяющие распространение видов

В бентали удается наблюдать зависимость границ распространения видов от комплекса факторов, среди которых можно выделить следующие три группы: 1) физические и химические свойства воды; 2) характер донных отложений; 3) биологическая продуктивность (кормность) района.

К первой группе факторов относятся характеристики, которые определяют водную массу в смысле, принятом А. Д. Добровольским (1964). Особенности распространения донных видов в зависимости от солевого состава вод проявляются главным образом в морях закрытого типа (Зенкевич, 1947а, 1951), как, например, в Балтийском море или в системе морей Средиземное — Мраморное — Черное — Азовское, где изменения солёности выступают особенно отчетливо и донные виды наглядно демонстрируют приуроченность к определенным грациям солёности. В открытых морях и у океанских побережий опреснение или осолонение вод также безусловно играет роль отсекающего фактора при отборе видов, населяющих каждый участок шельфа. Однако в масштабе океанских бассейнов значение этого фактора при отборе становится заметным лишь в историческом плане, например, в Северном Ледовитом океане, где многовековые колебания солёности привели к существенному обеднению современной фауны.

Значительные отклонения газового режима от нормы создают неблагоприятные условия для зообентоса, но, как правило, они носят локальный характер и становятся зоогеографическими преградами лишь в тех случаях, когда охватывают большие пространства и существуют постоянно. Таковы, например, слой кислородного минимума в Аляскинском заливе и заморные явления в районах подъема глубинных вод.

Из всех характеристик водной массы ведущую роль в распространении донных видов играет температура. Зависимость ареалов морских организмов от температуры в наиболее схематичной общей форме показана Хатчинсом (Hutchins, 1947) на примере массовых, лучше всего изученных литоральных видов северного полушария: северные и южные границы ареалов видов зависят от минимальной и максимальной температуры, пригодной для жизни и размножения каждого вида и лимитируются зимними и летними минимумами и максимумами. Схема Хатчинса ярче других объясняет существование поясной климатической зональности распространения донных видов. Эта схема составлена, однако, по изотермам воздушных масс. В океане же климатические условия выражаются через температурные характеристики водных масс. Характерный набор водных масс по вертикали составляет «структуру вод» или «гидрологическую структуру» (Степанов, 1962).

В верхних горизонтах бентали наблюдается соответствие распространения видов и распределения водных масс (Нейман, 1961; Golikov, Scarlato, 1968; Семенов, 1972), а поскольку на границах гидрологических структур (во фронтальных зонах) сменяется целый набор водных масс по вертикали, то здесь возникает сгущение границ ареалов видов, и границы структур совпадают с биогеографическими границами (Зезина, 1970, 1976; Семенов, 1974).

Распространение некоторых видов территориально полностью соответствует распространению вод определенной структуры. Таков ареал двусторчатого моллюска *Macoma calcaria*, который живет на шельфе Полярного бассейна и северных частей Атлантического и Тихого океанов. В Тихом океане южные границы ареала совпадают с южными границами субарктических вод, включая Иокотамское холодное пятно (Mukai, 1973) и побережье Британской Колумбии (Dunnill, Ellis, 1969), где эти воды заметно трансформированы.

Наряду со столь обширными ареалами есть ареалы меньших размеров. Например, плоский морской еж *Echinorachnius parma* имеет в Тихом океане сходную с *M. calcaria* южную границу распространения, а на севере не проникает за летнюю изотерму 8°. Встречаясь на глубинах 2—500 м, в основном он живет на глубине 10—50 (100) м на участках дна, омываемых тем слоем субполярных вод, который прогревается летом. Можно думать, что ареал *E. parma* ограничен с севера и с юга степенью летнего прогрева вод (недостаточной на севере и чрезмерной на юге). Летний прогрев влияет и на вертикальное распространение *E. parma*. Там, где летний прогрев охватывает только верхние 50 м (как, например, в восточной части Берингова моря), этой же глубиной ограничено и распространение *E. parma*. При большей глубине проникновения прогретых вод (как, например, у южной оконечности Камчатки). *E. parma* проникает глубже. Это пример ареала, существование которого связано с существованием устойчиво повторяющейся сезонной модификации поверхностного слоя. Сходный ареал, по данным Н. Л. Семеновой (1974), имеет *Macoma baltica*. Большая протяженность ареала *M. calcaria* объясняется тем, что этот вид приурочен к водам, лежащим глубже слоя летнего прогрева. Температура этих вод на всем протяжении субполярной структуры меняется слабо (от —1,8 до 7°) и практически не меняется по сезонам.

Приуроченность к определенным водным массам мигрирующих видов бентоса (например, *Paralithodes camtschatica*) на первый взгляд не ясна. Однако исследование годичного цикла миграций камчатского краба (Виноградов Л. Г., 1968) показало, что зимует он в постоянно теплых водах склона, а откармливается и размножается в водах слоя летнего прогрева, где температура достигает 10°. Таким образом, распространение мигриру-

ющих видов также связано с водными массами. Это приводит к общему выводу о том, что ареалы донных животных на шельфе определяются зоной соприкосновения с дном соответствующей водной массы (Виноградов, Нейман, 1965). В пределах этой зоны распределение вида зависит от характера донных отложений, которые определяют кружево ареалов донных видов, аналогичное кружеву ареалов видов наземных.

Немаловажное, но на малых глубинах, по-видимому, подчиненное значение для распространения донных видов имеет продуктивность вод и «кормность» донных отложений. Различия в продуктивности и сбалансированности трофического цикла пелагических сообществ — это следствие различий в типах термогалинной стратификации и вертикальных движений вод. Виды, населяющие шельфы под водами разной гидрологической структуры, должны быть приспособлены не только к температуре этих вод, но и к их продуктивности. Так, в западной части Тихого океана зоогеографическая граница, проходящая в районе Цусимского пролива (Екман, 1935, 1953; Виноградов, 1948; Гурьянова, 1964, 1972), совпадает с границей между областями, различающимися биомассой бентоса (Нейман, 1965), и его трофической структурой (Нейман, 1971). Но в этом районе нельзя однозначно решить, что именно определяет зоогеографическую границу — температура или трофический цикл в пелагиали, от которого зависят условия питания донных животных. Характеристика трофического цикла в пелагиали в качестве фактора, ответственного за смену видового состава бентоса, наиболее отчетливо выступает на примере западного побережья Индостана. Зоогеографическая граница примерно на 10° с. ш. по распространению креветок сем. Penaeidae (Старобогатов, 1972) и моллюсков (Нейман, 1969) совпадает в этом районе с границей между высокопродуктивными водами Аравийского моря и менее продуктивными экваториальными водами. К северу и к югу от этой границы отмечены и существенные различия в обилии и трофической структуре бентоса. Температура вод на протяжении шельфа у западных берегов Индостана практически не меняется. Таким образом, в качестве фактора, ответственного за возникновение зоогеографической границы, здесь выступает продуктивность вод.

Особую роль в распространении донных животных играет фактор происхождения или генетический (исторический) фактор (Гурьянова, 1971). Если все перечисленные ранее факторы определяют условия, необходимые для существования вида, и ограничивают его ареал, то само появление вида в районе с подходящим для него условиями определяется генетическим фактором.

Преобладание автохтонных или аллохтонных, эндемичных или широко распространенных видов в каждом данном районе зависит от наличия или отсутствия в этом районе центра видообразования и степени изоляции данного района от близлежащих центров распространения фауны.

Если в данном районе имеется центр видообразования, то фауна здесь обогащена видами, происходящими из этого центра. Таков тропический шельф западной части Тихого океана, обогащаемый Индо-Малайским центром распространения фауны (Дьяконов, 1950). Таковы дальневосточные моря СССР, где многие группы беспозвоночных, в том числе моллюски (Голиков, 1963) и ракообразные (Гурьянова, 1936; Виноградов, Нейман, 1972), образуют «букеты» близкородственных видов, создающих эндемичную фауну северной части Тихого океана.

Если район отделен от центров распространения фауны биогеографическими преградами, его фауна оказывается обедненной. Такова северная часть Атлантического океана, которая по аналогии условий существования могла бы быть населена теми же видами, что и северная часть Тихого, но отделена от тихоокеанских центров распространения фауны охлажденными

и опресненными водами морей Северного Ледовитого океана и имеет значительно более бедную и менее самобытную фауну (Берг, 1918; Brosch, 1935, 1936). Столь же ярким примером в этом плане является обедненность и слабая обособленность фауны тропического шельфа Центральной Америки со стороны Тихого океана по сравнению с тропическими фаунами Атлантики и Индо-Вестпакифики (Ekman, 1953).

Расположение центра происхождения фауны в каком-либо районе приводит к эндемизму не только видов, но и более высоких таксонов в пределах этого района. Долговременное существование моря Тетис и оставшихся от него центров распространения фауны в тропическом поясе рассматривается как одна из веских причин, определяющих существование многих эндемичных родов и семейств в современном тропическом поясе (Фишер, 1964; Pianka, 1966).

3.2. О принципах районирования бентали

Районирование является одним из самых ответственных этапов биogeографического исследования, поскольку оно закрепляет результаты этого исследования в некоторой завершенной форме, пригодной для сравнения и дальнейшего использования в смежных областях знаний. Поскольку при зоogeографическом районировании применяются различные подходы и от этого зависит сравнимость зоogeографических схем, целесообразно остановиться на некоторых особенностях методики составления этих схем.

Зоogeографическое районирование включает два основных этапа: 1) обнаружение зоogeографических границ для выделения зоogeографических районов; 2) выяснение соотношения или соподчинения выделенных районов. Определение границ и выделение районов ведется в соответствии со сменой тех характеристик, которые выбраны для районирования. Так, при фаунистическом районировании моря границы районов — это места наиболее резкой смены видового состава морских животных (Зенкевич, 1951б).

На первоначальных этапах зоogeографического исследования, когда есть лишь списки видов для отдельных районов, выделенных по физико-географическим или даже политико-административным принципам, сравнение видового состава населения в этих районах служит одной из примитивных форм фаунистического районирования. Выделение районов при таком исследовании искусственно, и основной недостаток подобных схем заключается в том, что границы между выделенными районами могут не соответствовать существующим в природе фаунистическим границам.

При изучении особенностей распространения отдельных систематических групп донных беспозвоночных важно выявить границы, характерные для каждой данной группы животных, а не вести учет находжений по готовым схемам, выполненным для других групп или даже для всей фауны. Сопоставление совпадений или несовпадений границ, выделенных для разных систематических групп, представляет особый интерес и позволяет выявлять специфические факторы, которые остаются незамеченными, если пользоваться готовыми схемами. Естественные зоogeографические районы при районировании по фауне выделяют на основе изучения ареалов, так как фаунистические границы определяются границами ареалов. Удобным приемом для обнаружения первичных зоogeографических районов [α -регионов, по терминологии Семенова (1973б)] служит метод выделения географических элементов фауны по образцу географических элементов флоры в геоботанике (Алехин, 1944). В морской биogeографии этот метод был успешно применен для районирования пелагиали (Беклемишев, 1967б, 1969) и в дальнейшем оказался достаточно эффективным в приложении к бентосу (Зезина, 1970; 1973; Семенов, 1972, 1974).

Географический элемент фауны складывается из видов, имеющих сходный ареал¹. Территория, занятая видами со сходными ареалами, обрисовывается сгущением границ ареалов. Она и есть α -регион. Количество обнаруженных α -регионов находится в некоторой зависимости от количества учтенных видов (Семенов, 1973а), но с увеличением списка видов количество вновь обнаруженных α -регионов уменьшается все быстрее. Это обстоятельство позволяет определить минимальную длину списка видов, необходимого для биогеографического анализа. Выборку можно считать достаточной, когда количество обнаруженных α -регионов очень близко к предельному теоретическому для данного района и для данной классификации. Последняя величина может быть выделена при помощи математической модели связи таксономического и биогеографического планов строения живого покрова (Семенов, 1973б). Такая модель может быть подобрана в классе экспоненциальных функций, имеющих предел, так как количество α -регионов не может быть больше числа видов, а число видов в каждый данный момент истории биоты — величина конечная. Связь «виды — α -регионы» определяется равенством:

$$N_y^* = N_{\infty} [1 - \exp(-ky)], \quad (3.1)$$

где N — количество α -регионов, y — число видов, k — константа. Список видов тем более представительен, чем большее количество групп (высших таксонов) он включает. Если использовать только одну или немного групп, то остается неучтенным все разнообразие ареалов.

Выяснение соотношения или соподчинения выделенных регионов проводится по разным направлениям. В зависимости от выбранного направления фаунистическое районирование дает разные результаты (Беклемишев, Зезина, 1972). Поэтому при составлении схемы важно определить задачи районирования и в соответствии с этим выбрать методику.

Зональное районирование по фауне призвано выявить широтную поясную зональность в распространении видов, определить симметрию выявленных поясов, их гомологию и в конечном счете оценить роль климатического фактора в фаунистическом аспекте биологической структуры океана. При этом имеется в виду не сравнение систематического состава населения в широтных ландшафтных зонах, выделенных по комплексу абиотических и биотических характеристик, а выяснение поясного (зонального) расположения конкретных α -регионов, определяемых ареалами донных видов. Выявление зональной структуры фауны является обычным результатом многих зоогеографических исследований, и эта структура учитывается почти в каждой схеме фаунистического районирования бентали.

В некоторых случаях, концентрируя внимание на выделении широтных фаунистических поясов, авторы намеренно не проводят дальнейшего соподчинения территорий. Примером такого районирования (рис. 18) может служить биогеографическая схема Ж. М. Переса (Pégès, 1961). Строго зональное районирование более характерно для пелагиали (см., например, схему Парина, 1968), где ареалы многих видов обрисовывают циркумглобальные пояса. В бентали ареалы мелководных видов, как правило, занимают лишь часть такого пояса в одном из океанов или даже только у одного из берегов. Это характерно особенно для Тихого океана, где огромные пространства больших глубин непреодолимы в широтном направлении для многих тепловодных донных видов. Объективным показателем циркумглобального поясного расположения α -регионов в бентали служат относительно редкие примеры амфиокеанических, амфибореальных и циркумполярных ареалов донных

¹ Границы ареалов донных видов определяют по крайним точкам нахождения взрослых особей.

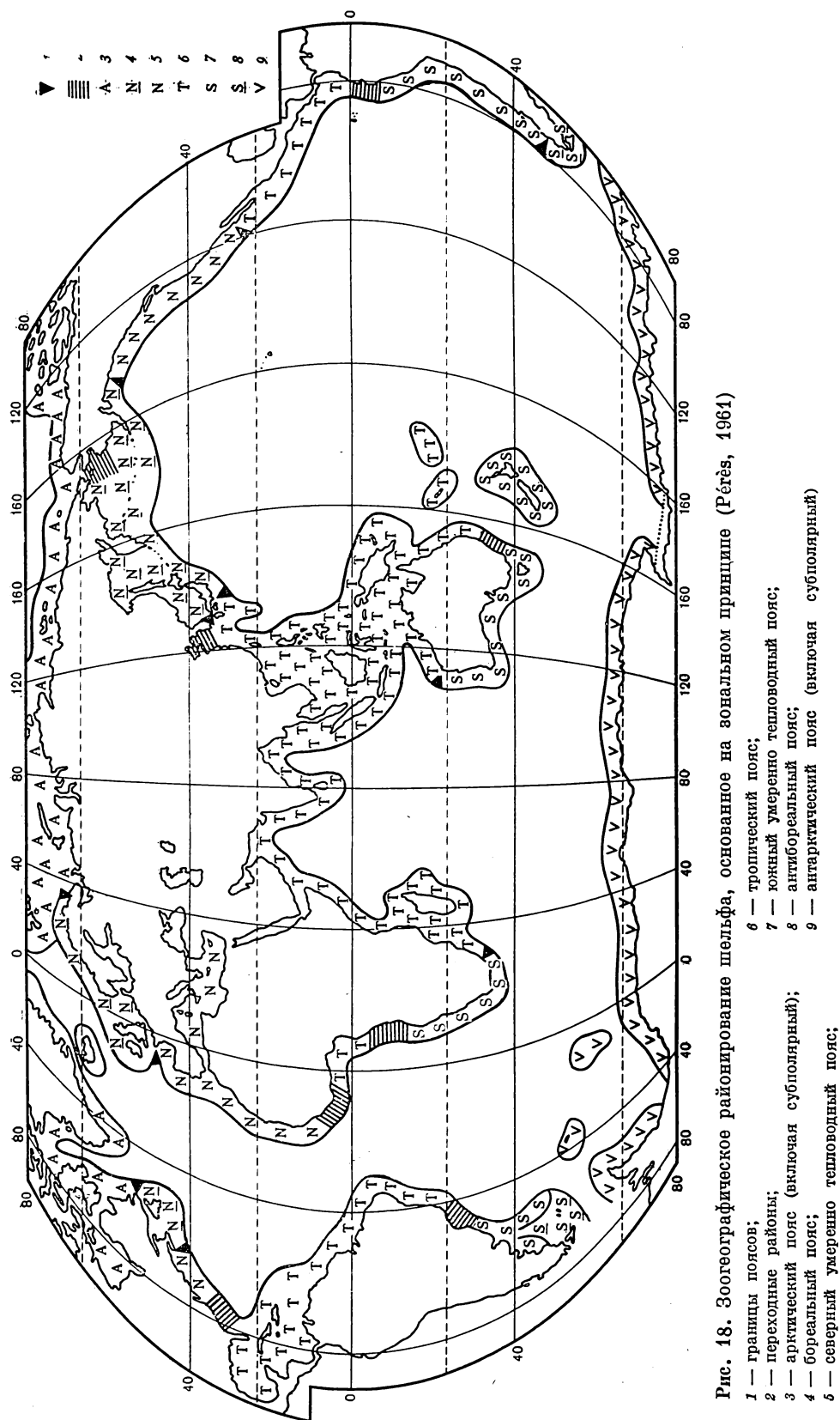


Рис. 18. Зоогеографическое районирование шельфа, основанное на зональном принципе (Рёгёс, 1964)

животных. Вопрос о симметрии и гомологии широтных фаунистических поясов в бентали — один из самых сложных вопросов и рассмотрение его, возможное лишь на основе анализа биполярных ареалов, для наибольшего числа систематических групп бентоса — насущная задача зонального районирования по донной фауне.

Самая распространенная форма зоогеографических схем — схемы с иерархическим соподчинением выделенных территорий, когда мелкие регионы слагаются в крупные, а последние в еще более крупные и т. д. В ряду обычно принятых рангов (округ — провинция — подобласть — область) допускаются пропуски и добавления. При составлении иерархических схем основной проблемой становится отработка методов определения ранга биогеографических регионов. Четче других в настоящее время отработаны два метода: 1) соотнесение ранга региона с систематическим рангом эндемиков; 2) определение ранга границы между регионами на основе статистических оценок сходства или различия фаун по обе стороны от этой границы.

Первый метод положен в основу генетического районирования, которое должно выявить древние центры происхождения морских фаун и пути их расселения. Методика генетического районирования разработана Е. Ф. Гурьяновой (1962, 1964, 1971, 1972) и применена ею в схеме зоогеографического деления материковой отмели Мирового океана, построенной с учетом распространения всех групп донной фауны (рис. 19). Генетическое районирование особенно перспективно при составлении зоогеографических схем по отдельным систематическим группам бентоса, так как открывает возможность привлечения палеонтологических данных по этим группам.

Второй метод иерархического соподчинения — метод статистических оценок — призван выявить различия фаун в определенный момент истории океана и позволяет сравнивать существенность биогеографических преград, изолирующих эти фауны. Статистические оценки в большей или меньшей мере применяются почти во всех схемах районирования. Наиболее принято, например, сопоставление процента эндемиков того или иного систематического ранга в двух сравниваемых районах. Эта характеристика обычно используется как дополнительная при районировании и по зональному, и по генетическому принципам. Наиболее последовательно определение ранга зоогеографических регионов методом статистических оценок было применено Н. Г. Виноградовой (1969б) при районировании абиссали Тихого океана. Позднее этим же методом было выполнено (Зезина, 1971, 1973) районирование шельфа (рис. 20) и склона (рис. 21) по брахиоподам. Стереотипность метода дает возможность сравнивать степень изоляции фаун в одно и то же время на разных глубинах океана.

Примененный в обоих случаях коэффициент общности фаун Престона (Preston, 1962) служит примером весьма удобной статистической оценки. Он выражается величиной $1 - z$, где z входит в состав уравнений:

$$\begin{cases} N = kAz, \\ N_{1+2}^{\frac{1}{z}} = N_1^{\frac{1}{z}} + (N_2)^{\frac{1}{z}}, \end{cases} \quad (3.2)$$

устанавливающих зависимость между величиной территории A и количеством населяющих ее видов N (k — константа), а также между количеством видов, обитающих в одном из двух районов N_1 и N_2 , и общим количеством видов в этих двух районах N_{1+2} . При $1 - z > 0,73$ налицо две случайные выборки из единой фауны. При $1 - z < 0,73$ фауны двух рассматриваемых районов обособлены, и обмен видами между ними затруднен тем больше, чем величина $1 - z$ ближе к нулю. Таким образом, коэффициент Престона служит для решения 2 задач: 1) он позволяет различать, сравниваем ли мы две случайные

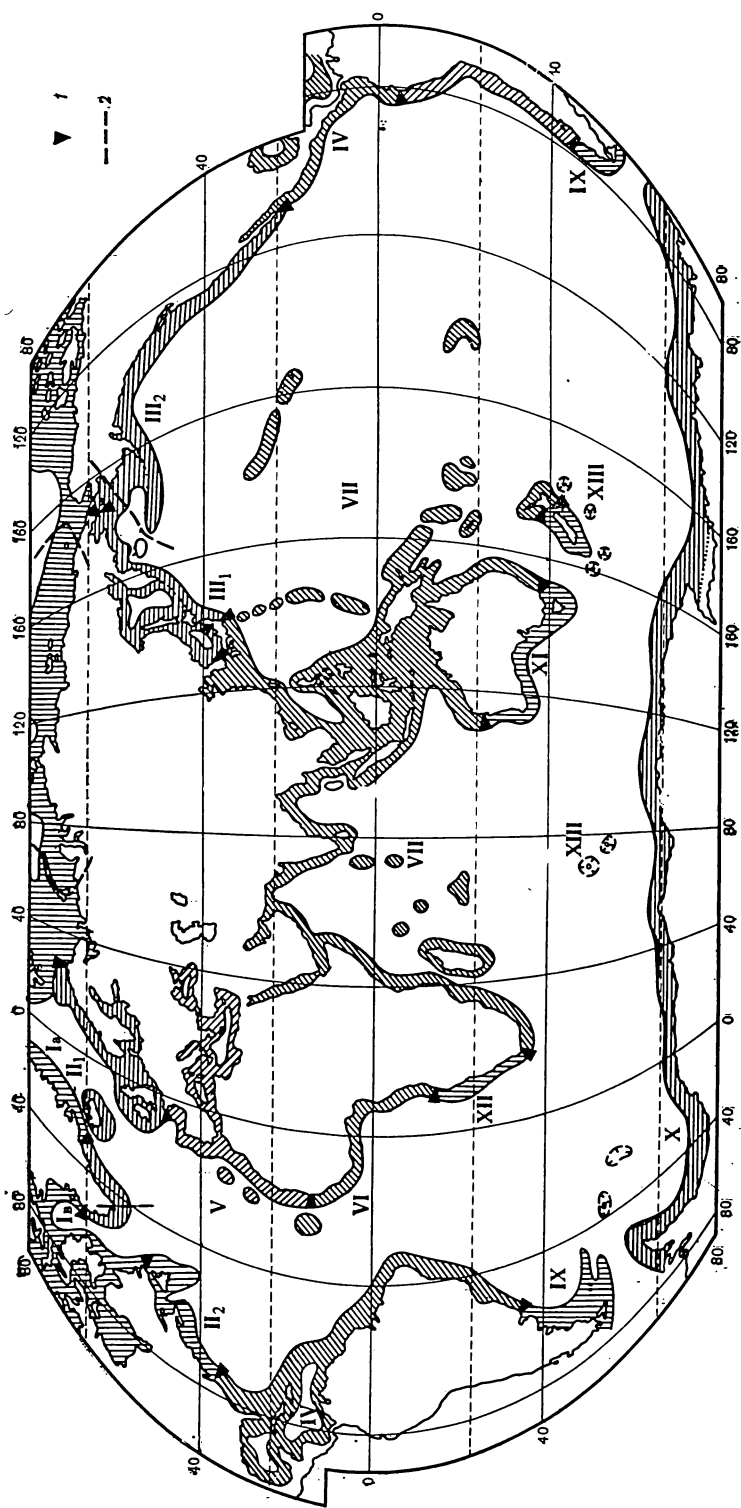


Рис. 19. Зоогеографическое районирование шельфа, основанное на генетическом принципе (Гурьянова, 1964)

I — Арктическая область; Ia — Баренцевоморская провинция; Ib — Сибирская провинция;
 Ia — Чукотско-Американская провинция;
 II — Бореальная Северо-Атлантическая область;
 II₁ — Западно-Европейская подобласть;
 II₂ — Северо-Американская подобласть;
 III — Бореальная Северо-Тихоокеанская область;
 III₁ — Дальневосточная подобласть (Беринговоморская провинция; Охотоморская провинция; Северо-западная Япономорская провинция; Северо-западная Япономорская провинция, Юго-восточная

Япономорская провинция, Курильская провинция);
 III₂ — Оргонская подобласть;
 IV — Тропическая область Центральной и Южной Америки;
 V — Лузитано-средиземноморская фауна Индийско-Западно-Тихоокеанской области;
 VI — Западно-Африканская (или Гвинейская) Тропическая область;
 VII — Индийско-Западно-Тихоокеанская Тропическая область (Индонезийско-Пацифическая);

VIII — Северо-Чилийская область;
 IX — Антарктическая область;
 X — Антарктическая область;
 XI — Южно-Австралийская область (или Тасманская);
 XII — Южно-Африканская область;
 XIII — эндемичные фауны субантарктических островов.

I — границы областей; 2 — границы подобластей и провинций

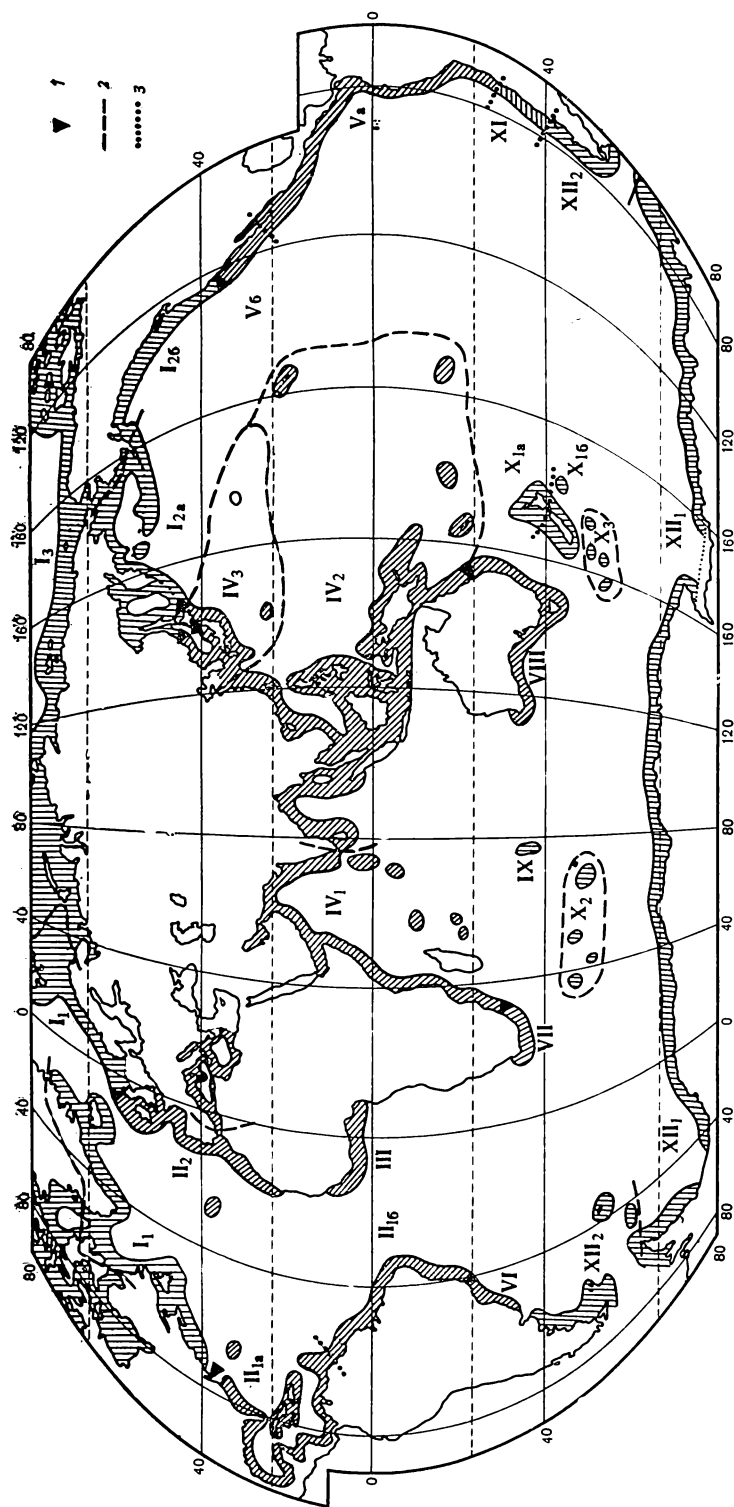


Рис. 20. Зоогеографическое районирование шельфа, основанное на статистической оценке общности видового состава современных брахиопод (Зезина, 1971)

I — Борейно-Арктическая область;
 I₁ — Северо-Атлантическая подобласть;
 I₂ — Северо-Хоккеанская подобласть;
 I_{2a} — Азиатско-Алеутская провинция;
 I_{2b} — Североамериканская провинция;
 I_{2c} — Северная провинция;
 II — Арктическая подобласть;
 II₁ — Атлантическо-Центральноамериканская подобласть;
 II_{1a} — Карибская провинция;
 II_{1b} — Бразильская провинция;
 II_{1c} — Луизиано-Мавританская подобласть;
 II_{1d} — Средиземноморская подобласть;
 III — Западноафриканская область;
 IV — Индо-западнохоккеанская область;

IV₁ — Западноиндоокеанская подобласть;
 IV₂ — Индонезийская подобласть;
 IV₃ — Японская подобласть;
 V — Тихоокеанско-Центральноамериканская область;
 V_a — Центрально-Американская провинция;
 V_b — Калифорнийская провинция;
 V_c — Южнобразильско-Уругвайская область;
 VI — Южноафриканская область;
 VII — Южно-Австралийская область;
 VIII — Ново-Амстердамская область;
 IX — Ново-Амстердамская область;
 X — Новозеландско-Кергеленская область;
 XI — Новозеландская подобласть;
 XI_a — Северо-Новозеландская провинция;
 XI_b — Южно-Новозеландская провинция;

X₂ — Кергеленская подобласть;
 X₃ — Маккуорианская подобласть;
 XI₁ — Чилийский переходный район;
 XII — Антарктическо-Южноамериканская область;
 XII₁ — Антарктическая подобласть;
 XII₂ — Южно-Американская подобласть;
 1 — границы провинций; 2 — границы подобластей;
 3 — границы регионов. Для определения фицента общности фаун (Preston, 1962), принятые при районировании абиссали (Виноградова, 1969): между областями коэффициент общности фаун меньше 0,10; между подобластями от 0,10 до 0,20; между провинциями больше 0,20

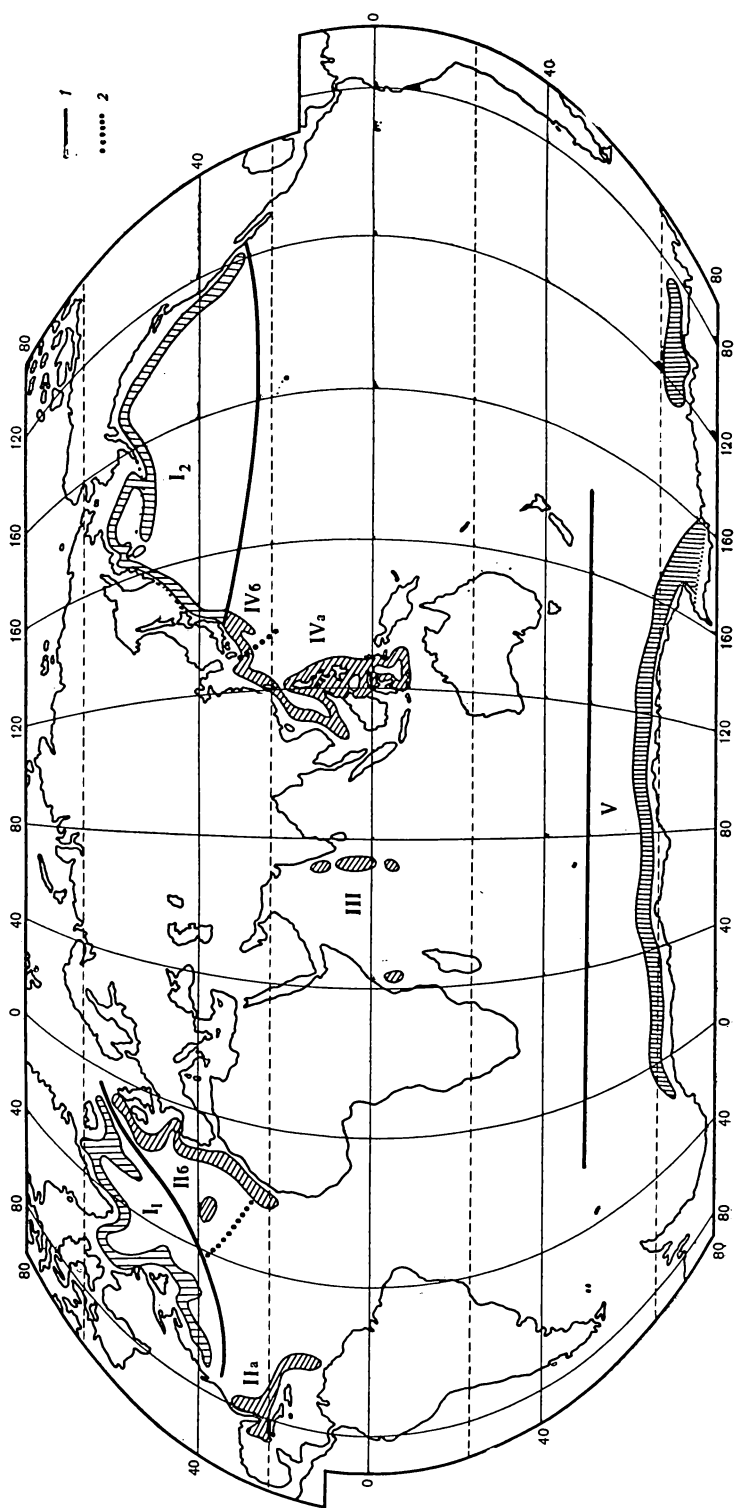


Рис. 24. Зоогеографическое районирование баттали на глубинах 700—2000 м, основанное на статистической оценке общности видового состава современных брахиопод (Зезина, 1973)

- I — Бореальная область;
 I₁ — Североатлантическая подобласть;
 I₂ — Северо-Тихоокеанская подобласть.
 II — Афроазиатская область;
 II_a — Центральноеатлантическая провинция,
 II₆ — Лузитано-Мавританская провинция (переходного характера).
 III — Западно-Индоокеанская область;
 IV — Западно-Тихоокеанская область;
 IV_a — Малайская провинция,
 IV₆ — Японская провинция (переходного характера).
 V — Антарктическая область.
 1 — границы областей, 2 — границы провинций. Критерии для определения ранга региона те же, что и на рис. 20

выборки из единой фауны или фауны двух рассматриваемых районов обобщены; 2) он позволяет сравнивать степень различия фаун, а следовательно, существенность имеющихся между районами фаунистических преград.

Главное правило для работы со статистическими оценками состоит в том, чтобы избегать искусственных и произвольных пороговых значений и градаций, характеризующих биогеографические регионы разного ранга и их фауны, и отыскивать естественные неоднородности в распределении этих значений. Выявление дискретности на фоне непрерывных переходов служит предпосылкой для группирования оценок различия и сходства, а следовательно, для построения естественной иерархии регионов.

3.3. Различия зоогеографического деления бентали на разных глубинах

Все перечисленные факторы, регулирующие распространение донных животных, действуют на всех горизонтах шельфа и склона, от литорали до нижней батиды. Но на разных глубинах от уреза воды до основания материкового склона их относительная роль меняется. Основная причина этих изменений заключается в том, что с увеличением глубины уменьшаются различия физических характеристик водных масс. При этом широтная зональность, ослабевая с глубиной в отношении различий температуры, по различиям продуктивности вод прослеживается вплоть до максимальных глубин океана, так как снабжение глубоководного бентоса пищевыми ресурсами зависит от продуктивности поверхностных слоев океана (Соколова, 1969; Филатова, 1969).

По мере увеличения глубин и удаления от берега более явной становится роль циркумконтинентальной зональности осадкообразования (Безруков, 1964), которая связана с поступлением на дно и накоплением в осадках органического вещества. Таким образом, при ослаблении с глубиной влияния температуры сильнее проявляется фактор трофический, который на абиссальных глубинах приобретает первостепенное значение и становится фактором, лимитирующим распространение донных видов (Соколова, 1959, 1969; Sokolova, 1972; Виноградова, 1969б, Беляев и др., 1973).

В настоящее время нет возможности сопоставить последовательный ряд схем зоогеографического районирования бентали на разных горизонтах, выполненных единой методикой с учетом всей донной фауны. Если для шельфа уже имеются глобальные схемы, построенные при помощи разных методов как для всей фауны, так и для отдельных систематических групп бентоса, то для ложа океана пока имеется только одна схема, построенная с учетом всей абиссальной фауны методом статистических оценок, а для склона — также одна схема, построенная тем же методом, но по данным о распространении только одной группы — брахиопод. Несмотря на разнокачественность сравниваемых схем, удастся, тем не менее, выявить некоторую общую тенденцию в изменении фаунистической структуры бентоса с глубиной, а именно — уменьшение дробности зоогеографического деления и числа широтных фаунистических поясов.

Изменение дробности зоогеографического деления касается не только крупных регионов (областей и подобластей), выделение которых может зависеть от методики, но и самых мелких регионов, границы которых отражают конкретные места смены фаун. На шельфе число зоогеографических районов значительно больше, чем на ложе океана, и дело здесь не только в степени изученности фаун и количестве учтенных видов, но и в том, что ареалы глубоководных донных животных образуют меньше климатических поясов, чем ареалы мелководных видов.

Механизм изменения широтной зональной фаунистической структуры бентали с увеличением глубины удастся конкретно наблюдать при анализе

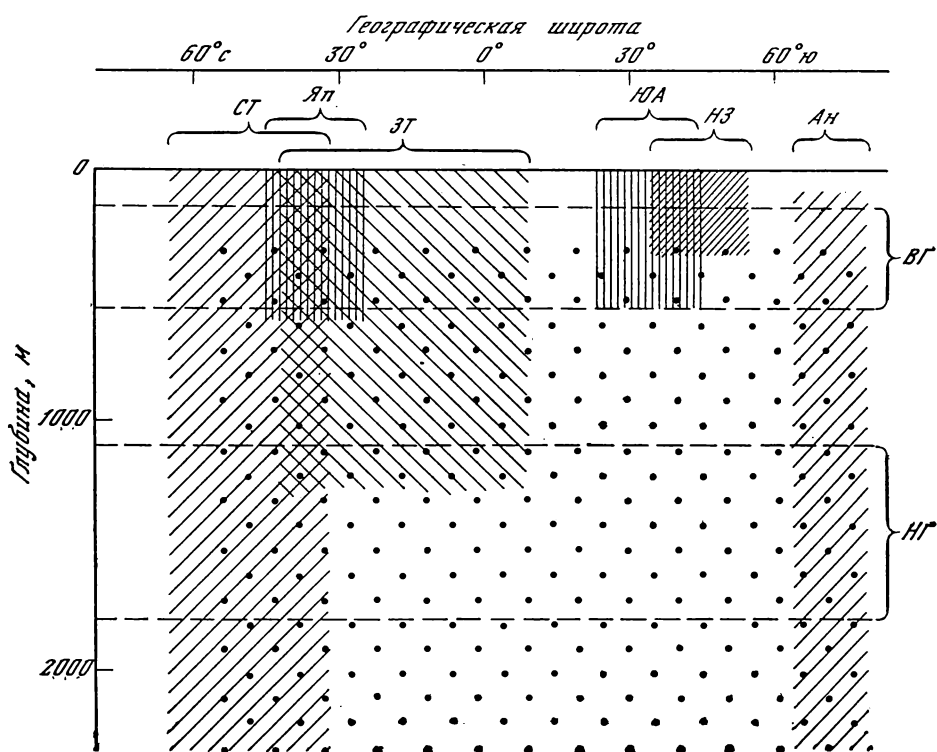


Рис. 22. Упрощение широтной фаунистической зональности с глубиной на примере брахиопод западной части Тихого океана

Географические элементы фауны (по Зезиной, 1973): СТ — северо-тихоокеанский; Яп — Японский; ЗТ — западно-тихоокеанский; ЮА — южноавстралийский; НЗ — новозеландский; АН — антарктический; точками обозначен элемент фауны, состоящий из видов, распространенных по всему Мировому океану. Расположение верхней и нижней границ промежуточных вод в Тихом океане (по Степанову, 1974): ВГ — пределы колебаний верхней границы, НГ — пределы колебаний нижней границы

распространения современных брахиопод (рис. 22). С увеличением глубины количество видов ныне живущих брахиопод уменьшается, но виды исчезают с глубиной не равномерно по всей акватории океана, а выклиниваются преимущественно эндемики субтропических и умеренно тепловодных районов.

В результате с глубиной уменьшается число широтных фаунистических поясов и широтная зональная структура батии, построенная по распространению брахиопод, оказывается более сходной со структурой абиссали, построенной по распространению всей фауны (Виноградова, 1956а), чем со структурой сублиторали, построенной как по распространению брахиопод (Зезина, 1973) так и всей фауны (Гурьянова, 1964). Судя по горизонту, на котором исчезают эндемичные мелководные фауны брахиопод, упрощение широтной фаунистической зональности в бентали происходит на глубинах, соответствующих смене поверхностных вод на промежуточные. При этом упрощение глобальной зоогеографической структуры океана, построенной по распространению донной фауны, соответствует тому уменьшению числа водных масс, которое обнаруживается в промежуточных водах по сравнению с поверхностными (Степанов, 1974).

С дальнейшим увеличением глубины наблюдается все большее уменьшение различий температуры между водными массами и смена ведущих факторов, контролирующих распространение донных животных (температура или усло-

вия питания), происходит, по-видимому, на границе промежуточных и глубоководных вод.

При исследовании распределения глубоководного бентоса в Тихом океане выявлено значительное соответствие некоторых фаунистических и типологических границ (Виноградова, 1969б; Соколова, 1969), что позднее было продемонстрировано на ряде конкретных примеров зависимости границ ареалов от трофических условий в абиссали (Левенштейн, 1970, 1971; Литвинова, Соколова, 1971; Беляев и др., 1973; Миронов, 1974а). Ярким примером зависимости ареалов видов от условий питания служат циркумокеанические ареалы морских перьев (Пастернак, 1961, 1962, 1973). О первостепенном значении трофического фактора для распространения этих животных можно судить по приуроченности их к периферическим автотрофным областям в смысле, принятом М. Н. Соколовой (1969). Само существование этих областей отражает циркумконтинентальную зональность осадкообразования. Этот тип зональности в приконтинентальной части океанического ложа и, по-видимому, в нижней части склона, где живут глубоководные морские перья, оказывает решающее влияние на формирование условий питания донных беспозвоночных. Что касается генетического фактора, то он, очевидно, сохраняет свое значение как на малых, так и на больших глубинах.

Отдельный интерес представляет сравнение схем биогеографического деления дна океана и толщи его вод. Так как и в пелагиали и в бентали биотической основой ареалов видов служат водные массы, гидрологическая структура океана оказывается основой его биогеографической структуры, обеспечивая единый план деления океана по распространению фауны как в толще воды, так и на дне (Беклемишев, 1971; Beklemishev et al., 1972; Беклемишев и др., 1973). Но есть и существенные различия в дробности биогеографического деления и ранге эндемизма. В бентали удается выделить больше регионов, чем в пелагиали, и эндемики имеют более высокий таксономический ранг. Это связано, по-видимому, с различием в количестве биогеографических преград на дне и в толще воды и с различной способностью планктона и бентоса к преодолению этих преград.

§ 4. ДОННАЯ ФАУНА АБИССАЛИ И УЛЬТРААБИССАЛИ

Географическое распространение глубоководной донной фауны океана прежде всего теснейшим образом связано с историей океана, формированием его рельефа и с циркуляцией водных масс на большой глубине. Температурный фактор в этой зоне имеет подчиненное значение, и связь с глобальной климатической широтной зональностью на поверхности океана осуществляется через сложную систему взаимосвязанных общеокеанических процессов от поверхности до глубин ложа и в первую очередь через систему снабжения абиссали пищевыми ресурсами. На дне океана мы находим лишь сильно размытое отражение его поверхностной климатической зональности, которая, тем не менее, проявляется в общей картине географического распределения донной фауны.

В силу того, что формирование абиссальной фауны связано с отдаленными геологическими периодами, закономерности географического распространения животных в абиссали должны подчиняться иным закономерностям, чем в поверхностных зонах океана, и отражать в какой-то степени древние связи и режим океанов далекого прошлого (Beurlen, 1931; Ekman, 1935; Zenkevitch, Birstein, 1956; Виноградова, 1959).

На заре глубоководных исследований, когда была обнаружена большая монотонность в распределении абиотических факторов существования на ложе океана (в первую очередь осадков и температуры), сложились представления об абиссали, как о единой зоогеографической области (Ortmann, 1896).

Еще до недавнего времени мнение о широко распространенной монотонной глубоководной фауне высказывалось некоторыми крупными учеными. А. Бруун считал, что из-за отсутствия экологических барьеров и единства абиссальной зоны фауна, населяющая ее, окажется распространенной космополитически, за исключением некоторых районов (Bruun, 1957b). Однако уже на основании работ первых глубоководных экспедиций на «Челленджере», «Вальдивии» и других, было показано, что глубоководная фауна различных частей океана различна. С. Экман (Ekman, 1935) разделил абиссаль Мирового океана на четыре зоогеографических области — Атлантическую, Тихоокеанскую, Арктическую и Антарктическую.

В настоящее время теория космополитического распространения абиссальной донной фауны в целом отвергнута совершенно, что ни в коем случае не исключает наличия космополитических ареалов у отдельных ее представителей. Это не означает, однако, что существует единая точка зрения на зоогеографию абиссальной зоны. Многие до сих пор остаются спорным, а количество данных о распространении животных на больших глубинах до сих пор далеко недостаточно для окончательного решения спорных вопросов. Р. Мензис (Menzies et al., 1973) считает, что расхождение взглядов относительно широты распространения абиссальных видов произошло прежде всего потому, что разными авторами под термином глубоководная фауна понималась фауна, обитающая в разных вертикальных зонах. Фауна, обитающая в пределах континентального склона, распространена, по мнению Мензиса, шире, чем в любой другой вертикальной фаунистической зоне и именно эту фауну имел в виду А. Бруун (Bruun, 1957), говоря о космополитизме глубоководной фауны. Следует напомнить, что Р. Мензис выделяет архибентальную (батияльную) фауну на глубинах от 12 м (Арктика) до 900—940 м (Антарктика, Северная Атлантика) и на 1920—3300 м у Перу. Мы считаем, что в пределах абиссали верхние ее горизонты (3000—4500 м) имеют более широко распространенную фауну, чем нижние (4500—6000 м). Исходя из этого, можно предположить, что фауна батиили распространена, по крайней мере, не менее широко, чем в верхней абиссали. Вместе с тем Д. Бриггс (Briggs, 1974) убедительно показал, по крайней мере для донных рыб, что батияльная фауна имеет четкие ограниченные ареалы в разных районах океана. В отношении беспозвоночных животных Хансен (Hansen, 1967) пишет, что в противоположность абиссальным видам, ни один из батияльных видов голотурий не является космополитом. Вольф (Wolff, 1962) нашел, что 60% батияльных видов Isopoda ограничены одной из секций склона Атлантического океана. Можно упомянуть аналогичные данные для Amphipoda (Barnard, 1961), Xylophaga (Knudsen, 1961) и для других моллюсков (Clarke, 1962b), а также погонофор (Southward, Southward, 1967).

Впечатление об очень широком распространении абиссальной фауны могло сложиться, вероятно, именно благодаря тому, что на склоне существует очень большой эндемизм в сравнительно небольших по площади районах. Кстати, еще Экман (Ekman, 1935) отмечал большую ограниченность горизонтального распространения архибентальной фауны и расширение ареалов с глубиной. Но он подчеркивал, что космополитическое распространение не является правилом для типично абиссальных видов. Кроме того, многое зависит от субъективного понимания разными авторами терминов «широкий» или «узкий» ареал. На разногласиях в точках зрения различных зоогеографов мы остановимся ниже.

Зоогеографический анализ следует проводить, основываясь на первичных фаунистических данных, критически проанализировав их с точки зрения современной систематики. В настоящее время имеются достаточно полные сведения о географическом распространении более 1500 видов донных беспозвоночных из абиссали Мирового океана. Они относятся ко всем основным

группам (Spongia, Coelenterata, Polychaeta, Mollusca, Crustacea, Echinodermata), а также к другим, менее богатым видами группам. Данные об их распространении собраны по всей мировой литературе (Виноградова, 1959, 1969б). За основу зоогеографического анализа нами берется изучение ареалов видов. Как показал анализ, во всех группах, включая рыб, роды в большинстве своем распространены очень широко, а для семейств космополитическое распространение является правилом. Нельзя согласиться с точкой зрения Мензиса (Menzies et al., 1973), что зоогеографический анализ лучше проводить на родовом уровне, если, конечно, мы специально не занимаемся изучением исторических аспектов зоогеографии. В настоящее время возможности исторического подхода к изучению зоогеографии абиссали еще более ограничены, чем фаунистического, поскольку для такого подхода требуется большой и конкретный материал не только из разных районов океанического ложа, но и из других вертикальных зон. Совершенно недопустимо смешивать при фаунистическом анализе видовой и родовой уровни.

4.1. Связь географического распределения с вертикальными зонами

Закономерности географического распространения животных на разных глубинах различны, в силу чего необходим отдельный зоогеографический анализ фауны по разным вертикальным фаунистическим подразделениям, на что уже неоднократно указывалось в литературе. Более того, в условиях абиссали особенно необходим отдельный анализ географического распространения для широко эврибатных глубоководных видов, обитающих также в более мелководных зонах океана, и для стенобатных абиссальных эндемиков. Первые гораздо шире распространены в Мировом океане, чем вторые, и чем шире диапазон вертикального распределения вида, тем шире его ареал (рис. 23) (Виноградова, 1958б, 1969б). Эта точка зрения без количественной оценки высказывалась Экманом (Ekman, 1935, 1953) и поддерживается в настоящее время Бриггсом (Briggs, 1974). Распределение эврибатных видов, поднимающихся на относительно небольшие глубины, подчинено условиям поверхностных зон. Вообще, являясь более эврибионными формами, они затупшевают закономерности распространения истинно абиссальной фауны.

Роль стенобатных и эврибатных видов в абиссальной фауне различных систематических групп не одинакова. Среди кишечнополостных, морских ежей, офиур, многощетинковых червей, десятиногих раков глубоководная

Таблица 4. Число общих видов глубоководных животных в зависимости от глубины их обитания для различных районов океана (Vinogradova, 1959)

Глубина обитания	Антарктические и все прочие районы океанов (в процентах от числа антарктических видов)			Западные и восточные районы Северной Атлантики (в процентах от общего числа видов в данных районах)	Западные и восточные районы Северной Пацифики (в процентах от общего числа видов в данных районах)
	Атлантический	Индийский	Тихий		
Поднимаются на глубину менее 2000 м	70	60	27	49	49
Не поднимаются на глубину менее 2000 м	15	40	4	13	13
Не поднимаются на глубину менее 3000 м	6	10	3	7	16
Не поднимаются на глубину менее 4000 м	0	0	0	0	1

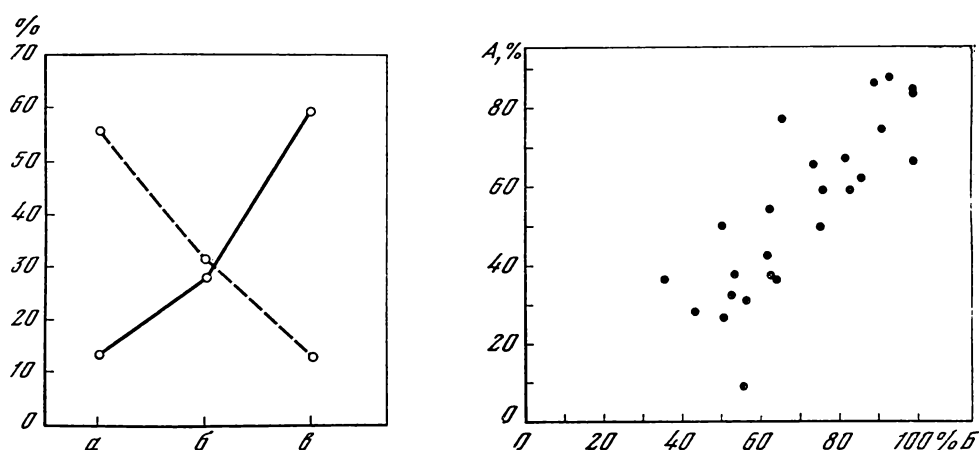


Рис. 23. Зависимость широты ареала от степени эврибатности видов в Тихом океане (по Виноградовой, 1969б)

Сплошная линия — эврибатные виды; штриховая линия — стенобатные виды; а — ареал ограничен сравнительно небольшим районом Тихого океана; б — ареал охватывает весь Тихий океан; в — ареал выходит за пределы Тихого океана

Рис. 24. Распространение различных групп животных в зависимости от степени обособленности их абиссальной фауны на примере Тихого океана (по Виноградовой, 1969б)

А — количество абиссальных эндемиков в разных группах; Б — количество эндемичных тихоокеанских видов в тех же группах; А и Б — в процентах от общего числа тихоокеанских глубоководных видов в каждой группе; точки — разные группы беспозвоночных

донная фауна представлена в основном эврибатными видами, а среди равноногих ракообразных, губок, погонофор, некоторых крупных морских звезд и голотурий — стенобатными видами. Есть прямая зависимость между степенью обособленности абиссальной фауны в той или иной группе животных и широтой географического распространения этой группы в Мировом океане (рис. 24). Было показано, что с увеличением глубины степень таксономической обособленности глубоководной донной фауны различных районов океана увеличивается, т. е. ареалы имеют тенденцию уменьшаться, а не увеличиваться с увеличением глубины (табл. 4).

Для глубоководной фауны Тихого океана было проведено сопоставление широты ареалов отдельно для фауны верхнеабиссальной и нижнеабиссальной подзон, а также для широко эврибатной фауны, поднимающейся за пределы абиссальной зоны (табл. 5). Эти данные подтверждают, что с увеличением

Таблица 5. Число видов глубоководных донных беспозвоночных, обитающих в Тихом океане и за его пределами в разных вертикальных зонах (% от числа видов в каждой зоне без учета видов, найденных по одному разу — по Виноградовой, 1969а)

Характеристика вертикального распределения	Число видов	Число видов, обитающих			
		только в Тихом океане	в Тихом и Атлантическом океанах	в Тихом и Индийском океанах	в Тихом, Индийском и Атлантическом океанах
Поднимаются за пределы абиссальной зоны	572	44,6	19,9	15,7	19,8
Верхнеабиссальные	175	70,3	5,7	13,7	10,3
Нижнеабиссальные	54	92,6	—	7,4	—

глубины увеличивается степень обособленности глубоководной фауны каждого океана, так же как и разных частей океанов. В Тихом океане 85% глубоководных видов, встречаемых за его пределами, приходится на долю эврибатных видов, 14% — на долю верхнеабиссальных и только 1% — на долю нижнеабиссальных. Этот пример убедительно показывает, насколько важно проводить раздельный зоогеографический анализ для фауны разных вертикальных подразделений даже в пределах одной вертикальной зоны.

4.2. Широта ареалов

Каковы же фаунистические данные, позволяющие судить о степени самостоятельности абиссальной фауны отдельных океанических бассейнов? Прежде всего следует специально остановиться на тех работах, в которых доказываются широкое распространение абиссальных животных, и установить, что значит понятие «широкое» и «узкое» распространение в применении к абиссальной фауне. Кроме того, необходимо выяснить, для каких групп животных характерны широкие и узкие ареалы.

Мадсен (Madsen, 1954), на основании анализа фауны иглокожих, пишет, что глубоководные роды иглокожих являются типичными космополитами, так же как, очевидно, и большой процент видов максимальных глубин. По его подсчетам, около 3% видов глубоководных морских звезд, 7% голотурий и 11% офиур распространены космополитически. Эти данные в целом можно считать вполне умеренными. По нашим данным (Виноградова, 1959а), среди всех иглокожих Мирового океана (но без офиур) насчитывается 3,4% космополитических видов. Тем не менее даже широко распространенные виды позволили Мадсену выделить самостоятельные фауны, населяющие определенные глубоководные зоогеографические области.

Анализируя географическое распространение глубоководных морских перьев рода *Umbellula*, сведенного Брохом (Broch, 1957) к небольшому числу видов, Ф. А. Пастернак (1964, 1975а) указывает, что среди этой группы «не удается констатировать тенденции к образованию узко локальных ареалов». На этом основании предполагается, что космополитическое распространение весьма характерно вообще для абиссальной фауны. К близким выводам приходит Фервурт (Vervoort, 1966), изучая глубоководных гидроидов. Но группа Coelenterata и род *Umbellula*, в частности, как раз включают большое число эврибатных видов в составе глубоководной фауны. По существу, все они — батимальные, а не абиссальные виды. Даже самая глубоководная из них *Umbellula thomsoni* живет на глубине от 650 до 5860 м, хотя большинство ее находений в океане приурочено к абиссальной зоне. Видимо, именно это обстоятельство и определяет широкое географическое распространение морских перьев. Аналогичные примеры можно привести и по другим группам. Так, З. И. Баранова (1969), анализируя географическое распространение офиур, пишет, что в связи с тем, что около 70% глубоководных офиур Тихого океана составляют эврибатные формы, ареалы многих видов очень обширны (Баранова, Кунцевич, 1969).

Есть порядочно примеров широкого распространения в абиссали среди сипункулид (Мурина, 1961, 1971; Culter, 1973), приапулид (Мурина, Старобогатов, 1961; Мурина, 1975), брахиопод (Зезина, 1965), пантопод (Турпалева, 1974, 1975). Сравнительно много таких видов среди кишечнополостных (Келлер и др., 1975) и многощетинковых червей (Ушаков, 1975; Левенштейн, 1975). Все эти группы принадлежат к тем таксонам беспозвоночных животных, в составе абиссальной фауны которых есть большое число эврибатных видов, а такие группы шире распространены в абиссали, чем те, в которых преобладают стенобатные абиссальные виды. В Тихом океане в таких группах, как Coelenterata, Sipunculoidea, Cirripedia, в которых настоящие абиссаль-

ные виды составляют соответственно 28,1, 36,4 и 37,7% от общего числа глубоководных видов, эндемичные тихоокеанские виды составляют 43,8, 35 и 53,5%. В противоположность этому у *Spongia*, *Isopoda*, *Pogonophora*, *Asteroidea* первый показатель равен соответственно 86,8, 88,7, 84,5 и 66%, а второй — 90, 93,2, 100 и 75% (Виноградова, 1969б). Если среди офиур, по данным З. И. Барановой, 40% видов распространены за пределами Тихого океана и наибольшее их число составляют виды, общие для Тихого, Индийского и Атлантического океанов, то среди голотурий, глубоководная фауна которых обособлена гораздо сильнее, таких видов только 27%.

Французские исследователи К. и Ф. Моньо (Monniot, Monniot, 1975) указывают в отношении глубоководных асцидий, что ареалы глубоководных животных увеличиваются по мере накопления данных и новые исследования вносят определенные поправки в наши представления, с чем нельзя не согласиться. Тем не менее очень часто заключения о широких географических ареалах получаются в результате анализа только небольшой части фауны, причем самой легкой для определения, хорошо изученной и относящейся к наиболее обычным и часто встречающимся родам (Madsen, 1961; Vervoort, 1966; Broch, 1957; Левенштейн, 1975). Отдельных примеров широкого распространения абиссальных видов можно привести очень много, но на этом основании еще нельзя говорить о фауне в целом. Так, на основании анализа распространения 12 видов голотурий из широко распространенных абиссальных родов, Б. Хансен (Hansen, 1967) писал, что эта группа распространена в абиссали гораздо шире, чем это предполагалось ранее, и что всесветное распространение должно быть правилом для глубоководных животных. В капитальной сводке по глубоководным *Elasipoda* (Hansen, 1975) он подчеркнул, что, несмотря на то, что у многих видов за счет сведения в синонимию ареалы расширились, удивительно мало видов среди этой группы голотурий распространено космополитически. Тем не менее, мнение о том, что для абиссальной зоны в общем характерно широкое географическое распространение видов во многих группах, поддерживается датскими исследователями (Hansen, 1975; Kirkegaard, 1956; Knudsen, 1970; Madsen, 1961).

Как свидетельствует анализ всей фауны в целом, около 85% видов всей исследованной глубоководной фауны, включая эврибатные формы, приурочено в своем распространении к какому-либо одному океану и соответственно 15% распространено шире. Из них только 4% известны одновременно из Тихого, Индийского и Атлантического океанов (Виноградова, 1959б). Очень близкие цифры приводит Экман (Ekman, 1953b) для глубоководных иглокожих (85% встречается в пределах только одного океана и 2,7% — в трех океанах сразу). Такие же сведения приводятся для абиссальных *Isopoda* (Wolff, 1962), *Tunicata* (Millar, 1970), *Spongia* (Levi, 1964), а также для многих других групп (см. монографию «Тихий океан. Глубоководная донная фауна. Плейстон». 1969).

М. Грэй (Gray, 1956) указывает, что в среднем около 75—85% глубоководных донных рыб имеют ареал, ограниченный одним океаном. Бриггс (Briggs, 1974) на основании работ Грэй, Нюбелина (Nybelin, 1957), Нильсена (Nielsen, 1966) предполагает, что каждый большой океан обладает своей фауной донных рыб, но данных для окончательного суждения еще очень мало.

Наконец, третья группа авторов приводит данные в пользу большой географической изоляции фауны (на видовом уровне) отдельных внутриокеанических бассейнов, которых насчитывается около 50 в Мировом океане, а также ультраабиссальных желобов. Так например, Р. Паркер (Parker, 1963) выявил особую фауну в прибрежной абиссали тихоокеанского побережья Центральной Америки. Многие примеры этому можно найти в работе О. Хартман и Д. Барнарда (Hartman, Barnard, 1958), где дается характеристика отдельных глубоководных котловин в районе Калифорнийского побережья

Америки. А. Кларк (Clarke, 1962a) для абиссальных моллюсков (кроме *Cerphalopoda*) Мирового океана указывает, что в каждом индивидуальном океаническом бассейне есть своя эндемичная фауна. На основании анализа распространения 1087 видов моллюсков на глубинах больше 1800 м, встречающихся в 47 известных океанических бассейнах, он говорит, что один вид распространен в среднем не более чем в двух бассейнах, и в 90 % случаев эти два бассейна оказываются не полностью изолированными друг от друга. Такую точку зрения поддерживает Сандерс (Sanders, 1963). В то же время Кнудсен (Knudsen, 1970) для *Bivalvia* абиссали в целом говорит об их широком распространении в океане. Но из 193 видов этой группы только 3 вида оказались глубоководными космополитами. В то же время Кнудсен не отрицает, что некоторые виды могут иметь ограниченное распространение. Я. А. Бирштейн (1963) нашел большой процент эндемичных абиссальных видов среди глубоководных равноногих ракообразных северо-западной части Тихого океана. Мензис (Menzies, 1962a, 1965) указывал, что из 58 видов *Isopoda* в районе соседних Аргентинского и Капского бассейнов только 14 % встречено в них обоим и ни один из видов не был известен из другого океана. Позднее (Menzies et al., 1973) он определенно утверждал, что очень высокая степень эндемизма фауны в целом характерна для каждого океанического бассейна. Вероятно, такие же данные будут получены для *Cumacea* (Jones, Sanders, 1972). В отношении *Amphipoda* Барнард (Barnard, 1962) писал, что узкий региональный эндемизм возникает в результате обнаружения большого числа новых видов при каждом новом глубоководном исследовании и низкой повторяемости ловов уже известных видов. С этим трудно не согласиться. Безусловно, будущие исследования внесут коррективы, но мы убеждены, что уже и в настоящее время имеющийся материал позволяет установить общие тенденции распределения фауны и разработать рабочие схемы зоогеографического деления абиссали океана, несмотря на то что большие глубины изучены еще далеко недостаточно и неравномерно в разных районах океана.

4.3. Схема зоогеографического районирования абиссали

В результате обобщения обширных сведений была предложена следующая схема зоогеографического деления океана (Виноградова, 1956a, 1958b, 1959, 1962, 1969b; Vinogradova, 1959).

-
- Тихоокеанско-Северо-Индийская глубоководная область
 - Тихоокеанская подобласть
 - Северо-Тихоокеанская провинция
 - Западно-Тихоокеанская »
 - Восточно-Тихоокеанская »
 - Северо-Индийская подобласть
 - Атлантическая глубоководная область
 - Арктическая подобласть¹
 - Атлантическая »
 - Северо-Атлантическая провинция
 - Западно-Атлантическая »
 - Восточно-Атлантическая »
 - Антарктическая глубоководная область
 - Антарктическо-Атлантическая подобласть
 - Антарктическо-Индийско-Тихоокеанская подобласть
 - Индийская провинция
 - Тихоокеанская »
-

Фауна глубоководных областей отличается высокой степенью эндемичности видов, а также наличием значительного числа эндемичных родов и даже семейств.

Схема зоогеографического деления абиссали (рис. 25) дополнена Г. М. Беляевым (Беляев, 1972а, 1974) в отношении донной фауны ультраабиссальной зоны. В пределах указанных выше зоогеографических подобластей и провинций различные желоба или группы близких желобов выделяются в самостоятельные зоогеографические единицы в ранге провинций. Это обусловлено значительной обособленностью фауны разных желобов, степень эндемизма которой на видовом уровне очень высока — от половины до двух третей всех обитающих в каждом желобе видов оказались эндемичными для соответствующего желоба. Те же элементы ультраабиссальной фауны, которые выходят за пределы желобов, тесно связаны с фауной той абиссальной подобласти или даже провинции, в которой расположен данный желоб. 50 % таких видов имеют ареалы, локализованные в пределах ближайших зоогеографических подразделений.

Г. М. Беляев выделяет Алеутско-Японскую провинцию (желоба Алеутский, Курило-Камчатский, Японский и Идзу-Бонинский), Тонго-Кермадекскую провинцию, Перуанско-Чилийскую и Яванскую провинции. Фауна каждой из этих провинций включает от 77 до 90 % видов, распространенных в пределах соответствующих подобластей, в том числе от 48 до 60 % видов составляют эндемики различных желобов. В самое последнее время показано значительное сходство донной фауны желобов Филиппинского моря (желоба Яп, Палау, Марианский, Филиппинский, Волкан, Рюкю). Вероятно, их следует объединить в единую Филиппинскую ультраабиссальную провинцию, хотя фауна Марианского желоба и обладает некоторыми очень своеобразными чертами (Беляев, Миронов, 1977). Желоба Бугенвильский, Сан-Кристобаль и Ново-Гебридский в предварительном порядке выделяются Г. М. Беляевым в Бугенвильско-Ново-Гебридскую провинцию. Что касается желобов Атлантического океана, то считается целесообразным выделить в особые ультраабиссальные провинции западно-атлантический желоб Пуэрто-Рико, затем находящийся по другую сторону Срединно-Атлантического хребта желоб Романш и субантарктические желоба Южно-Сандвичев и Южно-Оркнейский (см. рис. 25).

Высокая степень эндемизма фауны желобов и большое в ней число видов с узко локальными ареалами не исключает того, что отдельные представители ультраабиссальной фауны могут быть распространены значительно шире, что должно быть связано и с их экологией. Так, например, многощетинковый червь *Macellicephalo grandelitis*, описанный из Южно-Сандвичева желоба, был обнаружен в желобе Маккуори (Левенштейн, 1975).

По неопубликованным данным О. Е. Каменской, для ультраабиссальных амфипод было показано, что в то время как виды, относящиеся к экологическим группировкам некто- и пелаго-бентосных форм, распространены практически во всех желобах западной части Тихого океана, истинно донные виды имеют ареалы, ограниченные, как правило, одним желобом. Зоогеографический анализ ультраабиссальной фауны еще далеко не завершен и необходимы новые материалы по фауне различных желобов для уточнения многих неясных вопросов.

В части, относящейся к абиссальной зоне, схема Н. Г. Виноградовой очень близка к предложенной Экманом в 1935 г. Практически то же деление абиссали приводит Киркегаард (Kirkegaard, 1954) по фауне многощетинковых червей. В те же годы Мадсен предложил иную схему. По объему и рангу¹ зоогео-

¹ В переводе на английский язык схемы Виноградовой (Vinogradova, 1959) слово «область» ошибочно было обозначено как «agea», а не «region», что впоследствии вызвало некоторое недоразумение (Menzies et al., 1973).

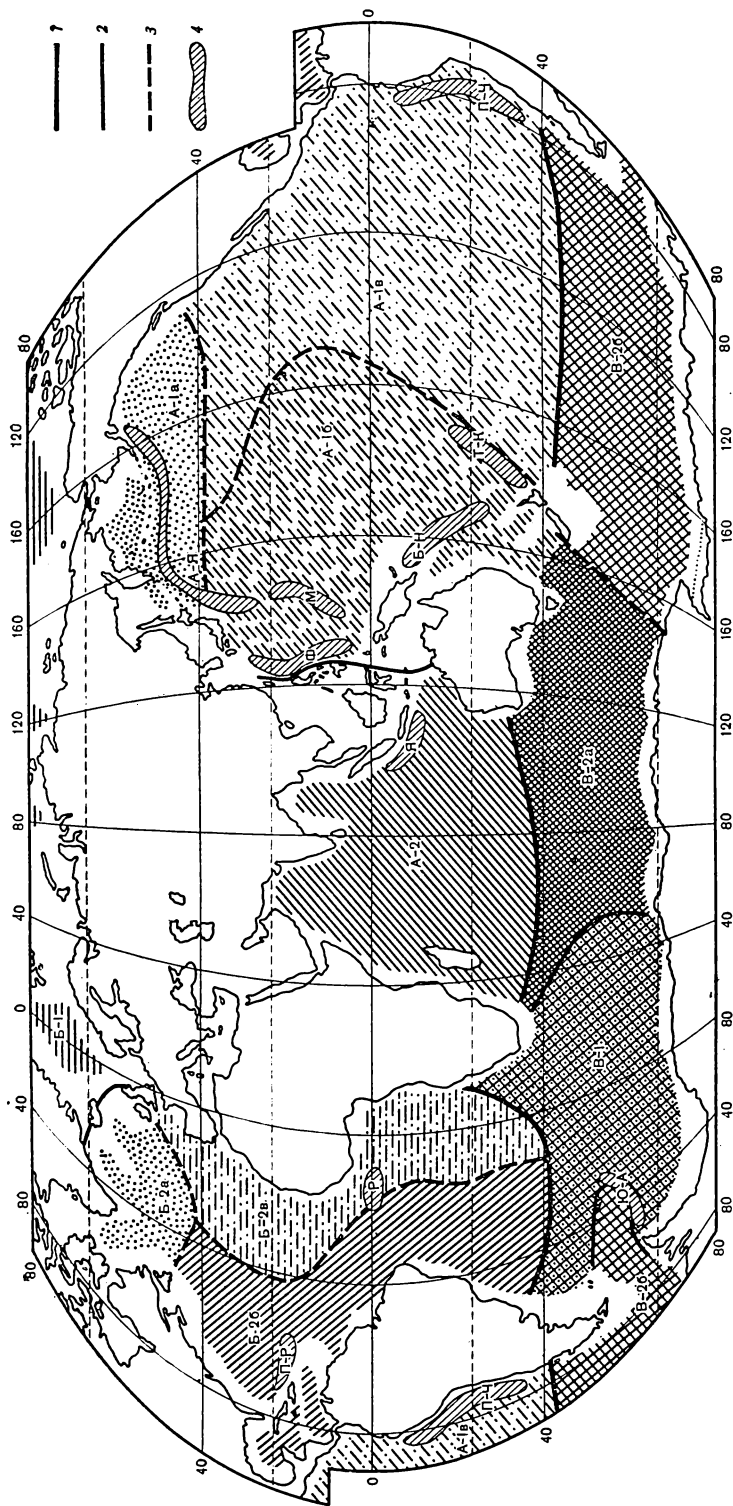


Рис. 25. Схема зоогеографического районирования абиссали Мирового океана

А — Тихоокеанско-Северо-Индийская глубоководная область: А-1 — Тихоокеанская, А-1а — Северо-Тихоокеанская, А-1б — Западно-Тихоокеанская, А-1в — Восточно-Тихоокеанская; А-2 — Северно-Индийская область.

Б — Атлантическая глубоководная область: Б-1 — Арктическая подобласть; Б-2 — Атлантическая подобласть (провинции: Б-2а — Северо-Атлантическая, Б-2б — Западно-Атлантическая, Б-2в — Восточно-Атлантическая). В — Антарктическая глубоководная область: В-1 — Антарктическо-Атлантическая подобласть; В-2 — Антарктическо-Индийско-Тихоокеанская под-

область. (провинции: В-2а — Индийская, В-2б — Тихоокеанская) (Виноградова, 1956а).
Ультраабиссальные провинции: А — Я — Алеутско-Японская, Ф — Филиппинская, М — Марианская, Б — Н — Буенос-Айресско-Новогебридская, Т — К — Тонго-Кермадекская, П — Ч — Перуано-Чилийская, Я — Яванская, Ю — Р — Пуэрториканская, Р — желоба Романш, Ю — А — Южно-Английская (Беляев, 1974).

1 — границы между областями; 2 — границы между подобластями; 3 — границы между провинциями; 4 — провинции ультраабиссали

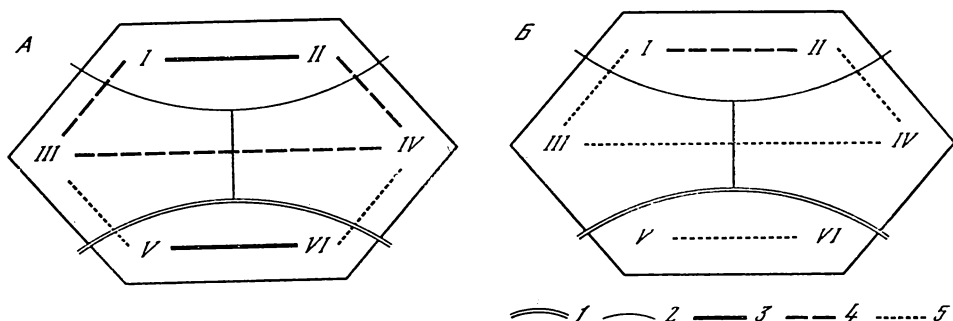


Рис. 26. Схема зоогеографических связей глубоководной донной фауны в разных районах Тихого океана (по Виноградовой, 1969б)

А — для всей фауны абиссальной зоны; Б — для истинно-абиссальных видов. I — VI — сравниваемые районы Тихого океана; 1 — границы между зоогеографическими областями; 2 — границы между провинциями; 3 — коэффициент общности фауны ($1 - z$) на уровне видов больше 0,20; 4 — то же, 0,20–0,10; 5 — то же, меньше 0,10. При $1 - z = 0$ связывающие линии отсутствуют

графические области, выделяемые им в абиссали, соответствуют тем, которые рассматривались выше, но основные фаунистические связи в них иные (Madsen, 1954, 1961). На основании изучения иглокожих датский исследователь пришел к выводу, что для глубоководных животных самая тесная фаунистическая связь наблюдается между Индийским и Атлантическим океанами, а фауна восточных районов Тихого океана более изолирована. Эта изолированность хорошо подтверждается более поздними данными по распространению двустворчатых моллюсков и голотурий (Knudsen, 1970; Hansen, 1975). Мадсен предложил следующую схему:

Арктическая глубоководная область.	} Космополитическая область
Атлантическо-Индийская (+ Западная Пацифика) глубоководная область	
Тихоокеанская (Восточная Пацифика) глубоководная область	
Антарктическая глубоководная область.	

По данным Н. Г. Виноградовой (1956а, 1956б, 1959), однако, наименьшее число общих видов, известных с глубин более 2000 м, отмечено как раз из Атлантического и Индийского океанов.

Океан	%	Океан	%
Только в Атлантическом	32,5	В Тихом и Индийском	4,8
Только в Тихом	35,6	В Атлантическом и Индийском	2,1
Только в Индийском	16,8	В Атлантическом, Тихом и Индийском	4,2
В Атлантическом и Тихом	4,0		

Была показана также двойственность глубоководной фауны Индийского океана: фауна его северных районов (севернее 35–40° ю. ш.) резко отличается от фауны южных районов. На глубине более 3000 м для них отмечено только 2,4% общих видов. Глубже это различие увеличивается. В северной части Индийского океана были установлены более тесные фаунистические связи с Тихим океаном (33,3% общих видов), а в южной — с Атлантическим (около 10%) через антарктические районы (Виноградова, 1956б, 1957, 1959). Бо-

лее поздний зоогеографический анализ абиссального бентоса в Тихом океане по вертикальным зонам позволил установить, что с увеличением глубокowodности видов связь фауны Тихого и Индийского океанов сильно возрастает (Виноградова, 1969б). Работы последних лет, в которых приводятся обобщенные фаунистические данные по разным группам животных, в общем хорошо укладываются в эту зоогеографическую схему (Millar, 1970; Мурина, 1971; Миронов, 1974). Такое же распределение показано и для донных рыб (Grey, 1956; Rass, 1958). Чрезвычайно близкую схему зоогеографического деления глубин океана приводит О. Г. Кусакин (1971) на основании изучения фауны абиссальных Isopoda. Эта схема практически полностью совпадает даже в деталях со схемой Н. Г. Виноградовой:

Аустральная глубоководная область	
Андийская аустральная провинция	
Гондванская аустральная	»
Индо-Тихоокеанская глубоководная область	
Индooкеанская провинция	
Западно-Тихоокеанская провинция	
Восточно-Тихоокеанская	»
Северо-Тихоокеанская	»
Атлантическая глубоководная область	
Западно-Атлантическая провинция	
Восточно-Атлантическая	»
Северо-Атлантическая	»
Арктическая	»

В этой схеме понижен только зоогеографический ранг для Индоокеанского и Арктического районов — с подобласти до провинции.

Применение коэффициента Престона для зоогеографического анализа глубоководной фауны позволило математически оценить степень общности фаун отдельных районов и уточнить их зоогеографический ранг (Виноградова, 1969б; Кусакин, 1971). Для Тихого океана на новых материалах, собранных глубоководными экспедициями последних лет на э/с «Витязь», «Академик Курчатов», а также иностранными экспедициями, было получено подтверждение предложенного ранее деления (рис. 26), а зоогеографический анализ, проведенный отдельно для широко эврибатных видов и для фауны верхней и нижней абиссали, показал, что в громадном большинстве случаев широкое географическое распространение, часто почти космополитическое, характерно только для широко эврибатных видов, выходящих за пределы абиссали. В Тихом океане среди таких видов есть большее число общих форм с фауной Атлантического океана, чем с фауной Индийского океана. Основная часть эврибатных видов связана с атлантической фауной через арктические моря. Особенно много таких видов среди многощетинковых червей, сипункулид, моллюсков. Среди верхнеабиссальных видов, наоборот, число форм, общих с фауной Индийского океана, в 2,5 раза превышает число видов, общих с атлантической глубоководной фауной. Среди нижнеабиссальных форм общие виды есть только в фаунах Тихого и Индийского океанов. Виды же общие с атлантической фауной или распространенные одновременно во всех трех океанах, среди нижнеабиссальных форм отсутствуют полностью. Все ультраабиссальные виды, не встречающиеся выше 6000 м, по данным Г. М. Беляева (1969б), распространены только в пределах Тихого океана. Таким образом, для настоящей глубоководной фауны Тихого океана число видов, общих с индоокеанской глубоководной фауной, в сумме в три раза превышает число видов, общих с фауной Атлантического океана.

Хорошее подтверждение существования границы между двумя Антарктическими подобластями (Виноградова, 1958б) было получено в районе моря Скоттия (Филатова, 1974; Филатова, Виноградова, 1974; Пастернак, 1975а). Подтверждена также и северная граница Антарктической области в Западной Атлантике и Восточной Пацифике. В районах к югу от Австралии, Новой Зеландии и Африки северная граница Антарктической области по распространению морских ежей и равноногих ракообразных сдвигается на 5—15° к югу по сравнению со схемой 1956 г. (Миронов, 1974а; Кусакин, 1971).

До настоящего времени продолжается полемика о зоогеографическом ранге абиссали Арктического бассейна. Экман (Ekman, 1935), Киркегаард (Kirkegaard, 1956), Мадсен (Madsen, 1961), Гурьянова (1938), Мензис и др. (Menzies, 1963; Menzies et al., 1973) выделяют этот район в качестве самостоятельной области. В схеме Н. Г. Виноградовой (1956а и др.) — это подобласть Атлантической глубоководной области, а О. Г. Кусакин (1971) низводит абиссаль Арктического бассейна до уровня провинции, хотя и отмечает, что максимальный показатель общности (0,19 по Престону) отмечен для равноногих ракообразных как раз между фаунами Северной Атлантики и Северного Ледовитого океана.

Имеется и другой аспект вопроса. Донные рыбы, в которых основную роль играют вторично глубоководные виды с высоким показателем эндемизма (Андрияшев, 1953) заставляют рассматривать глубины Полярного бассейна как псевдоабиссаль в понимании А. П. Андрияшева (1974). Это, однако, не полностью очевидно для беспозвоночных животных. В. М. Колтун (1964), следуя выводу А. П. Андрияшева (1953) о наличии парных видов-близнецов в Северной Атлантике и высокой Арктике, говорит о применимости этого вывода ко многим группам беспозвоночных животных. В отношении глубоководных североатлантических видов отрицается возможность их миграции в центральную Арктику, хотя они есть в батии Северного Ледовитого океана (Горбунов, 1946; Колтун, 1959, 1964). По мнению В. М. Колтуна, на больших глубинах высокой Арктики встречаются не североатлантические виды, а морфологически близкие к ним (их производные) арктическо-бореальные, опустившиеся сюда вторично из арктической батии.

Фауна беспозвоночных приатлантической и притихоокеанской котловин Арктического бассейна, разделенных хребтом Ломоносова, в общем оказывается очень сходной. 19 из 30 настоящих абиссальных видов, зарегистрированных для центральной Арктики, встречаются в обеих впадинах. Но, тем не менее, существует и некоторое различие между ними.

В некоторых других работах подчеркивается наличие настоящей арктической абиссальной фауны, например, среди двусторчатых моллюсков и равноногих ракообразных (Филатова, 1957; Кусакин, 1971) и более или менее сильное влияние на эту фауну глубоководной фауны Северной Атлантики. В отношении *Bivalvia* А. Кларк (Clarke, 1963) писал, что существует фаунистическая связь между арктической абиссалью и глубинами Норвежского и Гренландского морей — 81% абиссальных арктических видов встречен там. Кларк насчитывает только 8 стенобатных абиссальных эндемиков Арктики среди двусторчатых моллюсков.

В Атлантическом океане в последнее время большое внимание зоогеографов привлекает район Карибского моря, который геологически трактуется сейчас как область, относящаяся к Тихому океану. В связи с этим фаунистические взаимоотношения глубоководного населения могли бы дать интересный материал (Расс, 1975). Сведения о связях глубоководных животных этого района разноречивы. Даль (Dahl, 1954) указывал, что некоторые группы глубоководных ракообразных по обе стороны Панамского перешейка оказались совершенно различными. При этом атлантическая глубоководная фауна ближе стоит к таковой Индийского океана, в то время как мелководные

атлантические формы близки тихоокеанским. С другой стороны, для равноногих ракообразных родов *Mesosignum* и *Storothyngura* есть сведения о близости абиссальных форм Карибского региона к восточно-тихоокеанской глубоководной фауне (Menzies, Frankenberg, 1967), но новые материалы по глубоководным Isopoda Карибского моря не дают подтверждения этому (Вольф, 1975); Т. С. Расс (1975), изучая придонных глубоководных рыб того же района, пришел к выводу об их тесных зоогеографических связях с тихоокеанской фауной. Та же тенденция прослеживается у морских ежей (Миронов, 1975б), морских перьев *Umbellula* (Пастернак, 1975а, 1975б), но приводимый фактический материал по морским перьям недостаточен для обоснования выводов. Такие же группы, как брахиоподы (Зезина, 1975а), офиуры (Литвинова, 1975), усонogie раки (Зевина, 1975), не подтверждают наличия тесных фаунистических связей в сравниваемых районах. Неопределенный ответ дают кишечнополостные (Келлер и др., 1975).

Таким образом, этот очень интересный теоретический вопрос пока остается открытым. Видимо, за 3—10 млн. лет раздельного существования этих регионов во многих группах успели возникнуть свои различные виды, а распространение родов оказывается во многих случаях гораздо более широким, чем в глубоководных районах по обе стороны Панамского перешейка. Это хорошо подтверждает высказывание Л. А. Зенкевича (1965), что для формирования новых видов необходимы десятки и сотни тысяч лет, для новых родов — миллионы и десятки миллионов, а для семейств значительно более длительные сроки.

В самые последние годы в глубоководной зоогеографии начало развиваться новое направление, наиболее ярким представителем которого является Р. Мензис и его соавторы (Menzies et al., 1973). Анализируя результаты новых исследований, они пришли к выводу о чрезвычайной дробности зоогеографических подразделений в абиссали Мирового океана и об очень высокой степени эндемизма донной фауны каждого отдельного океанического бассейна, о чем упомянуто выше. Этот вывод является крайней противоположностью по отношению к взглядам сторонников космополитического распространения глубоководной донной фауны. В приводимой гипотетической схеме зоогеографического деления абиссали Мирового океана на глубине более 4000 м выделяются пять крупных глубоководных областей — Тихоокеанская, Арктическая, Атлантическая, Индийская и Антарктическая, которые делятся на 13 провинций и 17 районов и подрайонов (рис. 27). Эта схема не подтверждается фаунистическим материалом. В основе ее построения лежит топографическое расчленение океанического ложа и гидрологическая характеристика придонных вод. Практически рассматривается распределение температуры на глубине более 3000—4000 м. Подобный подход к зоогеографическим построениям, при котором в основу кладется изменение факторов среды, а не изучение ареалов животных, нам кажется неприемлемым. Кроме того, предлагаемые границы зоогеографических подразделений построены часто на неправильных фактических данных в отношении распределения температуры придонных вод Мирового океана. Положение предлагаемых границ, особенно северной границы Антарктической глубоководной области, доходящей на этой схеме до северной Бразилии, Индостана, а в центральных районах Тихого океана до 20° с. ш., чрезвычайно своеобразно и противоречит имеющимся гидрологическим данным. Антарктическая глубоководная область выделяется Мензисом на основании распределения антарктических придонных вод с температурой 0° и ниже. Но воды с такой температурной характеристикой отмечены только в узком приконтинентальном районе Антарктики и не распространяются на север далее 55—53° ю. ш. даже в западной части Индоокеанского сектора. Вообще же они лежат южнее 60° ю. ш. Имеются неточности и в отношении отдельных регионов. Так, придонные воды

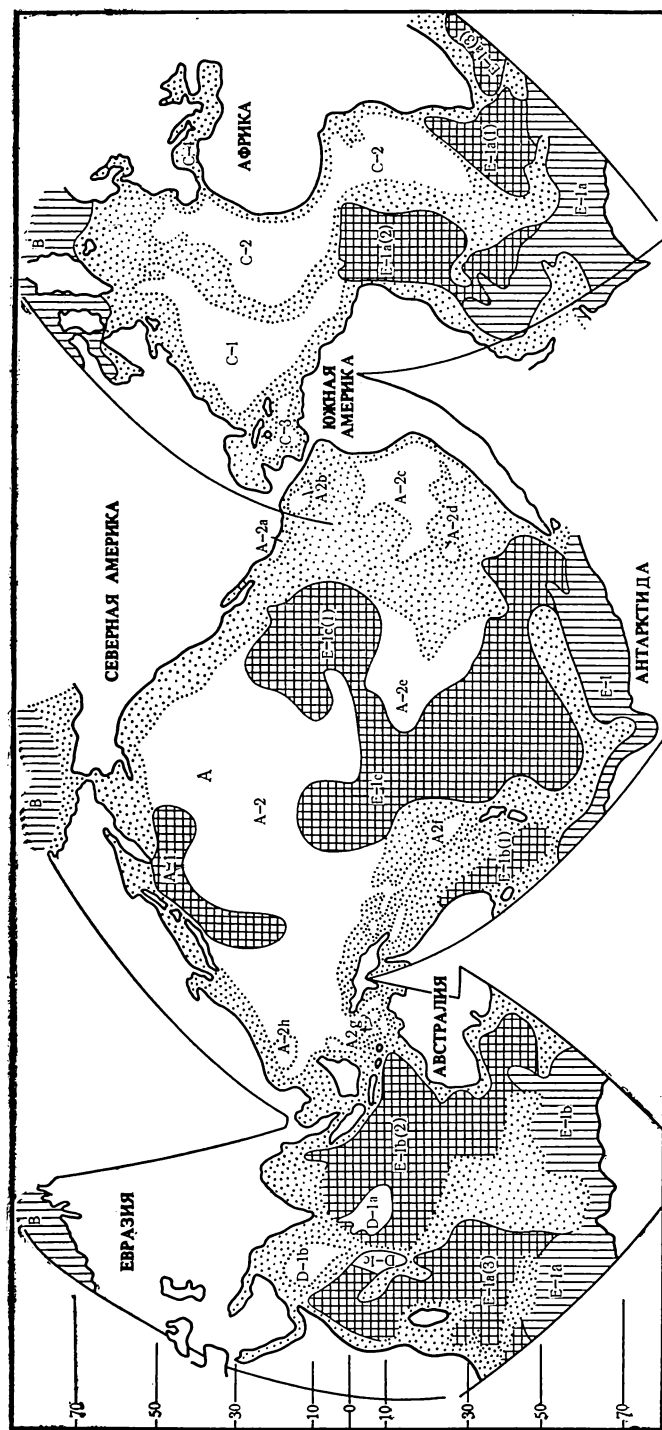


Рис. 27. Схема зоогеографического деления южной абиссали по Р. М. Мензису (Menzies et al., 1973)

А — Тихоокеанская глубоководная область: А-1 — Северо-Западная Тихоокеанская провинция; А-2 — Центральная Тихоокеанская провинция; А-2а — Северный Центрально-Американский район желобов; А-2в — Южный Центрально-Американский район желобов; А-2с — Перуанский район; А-2д — район о-ва Пасхи; А-2е — Туамого-Маркизский район; А-2г — Северный Ново-Зеландский район; А-2г — Новогвинейско-Борнео-Филиппинский район; А-2и — район Китайского моря.

В — Арктическая глубоководная область, включает Норвежскую, Гренландско-Фрамскую, Западно-Евразийскую, Сибирскую и Канадскую провинции.

С — Атлантическая глубоководная область: С-1 — Северо-Западная Атлантическая провинция; С-2 — Восточно-Атлантическая провинция; С-3 — Карибско-Мексиканская провинция; С-4 — Средиземноморская провинция.

Д — Индийская глубоководная область: Д-1 — Андаманская провинция; Д-1а — Южный Индийский район, Д-1б — Район Аравийского моря; Д-1с — Северо-Индийский район.

Е — Антарктическая глубоководная область: Е-1 — Антарктическая циркулярная провинция, Е-1а — Атлантико-Индийский Антарктический район, Е-1а(1) — Восточный Южно-Атлантический подрайон, Е-1а(2) — Западный Южно-Атлантический подрайон, Е-1а(3) — Юго-восточный Индийский подрайон, Е-1б — Австрало-Индийский Антарктический район, Е-1б(1) — Юго-западный Индийский подрайон, Е-1б(2) — Восточный Австралийский подрайон, Е-1с — Юго-восточный Тихоокеанско-Антарктический район, Е-1с(1) — Южный Центрально-тихоокеанский подрайон

подразделений А-1 и Е1а-1 этой схемы не имеют отрицательной температуры (Панфилова, 1967).

Есть сводки по некоторым группам животных, в которых действительно показано наличие очень узких ареалов в пределах нижней абиссали и высокого эндемизма фауны отдельных внутриокеанических бассейнов. Кроме равноногих ракообразных, в интерпретации Мензиса (Menzies, 1965; и др.), такое распространение приписывается *Bivalvia* (Clarke, 1962a, 1962b), о чем уже упоминалось выше. Мы также упоминали о работах американских исследователей по фауне различных восточно-тихоокеанских бассейнов (Parker, 1963, Hartman, Barnard, 1958). Можно привести некоторые другие примеры, говорящие о высокой обособленности фауны отдельных глубоководных районов океана (Зевина, 1975a, 1975b; Кудинова-Пастернак, 1975; Monniot, Monniot, 1975; Barnard, 1962; Jones, Sanders, 1972). Но, вероятно, правы супруги Моньо, когда они предполагают, что каждое новое исследование сначала дает массу новых видов животных в каком-то районе, а затем известные границы ареалов этих видов начинают расширяться по мере дальнейшего накопления материала. Нельзя согласиться только с тем, что это в конце концов приводит к глубоководному космополитизму. Северная граница Антарктической глубоководной области, по Мензису, не подтверждается фаунистическим материалом. Выше мы упоминали о работах по морским ежам (Миронов, 1974a), равноногим ракообразным (Кусакин, 1971) и другие, в которых указывалось, что северная граница (по Виноградовой, 1956a, 1958b) должна быть даже смещена к югу на 5—15° в районе Индоокеанского сектора Антарктики. Но фаунистическая обособленность этой области подтверждается даже такими исследователями, как Хансен и Кнудсен, которые очень осторожны в оценке зоогеографических подразделений в абиссальной зоне (Hansen, 1975; Knudsen, 1970).

Нельзя также отрицать важность гидрологических характеристик и придонных течений, как факторов, определяющих географическое расселение животных и закономерности их распространения. Но в настоящее время все данные о характеристиках придонных вод получены на расстоянии 3—5 сотен метров над дном. Различия водных масс на таком расстоянии от дна не могут непосредственно влиять на распределение жизни на самом дне. Известно, что пограничный слой воды, с которым непосредственно соприкасаются животные, отличается по своим характеристикам от остальной водной массы, но в этом слое пока есть лишь единичные инструментальные наблюдения.

В работах Н. Г. Виноградовой неоднократно подчеркивалась роль срединно-океанических хребтов в качестве зоогеографических преград, поскольку направление основных зоогеографических границ хорошо соответствует их макромасштабному простираению (Виноградова, 1957, 1959; Беляев и др., 1973). Влияние рельефа на распределение фауны в еще большей степени учитывается Мензисом, Джорджем и Роувом (Menzies et al., 1973). В связи с этим следует специально остановиться на работах французских исследователей К. и Ф. Моньо по глубоководным асцидиям Атлантического океана, поскольку в них содержится критика прежних представлений и приводятся некоторые новые данные по зоогеографии больших глубин для этой акватории (Monniot, Monniot, 1973, 1974, 1975). Основной вывод этих исследователей, сделанный на хорошем новом материале, заключается в том, что Срединно-Атлантический хребет, и вероятно, Китовый, не служат зоогеографическими преградами для асцидий, поскольку в районе хребтов наблюдается подъем вод и, следовательно, подъем фауны на меньшие глубины. Но на приводимой карте распространения этой группы в абиссали Атлантики нет принципиальных расхождений с предложенной раньше Н. Г. Виноградовой общей схемой зоогеографического деления абиссали для этого океа-

на (как, впрочем, и со схемой Мензиса в районе Северной Атлантики). Моньо рассматривают области хребтов как зону смещения фаун, так же как и Северо-Атлантическую провинцию Н. Г. Виноградовой, для которой, тем не менее, известно 4% эндемичных видов. В этом нет противоречия, ведь именно области смещения и бывают пограничными областями. Конкретные же уточнения предложенных в свое время Н. Г. Виноградовой схематических границ неминуемо должны возникать при дальнейших исследованиях. Моньо указывают, что схема Р. Мензиса кажется им более убедительной, поскольку основные зоогеографические преграды, по их мнению, определяются гидрологией пограничного слоя, а не рельефом. Но схема Мензиса и основана, в первую очередь, на геоморфологическом строении ложа океана. Что же касается гидрологии пограничного слоя, то о том, что она изучена очень плохо, уже указывалось выше. Кнудсен также считает, что срединные океанические хребты не служат зоогеографическим преградами. Он указывает, что эти хребты не ограничивают распространение ни одного из видов глубоководных двусторчатых моллюсков. Но все приводимые им примеры, за исключением ареалов двух видов, относятся к распространению эврибатных батигально-абиссальных форм (Knudsen, 1970). Причины, определяющие распространение животных на обширных пространствах океанического ложа, гораздо сложнее. Многие границы, разделяющие разные зоогеографические области, имеют широтное простираие, т. е. не совпадают с направлением срединно-океанических хребтов. Этот вопрос обсуждается ниже.

Д. Бриггс (Briggs, 1974), разбирая различные направления современных исследований в области морской зоогеографии, как и Ж. М. Перес (Péres, 1961), поддерживает схему Н. Г. Виноградовой и считает ее полезной для будущих работ и сопоставлений.

4. 4. Биологическая структура океана и зоогеография абиссали

Для глубоководной фауны отмечено существование биполярного, амфиокеанического и циркумтропического типов ареалов, хорошо известных для мелководных морских донных видов. Наличие этих типов ареалов оспаривает часть исследователей, которые стремятся доказать, что это — лишь результат недостаточной изученности глубоководной донной фауны (Мурина, 1961; Пастернак, 1973; Menzies, 1959; Knudsen, 1970; и др.). Тем не менее примеры биполярного распространения сохранились и сейчас в разных группах: Isopoda (Бирштейн, 1960, 1963), Tanaidacea (Кудинова-Пастернак, 1975), Ophiuroidea (Беляев, Иванов, 1961; Фелл, 1961), Priapulida (Мурина, Старобогатов, 1961; Мурина, 1964), а также в новом нижнеабиссальном роде брюхоногих моллюсков *Tacita* (Лус, 1975). Для Мирового океана известно несколько десятков биполярных и амфиокеанических видов; только в Тихом океане их насчитывается в настоящее время более 20 (Зенкевич, 1960; Виноградова, 1955, 1969б). Есть биполярные виды и среди глубоководных обитателей пелагиали (Виноградов, 1965). Но если для мелководной фауны такие ареалы хорошо объясняются периодами похолодания и потепления климата в ледниковое время и глобальными миграциями животных — соответственно или через тропическую зону, или через Полярный бассейн (Берг, 1947), то для глубоководной фауны до настоящего времени нет единого удовлетворительного объяснения происхождения биполярных, и, особенно, амфиокеанических ареалов. Я. А. Бирштейн (1960, 1963) высказал предположение, что биполярное или амфиокеаническое распространение было свойственно мелководным предкам ныне глубоководных форм, которые впоследствии исчезли, а глубоководные потомки сохранили особенности их распространения. Но такое объяснение приводит к теории политопного возникновения видов, не принимаемой

многими зоологами. Кроме того, оно не может дать ответ в том случае, когда такие ареалы характерны для представителей чисто глубоководных родов, не встречающихся на малых глубинах.

М. Е. Виноградов связывал возникновение биполярных видов с подтоками на больших глубинах холодных глубинных вод полярного происхождения в меридиональном направлении. В эпохи похолоданий меридиональная глубинная циркуляция усиливалась и могли возникать пути для проникновения животных умеренных и холодных вод из одного полушария в другое. Хорошей иллюстрацией влияния глубинных течений на распространение глубоководной фауны может служить следующее. В настоящее время меридиональная глубинная циркуляция в Атлантическом океане выражена сильнее, чем в Тихом. В соответствии с этим есть глубоководные пелагические виды, которые в Тихом океане распространены биполярно, а в Атлантике проходят сквозь тропическую зону с глубинными течениями вдоль восточных побережий Америки (Виноградов, 1959, 1965). Подобные примеры для представителей чисто абиссальных родов приводятся Н. Г. Виноградовой (1969б). Аналогичное проникновение видов существует и в Тихом океане вдоль западных берегов Северной и Южной Америки. Так, Н. А. Заренков (1964) указывает, что биполярные ареалы у антарктических десятиногих раков, в том числе и у абиссального *Munidopsis antonii* (2520—3900 м), возникли благодаря глубинным миграциям вдоль побережий материков, прежде всего у западного побережья Америки. А. Н. Миронов (1976) отмечает существование таких связей и для глубоководных морских ежей.

Гипотеза М. Е. Виноградова удовлетворительно объясняет происхождение разрыва биполярного ареала, но не объясняет амфиокеанического типа распространения. Ф. А. Пастернак сводит этот тип к циркумконтинентальному типу распространения, при котором ареалы узкой лентой опоясывают побережья материков вокруг всего океана (Пастернак, 1964). Существование таких ареалов отмечал Экман (Ekman, 1935), обнаруживаются они и в настоящее время (Кучерук, 1975; Пастернак, 1975а). Вопрос о полноте изученности глубоководной фауны чрезвычайно важен в оценке существования разорванных ареалов в абиссали и только будущие исследования смогут подтвердить или опровергнуть как наличие таких типов ареалов, так и дать более полное объяснение их возникновения.

С наличием глубинных путей взаимосвязи разнородных фаун, обусловленных или характером циркуляции придонных вод или макрорельефом океанического дна, тесно связан вопрос о центрах происхождения и путях расселения абиссальной фауны. В большинстве работ, посвященных этой проблеме, холодноводная фауна шельфа южного полушария, и, в частности, шельфа Антарктиды в первую очередь рассматривается в качестве одной из основных исходных фаун для формирования фауны абиссали. Именно в Антарктике произошло основное вселение животных на большие глубины и именно оттуда затем различными путями шло их расселение по Мировому океану. Такая точка зрения высказывалась Экманом (Ekman, 1953). В настоящее время появилась серия работ, в которых эта гипотеза развивается для разных групп абиссального бентоса (Бирштейн, 1963; 1971; George, Menzies, 1968; Кусакин, 1971, Kussakin, 1973; Миронов, 1974в; Беляев, 1974, 1975; Зезина, 1975б)¹. Причем все авторы отмечают существование пути расселения вдоль тихоокеанских побережий Южной и Северной Америки. В Тихом океане есть и другой путь связей фаун больших глубин — через Индонезийские моря. В Атлантике аналогичный путь намечается вдоль восточных побережий Америки. Иногда район Малайского архипелага рассматривается и как

¹ См. также раздел «Влияние гидростатического давления на морские организмы» (I.4) в настоящем томе.

самостоятельный центр видообразования (Дьяконов, 1950). В северном полушарии, по мнению О. Г. Кусакина, центра видообразования, аналогичного Антарктике, не существует. Иной точки зрения придерживаются Хесслер и Тайстл. По мнению этих авторов, холодноводные районы южного полушария нельзя считать центром формирования абиссальной фауны. Вселение животных на большие глубины из шельфовой зоны происходило в разных районах Мирового океана, но не в Антарктике (Hessler, Thistle, 1975).

Принимаемая нами схема зоогеографического деления абиссали Мирового океана (см. рис. 25) позволяет проследить проявление широтной зональности и симметрии на океаническом ложе вопреки тому, что основные зоогеографические преграды (срединно-океанические хребты, материки, отчасти глубинные течения) имеют меридиональное простирание. Все основные зоогеографические границы на дне океана почти полностью совпадают с границами, разделяющими Аркто-Бореальную, Тропическую и Антарктическую области на поверхности океана. Наиболее четкие зоогеографические границы проходят в абиссали на 40° ю. ш. и $35-40^\circ$ с. ш.

Зоогеографические границы, проводимые на основании смены фаунистического состава и изучения ареалов отдельных видов, хорошо соответствуют, особенно в Тихом океане, границам между трофическими областями (Соколова, 1969; Соколова, Нейман, 1966). Последние же определяются кардинальными различиями в условиях питания для донных животных. Поскольку на больших глубинах океана широтные различия в распределении температуры и других условий малы, из всех факторов, влияющих на распределение жизни, видимо, именно трофический фактор играет ведущую роль. Различия в характере и способах питания обуславливают смену биоценозов различных трофических типов (Соколова, 1956, 1961, 1965) и, соответственно, смену состава фауны (Виноградова, 1969а; Беляев и др., 1973).

Условия питания в абиссальной зоне складываются в результате сложной взаимосвязи общеокеанических явлений, в конечном счете определяющихся тем, что происходит на поверхности океана, и находятся под влиянием широтной зональности. Но из-за однообразия абиотических условий в абиссали широтная зональность представляет как бы размытое отражение на дне океана поверхностной климатической зональности (Богоров, 1960; Виноградова, 1969б).

В то же время меридиональное простирание срединных океанических хребтов и материков определяет и меридиональную симметрию и распространение донной фауны, а циркумконтинентальная зональность проявляется в наличии циркумокеанических ареалов. Другими словами, широтная и меридиональная симметрия биологической структуры океана хорошо прослеживаются в системе зоогеографических связей глубоководной донной фауны. Это свидетельствует о единстве биологической структуры океана на всех его глубинах, и учение Л. А. Зенкевича — основоположника этой идеи — находит новое подтверждение и развитие в исследованиях фауны абиссальной зоны океана.

Глава V

БИОФИЗИЧЕСКИЕ ПОЛЯ В ОКЕАНЕ

§ 1. ФАУНА ЗВУКОРАСSEИВАЮЩИХ СЛОЕВ (ЗРС)

1.1. История открытия ЗРС и общие замечания

Широкое внедрение в навигационную и рыбопромысловую практику эхолотов, начавшееся с тридцатых годов нашего столетия, послужило стимулом интенсивного развития прикладной гидроакустики. Уже перед второй мировой войной были достигнуты реальные успехи в промере глубин и поиске промысловых скоплений и косяков рыб с помощью эхолотов. В те годы промысел рыб не выходил за границы материкового шельфа, чувствительность эхолотов была низкой и поэтому особенности рассеяния звука в толще океана не привлекали внимания. Только в начале сороковых годов, уже во время войны, когда гидроакустические исследования, связанные с запросами навигации и обороны, вышли за пределы шельфа в открытый океан, на осциллографах и лентах самописцев эхолотов и на экранах гидролокаторов операторы стали отмечать, кроме привычных для них записей отражений от дна или от подводных лодок, появление характерных помех. Помехи напоминали слабое отражение от дна («ложное дно»), но регистрировались на меньшей глубине, где никакого дна другими методами обнаружить не удавалось. Они, в отличие от записей компактных косяков рыб, охватывали протяженные районы, более или менее постоянно и на одной и той же глубине встречаясь в одном и том же месте. По ходу судна на лентах самописцев днем помехи регистрировались на глубине нескольких сот метров и выглядели как темные полосы — слои, за что их и называли глубинными звукорассеивающими слоями.

С самого начала обнаружения ЗРС их исследования приобрели широкий размах. Одним из первых свойств, которое удалось подметить, оказалась присущая ЗРС суточная вертикальная миграция — опускание до нескольких сот метров днем и подъем к поверхности ночью. Так в океане могут вести себя только живые объекты, что и послужило решающим доказательством гипотезы о биологической природе рассеивателей, создающих помехи в гидроакустическом поле. В первых уловах небольших планктонных сетей с глубины ЗРС ничего необычного не было. Пробы содержали главным образом веслоногих рачков длиной 2—8 мм. Скорость миграций таких рачков меньше, чем скорость вертикальных миграций ЗРС, на глубине которых рачки были пойманы. Стало ясно, что население океанических ЗРС, регистрируемых эхолотом, должно состоять из более крупных животных (макропланктона), в число которых могут входить мелкие глубоководные рыбы и, вероятно, кальмары (Johnson, 1948). Такая четкая и простая формулировка означала, что особенности распределения ЗРС и их поведение должны подчиняться общим закономерностям распределения жизни в толще океана и что гидроакустическая аппаратура — это мощное средство изучения распределения и поведения пелагических животных.

Расширение парка гидроакустической аппаратуры, которая пополняется все новыми и новыми типами приборов, в конце концов привело к тому, что четкое сначала определение ЗРС стало терять свою конкретность. Сейчас выражение «звукорассеивающий слой» применяется для обозначения слоя

воды, рассеяние звука в котором заметно при использовании данной аппаратуры» (Беклемишев, 1967а, с. 212). Эта формулировка удобна, так как охватывает практически все случаи обнаружения скоплений макропланктона, независимо от того, каким типом приборов, выбранным исходя из задач исследования, они были зарегистрированы. Вместе с тем из такого определения следует, что в биологическом смысле специфичной фауны ЗРС нет. Есть мезо- и эпипелагические животные, отдельные виды которых способны рассеивать звук в том или ином диапазоне частот с различной интенсивностью в зависимости от физических свойств тела и концентрации скоплений, возникающих на определенной глубине. В каждом случае идентификация рассеивателей в принципе всегда возможна. Оценка видовой принадлежности, размеров и концентрации рассеивателей и составляет основную задачу исследований фауны различных ЗРС.

За тридцать лет изучения ЗРС и их фауны большинство основных вопросов решено. Недавно физическая теория рассеяния звука в толще океана и широкий круг связанных с ней вопросов обобщены в капитальной сводке И. Б. Андреевой (1974а, 1974б). Основным итогом более ранних этапов изучения ЗРС и их фауны посвящены работы Н. Маршалла (Marschall, 1951), К. В. Беклемишева (1956, 1959, 1964, 1969), сводки Херси, Бэкуса (Hersey, Backus, 1962) и Бодена (Boden, 1962).

Материалы эхолотных наблюдений, собранные преимущественно в рейсах э/с «Витязь» в Тихом океане, положены в основу одной из схем вертикального расчленения сообществ океанической пелагиали (Беклемишев, 1969). Эхолотные наблюдения помогли выяснить детали распределения макропланктона в экваториальных водах Тихого и Индийского океанов (Воронина, 1962, 1964; Grandperrin, 1969) и на востоке Индийского океана (Мусаева, 1965). Изучению звукорассеивающих слоев и их фауны посвящались специализированные рейсы различных экспедиционных судов многих стран.

1.2. Гидроакустические методы исследований ЗРС

1. Эхолоты — первый тип прибора, показавших существование ЗРС. Сохраняют значение до сих пор и вряд ли потеряют его в будущем. Позволяют исследовать ЗРС на обширных акваториях, попутно с промером глубины дна. Недостаток — фиксированная рабочая частота и качественный характер записей на лентах самописцев. Подключение амплитудных регистраторов (интеграторов) дает возможность перейти к количественным оценкам интенсивности рассеяния на фиксированной частоте (McElroy, Wing, 1974) и даже автоматизировать анализ распределения численности и биомассы животных-рассеивателей, используя ЭВМ и получая на выходе готовые карты (Blackburn, Thorne, 1974; Mathisen et al. 1974; и др.). Эхолоты с узкой диаграммой направленности обладают повышенной разрешающей способностью и позволяют прямо на ленте самописца подсчитывать концентрацию крупных рассеивателей (Краусе, 1971). Наряду с эхолотами используются и гидролокаторы бокового обзора (сонары), облегчающие поиск ЗРС во время погружений бат- и мезоскафов.

2. Искровые электроразрядники (спаркеры), нашедшие широкое применение для сейсмопрофилирования. Работают в диапазоне низких частот (единицы кГц), регистрируя крупных рассеивателей. Редко применяются для исследования ЗРС (Hersey, 1963).

3. Широкополосная гидроакустическая аппаратура, источник звука — взрыв небольшого заряда ВВ, дающий «белый шум» в широком диапазоне частот. Основной метод исследования объемной реверберации, широко используемый специалистами разных стран, позволяет количественно оценивать все физические характеристики ЗРС. (Андреева, 1974б). Интересный вариант

взрывной методики изучения объемной ревербации — дистанционный метод квазисиноптических наблюдений с помощью гидроакустических буев, сбрасываемых с самолета одновременно с зарядами ВВ. Прием информации идет по каналу радиосвязи, приемная аппаратура размещена на борту самолета (Davis, 1971).

4. Так называемый «локальный метод»: источник звука (электроизлучатель или серия малых зарядов) вместе с гидрофоном на кабеле опускаются на значительную глубину. В самом совершенном варианте эта аппаратура представляет собой акустический зонд. Она дает возможность оценивать рассеяние в объеме малого радиуса, дискретно определять концентрацию, свойства и даже скорость движения одиночных рассеивателей (Raitt, 1948; Прозорова, 1966, 1972б; Scrimger et al., 1972; Johnson, 1973b; и др.).

Для исследования фауны ЗРС в последнее время используются преимущественно пелагические тралы типа Айзекса — Кидда с заглубительной доской V-образной формы и пятиугольным входным отверстием (Aron, 1962). Преимущество трала Айзекса — Кидда — высокая скорость буксировки, до 6 узлов. Сконструированы различные замыкающиеся устройства (стаканы) для кута трала Айзекса — Кидда (Barham, 1957; Foxton, 1963; и др.), позволяющие хоть как-то фракционировать улов с различных горизонтов. В сложной модели трала Айзекса — Брауна фракционирование улова достигается за счет продольного разделения трала на две секции от входного отверстия до кута (Isaacs, Brown, 1966). Кроме трала Айзекса — Кидда используют также сеть Таккера с прямоугольным входным отверстием и ее модификации (Tucker, 1951; Baker et al., 1973; и др.). Аппаратура, которой снабжаются тралы, предназначена для регистрации на борту судна во время траления при помощи кабель-троса глубины трала, истинной скорости его движения, температуры, освещенности и даже концентрации кислорода или хотя бы некоторых из этих характеристик (Clarke, 1971). Трал можно вести по изолуе или по изотерме и точно облавливать глубину, на которой отмечен ЗРС. Кроме малогабаритных тралов применяются большие тралы с площадью входного отверстия до 700 м² (Harrison, 1967; Taylor, 1968; Backus et al., 1969; Krefft, 1972, 1974), уловы которых отличаются (по составу и размерам рыб) от уловов малых тралов. Для выяснения природы рассеивателей, их концентрации и поведения применялись подводные фото- и телекамеры, скомпонованные с выносным датчиком эхолота (Johnson et al., 1956; Backus, Barnes, 1957).

Перечисленные способы изучения ЗРС и их фауны позволили получить обильную информацию. Во многих случаях ее ценность возрастала за счет одновременного комплексного использования нескольких методов. Все же это был косвенный путь исследований. Прямые визуальные наблюдения, которые стали возможны с появлением бати- и мезоскафов, сейчас позволяют получать более точные и достоверные данные. Сквозь иллюминаторы подводных аппаратов не всегда удается определить вид животного. Установка на подводном аппарате сетей, управляемых из кабины, позволяет не только наблюдать, но и отлавливать нужных животных (Brown, 1968).

1.3. Свойства ЗРС.

Физические и биологические характеристики животных рассеивателей

1. Легче всего поддающаяся анализу характеристика ЗРС — глубина его положения. На определенной частоте в одной и той же точке часто регистрируются несколько ЗРС, лежащих друг над другом. По глубине все ЗРС можно разделить на приповерхностные (эпипелагические) и глубинные. Эпипелагические ЗРС — это постоянные скопления животных в эпипелагиали. Глу-

бинные ЗРС днем расположены на глубине нескольких сот метров. Ночью они поднимаются, иногда расслаиваясь на 3—4 отдельных слоя. Известны немигрирующие глубинные ЗРС. На различных частотах распределение ЗРС в определенной точке обычно не совпадает. Скопление каждой группы животных может регистрироваться на своей частоте и каждое из них — на другой глубине. Вертикальная структура слоя, который на ленте эхолота выглядит как довольно однородная полоса, при исследовании локальным методом (акустическом зондировании) оказывается очень сложной. Дискретные записи в координатах «глубина — интенсивность рассеяния» имеют вид неправильной пики, максимумы и минимумы быстро сменяют друг друга (Scrimger, Turner, 1971).

Существующая гидроакустическая аппаратура способна регистрировать ЗРС до глубины 1,0—1,7 км. Самые глубокие из известных ЗРС обнаружены только над континентальным склоном или неподалеку от него в Атлантическом (Андреева, Житковский, 1968), Тихом (Chapman et al., 1971; Johnson, 1971, 1973b) и Индийском (Hall, 1971) океанах с помощью взрывной методики и локальным методом. Самые глубокие слои образованы крупными резонансными рассеивателями — рыбами. Расчеты показывают, что радиус плавательного пузыря доходит до 1,8 см (крупные рыбы). Концентрация рассеивателей обычно низкая: 10^{-5} — 10^{-7} экз/м³.

2. **Интенсивность рассеяния** в обратном направлении сильно зависит от частоты (f , кГц) регистрации слоя. Измеряется средним коэффициентом обратного объемного рассеяния (m , м⁻¹) и силой слоя (M , безразмерная величина). Сила слоя — это интеграл значений коэффициента объемного рассеяния по глубине в пределах верхней и нижней границ каждого ЗРС. Коэффициент обратного объемного рассеяния может быть представлен как произведение эффективного сечения обратного рассеяния на определенной частоте (σ , см²) и средней концентрации рассеивателей (N , экз/м³). Эффективное сечение обратного рассеяния определяется реальными размерами и физическими свойствами тела животных-рассеивателей. Если тело животного содержит газовые включения, значения эффективного сечения (из-за резонанса газового пузырька) резко возрастают на определенной частоте, которая в этом случае может быть названа резонансной частотой рассеяния.

Многие мезопелагические рыбы снабжены плавательным пузырем, а у некоторых сифонофор (Physonectae) есть наполненный газом пневматофор. Скопления этих двух групп животных обладают повышенной интенсивностью рассеяния и чаще других обнаруживаются как ЗРС. Гипотезу о том, что именно «пузырные» мезопелагические рыбы — один из важнейших компонентов фауны ЗРС, выдвинул и обосновал Н. Маршалл (Marshall, 1951, 1960, 1971a, 1971b). Резонансная частота газового пузырька зависит от давления, под которым находится газ, т. е. от глубины положения «пузырных» рыб или сифонофор. Во время суточных вертикальных миграций рассеивателей резонансная частота существенно меняется, и очень важно, как ведет себя пузырь. В первом приближении во время миграции может сохраниться постоянной масса газа (объем пузыря в этом случае меняется по закону Бойля-Мариотта), или же объем пузыря активно поддерживается примерно постоянным за счет выделения или резорбции газа с помощью «чудесной сети» капилляров газовой железы и «овала», которыми снабжены пузыри подавляющего большинства «пузырных» рыб.

ЗРС, интенсивность рассеяния которых существенно возрастает в узкой полосе частот, могут быть названы резонансными. Каждый такой ЗРС резонирует на своей, характерной для него частоте (Hersey et al., 1962). Узкий максимум интенсивности рассеяния резонансных слоев во время вертикальной миграции смещается по частоте: при подъеме резонансная частота падает, при опускании — возрастает. Есть мигрирующие слои, пузыри рассеивате-

лей которых ведут себя по-разному, т. е. сохраняют постоянными или объем пузыря, или массу газа в нем (Hersey, Backus, 1954; Hersey et al., 1962). Эхолоты работают на фиксированной частоте, и на лентах их самописцев во время подъема мигрантов в вечернее время часто можно заметить или появление новых ЗРС (при низкой рабочей частоте эхолота), или же исчезновение ЗРС, наблюдавшихся до этого на значительной глубине (при высокой рабочей частоте эхолота). Утром эта картина повторяется, но в обратной последовательности (например, см. Пономарева, 1974). Появление и исчезновение ЗРС на лентах самописцев эхолотов в одной и той же точке наблюдений на протяжении суток связано не с изменениями концентрации рассеивателей, хотя они постоянно происходят, и не с изменениями значений эффективного сечения в зависимости от глубины. Этот феномен вызван сдвигом максимума интенсивности рассеяния по частоте во время миграций ЗРС. Когда максимум попадает на рабочую частоту, эхолот четко регистрирует ЗРС, когда максимум уходит от рабочей частоты эхолота, ЗРС на ленте самописца исчезает.

Резонансностью рассеяния обладают не все ЗРС, так как рассеивающими свойствами обладают не только газовые включения в теле животных, но и различные ткани: хитиновый покров ракообразных, костный скелет рыб, хрящевой скелет головоногих (гладиус кальмаров), наконец, — мышцы, жировые и другие мягкие ткани всех животных. Интенсивность рассеяния звука на твердых тканях и скелете намного меньше, чем на резонирующих пузырях рыб и сифонофор. Но концентрация нерезонансных рассеивателей обычно превышает концентрацию «пузырных» рыб и поэтому полная картина интенсивности рассеяния в толще океана выглядит в широком диапазоне частот достаточно сложной.

С точки зрения гидроакустики существует три группы рассеивателей (Андреева, 1974б, с. 519—520).

а. Рыбы с наполненным газом плавательным пузырем в том случае, если рабочая частота применяемой аппаратуры ниже или соответствует резонансной частоте пузыря; эта группа рассеивателей (в которую, кроме рыб, включают и некоторых сифонофор) на частотах, близких к резонансной частоте пузыря, дает наибольший вклад в суммарную интенсивность объемного рассеяния.

б. Ракообразные (эвфаузииды, креветки), рыбы без пузыря, а также рыбы или сифонофоры при частотах выше резонанса, а также кальмары; у этой группы животных есть твердый скелет или панцирь.

в. Животные со студенистым телом, у которых нет ни газовых включений, ни твердого скелета или панциря; значения эффективного сечения рассеяния животных этой группы на несколько порядков ниже, чем у животных сходного размера из первых двух групп.

Анализ количественных данных о фауне звукорассеивающих слоев и оценка роли различных групп организмов в формировании рассеянного акустического поля в полосе частот 3 — 100 кгц показали, что различные категории животных-рассеивателей последовательно сменяют друг друга как «основные» рассеиватели при переходе от низких частот к высоким. На частоте около 10 кгц основную роль играют резонирующие плавательные пузыри рыб. Около 20 кгц вклад рассеяния от пузырей рыб становится приблизительно равным интенсивности рассеяния на твердых тканях животных второй группы, а само рассеяние начинает терять резонансный характер. На частоте 30 кгц и выше основную роль в суммарном рассеянии все более и более приобретают животные с твердыми тканями. На частоте около 100 кгц рассеяние почти полностью обуславливается планктонными беспозвоночными. При этом студенистые животные (медузы, гребневики, сифонофоры без пневматофоров, сальпы и др.) на всех частотах дают ничтожный вклад (< 1%) в общий эффект рассеяния. Резонансные максимумы интенсивности рассеяния

наблюдаются до частоты около 20 *кГц*, а на более высоких частотах значения коэффициента объемного обратного рассеяния постепенно, но не намного, возрастают (Андреева, 1972).

Все изложенное выше — не более чем беглое описание качественных свойств ЗРС и животных-рассеивателей. Полная количественная теория рассеяния звука в океанических звукорассеивающих слоях детально изложена И. Б. Андреевой (1974б). Эта теория позволяет количественно сопоставлять результаты исследований ЗРС, полученные двумя методами — акустическим и биологическим. Под биологическим методом в данном случае подразумевается анализ состава и размерной структуры животных из уловов разноглубинных тралов. Методика расчетов подробно изложена в специальных статьях (Андреева, 1964, 1965; Андреева, Чиндонова, 1964; Прозорова, 1967), а результаты сопоставления свидетельствуют о том, что в полосе частот характерной для резонансных ЗРС (5—15 *кГц*) основными рассеивателями служат рыбы с наполненным газом плавательным пузырем (Андреева, 1964, 1965; Андреева, Чиндонова, 1964; Чиндонова, Кашкин, 1969; Кашкин, Чиндонова, 1971; Кашкин, 1973, 1974а, 1974б; Baird et al., 1974). Приближенные расчеты концентрации и размеров рассеивателей по акустическим данным позволяют косвенным путем устанавливать видовую принадлежность резонансных рассеивателей — рыб (Кашкин, 1973, 1974а; Baird et al., 1974). Решение обратной задачи (приближенный расчет акустических характеристик резонансных ЗРС по составу уловов) дает значения коэффициента обратного рассеяния, лежащие в реально наблюдающихся пределах (Кашкин, Чиндонова, 1971; и др.). Приближенность расчетов обусловлена в основном избирательностью трала как орудия лова, а также другими неизбежными погрешностями сбора биологических данных. Поэтому совпадение результатов, полученных двумя методами, не всегда бывает удовлетворительным.

1.4. Состав фауны океанических глубинных ЗРС

1. *Уловы тралов с глубины ЗРС.* Располагая пробами, взятыми тралом, не просто бывает установить состав и концентрацию макропланктона на глубине ЗРС и выявить основные виды-рассеиватели. Трал — не универсальное орудие лова макропланктона, он пропускает сквозь ячею мелких рассеивателей, крупные активные животные (кальмары) уходят с его пути. Акустические методы оценки ЗРС и интенсивности рассеяния также не универсальны благодаря различиям применяемых для регистрации ЗРС частот. Последнее относится не только к эхолотам, но и к более совершенной аппаратуре, так как диапазон частот для регистрации ЗРС не стандартизован. Благодаря тому, что тралы ловят не всех рассеивателей, а гидроакустическая аппаратура регистрирует не всю мезопелагическую фауну, а только какую-то заранее неизвестную ее часть, бывает, что трал с глубины ЗРС приходит пустым (Reargu, Mesecar, 1971, эхолоты, 12 и 38,5 *кГц*). Бывает и так, что трал приносит богатейшие уловы, содержащие животных, которых принято считать рассеивателями, с глубин, где ЗРС нет (Gibbs, Roper, 1971, эхолот, 12 *кГц*, 600—1100 м у Бермудских островов). Два этих примера — сравнительно редкое исключение. Обычно состав рассеивателей и их концентрацию можно хорошо оценить, сопоставляя результаты акустических исследований и анализ уловов трала с глубины ЗРС. Концентрация рассеивателей, рассчитанная по уловам трала, зависит от группы, к которой относятся рассеиватели. Концентрация резонансных рассеивателей (мелких мезопелагических рыб с плавательным пузырем) составляет несколько десятков экз/10⁴ м³, концентрация рыб без плавательного пузыря и высших ракообразных (креветок и эвфаузиид) на один — два порядка выше (Андреева, Чиндонова, 1964). В прибрежных

районах концентрация эвфаузиид может достигать до 20—30 экз/м³ (Clarke, 1971). Непосредственно над и под ЗРС количество макропланктона на один — два порядка меньше, чем на глубине ЗРС (Воронина, 1964, и др.). Рассмотрим несколько типичных случаев облова ЗРС с помощью тралов и крупных сетей.

а. Первая работа, внесшая принципиально новый вклад в познание фауны ЗРС, проведена с помощью большой (1,8 × 1,8 м²) мезопелагической сети в Беринговом море и у берегов Калифорнии (Tucker, 1951). В обоих районах исследования обнаружены 2 ЗРС (эхолот, 18 кгц) — верхний и нижний. В уловах с глубины верхнего ЗРС доминировали эвфаузииды, с глубины нижнего — мелкие мезопелагические рыбы, в основном светящиеся анчоусы.

б. У Тихоокеанского побережья Канады, у берегов архипелага Королевы Шарлотты, состав ихтиофауны ЗРС (30 кгц; 38,5 кгц; 53,0 кгц) исследовался при помощи большого промыслового трала, предназначенного для лова сельди (Taylor, 1968). Максимальный улов получен с глубины основного ЗРС. Светящиеся анчоусы составляли до 80% уловов по численности. Другие мезопелагические рыбы и светящиеся анчоусы с плавательным пузырем без газа, но заполненным жировой тканью, доминировали в уловах с глубин под основным ЗРС, а также в уловах с глубины другого ЗРС, более слабого и лежащего глубже.

в. Примерно в том же районе, но несколько южнее, у берегов штата Орегон, США, фауна ЗРС (12 кгц и 38,5 кгц) изучалась с помощью трала Айзекса — Кидда. На глубине основного ЗРС обнаружено резкое повышение концентрации мезопелагических рыб (светящихся анчоусов), креветок и эвфаузиид. Пространственное распределение рыб на глубине ЗРС пятнисто. На протяжении суток по вертикали мигрировала только часть популяций видов рыб-рассеивателей. Другая, иногда существенная, часть оставалась на глубине и обуславливала возникновение немигрирующих ЗРС (Pearcy, Mesecar, 1971).

г. В 1967—1969 гг. фауна ЗРС (12 кгц) исследовалась тралом Айзекса — Кидда и большим промысловым тралом у Бермудских островов. Верхний немигрирующий ЗРС (0—150 м) вызван скоплениями молоди различных эпилеагических рыб. Ночью к ней присоединяется комплекс рыб-мигрантов, состоящий преимущественно из пузырных светящихся анчоусов (доминирует 7 видов из 58, найденных в пробах). Те же рыбы-мигранты образуют основной ЗРС днем на глубине 400—600 м, где также есть немигрирующие рыбы. Два вида (*Argyrolepeus hemigymnus* и *Valencienellus tripunctulatus*) образуют глубинный немигрирующий ЗРС, у них обнаружен суточный ритм пигментации тела. Днем зерна меланина в меланофорах концентрируются, рыбки приобретают светлую окраску. Ночью зерна меланина рассредотачиваются по отросткам меланофоров, окраска рыбок темнеет (Gibbs, Roper, 1971).

Анализ видового состава уловов трала и выделение основных видов резонансных рассеивателей путем приближенной оценки резонансной частоты по среднему радиусу плавательного пузыря показывают, что ЗРС на определенной частоте может быть образован одной и той же размерной группой разных видов пузырных рыб. Число основных видов-рассеивателей в связи с общим ростом видовой разнообразия мезопелагической ихтиофауны при переходе из умеренных широт в тропики также растет (Кашкин, Чиндонова, 1971). До сих пор нет прямых биологических методов оценки радиуса и режима изменения объема плавательного пузыря во время вертикальных миграций, расчеты основаны на допущениях. Тем не менее этот вывод справедлив в том случае, если глубина и мощность ЗРС оцениваются суммарно, дистанционными акустическими методами. Тонкая структура ЗРС и его разделение на ряд налегающих друг на друга и смыкающихся по вертикали самостоятельных сло-

ев, каждый из которых может быть представлен одной размерной группой единственного вида рыб-рассеивателей при такой оценке неизбежно смазывается.

2. *Визуальные наблюдения на глубине ЗРС.* Сложную проблему состава фауны ЗРС сейчас можно считать решенной в общем плане именно благодаря прямым наблюдениям, которые подтвердили результаты, полученные косвенными методами. Зрительный контакт исследователя с изучаемым объектом дал массу новых, иногда неожиданных сведений. Но успех пришел только после того, как исследование состава фауны ЗРС стало основным пунктом программы отдельных погружений.

а. Погружения у Тихоокеанского побережья США и Мексики. Первые результативные наблюдения населения ЗРС (10—20 кгц) получены вблизи г. Сан-Диего (Калифорния, США), т. е. именно там, где с начала открытия ЗРС в сороковых годах проводились их постоянные интенсивные исследования. Наблюдения из батискафа «Триест» показали, что на глубине основного ЗРС (300—380 м днем) есть плотные (до 300 экз/10³ м³) скопления сифонофоры *Nanomia bijuga* (Physonectae). Ее колонии имеют полый поплавок, наполненный газом — пневматофор. Поплавок обуславливает резонансный характер ЗРС. Во время лова рыхлые колонии сифонофор разваливаются, отдельные особи распавшейся колонии проходят сквозь ячейку трала и редко попадают в улов. Вот почему до тех пор, пока сифонофор не увидели на глубине ЗРС, их почти никогда не включали в число основных рассеивателей. Пневматофор *N. bijuga*, как и других сифонофор, содержит окись углерода (90%!) — газ, токсичный для других животных (Pickwell et al., 1964). Пневматофор снабжен порой, открывающейся наружу при расслаблении сфинктера. Если в пневматофоре создается избыточное давление (например, при подъеме животного), пузырьки газа выпускаются в воду, еще больше увеличивая интенсивность рассеяния звука. В скоплениях сифонофор интенсивность рассеяния была высокой — от —58 до —48 дБ (12 кгц). Над слоем сифонофор днем был слой повышенной концентрации эвфаузиид, под слоем сифонофор, на нижней границе основного ЗРС — слой креветок (*Sergestes similis*). Светящихся анчоусов (*Stenobranchius leucopsarus* и *Lampanyctus mexicanus*) было много, но не на глубине основного ЗРС: их скопления располагались значительно глубже. У взрослых особей этих двух видов пузырь без газа, заполнен жировой тканью. Дополнительный ЗРС, лежащий выше основного (около 200 м), образован одиночными мальками тихоокеанского хека (*Merluccius productus*). Первые наблюдения фауны ЗРС из батискафа у Сан-Диего приобрели характер научной сенсации, они широко освещались в печати (Barham, 1963а, 1963б; Batzler, Barham, 1963). Контрольные обловы ЗРС модернизированной замыкающей сетью Таккера в том же районе год спустя после погружений «Триеста», подтвердили выводы, полученные ранее. В уловах с глубины основного ЗРС преобладали сифонофоры, эвфаузииды и креветки. Над и под слоем их число было небольшим (Davies, Barham, 1969). Следующая серия погружений, теперь уже в «ныряющем блюде» (также у берегов п-ова Калифорния, но южнее, у мыса Сан-Лукас, Мексика) показала, что там основу населения мигрирующих ЗРС (12 кгц, 300 м днем) составляют светящиеся анчоусы. Сифонофоры с пневматофорами есть на глубине второго, более глубокого ЗРС, их численность невелика. Плотные пятна на лентах эхолота — это стаи кальмаров и крупных рыб, которые удалось увидеть из «блюда». Предельная глубина погружения «блюда» сравнительно невелика (максимум 300 м). Поэтому наблюдателю пришлось подстерегать мигрирующих животных утром и вечером, следя за последовательностью их опускания и подъема (Barham, Batzler, 1965; Barham, 1966; Берхем, 1966).

Исследования фауны ЗРС у берегов Южной Калифорнии и у Сан-Диего продолжались на мезоскафе «Дипстар-4000». Они сопровождалась акусти-

ческими измерениями интенсивности рассеяния (12 кгц) и обловами населения ЗРС сетью Таккера. Обловы и погружения в четырех точках подтвердили уже полученные ранее результаты. Фауна мигрирующих ЗРС здесь состоит из эвфаузиид, креветок, сифонофор (у Сан-Диего) и светящихся анчоусов. Фауна на глубоких, слабо мигрирующих ЗРС (амплитуда миграции — не более 50 м) состоит из рыб *Argyropelecus* spp. (Sternoptychidae) и *Cyclothone* spp. (Gonostomatidae). В суточной вертикальной миграции участвует не вся популяция сифонофор и светящихся анчоусов, часть особей ночью остается на той же глубине, где они находились днем. Пики интенсивности рассеяния по глубине точно совпали с глубиной слоев повышенной концентрации рассеивателей, которых подсчитывали в поле зрения иллюминаторов. Наблюдалась также типичная для эхолотных записей картина исчезновения ЗРС при его опускании в утренние часы. Новым оказалось только то, что спустя полтора часа тот же ЗРС возник опять. Объяснить этот поразительный эффект можно, допустив, что во время спуска, из-за повышения давления, пузырь рыб сжимается, быть может, вплоть до полного исчезновения газовой полости. Так возникает отрицательная плавучесть рыб и сифонофор, которая облегчает погружение. Но на глубине дневного положения ЗРС запас газа в пузырях активно пополняется, рассеиватели снова приобретают нейтральную плавучесть, резонансный характер ЗРС быстро восстанавливается (Pickwell et al., 1971). Так получено косвенное доказательство активной секреции и резорбции газа в пузырях во время суточной миграции. Активный способ заполнения и удаления газа из пузыря не требует сохранения постоянства ни объема газа, ни его массы — рассеиватели регулируют то и другое, исходя из обстоятельств и фазы суточной вертикальной миграции. У побережья Коста-Рики и Мексики в ЗРС наблюдали «бесчисленное множество» светящихся анчоусов. Плотные стаи *Benthosema panamense* тесно окружали «Дипстар-4000» (Barham, 1974).

б. Погружения в водах континентального склона у берегов США в Атлантическом океане. У мыса Хаттерас утром было три ЗРС (12 кгц): основной (212—286 м) и два более слабых (286—346 м и 392—448 м). Записи ЗРС на ленте эхолота были очень плотными. Наблюдатели из подводной лодки «Элвин» на глубине основного ЗРС видели много кальмаров (до 500 экз/10³ м³). На глубине первого слабого слоя — скопления светящихся анчоусов (*Diaphus dumerili*, более 100 экз/10³ м³). На глубине второго слабого слоя — скопления крупных креветок (420 м — до 6000 экз/10³ м³). Плотные скопления животных возникали у резкой границы раздела между теплыми водами Гольфстрима и более холодными водами континентального склона, а также в собственно водах склона. В каждом ЗРС доминировал какой-нибудь один вид животных. У самого дна, на глубине 700 м, скопления рыб (таксономическая принадлежность не выяснена, но это не светящиеся анчоусы) были такими плотными (> 10⁵ экз./10³ м³), что видимость из иллюминаторов упала до нескольких десятков сантиметров (Milliman, Manheim, 1968).

К северу от мыса Хаттерас, до 65° с. ш., в водах континентального склона на всей акватории от края шельфа до кромки Гольфстрима эхолоты (12 кгц), наряду с обычными ЗРС, записывают странный слой, днем состоящий из небольшого числа дискретных, но очень интенсивных эхо с глубины около 220 м. Точная видовая принадлежность рыб-рассеивателей оставалась неизвестной до 1967 г., когда специальные погружения «Элвин» показали, что необычный ЗРС — это плотные стаи «пузырных» рыб, одного из видов светящихся анчоусов — *Ceratoscopelus maderensis*. Длина рыбок около 60 мм (52—73 мм); размер стай: высота — 5—10 м, диаметр — 10—100 м; расстояние между стаями (по их центру) 100—200 м. Плотность рыб в стае колоссальная для фауны океанических ЗРС: 10—15 тыс. экз/10³ м³ (Backus, 1968; Backus et al., 1968).

в. Погружение в Атлантическом океане у побережья Марокко. Здесь наблюдатель в «ныряющем блюдце» подстерег два поднимающихся вечером к поверхности ЗРС (34 кгц). Днем они были на глубине около 260 и 370 м. На других частотах (5 и 12 кгц) никаких ЗРС не было. Когда слои проходили мимо «блюдца», в поле зрения появились мелкие стайки (по 3—5 экз.) светящихся анчоусов и одиночные рыбки из этого же семейства. Длина рыбок 20—30 мм. Количество рыбок в поле зрения доходило до 25 экз., они избегали света ламп «блюдца» и вели себя очень активно, поднимаясь прерывистым потоком (Mizikos, 1968).

Очень интересны результаты исследований тонкой структуры ЗРС (Clarke, 1971). В Атлантическом и Тихом океанах максимум концентрации рассеивателей, которая оценивалась с помощью высокочастотного гидролокатора (150—160 кгц), установленного на подводной лодке («Дипстар-4000»), совпал с глубиной основного ЗРС (12 кгц) и с глубиной максимальной концентрации макропланктона, оцениваемой визуально. Записи гидролокатора на ходу подводной лодки на глубине ЗРС выявили мозаичную (в плане) пространственную структуру ЗРС. Пятнистость распределения рассеивателей резко выражена у верхней границы ЗРС, у нижней его границы пятнистость смазывается. Основной ЗРС оказался трехслойной мозаикой: в верхней части преобладают эвфаузииды, в средней — креветки, и в нижней — светящиеся анчоусы. Каждая группа форм занимает по вертикали слой около 90 м, границы этих слоев слегка заходят друг за друга. Это — типичная трехслойная структура основного ЗРС (12 кгц), которую можно наблюдать во многих районах океана. Иногда пятна одних видов животных на одной и той же глубине чередуются с пятнами других видов — каждый вид заполняет «окна» между пятнами остальных видов. В том или ином районе некоторые из основных компонентов фауны ЗРС (эвфаузииды, креветки, светящиеся анчоусы) могут отсутствовать, или их численность бывает низкой. Такая единая общая схема структуры океанических ЗРС (12 кгц) подкупающе заманчива благодаря своей простоте. Однако даже разобранные выше несколько примеров подводных наблюдений свидетельствуют о том, что в действительности состав фауны и структура ЗРС могут сильно меняться от района к району и быть значительно более сложными.

Долгое время оставался спорным состав фауны глубинных немигрирующих слоев. Подводные визуальные наблюдения дали ответ и на этот вопрос. Выше упоминалось, что такие ЗРС могут иметь свою, характерную только для них, ихтиофауну — *Sternoptychidae* и *Cyclothone*. Кроме этих двух групп ночью на глубине ЗРС остается часть популяций мигрирующих видов. Опустившись днем, животные-рассеиватели впадают в состояние покоя, которое не очень удачно названо «летаргическим сном» (Barham, 1971). «Летаргия» наблюдалась не только у рыб, но и у кальмаров, т. е. в другой ситуации — самых активных из всех компонентов фауны ЗРС (Clarke, 1971). Животные держатся почти вертикально, вверх или вниз головой. Наблюдались случаи, когда у рыб преобладала какая-нибудь одна поза — или большинство вверх головой, или большинство — вниз головой. У рыб заметны движения жаберных крышек, плавники неподвижны. Если рыб или кальмаров потревожить, рыбы чаще спасаются бегством, кальмары собираются на свет ламп. Иногда и рыбы (некоторые виды светящихся анчоусов) привлекаются на свет ламп мезоскафов. После того, как свет выключен, рыбы снова замирают, принимают вертикальную позу и впадают в состояние покоя. Вертикальная поза служит, вероятно, средством маскировки от хищников. Фотофоры у светящихся анчоусов, пребывающих в состоянии покоя, не светятся. При резком «пробуждении» вспыхивают только каудальные светящиеся железы. Э. Бархем полагает, что «летаргический сон» может продолжаться долго, не одни сутки подряд. Рассеиватели, впавшие в «летаргический сон»,

остаются ночью на глубине и входят в состав фауны различных немигрирующих слоев. Сведения о суточном ритме питания некоторых видов светящихся анчоусов хорошо согласуются с представлениями о том, что день для них — это период пассивный, период покоя. Активное питание светящихся анчоусов иногда наблюдается только ночью, в верхних слоях океана, днем они не питаются (Горелова, 1974; и др.). Такой ритм суточной активности наблюдается не у всех видов (Samyshev, Schetinkin, 1973), что, вероятно, зависит от района, периода наблюдений и состояния самих рыбок.

1.5. Эпипелагические ЗРС и их фауна

Вскоре после открытия глубинных океанических ЗРС выяснилось, что наряду с ними эхолоты регистрируют так называемые мелководные или приповерхностные слои. Эти ЗРС располагаются на глубине нескольких десятков метров, часто маскируются записью посылки эхолота или полосой самоподавления самописцев, а в ночное время, к тому же, — записями других слоев, поднявшихся к поверхности океана в темное время суток. Интенсивность рассеяния звука в приповерхностных ЗРС и мощность этих слоев по вертикали меньше, чем у глубинных ЗРС. Эпипелагические слои дают иногда очень диффузные записи, а иногда их запись выглядит четкой и узкой полосой. Характерная особенность эпипелагических слоев — частое совпадение по глубине со слоем скачка температуры или солёности (сезонным в умеренных широтах и постоянным в тропиках пикноклином) и было время, когда такие записи расценивали как прямую регистрацию пикноклина (Herdman, 1953). На поверхности пикноклина часто заметны внутренние волны, которые с помощью эхолота можно регистрировать, если на самом пикноклине или вблизи от него есть скопления рассеивателей (Weston, 1958; Valdez, 1960; Stride, Tucker, 1960; Чиндонова, Шулепов, 1965; Макштас, Сабинин, 1972; Макштас, Рябцев, 1973).

Градиент плотности и толщина слоя пикноклина обычно слишком малы для того, чтобы эхолоты регистрировали пикноклин как таковой (Weston, 1958). Нередко пикноклин есть, а ЗРС на той же глубине обнаружить не удается. Но в сильно стратифицированной западной части Балтийского моря (Lenz, 1965) и в еще сильнее стратифицированном Осло-фиорде (Tveite, 1969) приповерхностный ЗРС не был вызван скоплением планктона на пикноклине, и, видимо, здесь отражение получено непосредственно от слоя скачка температуры и солёности.

Приповерхностные слои можно встретить на всех широтах, даже подо льдами в Арктике (Hunkins, 1965). Они есть как в сравнительно богатых жизнью открытых районах океана, так и в пределах шельфа и даже в фиордах и заливах. Эти слои в разных районах регистрируются на различных частотах (10—200 кгц) и далеко не всегда имеют резонансный характер.

В пресноводных озерах также существуют скопления планктона, которые регистрируются как ЗРС (30 кгц, озеро Уиндермир, Великобритания, Cushing, Richardson, 1956; Cushing et al., 1956). При помощи высокочастотных эхолотов можно количественно исследовать распределение отдельных компонентов пресноводного планктона (личинки комаров — коретры, Northcote, 1964) и зоопланктона в целом (McNaught, 1968, 1969).

Приповерхностные ЗРС встречаются в таких различных районах океана и регистрируются на таких различных частотах, что они не могут быть вызваны скоплениями каких-то одних и тех же рассеивателей или какой-либо одной группой животных. В подавляющем большинстве случаев, когда рассеиватели приповерхностных ЗРС были идентифицированы, среди них преобладали мелкие личинки и мальки различных видов рыб (в том числе и промысловых; Raitt, 1964 и др.). Иногда эпипелагические ЗРС связаны с рассе-

доточенными, диффузными в период нагула, скоплениями крупных промысловых и непромысловых рыб (сельди и др.). В состав фауны приповерхностных ЗРС могут также входить различные виды эпипелагических эвфаузиид, мизид, креветок, головоногих, крылоногих и килевоногих моллюсков и другие макропланктонные животные, а на частотах в сотни килогерц к ним присоединяются уже типичные мезопланктонные формы — веслоногие рачки. Состав фауны сильно меняется во времени и от места к месту и очень сильно зависит от частоты, на которой записан ЗРС. Все же два примера так интересны, что заслуживают более подробного описания.

1. Суточные вертикальные миграции эпипелагическим ЗРС свойственны далеко не всегда, и тем не менее только для эпипелагических слоев известна инвертированная миграция — подъем днем и опускание (когда его удастся заметить на фоне других слоев) в темное время суток. Случаи инвертированной миграции эпипелагических ЗРС наблюдались в северо-западной части Атлантического океана (Hersey, Moore, 1948; Moore, 1950) и в Гибралтарском проливе (Frasseto et al., 1962). Идентифицировать рассеивателей ни там ни тут не удалось. Исследования, проведенные вне связи с исследованиями ЗРС, показали, что личинки многих океанических рыб днем держатся у поверхности, а ночью оседают (Парин, 1967; Парин и др., 1972). Можно предположить, что необычное поведение некоторых эпипелагических ЗРС, опускающихся ночью, связано с тем, что в составе фауны таких ЗРС преобладают личинки рыб. У многих видов рыб личинки имеют хорошо развитый пузырь, наполненный газом, а это обеспечивает высокую интенсивность рассеяния.

2. Применение высокочастотных эхолотов (100—200 кГц) дает подчас весьма неожиданные результаты. В северной части Тихого океана на всем пути судна от о-ва Ванкувер до Токио и обратно в дневное время постоянно на глубине 20—40 м регистрировался ЗРС (200 кГц). Контрольные обловы планктонособирателем (горизонтальные послойные сборы) показали, что этот ЗРС вызван плотным скоплением веслоногого рачка *Calanus cristatus* (длиной около 8—9 мм). Биомасса рачков в слое оказалась значительной (до 1,5 г/м³) и, видимо, допускала экономически выгодную промышленную добычу планктона из слоя (Barraclough et al., 1969). Сильно концентрированные слои веслоногих рачков (быть может и других мезопланктонных животных) — это не единичные исключения. В бухте Саанич-Инлет (о-в Ванкувер, Тихоокеанское побережье Канады), где исследования фауны ЗРС проводились с помощью серии эхолотов, работавших на частоте до 197 кГц, и где в поверхностных слоях диффузное рассеяние вызывали веслоногие рачки длиной менее 5 мм и личинки рыб (Baru, Pieper, 1971), визуальные наблюдения из мезоскафа показали, что слой веслоногих был толщиной всего лишь 30 см, но зато плотность рачков в нем была почти невероятной — до 1 экз/см³, т. е. 10⁶ экз/м³ (Clarke, 1971, с. 560). Биомассу можно приблизительно рассчитать, исходя из среднего веса веслоногих рачков и их концентрации. В этом случае она должна составлять примерно 1,5 кг/м³. Вот какие поразительные результаты планктонолог может получить, сочетая высокочастотную гидроакустическую технику и визуальные наблюдения, даже если речь идет всего лишь о приповерхностных ЗРС. Применение специализированных эхолотов с высокой рабочей частотой и малой шириной полосы записи послышки, снабженных, помимо обычных самописцев, регистраторами амплитуды отраженного сигнала, открывает широкие перспективы для автоматизации количественных исследований распределения как зоопланктона, так и, что особенно важно, личинок и мальков рыб. Непрерывные записи позволяют выявить тонкую пространственную структуру (слоистость и пятнистость) распределения, о чем зоо- и ихтиопланктонологам чаще всего приходится только мечтать.

1.6. Поведение животных-рассеивателей и абиотические условия среды

Подводная освещенность. В обычных условиях океанические ЗРС мигрируют по вертикали, строго следуя глубине залегания определенной изолумены, которая меняется на протяжении суток. Если слоев несколько, глубина их изменяется соответственно изменению глубины различных по значениям изолум. Эти результаты получены при сравнении глубины ЗРС в различных районах океана и одновременных измерений подводной освещенности с помощью батифотометров, работающих в области 470—480 нм (сине-зеленая часть спектра). В этой области лежит основной максимум светочувствительности глаз эвфаузиид и некоторых других глубоководных животных (Капра, Boden, 1954; Boden, Капра, 1958, 1957; Капра, 1970a, 1970b, 1971; Clarke, 1971). Незначительные отклонения глубины ЗРС от глубины изолумы, с которой он связан, объясняются методическими погрешностями и при точном эксперименте не превышают 12 м (Капра, 1971). Необходимое условие — измерение значений освещенности на глубине положения ЗРС. Расчеты глубины изолум по значениям коэффициента поглощения света и освещенности на какой-либо иной глубине, а тем более у поверхности океана, дают искаженные результаты.

Строгая зависимость глубины ЗРС от глубины определенной изолумы (как правило, в пределах 10^{-4} — 10^{-5} мквт/см² в указанном спектральном диапазоне) проявляется в форме строгой зависимости глубины ЗРС от прозрачности воды в различных районах, а также в форме быстрых и непериодических изменений глубины ЗРС под влиянием таких же изменений освещенности на поверхности. Прозрачность океанской воды зависит от количества взвеси и окрашенных растворенных органических веществ, содержащихся в ней, и тесно связана с уровнем биологической продуктивности. В более продуктивных районах идентичные ЗРС днем лежат на меньшей глубине, чем в олиготрофных водах (Капра, 1971; Haigh, 1971; Dickson, 1972; Андреева, 1973a, 1974b). Сезонные изменения прозрачности, обусловленные сезонностью апвеллинга, также влияют на глубину ЗРС — у берегов Калифорнии ЗРС весной, в период апвеллинга, лежат на меньшей глубине, чем осенью, в период устойчивой термической стратификации (Ebeling et al., 1971).

Глубина определенного ЗРС в одной и той же точке днем может изменяться, следуя изменениям погоды и освещенности на поверхности: при ясном небе ЗРС лежат глубже, а если набегают облака, надвигается гроза или усиливаются ветер и волнение моря, ЗРС поднимаются (Boden et al., 1960; Boden, Капра, 1967; Макштас, Сабинин, 1972; Макштас, Рябцев, 1973). Особенно интересна реакция ЗРС на солнечные затмения. При кратковременном падении освещенности во время полного затмения ЗРС быстро поднимаются на 40—100 м (Backus et al., 1965; Tont, Wick, 1973). В одном случае при пасмурной погоде такую быструю реакцию мигрирующих слоев на затмение обнаружить не удалось (Franceschini et al., 1970; Caruthers et al., 1972).

На положение верхней границы, до которой ЗРС поднимаются ночью, существенно влияет лунный свет (Grandperrin, 1969), проникновение которого в океан удается измерять (Капра, 1970a).

Искусственные источники света — лампы накаливания и УФ-лампа, погруженные на глубину ЗРС, отпугивают рассеивателей. Вокруг ламп возникает зона, в которой эхолоты рассеяние не регистрируют. ЗРС часто опускается на несколько десятков метров глубже лампы или рассеивается в стороны (Parrish, Craig, 1951; Craig, Baxter, 1952; Richardson, 1952; Bary, 1963; Blaxter, Currie, 1967). Прожектор подводной телекамеры отпугивал мелких мезопелагических рыбок (Backus, Barnes, 1957). Такой же эффект вызывают в большинстве случаев прожектора мезоскафов: стайки миктофид рассеивают-

ся при включении света, а одиночные рыбки быстро уходят из освещенной зоны. (Backus, 1968; Backus et al., 1968; Barham, 1971). Эвфаузииды ведут себя иначе: свет ламп мезоскафа привлекает их так сильно, что это осложняет оценку концентрации при длительных наблюдениях на одном и том же месте (Pickwell et al., 1971). Известны случаи, когда и светящиеся анчоусы (*Bentho-sema panamense*) привлекаются светом ламп мезоскафа и идут вслед за ним (Barham, 1971). Очень активно собираются на свет ламп исследовательской подводной лодки кальмары (*Illex illecebrosus* (?)), буквально атакуя светильники (Milliman, Manheim, 1968).

Градиент температуры. Реакция мигрирующих глубинных ЗРС на слой скачка температуры может быть различной. Для некоторых мезопелагических мигрантов (рыб из семейств Gonostomatidae и Sternoptychidae) скачок может служить преградой, и ночью они могут скапливаться под ним. Многие виды рассеивателей (и среди них — различные светящиеся анчоусы) ночью проходят сквозь слой скачка в верхний прогретый слой (Marchall, 1960, и др.). Вообще, «слои, образованные скоплениями различных животных, по-разному относятся к слою термоклина» (Виноградов, 1968, с. 103) и какого-нибудь общего правила здесь нет. Иногда ЗРС во время подъема на скачке или останавливается (Boden, Капра, 1958; Barham, in Farquhar, 1971, с. 167), или расслаивается на глубине скачка: часть мигрантов задерживается под скачком, а часть продолжает подъем. Часто на скачке такого расслоения нет, мигранты проходят этот слой высоких градиентов температуры без задержки (Clarke, Backus, 1956; Виноградов, 1974а). Влияние глубины тех или иных изотерм на глубину опускания ЗРС в дневное время, которому раньше придавалось очень большое значение (Moore, 1950, 1952, 1963), изучено еще сравнительно плохо.

Концентрация кислорода. Нет никаких данных, свидетельствующих о том, что обычный слой минимума концентрации кислорода (1—2 мл/л), залегающий в подповерхностных водах почти по всему Мировому океану, хоть как-то влияет на глубину опускания ЗРС днем. В связи с этим особенно интересно поведение ЗРС в районах океана с экстремальным кислородным режимом — в Аравийском море и в восточной части Тихого океана вблизи экватора. В Аравийском море (и на западе и на северо-востоке) слой резкого дефицита кислорода (0,10—0,04 мл/л) расположен на глубине от 150 до 1000 м. Четкие ЗРС (15 кгц) на западе и на северо-востоке моря днем записывались на глубине 300—400 м, то есть в ядре слоя дефицита кислорода. Слоев воды, полностью лишенных кислорода и зараженных сероводородом в районах наблюдений этих ЗРС обнаружено не было. Улов трала Айзекса — Кидда (за 30 мин.) с глубины ЗРС на западе моря содержал более полутора тысяч светящихся анчоусов (Кинцер, 1966, Kinzer, 1969). В восточной части Тихого океана у экватора дефицит кислорода выражен не так резко (все же $< 0,5$ мл/л). Здесь днем на глубине слоя дефицита кислорода обнаружено несколько ЗРС (30 кгц). Некоторые из них не поднимались ночью к поверхности, часть населения ЗРС оставалась и ночью в слоях воды, бедных кислородом (Dunlap, 1971). Таким образом, резкий дефицит кислорода не оказывает существенного влияния на глубинные океанические слои.

При полном отсутствии кислорода в воде картина резко меняется: в такой воде ЗРС, как правило, не бывает. В заморных глубинах Черного моря нет никаких ЗРС, также как нет там мезопелагической фауны. В северной части Аравийского моря, в условиях заражения глубин сероводородом, нижняя граница ЗРС не уходит глубже 300 м (Воронина, 1962), то есть лежит на верхней границе заморной зоны. У берегов Намибии, при полном отсутствии кислорода у дна, на верхней границе заморной зоны (55 м) обнаружен ЗРС (12 кгц). Он образован поднявшимися сюда и спасающимися от замора бычками (*Gobius bibarbatus*). В заморной зоне ЗРС нет (Barber, Haedrich,

1969). Во впадине у г. Санта-Барбара, Калифорния, США, отделенной от океана порогом, креветки и светящиеся анчоусы не опускаются днем в заморную придонную зону. В этой зоне ЗРС нет (Clarke, 1971). Во впадине Карьяко у берегов Венесуэлы, также отделенной от океана мелководным порогом, скопления *Diaphus taaningi* (ЗРС на частотах 12, 25 и 50 кгц) днем образуют узкий ЗРС (30 м по высоте) над заморной зоной, вода которой содержит не только сероводород, но и метан (Baird et al., 1974). Уникально здесь поведение второго ЗРС: утром он опускается глубже верхней границы заморной зоны и остается в ее пределах на 10—11 час, до вечера (Wilson, 1972; Baird et al., 1973). Облов тралом фауны этого ЗРС показал, что он образован скоплением только одного вида рыб (*Bregmaceros nectabanus*, Bregmacerotidae). Трудно представить, как этот вид рыб может долго жить без кислорода в окружающей воде, если только не допустить реализацию запасов этого газа, сосредоточенных в плавательном пузыре.

Из трех рассмотренных здесь абиотических факторов среды (освещенность, температура, концентрация кислорода) только свет (и прозрачность воды) оказывает решающее влияние на глубину и вертикальные миграции ЗРС. Два других фактора в обычных условиях большой роли не играют. В экстремальных случаях, которые наблюдаются редко, температура и концентрация кислорода нарушают строгую зависимость глубины положения ЗРС от условий подводной освещенности. Свет служит основным внешним стимулом, изменениям освещенности подчинена суточная ритмичность поведения мигрантов-рассеивателей, которых нужно считать ночными животными.

1.7. Региональные особенности распределения ЗРС

Биологические исследования океана не достигли уровня, позволяющего построить карту количественного распределения макропланктона в масштабе Мирового океана. Для создания такой карты необходима стандартизация орудий и методики лова. В этом направлении сделаны только первые шаги (Foxton et al., 1968). Исследования распределения макропланктона акустическими методами могут дать очень много для этой цели, но они должны охватывать обширные районы и также быть строго стандартизованы. Обобщения эхолотных наблюдений, выполненные для Тихого океана (Беклемишев, 1964, 1967а; 2,4—200 кгц) и для северной половины Атлантического океана (Haigh, 1971; 10 кгц), несмотря на то, что они позволили идентифицировать ЗРС отдельных районов, отражают качественную картину распределения макропланктона. Стандартной акустической методикой служит «взрывная методика» и последующий спектральный анализ интенсивности рассеяния в определенном диапазоне частот. Начатые в ограниченных районах северо-западной части Атлантического океана и продолженные в различных точках Тихого и Индийского океанов, такие исследования в последние годы приобретают все более широкий размах. Они начинают охватывать обширные акватории и позволяют выделять в океане районы по сходству спектров рассеяния (McElroy, 1974; Chapman et al., 1974, и др.). Основным итогом исследований, разворачивающихся в географическом плане, служит вывод, что интенсивность рассеяния на определенных частотах (его спектр) резко меняется у океанографических границ (Chapman et al., 1971; Scrimger, Turner, 1973). На таких границах меняется и глубина слоя максимальной интенсивности рассеяния (Андреева, 1973а).

Районирование, основанное на особенностях интенсивности рассеяния в спектре частот (по крайней мере в пределах от единиц до 25 кгц), дает возможность выделять преобладающие в каждом районе размерные группы резонансных рассеивателей (по радиусу пузыря). Оно удовлетворительно соответствует фаунистическому районированию, в основе которого лежит анализ

видового состава мезопелагической ихтиофауны (Chapman et al., 1974). Здесь возможны два пути. 1) Сопоставление результатов акустических и биологических исследований, проведенных независимо друг от друга и охвативших достаточно протяженные акватории; надежно установить конкретные виды рассеивателей такой путь сопоставления уже обобщенных результатов не позволяет. 2) Выявление основных видов рассеивателей (хотя бы только в резонансной области) при одновременном комплексном исследовании ЗРС сразу обоими методами в одних и тех же точках океана: такой путь позволяет достоверно идентифицировать виды-рассеиватели и точно (в пределах обычных погрешностей) выяснить размерную структуру их популяций, амплитуду суточных миграций в конкретных условиях и т. д. И тот и другой путь в равной мере позволяют перекинуть мост между районированием океана по распределению характерных ЗРС (по сходству спектра интенсивности рассеяния) и, с одной стороны, — биогеографическим районированием пелагиали, основанным на распространении различных видов, а с другой стороны — районированием океана по количеству макропланктона. Имеющиеся небольшие по объему данные говорят о том, что распределение мезопелагических рыб-рассеивателей в большей мере связано с распределением поверхностных и подповерхностных водных масс и в меньшей мере с распределением промежуточных водных масс. Иногда для анализа географического распространения мезопелагических видов рыб — рассеивателей с помощью Т,S-диаграмм и карт границ водных масс глубина скопления рассеивателей в дневное время вообще оказывается бесполезной, так как границы их ареалов могут быть связаны с границами подповерхностных водных масс, в которые они поднимаются ночью (Кашкин, 1974а).

В настоящее время можно дать только самую общую характеристику региональных особенностей распределения ЗРС, связанных с особенностями распределения макропланктона.

1. Чем выше биологическая продуктивность района, тем чаще и в большем числе регистрируются в нем ЗРС и тем выше интенсивность рассеяния звука в них (Воронина, 1962, 1964; Андреева, 1974б; Chapman et al., 1974; и др.). Концентрация рассеивателей, в том числе и мезопелагических пузырных рыб, возрастает в районах общего повышения уровня биологической продукции (см. например, Парин, 1962). Эта зависимость может нарушаться при переходе из тропических и субтропических районов в воды с субарктической структурой, где резкое возрастание биомассы макропланктона не сказывается на числе и частоте встречаемости ЗРС. При переходе в субарктические воды резко меняется видовой состав и количественное соотношение различных групп рассеивателей (Donaldson, Pearcy, 1972; эхолот 38,5 кгц). Низкая интенсивность рассеяния в высоких широтах обнаружена и с помощью взрывной методики в полосе частот 0,8—25,6 кгц. Резко снижается интенсивность рассеяния на этих частотах в субтропических олиготрофных районах океана (Chapman et al., 1974).

2. Локальные максимумы концентрации макропланктона, встречаемости (в %) и мощности ЗРС возникают под влиянием пространственного разобщения в потоке воды зон преобладания организмов различных трофических уровней. Поэтому районы повышения количества макропланктона находятся в некотором удалении от районов интенсивного подъема вод. Это обнаружено в системе экваториальных течений в Индийском океане, а также в Тихом океане, где локальный максимум числа ЗРС и их мощности у экватора лежит на 170°—180° з. д. Возникновению локального максимума макропланктона на экваторе в Тихом океане способствуют также особенности вертикальной циркуляции течений: макропланктон сносится на промежуточных глубинах (днем) по направлению к экватору, а за ночь не успевает с потоком поверхностных вод уйти далеко от него. Утром, опустившись, макропланктон сно-

ва оказывается в слоях воды, движущихся к экватору. Так происходит постоянная концентрация макропланктона на глубинах в узкой полосе непосредственно у экватора (Воронина, 1964).

3. Другой механизм концентрации макропланктона, также связанный с его взаимодействием с течениями на различных глубинах во время суточных вертикальных миграций, описан для восточной части Тихого океана. Из-за того, что в более продуктивных (и поэтому менее прозрачных) водах ЗРС опускаются на меньшую глубину, чем в очень прозрачных олиготрофных водах, возникает постоянный снос макропланктона по течению в более богатый и ближе расположенный к берегу район (Isaacs et al., 1974).

4. Над мелководьями и даже над изолированными банками обычных океанических ЗРС нет. Предполагалось, что нет их здесь из-за чрезмерно высокой освещенности днем у дна (Moore, 1960). Действительно, ЗРС, занесенные в ночное время течением на мелководья и банки, днем опускаются прямо на дно. Здесь за день донные и придонные хищники так интенсивно уничтожают фауну ЗРС, что она почти полностью исчезает. Вечером, на том же самом месте, куда утром опустили ЗРС, они в толщу воды снова не поднимаются. Если это происходит над подводным хребтом с узким гребнем, поперек которого направлено течение, то в непрерывном до хребта ЗРС, после того, как поток пройдет гребень, возникают «окна» (Isaacs, Schwartzlose, 1965). Этот процесс напоминает выедание *Calanus finmarchicus* атлантической сельдью на мелководных банках у берегов Исландии, обнаруженное Б. П. Мантейфелем (1960, 1961). Механизм выедания хищниками мигрирующего в неподходящих условиях мезо- и макропланктона оказывается сходным, различны только амплитуда миграций и глубины. Таким образом, хищники, концентрирующиеся у дна, служат, вероятно, основной причиной, которая не допускает проникновения фауны ЗРС на мелководья.

1.8. Фауна ЗРС в трофической структуре океана

Не так давно считалось, что население мигрирующих ЗРС служит основной пищей тунцам и другим крупным хищным рыбам океанической эпипелагиали (Dietz, 1962; King, Iversen, 1962). Но тщательный анализ пищевых связей крупных океанических пелагических рыб показал, что «слоевой» комплекс рыб и макропланктонных беспозвоночных большой роли в их питании не играет. «Слоевые» интерзональные формы успешно избегают выедания со стороны крупных хищных рыб. Последние принадлежат к числу дневных «зрительных» хищников, а в светлое время суток население мигрирующих ЗРС опускается на глубины, недоступные для тунцов (Парин, 1970; Legand et al., 1972; Legand, Grandperrin, 1973; Бородулина, 1974). Зато роль фауны ЗРС в питании батимальных рыб, видимо, трудно переоценить. Мезопелагические «слоевые» животные играют большое, часто решающее значение в питании морского окуня (Янулов, 1963; и др.) и других промысловых батимальных рыб — макруросов (Подражанская, 1969; Haedrich, Henderson, 1974; и др.), алепоцефалид (Головань, 1974) и т. п. Эффект концентрации «слоевого» макропланктона и мезопелагических рыб у дна на материковом склоне, на склоне у океанических островов, вершинах и склонах подводных гор и хребтов под влиянием постоянных (а быть может, и приливо-отливных) течений обеспечивает и поддерживает обилие рыбы в таких местах (Isaacs, Schwartzlose, 1965).

При оценке потенциальной рыбопродуктивности батииали можно исходить из того, что она зависит от непрерывного приноса фауны ЗРС к склонам. Цепи подводных гор, островов в открытом океане и склон материков с его расчлененным каньонами рельефом играют роль гребня, на зубьях которого днем постоянно задерживается мезопелагический макропланктон, сно-

симый сюда ночью течениями с очень большой площади океана. Количественные исследования распределения макропланктона и ЗРС в открытом океане необходимы для промысловой оценки рыбных ресурсов батииали.

1.9. Фауна ЗРС как потенциальный объект промысла

Сразу же как стало ясно, что ЗРС можно повсюду встретить в океане и что это — скопления различных пелагических животных, последовал, казалось бы, логичный вывод (Charman, 1947; и др.): фауна ЗРС может и должна стать мощным источником, из которого человечество будет черпать ресурсы белковой пищи. Оценка концентрации океанических рассеивателей вскоре показала, что, хотя ЗРС и считаются слоями скоплений животных, в большинстве случаев речь может идти о том, что один объект (например, экземпляр светящегося анчоуса) приходится на сто, тысячу, а то и больше кубических метров океанской воды. Если оставить в стороне примеры более плотных скоплений, то не вызывает сомнений, что скопления животных в океанических ЗРС сильно разрежены. Это обстоятельство, в свою очередь, послужило основанием для другой, не менее крайней точки зрения, согласно которой фауна ЗРС никогда не сможет стать объектом промысла (Dietz, 1962). Истина оказалась между этими двумя крайностями. Уже к началу шестидесятых годов (а быть может и раньше) японский промысловый флот освоил с помощью буксируемых вместе с тралом высокочастотных эхолотов экономически выгодный промысел крупных пелагических креветок (одного из компонентов фауны глубинных ЗРС) (Hirano, Noda, 1964). После креветок настала очередь кальмаров (Kawaguchi, Nazumi, 1972; Shibata, Flores, 1972). Найдены отдельные районы, фауна ЗРС которых так обильна, что ее промысел обещает быть успешным (Гвинейский залив Атлантического океана, Voss, 1969).

Потенциально возможный ежегодный вылов фауны глубинных ЗРС в Мировом океане оценивается сейчас во много сотен тысяч (Suda, 1973) и даже сотни миллионов тонн (Gulland, 1971, стр. 175). Мелкие мезопелагические рыбки и другой макропланктон часто фигурируют как потенциальный объект промысла (Трояновский, 1966) и источник получения рыбной муки (Буланенков, 1970; Lyubimova et al., 1973; и др.). Пробные уловы и первые попытки их переработки показали, что выход жира из тонны улова доходит до 110 л (Suda, 1973). Но как и раньше, широкому развитию промысла фауны ЗРС мешает низкая рентабельность и отсутствие промышленных способов привлечения и искусственной концентрации объектов лова в зоне действия орудий промысла. Свет, успешно применяющийся для лова кальмаров (Shibata, Flores, 1972), обычно отпугивает население глубинных ЗРС. Скоро, без сомнений, будут найдены эффективные технические средства концентрации мезопелагических животных. Как только это произойдет, нависнет реальная угроза истощения запасов фауны ЗРС. Эта перспектива затрагивает не только собственно животных, образующих ЗРС, но и трофически связанные с ней другие рыбные ресурсы океана, и в первую очередь — ресурсы донных и придонных рыб океанических банок, континентального склона материков и океанических островов, склонов подводных гор, т. е. ресурсы батииали. Широкий промысел фауны эпипелагических ЗРС (вплоть до промысла веслоногих рачков, о принципиальной возможности которого уже упоминалось выше, см. также Эльдаров, 1972), быстро подорвет популяции промысловых видов рыб, еще сохраняющих свое значение как объекты добычи: в состав фауны эпипелагических ЗРС входят личинки и мальки промысловых и непромысловых видов. Более того, промысел фауны ЗРС (как глубинных, так и эпипелагических) потребует применения мелкоячейных орудий лова, что всегда губительно отражается на общем состоянии биологических ресурсов моря.

Оценки потенциального вылова получены по данным о биомассе мезопелагических животных в ЗРС. Пока еще нет даже приближенных оценок продукции и потенциальной воспроизводительной способности их популяций, а без этого нельзя установить размеры оптимального вылова. Вопрос о рациональном использовании фауны ЗРС, как объекта промысла, именно сейчас, пока этот промысел находится в зачаточном состоянии, становится очень важным. Только ясные, научно обоснованные представления о биологии и продуктивности разнообразных компонентов фауны ЗРС могут послужить надежным фундаментом международных соглашений в этой области. Ведь «при современном уровне техники рыболовства нет таких биологических ресурсов, которые не могли бы быть истощены» (Моисеев, 1969, стр. 312).

1. 10. Перспективные направления исследований

Проблема ЗРС и состав их населения, как любая океанографическая проблема, имеет два аспекта: общетеоретический и региональный. Рассеяние звука в обратном направлении в толще океана на частотах от единиц до сотен кгц и основные группы пелагических животных, рассеивающих звук в этом диапазоне, выяснены довольно полно. Неясными остаются некоторые детали, существенные для понимания картины в целом. Не затрагивая физической стороны проблемы, нужно подчеркнуть, что из числа биологических вопросов наиболее остро необходимы сведения относительно тонких деталей функционирования плавательного пузыря рыб в различные фазы вертикальной миграции. Выяснение этих деталей требует экспериментов, которые технически сложно осуществить. Уже разработаны приборы, позволяющие поднимать мезопелагических животных, сохраняя давление, при котором животные находились на глубине. Это осуществлено пока только для планктона, а не для рыб (MacDonald, Gilchrist, 1969). Скоро, вероятно, будут доступны экспериментальные исследования физиологии мезопелагических животных (в том числе и рассеивателей) в барокамерах судовых или береговых лабораторий. С интересующей нас здесь стороны основным при таких экспериментах станет вопрос: каков режим работы плавательного пузыря при меняющемся давлении в разное время суток и при различном состоянии животных. Косвенные данные, которые сейчас есть, противоречивы и требуют прямой проверки. Еще одним общим спорным вопросом продолжает оставаться причина суточных вертикальных миграций интерзональных форм, к которым относится вся фауна мигрирующих ЗРС. Разумеется, можно признать суточную миграцию полифункциональной адаптацией, но по существу такое решение вопроса — всего лишь отказ от попыток выяснения истины. Исследования суточного ритма физиологических процессов у мигрантов, вероятно, помогут приблизиться к пониманию этой сложной проблемы, в круг вопросов которой входит и так называемая «летаргия» мигрантов, а тем самым — вопрос о фауне немигрирующих ЗРС.

Круг неясных до сих пор региональных вопросов значительно шире, но зато их общее значение несравненно меньше (если сбросить со счета чисто прикладные и тем самым очень важные направления исследований). Если гидроакустическими измерениями и сборами фауны ЗРС охвачены уже многие районы Мирового океана, то визуальных подводных наблюдений населения ЗРС еще мало, они проводились в прибрежных районах. Вряд ли можно верить, что полученная во время этих погружений информация исчерпывает возможные сведения как о составе и концентрации, так и поведении животных-рассеивателей.

Работа по идентификации основных рассеивателей в различных ЗРС, если под этим понимать выяснение видовой принадлежности животных и оценку размерно-возрастной структуры их популяций, еще только начата. Точ-

но не установлена таксономическая принадлежность резонансных рассеивателей (без сомнения — рыб), создающих ЗРС на глубинах более полутора километров. Широким фронтом идут исследования, целью которых служит районирование океана по характерным особенностям частотных спектров интенсивности рассеяния. Уже сейчас такие гидроакустические работы смыкаются с биогеографическим районированием океана. Они потребуют широких исследований количественного распределения океанического макропланктона, в том числе — и мезопелагических рыб. Наконец, хорошо бы вернуться с новой техникой (высокочастотными эхолотами, подключенными к ЭВМ, и скоростными планктоносборителями) к исследованию эпипелагических ЗРС: есть возможность получить много новых интересных данных о распределении ихтиопланктона, а также перейти со временем к автоматизации количественного учета мезопланктона.

Список перспективных направлений не претендует на полноту и при желании может быть расширен. Самое основное, на наш взгляд, — проводя биологические исследования, так или иначе связанные с проблемой ЗРС и составом их населения, нужно всегда видеть четкую грань между ними и более общими исследованиями состава и распределения животных океанической пелагиали. Фауна ЗРС — часть, иногда существенная, всей пелагической фауны. Рискованно судить о населении пелагиали в целом, располагая данными только о ЗРС.

§ 2. БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ

Способность излучать свет свойственна относительно немногим видам морских животных и растений. Но некоторые из них принадлежат к самым массовым формам планктона, и их излучение создает присущее только соленым водам морей и океанов явление — свечение моря.

Свечение ночного моря издавна известно мореплавателям. Оно привлекало внимание естествоиспытателей, пытавшихся объяснить это необычное свечение без огня и тепла различными, иногда совершенно фантастическими причинами — трением воды, окислением фосфора и т. п. Теперь твердо установлено, что свечение моря вызывается исключительно жизнедеятельностью его обитателей, никаких небиологических процессов, сопровождающихся заметным излучением видимого света, в море не обнаружено.

Свечение моря как природное явление относится к компетенции, по меньшей мере, трех ветвей науки: как свойство морских вод, оно изучается океанологией, в частности, ее разделом — гидрооптикой. Сами организмы, излучающие свет, исследуются морской биологией. Наконец, механизм, с помощью которого энергия химических связей переходит в излучение в живых организмах — это предмет биофизики и биохимии.

Кроме нескольких видов насекомых, моллюсков, грибов и бактерий, все светящиеся организмы живут в море. Их распределение по основным тексонам показано на рис. 1. Как видно из рисунка, светящиеся виды распределены мозаично от одноклеточных до рыб, но встречаются в виде изолированных вкраплений на различных ветвях эволюционного древа так, что светящиеся виды соседствуют с несветящимися зачастую в пределах одного семейства и даже рода. Приходится отказаться от мысли, что способность излучать свет появилась единожды в эволюции как ароморфоз и затем передавалась преемственно по прямой линии. Биолюминесценция, вероятно, возникала многократно на основе преобразования каких-то имеющихся у всех несветящихся организмов фундаментальных биохимических процессов. Разнообразие химических субстратов и ферментов свечения подтверждает эту точку зрения.

- | | |
|-----------------------|----------------------|
| I — Protozoa: | 22 — Echiuridae; |
| 1 — Flagellata; | 23 — Trilobita; |
| 2 — Rhizopoda; | 24 — Xiphozura; |
| 3 — Sporozoa; | 25 — Arachnoidea; |
| 4 — Ciliata; | 26 — Crustacea; |
| II — Metazoa; | 27 — Protracheata; |
| 5 — Spongia; | 28 — Myriopoda; |
| 6 — Hydrozoa; | 29 — Insecta; |
| 7 — Scyphozoa; | 30 — Solenogastres; |
| 8 — Anthozoa; | 31 — Loricata; |
| 9 — Ctenophora. | 32 — Bivalvia; |
| III — Plathelminthes: | 33 — Scaphopoda; |
| 10 — Turbellaria; | 34 — Gastropoda; |
| 11 — Trematodes; | 35 — Cephalopoda; |
| 12 — Nemathelminthes; | 36 — Bryozoa; |
| Cestodes; | 37 — Brachiopoda; |
| 13 — Gastrotricha; | 38 — Chaetognatha; |
| 14 — Rotatoria; | 39 — Crinoidea; |
| 15 — Nematodes; | 40 — Echinoidea; |
| 16 — Gordiacea; | 41 — Ophiuroidea; |
| 17 — Acanthocephala; | 42 — Asteroidea; |
| 18 — Nemertini; | 43 — Holothurioidae; |
| 19 — Polychaeta; | 44 — Pogonophora; |
| 20 — Oligochaeta; | 45 — Enteropneusta- |
| 21 — Hirudinea; | Hemichordata; |
| | 46 — Chordata |

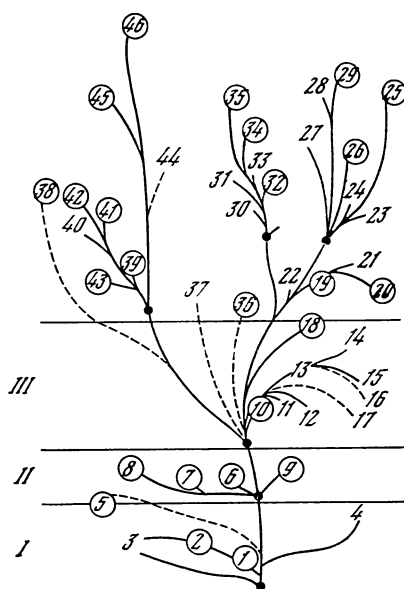


Рис. 1. Схема эволюции и распределение светящихся форм
Кружками отмечены таксоны, в которых обнаружены светящиеся виды

2. 1. Светящиеся организмы моря

Светящиеся бактерии — самые мелкие из светящихся организмов моря и самые мелкие живые излучатели вообще. По современной классификации светящихся бактерий относят к родам *Photobacterium*, *Vibrio*, *Lucibacterium*. Светящиеся бактерии морской воды — сапрофиты, они питаются растворенными органическими веществами, разлагают остатки погибших животных и растений, их выделения. Недавно было показано, что ферменты светящихся бактерий способны разлагать одно из самых устойчивых веществ биологического происхождения — хитин (Spencer, 1961). Благодаря этой способности они могут играть существенную роль в круговороте веществ морских биоценозов.

Среди светящихся бактерий распространены теплолюбивые формы, оптимальная для их роста температура составляет 25—28°, а оптимум для свечения поднимается еще выше — до 35—37°, но встречаются бактерии, светящиеся при температуре, близкой к нулю. Возможно, что именно они вызывают свечение морского льда.

Светящиеся бактерии галофильны, оптимальная для них среда имеет морскую концентрацию солей. При опреснении ниже 11—12‰, бактерии перестают излучать, но не теряют способность к росту. Светящиеся бактерии — факультативные аэробы, но светятся только в присутствии кислорода.

Культивирование светящихся бактерий удается сравнительно легко на различных органических средах, в том числе и на синтетических. В культуре выявлен ряд интересных свойств этих бактерий. Упомянем из них лишь два. Описанный недавно новый вид *Photobacterium belozerskii* оказался самым быстрорастущим из всех исследованных живых существ (Чумакова, Гительзон, 1975). При благоприятных условиях клетки *Ph. belozerskii* делятся каждые 4—5 мин. Наблюдая излучение бактериальных культур или вызываемое вспышкой размножения бактерий свечение моря, считали, что в отличие от остальных живых излучателей, бактерии светятся постоянно. Однако измерение излучения одиночных бактериальных клеток, которое стало возмож-

ным благодаря сочетанию высокочувствительной установки и ЭВМ, показало, что одиночная бактериальная клетка излучает импульсами, с основной частотой, близкой к 8 гц. Механизм этого ритмического процесса пока неясен (Бержанская и др., 1973).

Болезнетворных форм среди светящихся бактерий мало, для человека они безопасны. Некоторые светящиеся бактерии поражают ракообразных, известны среди них пресноводные формы — они могут развиваться в теле лягушек, личинок комаров.

Особая и в высшей степени интересная группа морских светящихся бактерий — это симбионты рыб и головоногих моллюсков. Некоторые рыбы имеют органы свечения, но сами не способны генерировать свет. Их световые органы представляют собой культиваторы для бактерий. Чрезвычайно интересен теоретически и практически вопрос о том, как организм рыбы регулирует размножение обитающих в ее ткани бактерий и каков механизм толерантности тканей рыб к чужеродным для них антигенам бактерий.

До недавнего времени полагали, что светящиеся бактерии — это довольно редкие формы. Но систематические исследования встречаемости бактерий, проведенные в 60-е гг., главным образом в экспедициях «Витязя», показали неожиданно большую долю светящихся бактерий среди микробного населения океана. Они обнаружены в пробах, взятых от поверхности до глубины 2,7 км. Глубже исследования пока не проводились. Мало светящихся бактерий у самой поверхности, где их развитие, по-видимому, подавляет сильный солнечный свет. На глубине скачка плотности у границы зоны фотосинтеза лежит резко выраженный слой максимального развития светящихся бактерий. Для бактерий тут создается богатый источник органических веществ, а необходимые им биогенные элементы, которых мало в верхних слоях воды, где их поглощает фитопланктон, здесь черпаются бактериями из неистощимых глубинных вод. Здесь развивается максимум сапрофитных бактерий, не только светящихся. Но относительная доля светящихся здесь больше, чем общее повышение численности. Второй, менее выраженный, максимум встречаемости светящихся бактерий обнаружен на глубине между 800 и 1000 м.

В расчете на 1 л морской воды в открытом океане приходится в среднем до 1000 клеток светящихся бактерий, по мере приближения к берегам их количество резко возрастает, и может составлять десятки тысяч в литре. В этом же направлении повышается и доля светящихся форм среди всего бактериального населения моря. В водах открытого океана светящиеся составляют около 10% сапрофитных бактерий, а в лагунах коралловых атоллов до 60% всех бактерий светятся.

Вклад бактерий в свечение моря пока не измерен, можно полагать, что в местах скопления разлагающейся органики он может быть заметным. По светящимся бактериям опубликована специальная монография (Чумакова, Гительзон, 1975).

Простейшие. Существенную роль в свечении моря играют простейшие. Лучше всего изучено свечение ночесветки *Noctiluca miliaris*. Излучает ночесветка импульсами. Возбужденная клетка через несколько десятков миллисекунд после действия раздражителя вспыхивает на 100—300 мсек и снова угасает. Световой импульс имеет одно- или многовершинную форму с крутыми фронтами (Чумакова и др., 1967). Характерная черта биолюминесценции ночесветки, как и большинства других живых излучателей, заключается в том, что невозбужденный организм не светит. Излучающими органоидами ночесветки служат цинтиллоны, которые во множестве усеивают наружный слой цитоплазмы. Наблюдения, выполненные с помощью электронно-оптического преобразователя (Eckert, Reynolds, 1967) показали, что каждый цинтиллон излучает независимо.

Ночесветка очень широко распространена, но чаще встречается над мелководьями. Нет ночесветки в высоких арктических широтах и в открытом тропическом океане. Ночесветка предпочитает прохладные воды, оптимальная для нее температура 4° — 15° . Она выдерживает опреснение до 12‰ , но при дальнейшем снижении солености перестает светиться. Этот же порог солености существует и для свечения бактерий. Противоречивы сведения о суточном ритме ночесветки. По одним данным, она светит только ночью, а днем утрачивает эту способность, по другим — ее свечение не зависит от времени суток, и суточный ритм излучения отсутствует.

В открытом океане господствующая форма перидиней — *Pyrocystis* sp., которая в отличие от ночесветки обладает хлорофиллом, способна к фотосинтезу и у которой обнаруживается (Гительзон и др., 1965) четко выраженный суточный ритм — способность излучать на солнечном свете утрачивается. Два противоположно направленных процесса — излучение света при биolumинесценции и его поглощение при фотосинтезе — во времени не совмещаются. Виды рода *Pyrocystis*, в особенности *P. pseudonociluca*, вносят большой, иногда основной вклад в свечение верхней стометровой толщи вод в тропических и экваториальных широтах океана. Если подтвердится предположение ряда исследователей о том, что все перидиней светятся, то этому семейству, по-видимому, придется отдать первенствующую роль в свечении верхнего слоя океана, до тех глубин, на которые проникает достаточное для фотосинтеза количество солнечного света.

К светящимся простейшим относятся также радиолярии. Хотя свечение радиолярий впервые наблюдал еще Гилезиус во время кругосветного путешествия Крузенштерна в 1803—1806 гг., и с тех пор описано много родов светящихся радиолярий, их свечение остается малоизученным. Радиолярии редко образуют массовые скопления, поэтому их свет не так заметен, как свечение образующих плотные слои перидиней. Но известны случаи свечения поверхности моря, вызванные радиоляриями (Тарасов, 1956).

Кишечнополостные. Известно свечение гидромедузы *Aequorea aequorea*, массовое развитие которой иногда наблюдается в прибрежных водах у тихоокеанского побережья Америки и у наших дальневосточных берегов. Встречается эта медуза и в Атлантике. У нее светятся клетки, расположенные по краю диска. В арктических морях, а зимой и в Черном море, у берегов Крыма, встречается почти микроскопическая светящаяся медуза *Rathkea octopunctata*. Среди сцифомедуз светится, например, широко распространенная в Мировом океане *Pelagia noctiluca*, диаметр колокола которой достигает 25 см, а протяженность щупалец — двух метров. При раздражении вспыхивают зеленым светом полосы на поверхности колокола и щупальца. Известно несколько десятков видов светящихся медуз. Светятся также прикрепленные формы кишечнополостных — морские перья (*Pennatularia*). От точки возбуждения по стволу колонии бежит волна голубого света, скорость ее пробега соответствует скорости распространения возбуждения и многократно измерялась у этих животных. Она составляет несколько десятков сантиметров в секунду.

Свечение коралловых полипов изучено мало. Если потревожить заросли коралловых полипов, они ярко светятся, но неизвестно, какая часть свечения принадлежит самим кораллам и какая — многочисленным другим животным, населяющим эти заросли. Может светиться ряд видов сифонофор.

Из нестрекочущих кишечнополостных гребневники известны как одни из самых ярких живых излучателей. Широко распространены светящиеся гребневники *Mnemiopsis*, *Pleurobrachia* и др. Очень ярко светится *Beroë*. Света одной особи достаточно для чтения. Этот гребневик встречается в наших дальневосточных водах и северных морях, известен также в Антарктике. Тарасов (1956) наблюдал множество этих гребневиков в конце ноября в Желтом

море и в южной части Японского моря. Характерная особенность светящихся гребневиков состоит в том, что они угасают при внешнем освещении, для подавления их свечения достаточно лунного света.

Черви. Если среди кишечнополостных светится значительная доля видов, то среди червей светящиеся формы относительно редки. Известна светящаяся немертина *Etmopteron kantai*. При раздражении ее тело вспыхивает и выглядит зеленой светящейся ниткой.

Больше всего светящихся видов есть среди многощетинковых червей. Широко известно свечение половой стадии некоторых донных многощетинковых червей, например, у видов рода *Odontosyllis*. На этом уровне организации, пожалуй, впервые встречается форма, у которой свечение явно используется в жизненном цикле. При созревании половых продуктов облик червей резко изменяется, развиваются светящиеся органы, обычно более яркие у самок, у самцов же лучше развиты глаза. Свечение у них, очевидно, служит половым сигналом. Интересен червь *Heterocirrus binocularis*, свечение которого не удается вызвать ни одним из раздражителей, безотказно заставляющих светиться других животных; его свечение не возбуждают ни спирт, ни формалин, ни механическое, ни электрическое раздражение. Но он ярко вспыхивает при погружении в пресную воду (Nicol, 1960). Из северных форм упомянем *Polycirrus aurantiacus*, этот многощетинковый червь обладает светящимися щупальцами, не съедобными для рыб. Свечение здесь может играть роль предупреждающего сигнала. В большом количестве он встречается в Кольском заливе и у Новой Земли.

Членистоногие. Из морских членистоногих больше всего светящихся форм среди ракообразных. В этой группе есть массовые виды, которые могут светиться. Среди низших ракообразных светятся некоторые виды ракушковых и веслоногих рачков, но светятся далеко не все относящиеся к ним виды. Ракушковые рачки обладают довольно сложными формами поведения и световых реакций. Так, например, *Cypridina serrata* в бухте у порта Маданг на Новой Гвинее особенно обильно поднимается к поверхности в безлунные ночи. Присутствие рачков можно определить по вспышкам голубого света, который они периодически излучают. Примечательно свойство рачков отвечать светом на вспышку другой особи. Ответ можно вызвать и искусственным светом. Если прочертить лучом фонарика световой крест на воде и тотчас потушить фонарь, то крест будет сиять еще несколько секунд, выделяясь на темной поверхности ночного моря. Светят рачки, возбужденные светом и продолжающие поддерживать возбуждение друг друга. Механическое возбуждение вызывает такую же вспышку в виде облачка голубоватого света, объем которого в несколько раз больше размера породившего его рачка. Клубясь, облачко дрейфует по течению и медленно тает. В спокойной воде глаз различает его несколько секунд (Haneda, 1965).

Среди Сорепода известен ряд светящихся видов из родов *Metridia*, *Oncaea*, *Euchaeta*, *Pleuromamma*, *Lucicutia* и др. Всего к настоящему времени известно около 100 видов светящихся веслоногих рачков. Их список, по-видимому, еще далеко не исчерпан. Лучшее всего изучено свечение *Metridia*. Световые железы расположены на голове, спине и ножках. Расположение желез варьирует у разных видов. В Охотском море массовые скопления образует *Metridia ochotensis*. По-видимому, именно она вызывает характерные для этого моря сложные картины свечения. По скоплениям светящихся рачков, которые служат пищей охотоморской сельди, ориентируются рыбаки; в темное время косяки видны по свечению, которое они вызывают, двигаясь в густых пятнах рачков.

Более крупные, достигающие 3—5 см *Euphausiacea* обладают мощными световыми железами, расположение которых характерно для каждого вида. Железы могут достигать большой сложности, образуя специализированные

излучающие органы, снабженные линзой и рефлектором. Свет эвфаузиид очень сильный. Вспыхивающий как бы резким световым ударом рачек освещает призрачным светом небольшую каюту. Рачок может управлять свечением, включая независимо разные группы желез. Раздражением можно вызвать свечение эвфаузиид. По данным Л. А. Пономаревой (1955), значительную долю пищи эвфаузиид составляют светящиеся рачки. Возможно, свет эвфаузиид используется для их привлечения. Не менее вероятно, что свет служит как ориентир при собирании эвфаузиид в стаи.

В отряде Mysidacea известны немногие светящиеся формы, выбрасывающие светящийся секрет из челюстных желез (Бирштейн, Виноградов, 1955).

В отряде Decapoda светятся сравнительно немного видов креветок. Глубоководные креветки оснащены сложным аппаратом излучения с рефлекторами и двойными линзами или железами, из которых выбрасывается крупная порция светящегося секрета, образующего большое светящееся облако.

В целом органы свечения у ракообразных очень разнообразно: можно проследить переход от простого скопления фотогенных клеток до специальных фотофоров сложного строения, снабженных рефлекторами, линзами и богато иннервированных. Очевидно, в истории этого класса эволюция органов свечения играла существенную роль.

Моллюски. В обильном видами типе моллюсков светится относительно немного видов. Из них большинство составляют активно движущиеся, высокоорганизованные головоногие. Среди двустворчатых и брюхоногих светящиеся формы относительно редки. В классе брюхоногих моллюсков известен светящийся голожаберный моллюск *Phylliroe bucephala*. Все его тело усеяно излучающими клетками или их скоплениями. Эти довольно крупные клетки заполнены секретом, который может выбрасываться наружу. К каждой фотогенной клетке подходит нервное окончание. Издали моллюск кажется окруженным голубым сиянием, вблизи различимы отдельные светящиеся звездобразные центры. Свечение описано также у *Glaucus*, *Cleodora*, *Rocellaria* и др.

Двустворчатый моллюск *Pholas dactylus* был известен еще в древности и о нем писал Аристотель. Этот моллюск выбрасывает светящуюся слизь в выводной сифон. Биологический смысл свечения остается загадкой, так как моллюск проводит всю жизнь в глубоких ходах, которые он сверлит в скалах.

У головоногих моллюсков встречается люминесценция трех типов — внутриклеточная, внеклеточная и за счет симбиотических светящихся бактерий. Больше всего головоногих с внутриклеточной люминесценцией. Многие имеют целую цветосигнальную систему из сложно устроенных, специализированных органов свечения. Фотофоры располагаются на голове, вокруг глаз, на мантии, щупальцах, внутри мантийной полости. Число фотофоров и их расположение характерны для каждого вида. Например, у глубоководного кальмара *Pyroteuthis* 12 фотофоров вокруг каждого глаза, еще десять расположено на брюшной стороне тела, а у *Pterygioteuthis* вокруг глаз по 15 фотофоров и 8 на брюшной стороне. Фотофоры имеют различное по сложности строение, но основа у них одна — это собственно фотогенная ткань, состоящая из излучающих клеток. Усложнение возникает за счет образования оптической системы — рефлекторов, линз, экранов, светофильтров, с помощью которых животное может управлять яркостью и направленностью свечения. Например, орган свечения *Uroteuthis* состоит из двух непрозрачных телец бобовидной формы. Каждое тело содержит линзу, рефлектор и черную пленку, которая играет роль диафрагмы. Внутри бобовидного тела находится пронизанная кровеносными сосудами железистая ткань, наполненная светящимися бактериями. На раздражение животное отвечает яркой вспышкой. Поскольку бактерии светятся постоянно, вспышка, вероятно, обеспечивается

открытием диафрагмы. Возможно, также, что в регуляции свечения используется кровоснабжение. При сжатии сосудов бактерии лишаются кислорода и перестают светить. Неясно, как попадают бактерии в эти органы, передаются ли они через яйцо или моллюски должны заражаться в каждом поколении заново. Известный исследователь свечения Николь (Nicol, 1960) придерживается второй точки зрения: проверяя способность к свечению у *Sepiolo*, он обнаружил ее только у половины особей и объясняет это тем, что остальные не встретили бактерий.

Иглокожие. Свечение обнаружено у большинства видов иглокожих, живущих на материковом склоне, за исключением морских ежей (Herring, 1972; Несис, 1975). Светятся офиуры, морские звезды, голотурнии, морские лилии. Сложных фотофоров у иглокожих не обнаружено, светятся специализированные эпителиальные клетки. Биологический смысл этой функции у иглокожих остается совершенно непонятным.

Из *полухордовых* способны светиться *Balanoglossus* и *Ptychodera*.

Хордовые. В самом высокоорганизованном типе — хордовых — свечение есть только у низших форм: у оболочников и у низших позвоночных — рыб, оно исчезает с выходом животных на сушу. Нет ни одного способного к свечению вида земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Среди оболочников ярчайшим свечением обладают колониальные *Pyrosoma*. Яркое светло-голубое свечение колонии длится 2—3 мин., не угасая. У каждой особи есть две расположенные около глотки световые железы с внутриклеточным типом излучения. Замечательна согласованность свечения особей одной колонии. Их синхронную вспышку можно вызвать светом другой колонии или лампочки. После 2—3 мин. излучения вся колония внезапно гаснет. Это говорит о наличии совершенного механизма регуляции, управляющего взаимодействием объединенных в колонию особей. Менее известно свечение других пелагических оболочников (*Appendicularia* и *Salpidae*), хотя иногда скопления салп служат причиной сильного свечения моря.

У рыб органы свечения достигают высокого совершенства и разнообразия. Светятся только морские рыбы. Особенно распространено свечение среди глубоководных рыб. По подсчетам, выполненным в районе Бермудских островов, на глубинах от 700 до 5500 м светятся 39% всех семейств рыб, 81% всех родов, 66% всех видов и 96% всех особей (Beebe, 1937). К настоящему времени описано около 300 видов светящихся рыб, из которых 18 относится к хрящевым, остальные к костным рыбам, среди последних примерно у 50 видов есть симбиотические бактерии, остальные светятся самостоятельно.

У рыб обнаружены все три типа светящихся органов — с внеклеточной, внутриклеточной и бактериальной люминесценцией. Истинная внеклеточная люминесценция встречается у рыб редко. Она обнаружена у представителей рода *Sarena*. При раздражении рыба выбрасывает излучающее зелено-голубой свет облако; видимо, оно используется для световой маскировки. Рыбы с внутриклеточной люминесценцией обладают фотофорами различного строения. Проще всего устроены органы свечения некоторых акул. Они представляют собой чашевидные кожные наросты, часть клеток которых излучает свет, остальные образуют линзу и диафрагму. Таких фотофоров много, и они рядами устилают тело рыбы, обычно с брюшной стороны.

У глубоководных костистых рыб фотофоры устроены гораздо сложнее, они представляют собой углубления, дно которых выслано клетками, содержащими пигмент. Дно играет роль отражающего экрана, в его чаше собрана собственно светящаяся ткань. Снаружи фотофор прикрыт фокусирующей линзой и диафрагмой или экраном, позволяющими заслонять поток света. Иногда устройство фотофора дополняется слоем окрашенных клеток — образуется светофильтр. При нескольких светофильтрах на разных фотофорах рыба излучает свет различного спектрального состава — она расцветена.

Можно предполагать, что характер расцветки играет роль видового и полового сигнала. Фотофоры могут быть замкнутыми или сообщаться с внешней водой канальцами. В последнем случае часть светящегося секрета может выбрасываться наружу, и свечение имеет двойное происхождение: клеточное и внеклеточное. У глубоководных удильщиков светящиеся органы часто располагаются на концах длинных придатков на голове. Предполагается, что эти фотофоры используются как световая приманка.

Чрезвычайно интересно в биологическом отношении свечение мелких рыб из семейства *Arogonidae*. Из, примерно, ста известных видов, широко распространенных в водах над материковым шельфом в Тихом и Индийском океанах, одиннадцать излучают свет. Весьма своеобразно расположение их органов свечения — они спрятаны глубоко в теле и связаны с кишечником. Например, у *Rabdamia cypselura* в светящиеся органы превращены два слепохвостных пилорических выроста кишечника, упирающиеся в образованные мышечной тканью полупрозрачные линзы на брюшной стороне тела, которые служат световодами. У других видов строение и размещение фотофоров может быть иным, но связь с кишечником есть во всех случаях, а излучение происходит через полупрозрачные участки тела. Люцифераза рыб сем. *Arogonidae* активна в отношении люциферина ракушковых рачков *Cypridina*. Что означает эта странная совместимость, неясно; либо синтез люциферина с этой структурой молекулы широко распространен в животном мире и осуществляется у рыб и рачков независимо, либо рыбы используют люциферин пищевого происхождения, который они извлекают, поедая ракушковых рачков. Тогда это еще один (новый) тип биolumинесценции. В этом случае становится понятной привязанность фотофоров рыб этого семейства к кишечнику.

Не менее интересны органы свечения рыб, представляющие собой живые культиваторы для светящихся бактерий. Такие рыбы сами не обладают биохимическим аппаратом для излучения света, но образуют специальную ткань, где хорошо снабжаемые кислородом и питательными веществами симбиотические бактерии живут, размножаются и излучают свет. Эта форма симбиоза рыб с бактериями возникла, вероятно, независимо в разных группах рыб и развиваясь разными темпами, достигла различной глубины связи между симбионтами. Правдоподобно будет предположить, что первые связи могли возникнуть на основе комменсализма, когда светящиеся бактерии селились на поверхности тела рыб и питались выделяемой слизью. Если их свет оказывался полезным для рыб, то симбиоз мог развиваться дальше, в сторону увеличения количества слизи, образования специальных укрытий для бактерий на поверхности тела, вплоть до создания специализированных органов-культиваторов. Со своей стороны, эволюционировали и бактерии от сапрофитных свободноживущих форм до форм, полностью утративших способность жить в открытой среде. Не менее вероятно, что союз бактерий и рыб начался с паразитирования, такого, как, например, вызываемые некоторыми светящимися бактериями болезни у рыб и рачков, от которых они погибают. Постепенный отбор мог привести к коадаптации паразита и хозяина, перешедшей во взаимопользительный симбиоз.

Отражением первых этапов эволюционной линии можно считать светящихся рыб, не имеющих специальных органов для культивирования бактерий, и у которых бактерии населяют кожные железы, выделяющие слизь.

На примере сем. *Leiognathidae* можно иллюстрировать следующий этап — образование специализированного органа в виде бобовидного выроста пищевода, соединенного с ним протоком. Через этот проток бактерии, попавшие с пищей, могут заселить предназначенный для них фотофор, через него же может быть удален их избыток. Излучающая ткань окружена специальным оптическим аппаратом: отражающим экраном с одной стороны и мембраной — с другой. Вкрапленные в мембрану клетки-хроматофоры содержат пигмент и

могут, расширяя или сокращая площадь отростков, по сигналу нервной системы регулировать количество излучаемого света. Наконец, в мышцах и коже есть прозрачные участки, через которые свет выходит наружу. Таким образом, тело рыбы эффективно приспособлено для использования света бактерий. Бактерий из органов рыб сем. *Leiognathidae* удается выделять. Их довольно легко культивировать на искусственных средах, они растут и продолжают светиться, способность к самостоятельному существованию ими еще не потеряна.

Пожалуй, вершина сложности в ряду взаимных приспособлений рыб и бактерий достигается в семействе *Anomalopidae*. Фотофор *Anomalops katoptron* — пример высокоспециализированного органа, предназначенного, по-видимому, исключительно для выполнения одной функции — излучения света. Орган свечения парный, овальной формы и размещен в специальном подглазничном углублении. С внутренней стороны он покрыт слоем тонкой экранирующей ткани, с наружной стороны одет прозрачной оболочкой. Орган состоит из множества трубочек. Между ними проходит множество кровеносных капилляров, что обеспечивает большой приток кислорода. Трубочки группируются так, что их поверхности находятся в близком контакте с капиллярами, этим создается большая поверхность для диффузии кислорода из крови в ткань. Трубки населены густой взвесью светящихся бактерий. Однако все попытки высеять и культивировать симбиотических бактерий рыб сем. *Anomalopidae* не привели к успеху. По-видимому, приспособленность бактерий к жизни в питательной среде, создаваемой тканью рыбы, зашла так далеко, что они утратили способность к самостоятельному существованию. Бактерии в фотофоре светятся постоянно. Удивителен способ, которым рыба преобразует непрерывное излучение бактерий в прерывистый сигнал. Фотофор подвешен в своей чаше на упругой связке и прикреплен к мышце, которая может поворачивать его на 120° , обращая излучающей стороной внутрь, а темной подложкой наружу. Интересно, что у очень близкого рода *Photoblepharon* механизм тушения иной — фотофор неподвижен, но есть подвижный экран из непрозрачной ткани, который может закрывать его, как веко закрывает глаз.

Из краткого обзора светящихся растений и животных видно, что способность к свечению распространена среди морских организмов очень широко. В море нет ни одной крупной систематической группы, в которой не было бы светящихся видов, за исключением пресмыкающихся и млекопитающих, вторично вернувшихся в море.

В настоящее время известно более 800 светящихся видов, из них простейших — около 50 видов, примерно 100 видов кишечнополостных, более 200 видов моллюсков, около 50 видов червей, свыше 150 видов ракообразных и около 300 видов рыб. Список светящихся видов продолжает пополняться и скорость, с которой это происходит, доказывает его неполноту.

2.2. Химические и физические основы биолюминесценции

Если приведенные в первом разделе сведения о светящихся организмах моря накапливались многими десятилетиями и даже веками, то почти все биохимические и биофизические сведения о свечении организмов стали достоянием науки только в последнюю четверть века. Стремительное расширение методических возможностей биохимии и биофизики позволило поставить вопрос о механизме, лежащем в основе способности живых организмов излучать свет. Биофизическая сторона проблемы — это расшифровка физического механизма, который обеспечивает преобразование энергии химической связи в свет и устройства молекулярных механизмов, которые формируют световые импульсы в клетках.

В основе биolumинесценции — свечения живых организмов в видимой области — лежит катализируемая специфическим ферментом хемилюминесцентная реакция. Процесс хемилюминесценции можно разделить на 2 стадии: 1) образование возбужденного продукта C^* из исходных реагентов (A и B): $A + B \rightarrow C^* + D$; 2) переход возбужденной молекулы C^* в основное состояние с испусканием кванта света: $C^* \rightarrow C + h\nu$. Поэтому хемилюминесцентная реакция осуществляется только при выполнении двух условий: реакция должна сопровождаться выделением энергии и происходящая в электронно-возбужденное состояние молекула должна быть флуоресцирующей (прямая хемилюминесценция) или же должен происходить перенос энергии без излучения от возбужденной молекулы к другой флуоресцирующей молекуле, вступающей с ней в комплекс (непрямая хемилюминесценция). Люминесцирующие системы живых организмов выполняют оба условия.

Современный период исследования химии биolumинесцентной реакции начинается классической работой Р. Дюбуа (Dubois, цит. по Johnson, Haneda, 1966), показавшего в 1885 г., что в вытяжке из фотофоров светляков содержится два вещества, соединение которых дает свет. Одно из этих веществ разрушается при нагревании выше 50° , другое устойчиво к температуре. Первое вещество белковой природы — это фермент реакции, ведущей к высвечиванию, оно было названо люциферазой, второе представляет собой субстрат реакции и получило название люциферина.

Излучение живых организмов представляет собой частный случай хемилюминесценции. Но у живых излучателей есть одна особенность, которая отличает механизм их излучения от всех других хемилюминесцентных реакций — в живых организмах в этой реакции обязательно участвует фермент. Субстрат и энзим биolumинесцентной реакции (люциферин и люцифераза) к настоящему времени выделены из большого числа светящихся организмов, что позволило в ряде случаев воспроизвести биolumинесцентную реакцию *in vitro*.

Люциферины и люциферазы разных организмов оказались соединениями неодинаковой структуры. Из этого следует, что люциферин и люцифераза — это собирательные, функциональные, а не структурно-химические понятия, ими обозначаются ферменты и соответствующие им субстраты, независимо от различий в молекулярной структуре. Биolumинесцентные реакции не всегда укладываются в простую схему окисления субстрата люциферина в присутствии энзима люциферазы, зачастую эти реакции идут через несколько стадий и включают, помимо субстрата, энзима и кислорода, такие компоненты, как АТФ, пиридин, флавин- и адениннуклеотиды, перекиси и альдегиды.

Все изученные к настоящему времени биolumинесцентные системы можно разделить на 5 типов в зависимости от стадий, предшествующих образованию возбужденного состояния энзим-субстратного комплекса (Hastings, 1968). Люминесцентные реакции первого типа характеризуются образованием возбужденного продукта в результате ферментативного окисления субстрата. Такие реакции обнаружены у ракушкового рачка *Cypridina hilgendorfi*, рыб *Apogon* и *Parapricanthus*, многощетинковых червей *Odontosyllis*, моллюска *Latia*, перидиней *Goniaulax reniformis* (рис. 2). Реакции второго типа включают предшествующую энзиматическому окислению субстрата стадию его активации. Они найдены у светляков и среди кишечнополостных у *Renilla reniformis* (Pennatularia). Третий тип люминесцентных систем характерен для бактерий и грибов. На первой стадии реакции происходит восстановление субстрата с последующим энзиматическим окислением. 4-й тип люминесцентных реакций представлен системой кишечнодышащих *Balanoglossus*. Она отличается от первых трех систем перекисным окислением субстрата. И, наконец, пятый тип люминесцентных систем — «предварительно заряжен-

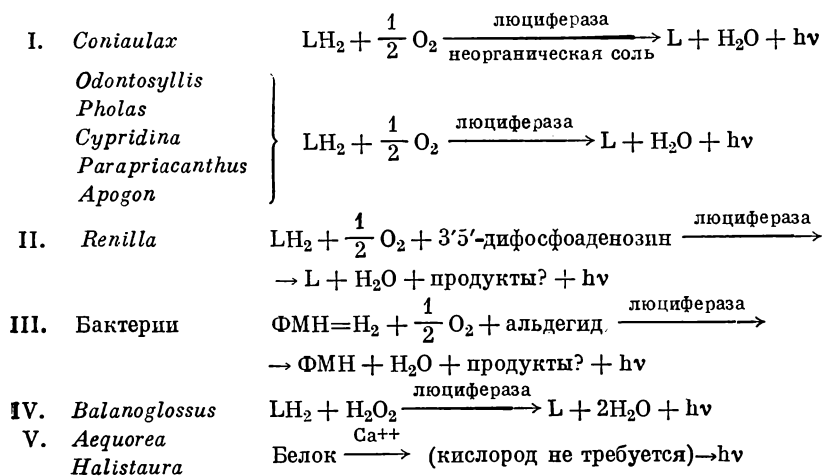


Рис. 2. Типы люминесцентных реакций морских организмов

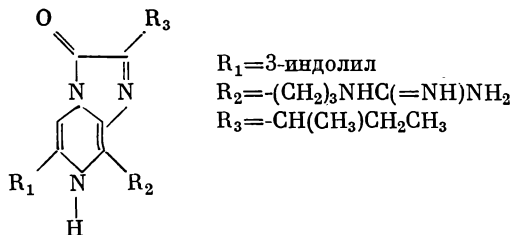
L — люциферин; ФМН-Н₂ — восстановленный флавинмоноклеотид

ные системы», объединяет светоизлучающие реакции многих кишечнополостных, гребневиков и многощетинковых червей *Chaetopterus*.

Распределение люминесцентных систем по указанным типам не отражает филогении излучающих видов. Так, один и тот же тип реакции (образование возбужденного состояния после предварительной активации субстрата; тип 2) обнаружен у таких далеко отстоящих в эволюционном отношении организмов, как представитель кишечнополостных *Renilla* и светляк *Photinus*. Это подтверждает гипотезу о многократном независимом возникновении биолюминесценции на разных этапах эволюции. Не связан тип люминесцентной системы и с уровнем организации светящегося организма.

1. Окисление субстрата. В биолюминесцентных реакциях этого типа энзиматическое окисление субстрата приводит к образованию возбужденной молекулы энзим-субстратного комплекса. Люминесцентная система *Cypridina hilgendorfi* дает пример хорошо изученной к настоящему времени реакции, для которой известны излучающая молекула и продукты реакции. Компоненты этой реакции получены в виде препаратов высокой степени чистоты. Кристаллический люциферин получен Киши с сотрудниками, которые не только изучили структуру люциферина, но и осуществили его синтез (Kishi et al., 1966).

Молекулярная формула люциферина — C₂₂H₂₇O₇. Он имеет пиразиновую структуру и включает остатки триптамина (производного индола), аргинина и L-изолейцина:

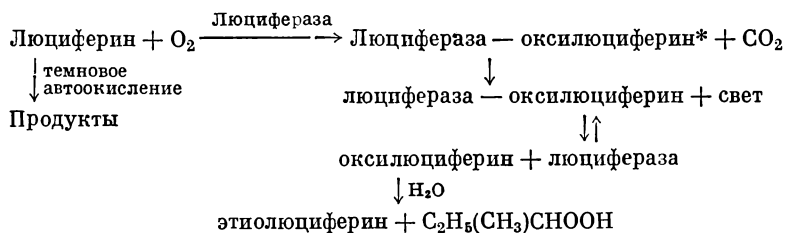


Поглощение люциферина в ультрафиолетовой области имеет три пика: при 220, 270 и 312 нм, максимум поглощения в видимой области лежит при 425 нм. Синтетический люциферин, полученный Киши с сотрудниками, после хроматографического анализа, измерения спектра поглощения в ультра-

фиолетовой области спектра и изучения кинетики люминесцентной реакции был признан тождественным натуральному люциферину. Люциферазу *Cypridina* выделили в кристаллическом виде (Shimomura et al., 1961; Tsuji, Sowinski, 1961). Молекулярный вес ее, определенный тремя различными методами, оказался равен примерно 52 000—57 000.

Аэробное окисление люциферина в присутствии люциферазы дает свечение с максимумом при 462 нм. Биolumинесцентное окисление люциферина представляет собой реакцию первого порядка. Квантовый выход реакции довольно высок — 0,31. На каждую окисленную молекулу люциферина приходится одна молекула кислорода.

Схема люминесцентной реакции *Cypridina* может быть представлена в следующем виде:

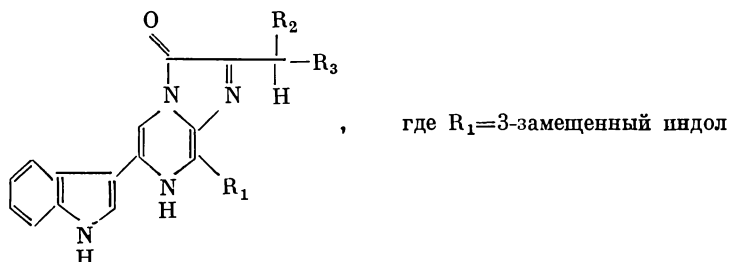


Люминесцентная система *Goniaulax* известна в двух формах — в виде растворимых люциферина и люциферазы и в виде светящихся внутриклеточных частиц — сцинтиллонов. Частицы и растворимые компоненты реакции могут быть извлечены из клеток слабо-щелочным буферным раствором с детергентами (рН = 8) и разделены центрифугированием при разных скоростях. Высветившиеся сцинтиллоны можно вновь зарядить и заставить дать вспышку, если в течение нескольких минут подержать их в растворе люциферина при рН = 8. Если затем опустить рН до 5,7, снова возникнут световые вспышки. Это свидетельствует о том, что растворенная и структурная излучающие системы в действительности составляют единый аппарат высвечивания.

Люциферин, вероятно, синтезируется вне сцинтиллонов и попадает в них в готовом виде, поэтому часть его всегда может быть обнаружена в цитоплазме клеток. Зависимость высвечивания от рН позволяет предположить, что сцинтиллон — это мембранная структура, проницаемость которой управляется водородными ионами. Это представление подтверждается последними электронномикроскопическими исследованиями сцинтиллонов. Открывается интересная возможность исследования проницаемости мембраны и ее изменений безинерционным методом по световым импульсам сцинтиллонов. Вероятно, близким химическим механизмом излучения обладает ночесветка, но она в этом отношении еще мало изучена. Зато клеточная организация свечения исследована у нее более полно.

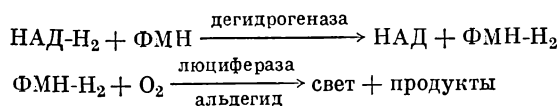
2. Окисление субстрата с предшествующей активацией. В биolumинесцентных реакциях этого типа образованию возбужденного комплекса фермента с субстратом предшествует стадия активации субстрата. К этому типу относятся системы насекомых-светляков, а из интересующих нас морских животных так устроена светоизлучающая система некоторых кишечнополостных. Хорошо изучена она у *Renilla*. Люминесцентная реакция морского пера идет в две последовательные стадии: сначала происходит активация субстрата и затем — его окисление со светоизлучением. Эти две реакции катализируются двумя разными ферментами. Первая требует участия энзима люциферин-сульфоксидазы. Вторую стадию — окисление активированного субстрата, сопровождающуюся излучением, катализирует собственно люцифераза.

Люциферин люминесцентной реакции вступает в реакцию в неактивной форме, в виде производного сульфата, называемого люциферин-сульфатом. На стадии активации реакции при участии 3,5-дифосфоаденозина происходит отщепление сульфатной группы от молекулы люциферин-сульфата. В результате образуется активированный комплекс люциферин-сульфокиназа. На второй стадии реакции люциферин окисляется молекулярным кислородом с излучением света и выделением углекислоты. Большая часть структуры молекулы люциферина недавно была расшифрована Де Люка с сотрудниками (De Luca et al., 1971). Она имеет следующий вид:



Структура групп R₂ и R₃ еще не выяснена. Распад диоксэтанового кольца дает энергию, которая излучается, по-видимому, аминопиразиновой группой, находящейся каким-то еще невыясненным образом в комплексе с белковой молекулой люциферазы. Искусственно синтезирован аналог люциферина, который может вступать в люминесцентную реакцию, но примерно в десять раз менее эффективную по свечению, чем природный люциферин. Молекулярный вес этого искусственного люциферина 331, а природного 513. Заметная разница в их молекулярных весах показывает, что структура нерасшифрованной части молекулы довольно сложна и, видимо, ее присутствие обеспечивает высокую эффективность перевода химической энергии в свет.

3. Восстановление с последующим окислением. При таком типе реакций стадия восстановления субстрата непосредственно предшествует светоизлучающему окислению или же сопровождает его. Такая реакция лежит в основе свечения бактерий. Люминесцентная реакция бактерий представляет собой ферментативное окисление люциферина, роль которого у бактерий играет восстановленный флавиномононуклеотид (ФМН). Фермент реакции — люцифераза бактерий выделена, в последние годы достигнут большой прогресс в ее очистке и получении чистого белка в кристаллической форме. После этого стало возможно изучение люминесцентной реакции *in vitro* с химически чистыми веществами. Было обнаружено, что кроме упомянутых компонентов и обязательного кислорода, для успешного воспроизведения бактериальной люминесцентной реакции необходим альдегид с числом углеродных атомов не менее семи; всего эффективнее 11—13 углеродные альдегиды. Было также показано, что в реакцию должны вступать восстановленный флавиномононуклеотид (ФМН-H₂) и что его восстановление происходит в реакции с восстановлением никотинадениннуклеотидом (НАД-H₂) в присутствии фермента НАД-H₂-дегидрогеназы. Так как НАД-H₂ участвует в ходе клеточного окисления у бактерий, можно понять, каким путем энергия клетки передается светоизлучающей системе. В самом общем виде этот путь выражается такой схемой:



При этом ФМН-H₂ вместе с люциферазой и альдегидом образует комплекс, который может существовать десятки секунд в растворе при комнатной тем-

пературе, а при температуре жидкого азота может быть сохранен неопределенно долго.

Механизм биолуминесцентной реакции не может быть понят, пока не станет ясна роль фермента этой реакции — люциферазы в высокоэффективном превращении химической энергии в световую. Выяснение структуры вещества, которое может так эффективно направлять поток выделяющейся при химической реакции энергии в определенное русло, предотвращая ее теплое рассеяние, представляет громадный интерес не только для биолуминесценции, но и для гораздо более общей проблемы механизма управления энергетическими потоками при высокоспецифических синтезах, выполняемых ферментами в клетках. Поэтому понятен интерес к расшифровке структуры и механизма работы люциферазы. Успехи химии белков, приведшие к расшифровке первичной структуры более чем пятисот белков, блестящие работы школ Перутца и Кендрью, приведшие к расшифровке структуры и механизма действия молекулы гемоглобина, дают основания надеяться, что в ближайшие годы структура люциферазы и принцип ее работы станут ясны. Однако сегодня сведения об этой молекуле еще далеко не полны.

Установлено, что люцифераза имеет молекулярный вес близкий к 80 000 и состоит из двух субъединиц. Можно разделять эти субъединицы и вновь конструировать из них активную люциферазу. Методом гибридизации субъединиц удалось установить, что их функции различны. Более тяжелая α -субъединица с молекулярным весом 41 000, по-видимому, выполняет основную каталитическую функцию. Установлено, что на молекуле люциферазы только одно место для присоединения субстрата, и оно принадлежит α -субъединице. β -субъединица с молекулярным весом 39 000 выполняет функции стабилизатора всей молекулы и, возможно, играет роль регулятора ее активности. Место присоединения альдегида остается неизвестным. У изученных бактерий свойства люцифераз несколько различны.

При интенсивном свечении количество люциферазы в клетке может достигать 5% ее растворимого белка. Но можно создать такие условия, при которых клетка совсем не синтезирует этого фермента. Следовательно, люцифераза относится к индуцибельным ферментам — активность ее синтеза регулируется внешней средой. Растущие бактерии выделяют в среду активатор, который неизвестным еще путем прямо или непосредственно воздействует на ген люциферазы и запускает ее синтез.

Как показали А. М. Фиш и Р. И. Чумакова (1968), интенсивность свечения бактерий в зависимости от условий может изменяться в десятки тысяч раз, меняется при этом и содержание люциферазы. Так, например, изменяя снабжение клеток кислородом, можно в течение нескольких минут изменять интенсивность их свечения и скорость синтеза люциферазы. Такая сложная регуляция световызлучающей системы показывает, что она находится под действенным контролем управляющих механизмов клетки и заставляет полагать, что эта система играет какую-то, пока непонятную роль в жизни светящихся бактерий.

Как можно видеть из краткого рассмотрения, в механизме свечения бактерий и структуре основного регулятора этого процесса — люциферазы еще много неясного. Эту область исследований можно считать «горячей точкой» во всей проблеме биолуминесценции, и здесь можно ожидать в ближайшее время фундаментальных результатов.

4. Перекисное окисление. Биолуминесцентные системы, действующие по этому типу, представляют собой пероксидазные реакции, в которых вместо молекулярного кислорода окислителем служит перекись водорода. Это редкий способ биолуминесценции. Среди морских животных он найден пока только у кишечнодышащих. Показано, что люминесцентная система *Balanoglossus* включает типичную реакцию перекисного окисления и что его люци-

фераза обладает свойствами пероксидазы. О структуре люциферина и природе излучающей молекулы ничего неизвестно.

5. Предварительно заряженные системы. Обнаружение этого типа светоизлучающей реакции представляет особенно большой интерес. Ее свойства (Shimomura et al., 1962, 1963), казалось, нарушали все установившиеся представления о биолюминесцентных реакциях. Из тканей медуз *Aequorea* и *Nal-listaura* были выделены белки, которые светились сами, им не нужен был ни субстрат, ни кислород. Достаточно к раствору этих белков, получивших соответственно название экворин и галистаурин, добавить ничтожное количество ионов кальция, чтобы они начали светиться. Дальнейшее более глубокое изучение показало, что здесь нет нарушения ранее установленных законов, но что в этой системе созданы условия для другого их проявления. Оказалось, что все предварительные реакции, необходимые для биолюминесценции — присоединение к ферменту субстрата, дающего энергию при окислении молекулярным кислородом, то есть все классические этапы биолюминесценции, совершаются заранее. Образуется богатый энергией «предварительно заряженный» комплекс, готовый разрядиться световым квантом в ответ на контакт с ничтожно малым, в сравнении с ним самим, атомом кальция. Без этого специфического спускового механизма реакция не идет и комплекс остается заряженным долгое время. Открытие такого биологического «консерва» энергии вызвало большой интерес и направило усилия исследователей на изучение структуры этой системы и совершающихся в ней молекулярных конформаций при запасаении энергии и при последующем световом выстреле после контакта с ионом кальция. Было найдено, что предварительно заряженными системами излучения обладают не только эти две медузы.

К настоящему времени белки с люминесцентной активностью выделены из представителей всех классов подтипа Cnidaria и из гребневика *Mnemiopsis*, обнаружены они также у представителей гораздо более высокоразвитых животных — многощетинковых червей и эвфаузиид. По предложению Шимомуры и Джонсона (Shimomura, Johnson, 1966), белки, излучение которых запускается ионами кальция или другими ионами, были названы фотопротеинами. В качестве триггирующих ионов проявляют активность кальций, стронций, медь, свинец, кобальт, кадмий, никель, цинк, барий и некоторые лантаниды, но в разной степени для фотопротеинов, выделенных из разных животных. Ион магния угнетает свечение.

Подробно описана кинетика свечения фотопротеинов. После добавления кальция возникает вспышка, интенсивность которой быстро достигает максимума и потом медленно затухает. Ю. А. Лабас (1973) провел подробный анализ свечения гребневика *Mnemiopsis*, применив метод избирательного ингибирования отдельных стадий реакции. Он показал, что содержащиеся фотопротеин гранулы сходны по ряду признаков с митохондриями. В спокойном состоянии через их мембраны не проходит кальций. Деполяризация мембран представляет собой управляемую организмом реакцию, которая открывает доступ ионам кальция внутрь гранулы и запускает свечение фотопротеина.

У этой богатой интересными свойствами биолюминесцентной системы обнаружена еще одна особенность. Выделенный белок светиться голубым светом, а многие живые кишечнополостные излучают зеленый свет. Так, например, медузы светят зеленым светом с максимумом спектрального распределения при 508 нм, а их фотопротеин излучает интенсивно голубой свет с максимумом при 475 нм. В противоположность этому, живой гребневик излучает точно такой же свет, как фотопротеин — с максимумом при 485 нм. В фотогенных клетках медуз обнаружены зеленые гранулы со спектром флуоресценции, близким к спектру свечения этих животных. У *Mnemiopsis* такого вещества не обнаружено. Энергия возбуждения фотопротеина у медуз

без излучения переносится к зеленому веществу и им высвечивается. Гребневик таким веществом не обладает, и у него светит сам фотопротенин.

При всем своеобразии светоизлучающей системы с предварительно заряженным фотопротенином, она не стоит совершенно особняком среди других биolumинесцентных систем. В качестве промежуточной, можно указать на двухстадийную систему свечения *Renilla*, отнесенную ко второму типу. Однако у системы с фотопротенином, достигшей, видимо, наибольшего эволюционного совершенства, все подготовительные реакции отнесены на предварительные стадии этого процесса, и в финале возникает заряженный энергией молекулярный комплекс, готовый мгновенно ответить отдачей света на возбуждение, сигналом которого служит приход иона кальция.

Если суммировать все сказанное о химической основе свечения, то создается впечатление, что исходные реакции, используемые для генерации света, очень разнообразны. В ходе эволюции, видимо, не раз создавались светоизлучающие системы совершенно независимо друг от друга на разной химической основе. Но есть в этих системах и нечто общее: 1) все биolumинесцентные системы питаются энергией из общего метаболического фонда клетки; 2) все биolumинесцентные системы используют энергию аэробного окисления; 3) каждая люминесцентная система имеет специальный фермент — люциферазу, обладающий видовой специфичностью.

2.3. Биolumинесцентное поле океана

В свечении живых организмов, как и во всех проявлениях жизни на Земле, существует поразительный контраст между малостью, незначительностью одной особи и громадными, планетарными результатами совокупной деятельности их множеств. Световой сигнал даже самого яркого живого излучателя угасает в нескольких десятках метров, но когда в море разом вспыхивают побуждаемые какой-то общей причиной или возбуждая друг друга миллиарды живых существ, свет заливают многие километры морской поверхности и виден, как утверждают астронавты, даже из космоса.

В отличие от гидрооптического поля, создаваемого физическими излучателями, параметры которого определяются законами переноса энергии, биolumинесцентное поле подчинено еще и множественному действию биологических регуляторов. Оно зависит от видового состава излучателей, их концентрации, физиологического состояния, внутреннего ритма, миграций и действия внешних возбудителей. Оптическое поле, создаваемое живыми излучателями, не описывается только геометрическими законами ослабления — так, если световой импульс одного животного возбуждает излучение соседнего, свет может распространяться на многие километры без затухания. Скорость распространения при этом гораздо ниже скорости света, так как каждый организм, получив световой сигнал, излучает с задержкой на несколько десятков миллисекунд. Цель приведенных примеров — показать, что образуемое живыми излучателями световое поле подчиняется своеобразным закономерностям, требующим специального изучения. Возникла ситуация очень типичная для биофизики, когда особенности биологического объекта делают невозможным использование готовых физических методов и требуют разработки на их основе специальных вариантов, учитывающих сложность проявления изучаемого физического эффекта в условиях живой системы. Под давлением особенностей объекта батифотометры за двадцать лет их применения совершили быструю эволюцию от простого фотометра, одетого в водонепроницаемый корпус, до целого семейства специализированных приборов для изучения различных проявлений свечения моря.

Три основные свойства биолюминесценции определили особенности приборов и методов. Во-первых, это импульсный характер излучения, который, в отличие от медленно изменяющегося астрономического света, потребовал соответствующего быстродействия всей системы от первичного датчика до регистрирующего прибора. Измерения уровня биолюминесценции показали, что ее сигналы имеют значительный динамический диапазон (60 дб) и 95% энергетической плотности биолюминесцентных сигналов укладываются в интервал спектра от 0 до 100—300 гц в зависимости от метода наблюдения. Выполнение вручную анализа одной батифотограммы, записанной в реальном масштабе времени за 3 минуты, длится полтора рабочих дня. Поэтому обработка батифотограмм оказывается далеко не полной, и масса полезной информации, содержащейся в записи, остается не доступной для исследователя. Коллизия между открывающимися с применением физического датчика широкими возможностями сбора биологической информации и узким местом — ее ручной обработкой — разрешается, если информация, поступающая на борт судна от фотодатчика, регистрируется в форме, удобной для ввода в ЭВМ, и одновременно в форме, удобной для оперативного визуального контроля, позволяющего изменять ход эксперимента в соответствии с изменчивостью самого явления. С учетом этого требования для батифотометров были применены системы регистрации сигнала, основанные на счете импульсов, магнитной регистрации или в случае, когда требовалось осреднение сигнала, записи на ленте.

Вторая особенность объекта, повлиявшая на конструкцию батифотометров, — это необходимость отделить свет живых организмов от астрономического фона — света Солнца, Луны и звезд. Здесь возможны два пути и оба они используются. Можно отличать живой свет от астрономического по временным характеристикам. Но если биологическое свечение очень интенсивно, импульсы сливаются, и тогда оно не отделимо от астрономического фона. Более радикальный результат достигается экранированием объема воды, просматриваемого батифотометром. Однако на этом пути возникают свои трудности. Ограничение контакта рабочего объема прибора с окружающей водой создает опасность искажения изучаемого явления — активные живые излучатели могут избежать попадания в экранированный прибор. Возникает непростая гидродинамическая задача удовлетворить два противоречивые требования — создать конструкцию затемнителя, который не пропускал бы свет извне, и при этом не создавал гидродинамических градиентов на входе, препятствующих попаданию животных внутрь. Созданы конструкции, компромиссно решающие эту задачу.

Третье и, пожалуй, самое главное свойство живого света в море, наложившее отпечаток на конструкцию батифотометра — это то обстоятельство, что в спокойном состоянии большинство способных излучать свет животных не светится. Поэтому природный световой фон, создаваемый живыми излучателями в море, всегда гораздо ниже того биолюминесцентного потенциала, который в них заключен.

Приведенных особенностей биолюминесценции достаточно, чтобы показать, насколько усложняется простая физическая задача регистрации слабых световых сигналов в море свойствами живых излучателей. По-видимому, целесообразно стремиться создать универсальный прибор для измерения всех сторон этого явления. Более рациональный путь — это разработка специализированных приборов с максимально унифицированными узлами.

Первые варианты батифотометров были созданы в середине пятидесятых годов (Clarke, Wertheim, 1956; Boden, Kampa, 1957; Backus et al., 1961; Гительзон, 1969). Основу любого батифотометра составляет фотоумножитель с системой электропитания и усиления сигнала, помещенный в герметичный корпус. Обязательная деталь корпуса — иллюминатор, через который свет

достигает приемной поверхности катода фотоумножителя. Этот основной блок используется вместе с дополнительными устройствами, зависящими от задач и условий работы прибора.

Для выявления уровня естественного фона невозбужденной билюминесценции Боден и др. (Boden et al., 1965) использовали два батифотометра, укрепленные под углом 10° друг к другу; считались только совпадающие импульсы, зарегистрированные обеими фотоумножителями в объеме воды, на расстоянии около метра от обоих приборов в области перекрещивания их оптических осей. Несмотря на ряд методических несовершенств, был получен

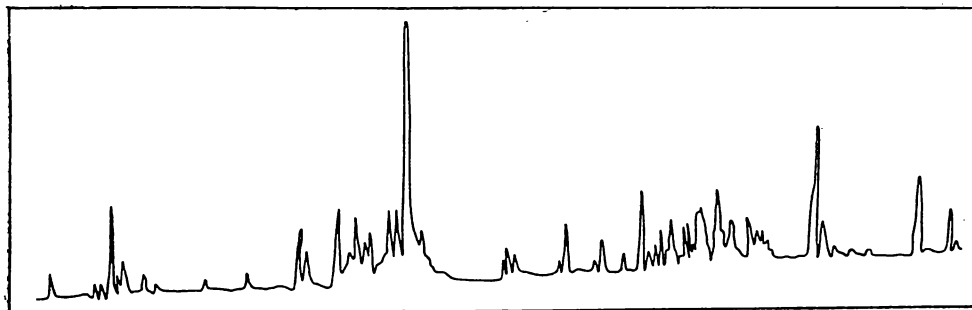


Рис. 3. Образец батифотограммы

принципиально важный результат — показано, что спонтанная невозбужденная билюминесценция морского планктона очень мала, и если не отсутствует совсем, то состоит из редких единичных вспышек. Поэтому основные усилия исследователей направлены на выявление возбужденной билюминесценции.

Результат измерения возбужденной билюминесценции батифотометрами, вывешиваемыми на определенной глубине, существенно зависит от перемещений прибора, вызываемых таким переменчивым фактором как качка судна, которая через несущий кабель-трос передается прибору. На рис. 3 представлена типичная батифотограмма, записанная батифотометром, подвешенным к борту судна кабель-тросом. На записи четко выделяются две области усиления сигнала, соответствующие по ритму качаниям судна. Зависимость от качки меньше у приборов, снабженных собственными возбудителями свечения — таким, как световой возбудитель (Neshyba, 1967) или механический возбудитель в виде решетки в поле зрения батифотометра (Битюков и др., 1967). Более эффективен в этом отношении активный механический возбудитель в оригинальной конструкции Г. М. Карабашева (1967), который создавал такой устойчивый уровень свечения, что можно стало измерять прямо в море среднее спектральное распределение энергии билюминесцентного свечения. Но самое радикальное решение этой задачи, давшее сопоставимые количественные результаты, было получено при переходе к измерениям непрерывно движущимися приборами, получившими название зондирующих (или при горизонтальном движении — буксируемых) батифотометров (Clarke, Wertheim 1956; Рудяков, 1967; Гительзон, 1969; Гительзон и др., 1972). Появление поколения зондирующих и буксируемых батифотометров, которые, в отличие от вывешиваемых на фиксированные горизонты статических приборов, можно назвать динамическими, резко сократило трудоемкость измерений, повысило быстродействие и сразу на несколько порядков увеличило мощность потока информации о билюминесценции, заменив измерения в дискретных точках непрерывной регистрацией свечения моря.

Приведенный выше рис. 3 дает представление о форме записи биолюминесцентных сигналов батифотометром и частоте их встречаемости. Как видно из батифотограммы, в фотическом слое океана возбужденная биолюминесценция — регулярное явление: за одну минуту прибор регистрирует десятки — сотни импульсов, иногда сливающихся в постоянно светящийся факел в поле возбуждения, вызванном присутствием прибора. Такая регулярность явления позволяет говорить о существовании специфического для морских вод гидрооптического фактора — биолюминесцентной составляющей оптического поля океана. Таким образом в океане к световому полю, которое создается излучением Солнца и звезд, добавляется свет биологического происхождения. При некоторых условиях этот собственный свет океана может вносить существенную добавку к свету астрономического происхождения, а в абиссали, куда лучи Солнца не проникают совсем, излучение живых организмов остается единственным источником света. На основании батифотометрических измерений могут быть выделены следующие вертикальные зоны: 1) зона дневного солнечного и ночного смешанного (биолюминесценция и астрономический фон) света; 2) зона дневного смешанного света и ночного биолюминесцентного свечения; 3) зона биолюминесцентного свечения.

Границы между зонами определяются географической широтой и оптическими свойствами вод. В открытом океане в тропических широтах границы зон лежат около 100 и 700 м. Географически биолюминесценция, по-видимому, охватывает весь Мировой океан. Она зарегистрирована во всех точках, где были выполнены батифотометрические зондирования от 60°30 с. ш. до 60°19 ю. ш. Более высокие широты еще не обследованы. Можно заключить, что биолюминесценция — это повсеместное свойство морских вод, которое обеспечивается жизнедеятельностью населяющих их организмов.

Как показало сопоставление интенсивности биолюминесценции с составом планктонных проб, основной вклад в свечение моря вносят ракообразные и одноклеточные, среди которых главную роль играет фитопланктон. В пределах обследованных акваторий наблюдается положительная корреляция разной степени между интенсивностью биолюминесценции, определенной зондированием, и количеством фито- и зоопланктона в пробах, взятых прицельно по показаниям батифотометра.

Для вертикального распределения биолюминесценции характерна существенная неравномерность и существование одного, двух, трех максимумов. Верхний максимум лежит обычно не на самой поверхности, а на некоторой глубине. Самая типичная структура биолюминесцентного поля в водах открытого океана — два максимума, верхний максимум лежит на глубине оптимума фотосинтеза, а нижний — у нижней границы фотической зоны (рис. 4, б). В районах апвеллинга максимум один, он лежит близко к поверхности (рис. 4, а). В районах, испытывающих влияние берега, встречается более сложная структура с несколькими максимумами. С глубиной интенсивность биолюминесценции падает, слитное («факельное») свечение исчезает. Батифотометры регистрируют на значительной глубине лишь отдельные импульсы, амплитуда которых статистически возрастает, а частота встречаемости падает. На глубине встречаются зоны повышенной концентрации светящихся животных. Биолюминесценция обнаружена до наибольших обследованных глубин — 7200 м (Гительзон и др., 1970). Глубже батифотометрические измерения еще не производились, но судя по визуальным наблюдениям при погружениях батискафов, светящиеся животные встречаются на всех глубинах.

Интересно отметить, что импульсы глубоководных животных существенно отличаются от излучения организмов фотического слоя. Средняя амплитуда первых составляет $1,8 \cdot 10^{-5}$ *вт/см²*, а у последних только $9,6 \cdot 10^{-8}$ *вт/см²*, средняя длительность соответственно 8,7 и 0,2 сек. В импульсе глубоковод-

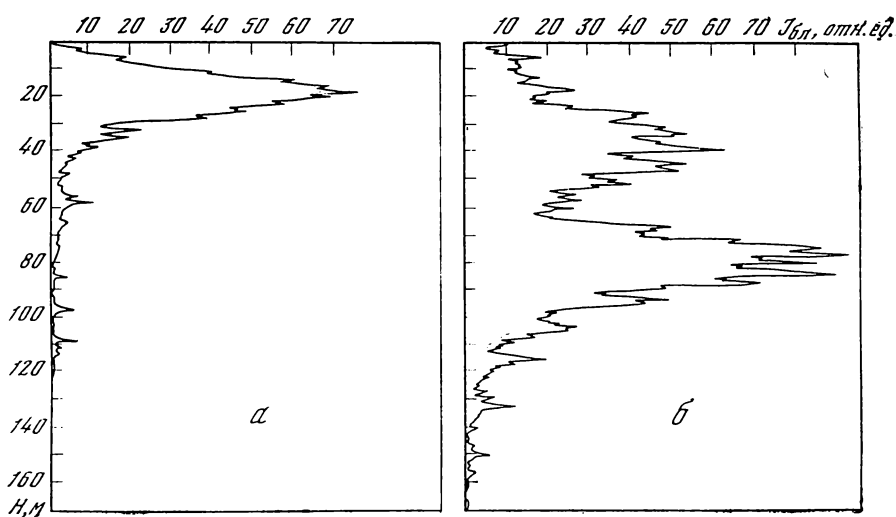


Рис. 4. Образцы характерных структур вертикального распределения билюминесценции. По абсциссе — интенсивность свечения в относительных единицах, по ординате — глубина, м (пояснения в тексте)

ного животного излучается в 100—1000 раз больше энергии. Неожиданно частой оказалась встречаемость импульсов: на глубине 7200 м один импульс регистрировался в среднем за 3 минуты. Следовательно, и на таких глубинах регистрация билюминесценции может служить достаточно эффективным средством изучения жизни.

Круглосуточные зондирования, выполненные в одной географической точке с помощью светозащищенного роторным затемнителем батифотометра (Левин и др., 1975а; 1975б), показали, что билюминесцентный потенциал обладает суточным ритмом: ночью интенсивность возбужденной билюминесценции в фотическом слое на 2 порядка выше чем днем. Минимальная интенсивность билюминесценции наблюдается в послеполуденные часы, максимальное свечение развивается между 23 и 04 час. Чем ближе к поверхности, тем длительнее период дневного подавления билюминесценции. Начало утреннего угасания свечения опережает рассвет, что, по-видимому, свидетельствует о существовании эндогенного ритма билюминесценции.

Самое своеобразное из свойств билюминесцентного поля заключается в том, что билюминесцентное поле большую часть времени существует не в кинетической форме излучения, а в потенциальной форме энергии химических связей, накопленной в молекулах люциферина и готовой перейти в излучение при возбуждении. Подчеркивая потенциальный характер явления, удобно пользоваться термином *билюминесцентный потенциал*. Этот потенциал поддерживает существование билюминесцентного поля, которое складывается из световых, как правило импульсных, реакций излучающих организмов; интегральный эффект — свечение моря — может быть как переменным, так и постоянным. В популяциях организмов, обладающих фоторецепцией, билюминесцентное поле может распространяться и поддерживаться за счет светового возбуждения.

В литературе можно встретить определение билюминесцентного потенциала как «количества лучистой энергии, которое может быть выделено или выделяется организмом или группой организмов при определенном способе стимуляции их свечения» (Рудяков, 1968). Это было бы вполне строгое утверждение, если бы светящиеся организмы расходовали энергию из непополняемого запаса. Но живые организмы как типичные системы, далекие от

термодинамического равновесия, не только расходуют, но и одновременно накапливают энергию, идущую на излучение. Поэтому больше оснований говорить не о количестве излученной энергии, а о мощности. И определять биолюминесцентный потенциал как усредненную по времени измерения мощность излучения, которую могут создать все способные к свечению планктеры исследуемого объема воды при их возбуждении. Биолюминесцентный потенциал обычно многократно превышает природный фон биолюминесценции. Когда же он реализуется в излучение, возникает свечение моря.

До сих пор мы рассматривали биолюминесценцию изолированно от ее связей с другими проявлениями жизни в море. Если говорить о связи биолюминесценции с экологией излучающих видов, то есть о том, что называется «биологическим смыслом» свечения, то здесь положение, в отличие от громадного прогресса в инструментальных методах измерения, остается неудовлетворительным. Множество визуальных наблюдений, накопившихся за минувшие годы, привело к возникновению избыточного числа спекуляций (во многом антропоморфических) об эволюции и в особенности о функции биолюминесценции. К такому выводу пришли Боден и Кампа (Boden, Kampa, 1964) и он справедлив и сейчас. Действительно, если не считать очевидного сигнального использования биолюминесценции высокоорганизованными животными — рыбами, головоногими, высшими ракообразными, нет сколько-нибудь удовлетворительных представлений о роли свечения для тех организмов, которые вносят в биолюминесценцию океана основной вклад — одноклеточных, кишечнополостных и низших ракообразных. Современное состояние экологической теории биолюминесценции океана — это чувствительный индикатор недостаточности экологических знаний в области морской биологии.

В то же время информационные возможности, заложенные в измерениях биолюминесценции, открывают широкие перспективы для биологии моря, так как морские биоценозы обладают специфической способностью излучать свет. Например, для решения актуальной в современной океанологии задачи о пространственной структуре пелагических биоценозов (и определяющих эту структуру факторах) может быть использована биолюминесценция. Она позволяет выяснить пространственное распределение концентрации светящихся организмов и руководствоваться им при взятии проб. Этой цели служит разработанная комплексная установка, состоящая из зондирующего батифотометра и связанных с ним батометров, снабженных электромагнитными клапанами, которые можно закрывать нажатием кнопки на пульте оператора, ведущего запись батифотограммы (Гительзон и др., 1971; Левин и др., 1975а; 1975б). Наблюдая, как перо двухкоординатного самописца, вычерчивающего батифотограмму в координатах глубина — интенсивность свечения, прорисовывает пространственную структуру, оператор может нажатием кнопки брать пробы воды в каждой характерной точке. Каждая посылка управляющего импульса фиксируется на батифотограмме, что позволяет сопоставить содержимое каждой пробы с наблюдавшейся в этот момент интенсивностью свечения.

Расчет показывает, что при скорости зондирования в 1,2 м/сек ошибка смещения не превышает 0,25—0,5 м. Эта величина характеризует точность метода прицельного отбора проб. Его результативность иллюстрирует рис. 5, где с батифотограммой сопоставлены результаты биологического и гидрохимического анализа прицельно взятых проб. Тонкая стратификация биолюминесценции, распределение биомассы и гидрохимических показателей хорошо согласуются между собой. На основе этих измерений были разработаны представления о механизме поддержания пространственной структуры пелагического биоценоза и факторах его сукцессии (Виноградов и др., 1970), которые впоследствии удалось развить (Левин и др., 1975а).

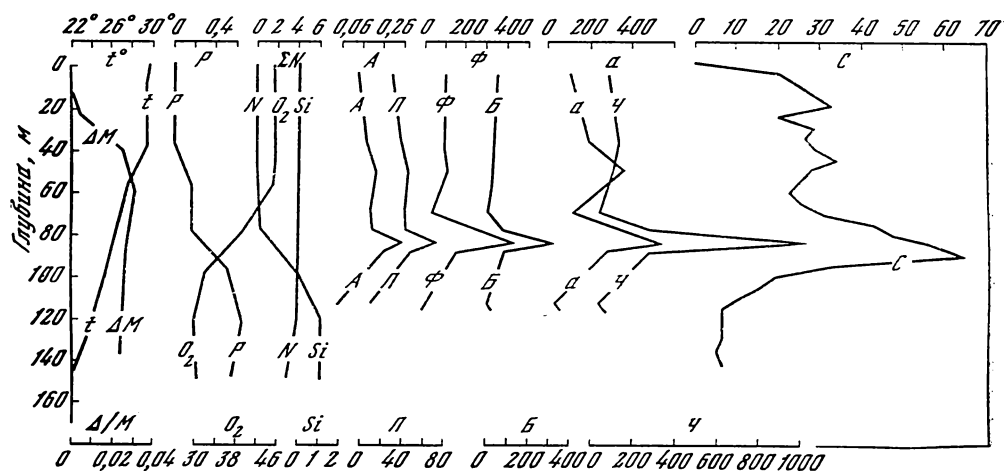


Рис. 5. Стратификация физических и биологических параметров по результатам прицельного взятия проб на основе батифотометрического зондирования

Δ/M — градиент плотности; t — температура; концентрация: P — фосфора, $\text{мкг}\cdot\text{ат}/\text{л}$, N — минерального азота, $\text{мкг}\cdot\text{ат}/\text{л}$, O_2 — кислорода, $\text{мл}/\text{л}$, Si — кремния, $\text{мкг}\cdot\text{ат}/\text{л}$; A — ассимиляция CO_2 бактериями, $\text{мг}/\text{м}^3/\text{сутки}$, Π — продукция бактерий, $\text{мг}/\text{м}^3$, Φ — относительное количество фитопланктона, $Б$ — коэффициент P/V для бактерий, a — общее число бактерий, r — биомасса бактерий, C — интенсивность биолуминесценции

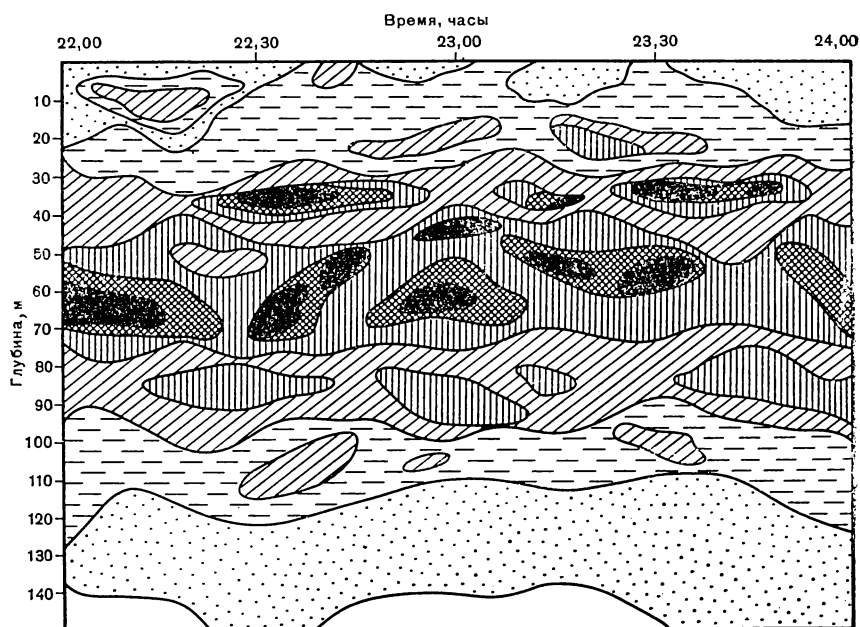


Рис. 6. Микронеоднородность распределения биолуминесценции, обнаруженная при зондировании с дрейфующего судна

Увеличение интенсивности штриховки от белого фона к черному соответствует повышению интенсивности биолуминесценции. Видна четкая пятнистость распределения интенсивности свечения на глубине основного максимума (60 м)

Другой пример использования биолюминесценции для визуализации пространственной структуры биоценоза связан с задачей выявления неоднородности распределения планктона по площади. Систематическое зондирование биолюминесценции с дрейфующего судна выявило закономерную пятнистость распределения светящегося планктона, с характерными размерами пятен 50—1000 м (рис. 6). Одновременное прицельное взятие проб обнаруживает параллельную неоднородность распределения лимитирующих биогенных элементов, повышенная концентрация которых в пятнах планктона может служить одной из причин поддержания этих скоплений (Левин и др., 1975а; 1975б). Эти данные показывают, что вертикальное и горизонтальное распределение интенсивности биолюминесценции отражает характерные черты пространственной структуры планктонного сообщества и в сочетании с прицельным отбором проб может использоваться как метод анализа и выявления определяющих эту структуру гидрофизических и гидрохимических факторов.

Работы последних 10—15 лет снабдили исследователей биолюминесценции аппаратно-методической базой и показали, что инструментальные измерения свечения моря — это биофизический метод, который, благодаря своему быстродействию и удобству машинного анализа, может стать новым инструментом для выявления пространственной структуры планктонного сообщества и связанных с его жизнедеятельностью гидрофизических и гидрохимических факторов. Эффективному использованию этого метода мешает недостаточное знание ряда существенных свойств биолюминесценции. Изучение этих свойств с помощью созданной аппаратуры уже возможно. К числу важнейших задач исследований в ближайшем будущем относятся: определение состава планктона по характерным спектральным, частотным и биологическим особенностям его свечения; количественное определение вкладов основных излучателей в биолюминесцентный потенциал в различных типах планктонных биоценозов; завершение инвентаризации светящихся форм, определение биофизического механизма возбуждения свечения. Наконец, практически ничего не известно о закономерностях свечения донных сообществ, хотя биоценоз кораллового рифа, например, обладает мощным биолюминесцентным потенциалом.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев В. Г. Донные многощетинковые черви Eteimnia Антарктики и Субантарктики по материалам Советской антарктической экспедиции.— Исслед. фауны морей, 11 (19), 1972.
- Алексеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., «Наука», 1963.
- Александр Р. 1970. Биомеханика. М.
- Алехин В. В. География растений. М., «Советская наука», 1944.
- Андреева И. Б. О рассеянии звука газовыми пузырями рыб в глубоководных звуко-рассеивающих слоях океана.— Акуст. ж., 1964, 10, № 1.
- Андреева И. Б. Акустические характеристики звуко-рассеивающих слоев в океане и данные эхолотных наблюдений и непосредственных обловов.— Океанология, 1965, 5, № 6.
- Андреева И. Б. Природа рассеивателей и частотные свойства звуко-рассеивающих слоев океана.— Океанология, 1972, 12, № 6.
- Андреева И. Б. 1973. О глубине залегания звуко-рассеивающих слоев Атлантического океана.— Океанология, 1973, 13, № 5.
- Андреева И. Б. Звуко-рассеивающие океанические скопления. В кн.: Л. М. Брежневский (ред.). «Акустика океана», М., «Наука», 1974а.
- Андреева И. Б. Рассеяние звука в океанических звуко-рассеивающих слоях. В кн.: Л. М. Брежневский (ред.). «Акустика океана». М., «Наука», 1974б.
- Андреева И. Б., Житковский Ю. Ю. Новые данные о глубоководных звуко-рассеивающих слоях.— Океанология, 1968, 8, № 5.
- Андреева И. Б., Чиндонова Ю. Г. О природе звуко-рассеивающих слоев.— Океанология, 1964, 4, № 1.
- Андряшев А. П. Древнеглубоководные и вторичноглубоководные формы рыб и их значение для зоогеографического анализа.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., Изд-во АН СССР, 1953.
- Андряшев А. П. Батипелагические рыбы Антарктики. 1. Семейство Mucrophiidae.— Исслед. фауны морей, 1 (11), 1962.
- Андряшев А. П. Обзор фауны рыб Антарктики.— Исслед. фауны морей, 2 (10), 1964.
- Андряшев А. П. Некоторые добавления к системе вертикальной зональности морской донной фауны.— Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана.— Тезисы докл. Л., «Наука», 1974.
- Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 7, № 2, 1941.
- Арсеньев В. А., Земский В. А., Студенецкая И. С. Морские млекопитающие. М., «Пищепромиздат», 1973.
- Баранова З. И. Голотурии (Holothurioidae).— В кн.: Тихий океан, Биология Тихого океана, кн. 2. М., «Наука», 1969.
- Баранова З. И., Кунцевич З. В. Офиуры.— В кн.: Тихий океан, Биология Тихого океана, кн. 2. М., «Наука», 1969.
- Безруков П. Л. Зональность и неравномерность осадкообразования в океане.— В кн.: Современные проблемы географии. М., «Наука», 1964.
- Безруков П. Л., Лисицын А. П., Романкевич Е. А., Скорнякова Н. С. Современное осадкообразование в северной части Тихого океана.— В сб.: Современные осадки морей и океанов. М., «Наука», 1961.
- Беккер В. Э. Семейство Mucrophiidae (светящиеся анчоусы).— В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 3. М., «Наука», 1967.
- Беккер В. Э., Бородулина О. Д. Светящиеся анчоусы рода Mucrophum (Mucrophiidae, Osteichthyes). Систематика и распространение.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 104, 1976.
- Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни.— Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Серия биол., 69, № 2, 1964.
- Беклемишев К. В. Звуко-рассеивающие слои в море и вопрос о вертикальном распределении зоопланктона и рыб.— Успехи совр. биол., 1956, 41, № 1.
- Беклемишев К. В. Итоги исследований по влиянию зоопланктона и рыб на рассеяние и поглощение звука в морской воде.— В сб.: Итоги науки. Успехи океанологии. М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Беклемишев К. В. О пространственной структуре планктонных сообществ в зависимости от типа океанической циркуляции.— Океанология, 1961а, 1, вып. 6.
- Беклемишев К. В. Зоопланктон северо-во-

- сточной части Тихого океана зимой 1958/59 г.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 51, 1961б.
- Беклемишев К. В. Некоторые гидрологические понятия, применимые при исследовании населения пелагиали океанов.— Труды Всес. гидробиол. об-ва 13, 1963.
- Беклемишев К. В. Эхолотная регистрация скоплений макропланктона и их распределение в Тихом океане.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 65, 1964.
- Беклемишев К. В. Биogeографическое деление верхних слоев пелагиали Тихого океана и его зависимость от течений и распределения водных масс. Результаты исследований по программе МГГ. X раздел программы МГГ.— Океанол. исслед., 13, 1965.
- Беклемишев К. В. Экологические основы биогеографии пелагиали.— В сб.: Экология водных организмов. М., «Наука», 1966.
- Беклемишев К. В. Глубинные звуко рассеивающие слои Тихого океана.— В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана. кн. 1. М., «Наука», 1967а.
- Беклемишев К. В. Биogeографическое деление пелагиали Тихого океана.— В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 1. М., «Наука», 1967б.
- Беклемишев К. В. Экология и биогеография пелагиали. М., «Наука», 1969.
- Беклемишев К. В. Биотопические причины географических различий в фауне современного океана.— Тезисы докладов 17-й сессии Всес. палеонт. о-ва (25—29 января 1971 г.). Л., «Недра», 1971.
- Беклемишев К. В. Ареал тропических дальне-неритических видов.— В кн.: Тропическая зона Мирового океана и связанные с ней глобальные процессы. М., «Наука», 1973.
- Беклемишев К. В. Биологическая структура пелагической зоны океанических субарктических вод.— III съезд ВГБО АН СССР, Тезисы докл., 1. Рига, 1976.
- Беклемишев К. В., Зезина О. Н. Актуалистический и исторический подход к биогеографии океана.— Изв. АН СССР, 1972. Серия геол., № 11.
- Беклемишев К. В., Кляшторин Л. Б. О пространственных взаимоотношениях фитопланктона и рыб в тропических водах Атлантического океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 58, 1962.
- Беклемишев К. В., Нейман А. А., Парин Н. В., Семина Г. И. Естественные участки морской среды обитания с биоценотической точки зрения.— Труды ВНИРО, 84, 1973.
- Беклемишев К. В., Пастернак Ф. А. Количественный учет летучих рыб в Атлантике и вопрос об оценке продуктивности тропических вод.— Вопр. ихтиол., вып. 14, 1960.
- Беклемишев К. В., Семина Г. И. Сравнение экологического и биогеографического способов описания населения пелагиали океана.— Вопр. экологии, 4. Изд-во Киевск. ун-та, 1962.
- Беляев Г. М. Физиологические особенности представителей одних и тех же видов в водоемах различной солености.— Труды Всес. гидробиол. об-ва 8, 1957.
- Беляев Г. М. Некоторые закономерности количественного распределения донной фауны в западной части Тихого океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 41, 1960.
- Беляев Г. М. Ключи головоногих моллюсков в океанических донных осадках.— Океанология, 1962, 2, № 2.
- Беляев Г. М. Донная фауна наибольших глубин (ультраабиссали) Мирового океана. М., «Наука», 1966.
- Беляев Г. М. Новые морские звезды из абиссали и ультраабиссали Тихого океана.— Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 34, № 3, 1969а.
- Беляев Г. М. Фауна ультраабиссали.— В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 2. М., «Наука», 1969б.
- Беляев Г. М. Глубоководные голотурии рода *Elpidia*.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 92, 1971.
- Беляев Г. М. Донная фауна глубоководных желобов Мирового океана. Докт. дисс. М., Ин-т океанол. АН СССР, 1972.
- Беляев Г. М. О возрасте глубоководной фауны океана и ультраабиссальной фауны желобов.— Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол., 79, вып. 5, 1974.
- Беляев Г. М. Новые виды голотурий рода *Elpidia* из южной части Атлантического океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1975.
- Беляев Г. М., Бирштейн Я. А., Богоров В. Г., Виноградова Н. Г., Виноградов М. Е., Зенкевич Л. А. О схеме вертикальной биологической зональности океана.— Докл. АН СССР, 1959, 129, № 3.
- Беляев Г. М., Виноградов М. Е. Новая пелагическая голотурия (Elasipoda, Psuchropotidae) с абиссальных глубин Курило-Камчатского желоба.— Зоол. журн., 1969, 48, вып. 5.
- Беляев Г. М., Виноградова Н. Г., Левенштейн Р. Я., Пастернак Ф. А., Соколова, М. Н., Филатова З. А. Закономерности распределения глубоководной донной фауны в свете развития идеи о биологической структуре океана.— Океанология, 1973, 13, № 1.
- Беляев Г. М., Иванов Б. Г. К вопросу о биполярности офиур рода *Torokovia* Djakonov.— Зоол. журн., 1961, № 8.
- Беляев Г. М., Литвинова Н. М. Новые роды и виды глубоководных офиур.— Бюл. МОИП, 1972, Отд. биол., № 3.
- Беляев Г. М., Миронов А. Н. Донная фауна глубоководных желобов западной части Тихого океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 99, 1976.
- Беляева Т. В. Состав и распределение диатомовых водорослей в поверхностном слое

- осадков Тихого океана. — Океанология, 1963, 3, вып. 4.
- Берг Л. С.** 1918. О причинах сходства фауны северных частей Атлантического и Тихого океанов. — Изв. АН СССР (VI), XII, 2.
- Берг Л. С.** Биполярное распределение организмов и ледниковая эпоха. — В кн.: Климат и жизнь. М., «Географиздат», 1947.
- Бержанская Л. Ю., Гительзон И. И., Фиш А. М., Чумакова Р. И., Шапиро В. Е.** Биолюминесценция бактерий — ритмический процесс. — Биофизика, 1973, 18, № 2.
- Берзин А. А.** Кашалот. М., «Пищевая промышленность», 1971.
- Бархем Э. Г. (Barham E. G.)** Наблюдения над глубинными звуко рассеивающими слоями с помощью подводных аппаратов. II Межд. океаногр. конгресс. Тезисы докладов. М., «Наука», 1966.
- Бириштейн Я. А.** Понятие «реликт» в биологии. — Зоол. журн., 1947, 26, вып. 4.
- Бириштейн Я. А.** Палеотемпературы и происхождение глубоководной фауны. — Природа, 1959, № 5.
- Бириштейн Я. А.** Семейство Ischnomesidae (Crustaceae, Isopoda, Asellota) в северо-западной части Тихого океана и проблемы амфибореального и биполярного распространения глубоководной фауны. — Зоол. журн., 1960, 39, вып. 1.
- Бириштейн Я. А.** Глубоководные равновесие ракообразные (Crustacea, Isopoda) северо-западной части Тихого океана. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Бириштейн Я. А.** Некоторые вопросы эволюции глубоководной фауны. — Океанология, 1969, 9, вып. 5.
- Бириштейн Я. А.** Некоторые вопросы эволюции глубоководной фауны. — В сб.: История Мирового океана. М., «Наука», 1971.
- Бириштейн Я. А., Виноградов М. Е.** Заметка о питании глубоководных рыб Курило-Камчатской впадины. — Зоол. журн., 1955, 34, вып. 1.
- Бириштейн Я. А., Виноградов М. Е.** Роль трофического фактора в таксономической обособленности морской глубоководной фауны. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, 1971, Отд. биол., 76, вып. 3.
- Бириштейн Я. А., Виноградов М. Е., Чиндонова Ю. Г.** Вертикальная зональность планктона Курило-Камчатской впадины. — Докл. АН СССР, 1954, 95, № 2.
- Битюков Э. П., Рыбаков В. П., Шайда В. Г.** Годовые измерения интенсивности биолуминесцентного поля в веритической зоне Черного моря. — Океанология, 1967, 7, вып. 6.
- Богданов Ю. А., Лисицын А. П., Романкевич Е. А.** Органическое вещество взвешей и донных осадков морей и океанов. — В сб.: Органическое вещество современных и ископаемых осадков. М., «Наука», 1971.
- Богоров В. Г.** Вертикальное распределение зоопланктона и вертикальное расчленение вод океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 2, 1948.
- Богоров В. Г.** Географические зоны в пелагиали центральной части Тихого океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 41, 1960.
- Богоров В. Г.** Биогеоценозы пелагиали океана. — В сб.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. Биогеоценозы морей и океанов. М., «Наука», 1970.
- Богоров В. Г.** Планктон Мирового океана. М., «Наука», 1974.
- Богоров В. Г., Виноградов М. Е., Воронина Н. М., Канаева И. П., Суетова И. А.** Распределение биомассы зоопланктона в поверхностном слое Мирового океана. — Докл. АН СССР, 1968, 182, № 5.
- Богоров В. Г., Зенкевич Л. А.** Биологическая структура океана. — В сб.: Экология водных организмов. М., «Наука», 1966.
- Бордовский О. К.** Органическое вещество морских и океанических осадков в стадии раннего диагенеза. М., «Наука», 1974.
- Бородин Р. Г.** Состояние запасов и промысел китов в Антарктике (методы исследований). — Обз. информация ЦНИИТЭИРХ, серия 1, вып. 2, 1974.
- Бородулина О. Д.** Питание большеглазого тунца *Thunnus obesus* (Lowe) в Гвинейском заливе и его место в трофической системе пелагиали. — Вопр. ихтиол., 1974, 14, № 5.
- Бродский К. А.** Распределение и некоторые морфологические особенности антарктических видов рода *Calanus* (Copepoda). — Исслед. фауны морей, II (X), 1964.
- Броцкая В. А., Зенкевич Л. А.** Количественный учет донной фауны Баренцева моря. — Труды ВНИРО, 4, 1939.
- Буланенков С. К.** О возможностях специализированного промысла малоценных атлантических рыб для производства кормовой муки. — В кн.: Совр. состояние биологической продукции и сырьевых биологических ресурсов Мирового океана и перспективы их использования. Калининград, 1970.
- Бюнинг Э.** Физиологические часы. М., «Иностран. лит.», 1961.
- Винберг Г. Г.** Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во Бел. гос. ун-та, 1956.
- Винберг Г. Г.** Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
- Виноградов А. П.** Образование океана. — Изв. АН СССР, 1967. Серия геол., № 4.
- Виноградов А. П.** Геохимические проблемы и эволюция океана. — В сб.: Основные проблемы океанологии. М., «Наука», 1968.
- Виноградов Л. Г.** Камчатский краб. Владивосток, Изд-во ТИНРО, 1941.
- Виноградов Л. Г.** Годичный цикл жизни и миграции краба в северной части запад-

- нокамчатского шельфа.— Изв. ТИНРО, 19, 1945.
- Виноградов Л. Г.* О зоогеографическом районировании дальневосточных морей.— Изв. ТИНРО, вып. 28, 1948.
- Виноградов Л. Г.* Камчатское стадо крабов.— Природа, 1968, № 7.
- Виноградов Л. Г., Нейман А. А.* О распределении зоогеографических комплексов в Беринговом море.— Труды ВНИРО, 58, 1965.
- Виноградов Л. Г., Нейман А. А.* Некоторые вопросы формирования морской донной фауны северной части Тихого океана.— Труды ВНИРО, 77, 1972.
- Виноградов М. Е.* Роль вертикальных миграций зоопланктона в питании глубоководных животных.— Природа, 1953, 6.
- Виноградов М. Е.* Суточные вертикальные миграции зоопланктона в дальневосточных морях.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 8, 1954.
- Виноградов М. Е.* О количественном распределении глубоководного планктона в западной и центральной частях Тихого океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 41, 1959.
- Виноградов М. Е.* Количественное распределение глубоководного планктона в западной и центральной частях Тихого океана. I. Распределение общей биомассы планктона.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 41, 1960.
- Виноградов М. Е.* Вертикальное распределение океанического зоопланктона. Док. дисс. М., Ин-т океанол. АН СССР, 1965.
- Виноградов М. Е.* Итоги биологического рейса «Витязя».— Вестн. АН СССР, 1967, № 4.
- Виноградов М. Е.* Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., «Наука», 1968.
- Виноградов М. Е.* Вертикальное распределение зоопланктона в Курило-Камчатском районе Тихого океана (по материалам 39-го рейса нис «Витязя»).— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 86, 1970.
- Виноградов М. Е.* О глубине ночного подъема звукорассеивающих слоев в центральной части Тихого океана.— Океанология, 1974а, 14, № 6.
- Виноградов М. Е.* 17-й рейс нис «Академик Курчатов» (исследования планктонных сообществ районов интенсивного подъема вод восточной экваториальной Пацифики).— Океанология, 1974б, 14, № 5.
- Виноградов М. Е., Гитelson И. И., Сорокин Ю. И.* О пространственной структуре сообществ эвфотической зоны тропических вод океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука», 1971.
- Виноградов М. Е., Рудяков Ю. А.* Суточные изменения вертикального распределения общей биомассы планктона в западной экваториальной Пацифике.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука», 1971.
- Виноградов М. Е., Парин Н. В.* Некоторые черты вертикального распределения макропланктона в тропических районах Тихого океана.— Океанология, 1973, 13, № 1.
- Виноградова Л. А.* Качественное и количественное распределение фитопланктона в различных водных массах Норвежского моря в октябре.— Океанол. исслед., № 5, 1962.
- Виноградова Л. А.* Сезонный цикл развития фитопланктона в различных водных массах Норвежского моря.— Труды АтлантНИРО, вып. 27, 1970.
- Виноградова Л. А.* Сезонное развитие фитопланктона в Гвинейском заливе.— Труды АтлантНИРО, вып. 37, 1971.
- Виноградова Л. А.* Сезонное развитие фитопланктона и кормовая база растительных копепоид в тропической Атлантике.— В кн.: Тропическая зона океана и связанные с ней глобальные процессы. М., «Наука», 1973.
- Виноградова Н. Г.* Некоторые особенности распространения морской глубоководной фауны.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 13, 1955.
- Виноградова Н. Г.* Зоогеографическое районирование абиссали Мирового океана.— Докл. АН СССР, 1956а, 3, № 1.
- Виноградова Н. Г.* К зоогеографии глубин Индийского океана.— Докл. АН СССР, 3, 1956б, № 2.
- Виноградова Н. Г.* Особенности распространения глубоководной донной фауны океана.— Природа, 1957, № 6.
- Виноградова Н. Г.* Вертикальное распределение глубоководной донной фауны океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 27, 1958а.
- Виноградова Н. Г.* К вопросу о географическом распространении глубоководной донной фауны Антарктики.— Бюл. Сов. антаркт. эксп. № 3, 1958б.
- Виноградова Н. Г.* 1959. Зоогеография абиссали океана.— В сб.: Итоги науки. Достижения океанологии, 1. М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Виноградова Н. Г.* Вертикальное распределение глубоководной донной фауны.— В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 2. М., «Наука», 1969а.
- Виноградова Н. Г.* Географическое распространение глубоководной донной фауны.— В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 2. М., «Наука», 1969б.
- Виноградова Н. Г., Бириштейн Я. А., Виноградов М. Е.* Вертикальная зональность в распределении глубоководной фауны.— Итоги науки. Достижения океанологии, вып. 1. Изд-во ВИНТИ, 1959.
- Виноградова Н. Г., Кудинова-Пастернак Р. К., Москалев Л. И., Муромцева Т. Л., Федиков Н. Ф.* Некоторые закономерности количественного распределения и трофической структуры донной

- фауны моря Скотия.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 98, 1974.
- Возжинская В. Б.** Макрофиты морских побережий Сахалина.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 69, 1964.
- Возжинская В. Б.** Продуктивность макрофитобентоса Белого моря.— В сб.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М., «Наука», 1970.
- Возжинская В. Б., Блинова Е. И.** Донные макрофиты и растительные ресурсы океана.— В сб.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М., «Наука», 1970.
- Возжинская В. Б., Цапко А. С., Блинова Е. И., Калугина А. А., Петров Ю. Е.** Промысловые водоросли СССР. М., «Пищевая промышленность», 1971.
- Воловский В. В., Зернова В. В., Семина Г. И., Суханова И. Н., Мовчан О. А., Санина Л. В., Тартова И. А.** Распределение фитопланктона в Мировом океане.— ЦНИИТЭИ Мин. рыб. хоз-ва СССР. Экспрессинформация. Промысловая океанология и подводная техника, серия 9, вып. 3, 1972.
- Вольф Т. (Wolff T.)** Глубоководные Isopoda Карибского моря и желоба Пуэрто-Рико.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 100, 1975.
- Воронина Н. М.** 1962. О распределении макропланктона в северной половине Индийского океана.— Океанология, 1962, 2, № 1.
- Воронина Н. М.** Распределение макропланктона в водах экваториальных течений Тихого океана.— Океанология, 1964, 4, № 5.
- Воронина Н. М.** К экологии и биогеографии планктона Южного океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1975.
- Гейнрих А. К.** О вертикальном распределении и суточных миграциях копепод в районе к юго-востоку от Японии.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 51, 1961.
- Гейнрих А. К.** Значение выселяющихся видов в структуре планктонных тропических сообществ Тихого океана.— Океанология, 1975, 15, № 4.
- Гинецинский А. Г.** Физиологические механизмы водносолевого равновесия. М., «Наука», 1963.
- Гительзон И. И.** (ред.) Биолуминесценция моря. М., «Наука», 1969.
- Гительзон И. И., Бакланов О. Н., Филимонов В. С., Артемкин А. С., Шатохин В. Ф.** Биолуминесценция как гидрооптический и биологический фактор в море.— В сб.: Биолуминесценция. М., «Наука», 1965.
- Гительзон И. И., Левин Л. А., Шевырнов А. П., Филимонов В. С., Артемкин А. С., Утюшев Р. Н., Загородний Ю. А.** Измерение биолуминесценции на максимальных глубинах.— Докл. АН СССР, 1970, 191, № 3.
- Гительзон И. И., Левин Л. А., Шевырнов А. П., Утюшев Р. Н., Артемкин А. С.** Батифотометрическое зондирование пелагиали и возможности его применения для исследования пространственной структуры биоценоза.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука», 1971.
- Гительзон И. И., Левин Л. А., Филимонов В. С., Шевырнов А. П., Утюшев Р. Н., Загородний Ю. А., Артемкин А. С.** Унифицированный комплекс аппаратуры для изучения характеристик биолуминесцентного поля.— Океанология, 1972, 12, вып. 2.
- Голиков А. Н.** Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Bolyen.— Фауна СССР. Моллюски, 5, вып. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Головань Г. А.** Предварительные данные о составе и распределении ихтиофауны батиаля (в районе Кап-Блан).— Океанология, 1974, 14, № 2.
- Головкин А. Н.** О выедании рыбы кайрами и моевками в гнездовой период в Баренцевом море.— Зоол. журн., 1963, 42, № 3.
- Головкин А. Н.** Птичьи базары севера Новой Земли.— В сб.: Особенности биологической продуктивности вод близ птичьих базаров севера Новой Земли. Л., «Наука», 1972.
- Горбунов Г. П.** Донное население новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана.— Труды Дрейф. эксп. на л/п «Г. Седов» 1937—1940 гг., 3, 1946.
- Горбунова Н. Н.** Вертикальное распределение икры и личинок рыб в западных районах тропической зоны Тихого океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука», 1971.
- Горбунова Н. Н.** Вертикальное распределение личинок рыб в восточно-экваториальном районе Тихого океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 102, 1975.
- Горелова Т. А.** Зоопланктонные организмы из желудков молоди светящихся анчоусов сем. *Mystophidae*.— Океанология, 1974, 14, № 4.
- Громов В. В.** Экологические особенности развития донной растительности Новороссийской бухты.— Труды Всесоюз. совещ. по морской альгологии и макрофитобентосу. М., 1974.
- Грузов Л. Н.** Суточные изменения биомассы зоопланктона в районах полярного фронта в зоне Восточно-Исландского течения.— В сб.: Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманск, 1961.
- Гурьянова Е. Ф.** Командорские острова и их морская прибрежная фауна и флора.— Природа, 1935, № 11.
- Гурьянова Е. Ф.** Равноogie дальневосточных морей.— Фауна СССР, Ракообразные, 7, вып. 3. М., Изд-во АН СССР, 1936.

- Гурьянова Е. Ф. К вопросу о составе и происхождении фауны абиссали Полярного бассейна. — Докл. АН СССР, 1938, 20, № 4.
- Гурьянова Е. Ф. Зоогеографическое районирование моря. Тезисы докладов на Конфер. по совместн. исслед. фауны и флоры. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1962.
- Гурьянова Е. Ф. Зоогеографическое районирование донной фауны Мирового океана (донная фауна материковой отмели). Физико-географический Атлас Мира, карта 686 и объяснительная записка к ней. М., Изд-во АН СССР и ГУГК ГГК СССР, 1964.
- Гурьянова Е. Ф. О современной зоогеографии моря и районировании шельфовой фауны Тихого океана. — Тезисы докладов 17-й сессии Всес. палеонт. об-ва (25—29 января 1971 г.) Л., «Недра», 1971.
- Гурьянова Е. Ф. Зоогеографическое районирование моря. — Исслед. фауны морей, 10 (18). Л., «Наука», 1972.
- Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива. 4. — Труды Ленингр. об-ва естествоисп., 60, вып. 2. 1930.
- Дементьев Г. П. Класс Aves, птицы. — В кн.: Основы палеонтологии. М., «Наука», 1964.
- Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования. — Исслед. морей СССР, вып. 7/8, 1928.
- Дехник Т. В., Синокова В. И. Распределение пелагических икринок и личинок рыб в Средиземном море. — Труды Севаст. биол. станции, 17, 1964.
- Добровольский А. Д. Об определении водных масс. — Океанология, 1961, 1, вып. 1.
- Дудник Ю. И. Некоторые особенности географического распространения макрелешуки *Scomberesox saurus* (Walb.) в Южной Атлантике в зимний период. — Вопр. ихтиол., 1975, 15, вып. 2 (91).
- Дьяконов А. М. Фауна пгложихи Малайского архипелага и ее связь с прошлым и настоящим Мирового океана. — Труды Ленингр. об-ва естествоисп., 70, № 4, 1950.
- Еременко Т. И. Изменение донной растительности Одесского залива за последние 10 лет. — Труды Всесоюзн. совещ. по морской альгологии и макрофитобентосу. М., 1974.
- Жаров В. Л. Желтоперый тунец Атлантического океана. Калининград, 1970.
- Заика В. Е. Объекты исследований и границы применимости некоторых концепций в синэкологии. — В сб.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев, «Наукова думка», 1967.
- Зайцев Ю. П. Морская нейстонология. «Наукова думка». Киев, 1970.
- Заренков Н. А. Фауна и зоогеография десятиногих ракообразных антарктической и южной умеренной областей. Автореф. канд. дис. МГУ, 1964.
- Зевина Г. Б. Усоногие раки (Cirripedia Thoracica). — В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 2. М., «Наука», 1969.
- Зевина Г. Б. Усоногие раки (Cirripedia, Thoracica) района американского Средиземноморья. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 100, 1975.
- Зевина Г. Б. Усоногие раки (Cirripedia, Thoracica), собранные в 11 рейсе нис «Академик Курчатов» в атлантическом секторе Антарктики. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1975.
- Зезина О. Н. О распространении глубоководного вида плеченогих *Pelagodicus atlanticus* (King). — Океанология, 1965, 5, вып. 2.
- Зезина О. Н. О распределении брахиопод в современном океане в связи с вопросами зоогеографического районирования. — Палеонтол. журн., 1970, вып. 2.
- Зезина О. Н. Распространение и некоторые черты биологии современных брахиопод. Канд. диссерт. М., Ин-т океанол. АН СССР, 1971.
- Зезина О. Н. Биогеографическое районирование бентали Мирового океана по брахиоподам. — Труды ВНИРО, 84, 1973.
- Зезина О. Н. Современная фауна глубоководных брахиопод Карибского моря, источники формирования и условия ее существования. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 100, 1975а.
- Зезина О. Н. Глубоководные брахиоподы из юго-восточной части Тихого океана и моря Скоттия. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1975б.
- Зезина О. Н. 1976. Экология и распространение современных брахиопод. М., «Наука», 1976.
- Зенкевич Л. А. Действие вод Черного и Каспийского морей повышенной и повышенной солености на некоторых членистоногих беспозвоночных. Ч. 2. Изменение внутренней солености. — Зоол. журн., 1938, 17, № 6.
- Зенкевич Л. А. Очерки эволюции двигательного аппарата. — Русск. зоол. журн., 1944, вып. 5.
- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря, 2. Моря СССР. М., «Советская наука», 1947а.
- Зенкевич Л. А. О задачах, объекте и методе морской биогеографии. — Зоол. журн., 1947б, 26, вып. 3.
- Зенкевич Л. А. Биологическая структура океана. — Зоол. журн., 1948, 27, № 2.
- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря, 1. Мировой океан. М., «Советская наука», 1951а.
- Зенкевич Л. А. Некоторые проблемы биогеографии моря, как части общей географии. — Вопр. геогр., 24, 1951б.
- Зенкевич Л. А. Специальная количественная характеристика глубоководной жизни в океане. — Изв. АН СССР, 1960, Серия географ., № 2.

- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Зенкевич Л. А. К вопросу о древности океана. — Океанология, 5, 1965, № 4.
- Зенкевич Л. А. Материалы к сравнительной биогеоценологии суши и океана. — Журн. общей биол., 1967а, 28, № 5.
- Зенкевич Л. А. 39-й рейс [шхс «Витязь»]. — Природа, 1967б, № 2.
- Зенкевич Л. А. Фаунистические области океана и суши. — В кн.: Жизнь животных, 1, М., «Просвещение», 1968.
- Зенкевич Л. А. Происхождение и древность глубоководной фауны. В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 2. М., «Наука», 1969.
- Зенкевич Л. А. Общая характеристика биогеоценозов океана и сравнение их с биогеоценозами суши. — В сб.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. Биогеоценозы морей и океанов. М., «Наука», 1970.
- Зенкевич Л. А. К вопросу о древности океана и его фауны. — В кн.: История Мирового океана. М., «Наука», 1971.
- Зенкевич Л. А. Проблема исследования океанической и морской батии. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 91, 1973.
- Зенкевич Л. А., Барсанова Н. Г., Беляев Г. М. Количественное распределение донной фауны в абиссали океана. — Докл. АН СССР, 1960, 130, № 1.
- Зенкевич Л. А., Беляев Г. М., Бирштейн Я. А., Филатова З. А. Качественная и количественная характеристика глубоководной донной фауны океана. — В сб.: Итоги науки, вып. 1. 1959.
- Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А. Изучение глубоководной фауны и связанные с ним вопросы. — Вестн. Моск. ун-та, № 4—5, 1955.
- Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А. О геологической древности глубоководной фауны. — Океанология, 1961, 1, вып. 1.
- Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А., Беляев Г. М. Исследования донной фауны Курило-Камчатской впадины. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 2, 1955.
- Зенкевич Л. А., Филатова З. А. Количественное распределение донной фауны Карского моря. — Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, 8, 1957.
- Зенкевич Л. А., Филатова З. А., Беляев Г. М., Лукьянова Т. А., Суетова И. А. Количественное распределение зообентоса в Мировом океане. — Бюл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол., 76, № 3, 1971.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. 2-е изд. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1949.
- Зернова В. В. Атлас Антарктики. Главное упр. геодезии и картографии МГ СССР, рис. 128: распределение биомассы фитопланктона в слое 0—100 м, 1966.
- Зернова В. В. О планктонных водорослях Мексиканского залива и Карибского моря. — Океанол. исслед., № 20, 1970.
- Зернова В. В. Распределение биомассы фитопланктона в тропических водах Атлантического океана. — Океанология, 14, № 6, 1974.
- Зернова В. В. Фитопланктон некоторых районов Карибского моря и Мексиканского залива. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 101, 1975.
- Зернова В. В. Особенности сезонных изменений фитопланктона в тропической Атлантике на гидрологическом полигоне (16° с. ш., 32° з. д.). — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 105, 1976.
- Зиланов В. К., Печеник Л. И., Саускан В. И., Семенов Г. И. Некоторые вопросы биологии скумбрушки Атлантического океана. — Рыбное хоз-во, 1969, № 5.
- Зинова А. Д. К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана. — Тезисы докл. Конф. по совмест. исслед. фауны и флоры, Л., 1962.
- Зуев Г. В. Головоногие моллюски северо-западной части Индийского океана. Киев, «Наукова думка», 1971.
- Зуев Г. В., Несис К. Н. Кальмары (биология и промысел). М., «Пищевая промышленность», 1971.
- Зуев Г. В., Нигматуллин Ч. М. Некоторые методические вопросы количественного учета океанических кальмаров *Octastrophes pteropus*. Реферативн. информ. ЦНИИТЭИРХ, серия 1, № 6, 1974.
- Иванов А. В. Промысловые водные беспозвоночные. «Советская наука», 1955.
- Иванов А. П. Тип Рогопорхога, погонофоры. — В кн.: Основы палеонтологии. М., «Недра», 1964.
- Ивашин М. В., Попов Л. А., Цапко А. С. Морские млекопитающие. М., «Пищевая промышленность», 1972.
- Ивлев В. С. Элементы физиологической гидробиологии. — В сб.: Физиология морских животных. М., «Наука», 1966.
- Ивлев В. С., Лейзерович Х. А. Экологический анализ распределения животных в градиентных температурных условиях. — Труды ММБИ, 5, 1960.
- Ивлева И. В. Влияние температуры на скорость метаболизма пойкилотермных животных. — Успехи совр. биол., 1972, 73, № 1.
- Кабанова Ю. Г. Органический фосфор, как источник питания фитопланктона. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, спец. вып., 1, 1958.
- Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. Киев, «Наукова думка», 1975.
- Карабашев Г. М. К методике фотометрического исследования биолуминесценции в море. — Океанология, 1967, 9, № 6.
- Карандеева О. Г. Процессы, обеспечивающие осморегуляцию у водных беспозвоночных. — В кн.: Физиология морских животных. М., «Наука», 1966.
- Кашкин Н. И. О количественном распре-

- делении светящихся анчоусов (сем. *Mystrophidae* s. l.) в Атлантическом океане. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 84, 1967.
- Кашкин Н. И. Ихтиофауна звукорассеивающих слоев в восточной части переходной зоны Северной Атлантики. — Всесоюз. совещание по макропланктону морей и океанов. Тезисы докл. М., 1973.
- Кашкин Н. И. Ихтиофауна звукорассеивающих слоев в восточной части Северной Атлантики. — Океанология, 1974а, 14, № 3.
- Кашкин Н. И. Идентификация звукорассеивающих слоев по размерной структуре популяций мезопелагических видов рыб-рассеивателей. — Океанология, 1974б, 14, № 5.
- Кашкин Н. И., Чиндонова Ю. Г. Мезопелагические рыбы — резонансные рассеиватели в звукорассеивающих слоях Атлантического океана. — Океанология, 1971, 11, № 3.
- Келлер Н. Б., Наумова Я. В. Пастернак Ф. А. Донные глубоководные кишечнополостные Карибского моря и Мексиканского залива (по материалам 14-го рейса нис «Академик Курчатов»). — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 100, 1975.
- Кинзер И. (Kinzer J.) Организмы глубоководных звукорассеивающих слоев в водах с большим дефицитом кислорода. — II Международн. океаногр. конгресс, тезисы докл. М., «Наука», 1966.
- Киселев И. А. Периодичность планктонных водорослей одной из гаваней Японского моря. — Диатомовый сборник. Изд-во Ленинград. гос. ун-та, 1953.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов, 1. Л., «Наука», 1969.
- Клумов С. К. О питании кашалотов в южном полушарии. — В кн.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М., «Наука», 1971.
- Клумов С. К., Юхов В. Л., *Mesonychoteuthis hamiltoni* Robson, 1925 (Cephalopoda, Oegopsida) и его значение в питании кашалота антарктических вод. — В кн.: Антарктика, вып. 14. М., 1975.
- Книппвич Н. М. Гидрология морей и солоноватых вод. М. — Л., Пищепромиздат, 1938.
- Кобленц-Мишке О. И., Волковинский В. В., Кабанова Ю. Г. Первичная продукция планктона Мирового океана. — В сб.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. Биогеоценозы морей и океанов. М., «Наука», 1970.
- Кобленц-Мишке О. И., Кабанова Ю. Г., Волковинский В. В. Новые данные о величине первичной продукции Мирового океана. — Докл. АН СССР, 183, № 5, 1968.
- Козлова О. Г. Диатомовые водоросли индийского и тихоокеанского секторов Антарктики. М., «Наука», 1964.
- Колтун В. М. Донная фауна абиссальных глубин Центрального Полярного бассейна. — Докл. АН СССР, 129, № 3, 1959.
- Колтун В. М. К изучению донной фауны Гренландского моря и центральной части Арктического бассейна. — Труды АНИИ, 259, 1964.
- Колтун В. М. Спикулы губок в поверхностном слое осадков южной части Индийского океана. — В сб.: Геохимия кремнезема. М., «Наука», 1966.
- Кондрашова М. Н., Ахмеров Р. Н., Акоев И. Г., Каминский Ю. Г., Лабас Ю. А., Суворов Н. Н., Орлова Л. М., Маевский Е. И. О регуляции соотношения окисления янтарной кислоты и НАД-зависимых субстратов производными индола. — В кн.: Митохондрии. Регуляция процессов окисления и сопряжения. М., «Наука», 1974.
- Краусс В. Внутренние волны. Методы и результаты теоретической океанографии. Л., Гидрометеоиздат, 1968.
- Крыжановский О. Л., Старобогатов Я. И. Современное состояние учения об ареале и фаунистических комплексах и задачи исследования. — В сб.: Проблемы долгосрочного планирования биол. исслед. Зоология, вып. 1. Л., «Наука», 1974.
- Кудинова-Пастернак Р. К. *Tanaidacea* (Crustacea Malacostraca) Атлантического сектора Антарктики и Субантарктики. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1975.
- Кузнецов А. П. Данные по количественному распределению донной фауны ложа Атлантического океана. — Докл. АН СССР, 130, № 6, 1960.
- Кузнецов А. П. Закономерности распределения пищевых группировок донных беспозвоночных в Баренцевом море. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 88, 1970.
- Кузнецов А. П. Трофическая структура морской донной фауны на примере крайних и внутренних морей Советского Союза. Докт. дис. Ин-т океанол. М., 1975.
- Кузнецов А. П., Нейман А. А. О некоторых принципах типизации и районирования шельфов Мирового океана по донному населению. — Океанология, 1975, 15, № 5.
- Кузнецов А. П., Романкевич Е. А., Гигиняк Ю. Г. Материалы по трофической структуре донной фауны залива Аляска. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 91, 1973.
- Кузнецов С. И. Микрофлора озер и ее геохимическая роль. М., «Наука», 1970.
- Кузьмина А. И. Некоторые данные о весенне-летнем фитопланктоне Северо-Курильского района. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 36, 1959.
- Кузьмина А. И. Фитопланктон курильских проливов, как показатель различных водных масс. — Исслед. дальневост. морей, вып. 8, 1962.
- Кусакин О. Г. Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осущной зоне южных Курильских остро-

- вов. — Исслед. дальневост. морей, вып. 7, 1961.
- Кусакин О. Г. К фауне Isopoda и Tanaidacea шельфовых зон антарктических и субантарктических вод. — Исслед. фауны море, 3 (12), 1967.
- Кусакин О. Г. Распространение и некоторые особенности вертикального распределения равноногих ракообразных холодных и умеренных вод Мирового океана. Докт. дис. Л., 1971.
- Кучерук Н. В. О распространении абиссальной эвнииды (Polychaeta). — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1975.
- Лабас Ю. А. О механизмах активируемой кальцием биолюминесценции гребневиков. — В сб.: Биофизика живой клетки. Пушкино, 4, 1973.
- Левенштейн Р. Я. Многощетинковые черви семейств Terebellidae и Trichobranchiidae из антарктических и субантарктических вод. — Исслед. фауны морей, 2 (10), 1964.
- Левенштейн Р. Я. Многощетинковые черви (Polychaeta) западной части Берингова моря. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 81, 1966.
- Левенштейн Р. Я. Экология и зоогеография некоторых представителей семейства Orpheliidae (Polychaeta) Тихого океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 88, 1970.
- Левенштейн Р. Я. Многощетинковые черви родов *Macellicephalo* и *Macellicephaloides* (сем. Aphroditidae) Тихого океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 92, 1971.
- Левенштейн Р. Я. Многощетинковые черви (Polychaeta) глубоководных желобов Атлантического сектора Антарктики. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1975.
- Левин Л. А., Утюшев Р. Н., Артемкин А. С. Вертикальное распределение интенсивности биолюминесцентного поля в районе Перуанского апвеллинга. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 102, 1975а.
- Левин Л. А., Утюшев Р. Н., Артемкин А. С. Распределение интенсивности биолюминесцентного поля в экваториальной части Тихого океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 102, 1975б.
- Лисицын А. П. Осадкообразование в океанах. М., «Наука», 1974.
- Лисицын А. Н., Богданов Ю. А., Овчинникова Л. И. Некоторые результаты изучения биогуминовых веществ в водной взвеси Тихого океана. — Океанология, 1967, 7, № 1.
- Лисицын А. П., Мурдмаа И. О., Петелин В. П., Скорнякова Н. С. Гранулометрический состав осадков. — В кн.: Тихий океан, кн. 1. М., «Наука», 1970.
- Литвинова Н. М. Офиуры из сборов 14-го рейса нис «Академик Курчатов» в Карибском море и Мексиканском заливе и их новые нахождения в других районах Мирового океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 100, 1975.
- Литвинова Н. М., Соколова, М. Н. О питании глубоководных офиур рода *Amphephiura*. — Океанология, 1971, 11, вып. 2.
- Ломакина Н. Б. Фауна эвфаузиид (Euphausiacea) антарктической и полярной областей. — Исслед. фауны морей, 2 (10), (1964).
- Лус В. Я. Новый вид моллюсков *Tacitazenkevitchi* (сем. Buccinidae) из нижней абиссали Перуанско-Чилийского желоба с описанием кладок и стадий развития. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1975.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., «Мир», 1974.
- Махитас Я. А., Рябцев Ю. Я. Результаты наблюдений звукорассеивающих слоев в Атлантическом и Индийском океанах в экспедиционном рейсе нис «Сергей Вавилов». — Океанология, 1973, 13, № 3.
- Махитас Я. П., Сабинин К. Д. К вопросу о связи глубины звукорассеивающих слоев с внутренними волнами в океане. — Океанология, 1972, 12, № 4.
- Мантейфель Б. П. Вертикальные миграции морских организмов. I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона. — Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, 13, 1960.
- Мантейфель Б. П. Вертикальные миграции морских организмов. II. Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб-планктофагов. — Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, 39, 1961.
- Маркина Н. П. Экологический и биогеографический анализ планктона шельфовых вод Австралии. — III Съезд ВГБО АН СССР, Тезисы докладов, 1, Рига, 1976.
- Маргулис Р. Я. Факторы, определяющие крупномасштабное распределение сифонофор подотрядов Physophorae и Calycophorae в Атлантическом океане. — Океанология, 1972, 12, № 3.
- Марти Ю. Ю., Мартинсен Г. В. Проблемы формирования и использования биологической продукции Атлантического океана. М., «Пищевая промышленность», 1969.
- Марти Ю. Ю., Парин Н. В. Некоторые закономерности распределения и продукции пелагических рыб в тропической области. — В сб.: Тропическая зона Мирового океана и связанные с ней глобальные процессы. М., «Наука», 1973.
- Мельникова И. А. Микропланктон и органический детрит в водах юго-восточной части Тихого океана. — Океанология, 1975, 15, № 1.
- Меншуткин В. В., Рудяков Ю. А. Математическое моделирование суточных вертикальных миграций зоопланктона. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 102, 1975.
- Меншуткин В. В., Финенко З. З. Математическое моделирование процесса разви-

- тия фитопланктона в условиях океанического апвеллинга. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 102, 1975.
- Милейковский С. А. Личинки (преимущественно Polychaeta и Gastropoda) и экология переста морских донных беспозвоночных с пелагическим развитием на примере Баренцева, Белого, Норвежского морей и Гольфстрима. Кандид. дис., Ин-т океанол. АН СССР. М., 1965.
- Милейковский С. А. Типы личиночного развития морских донных беспозвоночных. Распределение, численность и экологическая роль их личинок в планктоне. Докт. дис., Ин-т океанол. АН СССР. М., 1973а.
- Милейковский С. А. «Пелагический ларватор» и его биологическая роль в жизни моря. — Океанология, 1973б, 13, № 2.
- Миронов А. Н. Новый глубоководный вид морского ежа рода *Echinocrepis* и распространение семейства Pourtalesidae. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 91, 1973.
- Миронов А. Н. Пурталезидные морские ежи Антарктики и Субантарктики (Echinoidea: Pourtalesidae). — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 98, 1974а.
- Миронов А. Н. Образ жизни пурталезидных морских ежей. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1974б.
- Миронов А. Н. Систематический состав, распространение и некоторые вопросы биологии и филогении глубоководных морских ежей. Кандид. дис. Ин-т океанол. АН СССР, М., 1974в.
- Миронов А. Н. Глубоководные морские ежи в сборах 14-го рейса нис «Академик Курчатов» (Echinodermata, Echinoidea). — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 100, 1975.
- Миронов А. Н. Глубоководные морские ежи северной части Тихого океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 99, 1976.
- Моисеев П. А. Биологические ресурсы Мирового океана. М., «Пищевая промышленность», 1969.
- Мокиевский О. Б. Фауна рыхлых грунтов литорали западных берегов Крыма. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 17, 1949.
- Москалев Л. И., Пастернак Ф. А. О количественном распределении донной фауны в юго-западной части Мексиканского залива и в прикубинских водах. — Океанол. исслед., № 20, 1970.
- Москалев Л. И., Пастернак Ф. А., Федиков Н. Ф. Некоторые особенности распределения глубоководной донной фауны Карибского моря и Мексиканского залива. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 101, 1975.
- Мурина В. В. Систематика и зоогеография сипункулид. — Канд. дис. МГУ, 1958.
- Мурина В. В. О географическом распространении абиссальной сипункулиды *Phascolion lutense* (Selenka). — Океанология, 1961, 1, вып. 1.
- Мурина В. В. К вопросу о биполярном распространении приапулид. — Океанология, 1964, 4, вып. 5.
- Мурина В. В. Сипункулиды (Sipunculoidea) и приапулиды (Priapulioidea). — В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 2. М., «Наука», 1969.
- Мурина В. В. Географическое распространение морских червей типа Sipuncula. — Зоол. журн., 1971, 50, вып. 2.
- Мурина В. В. Пути эволюции и филогения типа Sipuncula. — Зоол. журн., 1975, 54, вып. 12.
- Мурина В. В. О видовой принадлежности и географическом распространении глубоководных приапулид. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1975.
- Мурина В. В., Старобогатов Я. И. К систематике и зоогеографии приапулид. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 46, 1961.
- Мусаева Э. И. Распределение макропланктона в восточной части Индийского океана в июле — ноябре 1962 г. — Океанология, 1965, 5, № 6.
- Мухачева В. А. О видовом составе рода *Cyclothone* (Pisces, Gonostomatidae) в Тихом океане. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 73, 1964.
- Мухачева В. А. Материалы по систематике, распространению и биологии вдов рода *Gonostoma* (Pisces, Gonostomatidae). — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 93, 1972.
- Мухачева В. А. Циклотоны (род *Cyclothone*, сем. Gonostomatidae) Мирового океана и их распространение. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 96, 1974.
- Мухачева В. А. О систематике и распространении родов *Bonapartia* Goode a. Bean. и *Margrethia* Jepsen a. Taning (Pisces, Gonostomatidae). — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 104, 1976.
- Найдин Д. П. Изотопные палеотемпературы и некоторые проблемы геологии. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, Отд. геол., 47, вып. 5, 1972.
- Наточин Ю. В., Хлебович В. В., Крестинская Т. В. Сукциндегидраза в транспортирующих натрий органах беспозвоночных животных. — Докл. АН СССР, 1961, 137, № 6.
- Нейман А. А. Вертикальное распределение зоогеографических комплексов донной фауны шельфа и верхних горизонтов склона восточной части Берингова моря. — Океанология, 1961, 1, вып. 6.
- Нейман А. А. Некоторые закономерности количественного распределения бентоса на шельфах Северной Пацифики. — Труды ВНИРО, 57, 1965.
- Нейман А. А. Некоторые данные о бентосе шельфов северной части Индийского океана. — Океанология, 1969, 9, вып. 6.
- Нейман А. А. К районированию шельфов океанов и открытых морей по донному населению. — В сб.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М., «Наука», 1971.

- Несис К. Н. Биология перуанско-чилийского гигантского кальмара *Dosidicus gigas*.— Океанология, 1970, 10, № 1.
- Несис К. Н. Головоногие моллюски восточно-экваториальной и юго-восточной частей Тихого океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 94, 1973а.
- Несис К. Н. Система, филогения и эволюция кальмаров семейства Gonatidae (Cephalopoda).— Зоол. журн., 52, № 11, 1973б.
- Несис К. Н. Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков.— В сб.: Итоги науки. Зоология беспозвоночных, 2, 1973в.
- Несис К. Н. Загадка свечения иглокожих. — Природа, 1975, № 7.
- Новиков Ю. В. Основные черты биологии и состояние запасов тихоокеанской сайры.— Изв. ТИНРО, 56, 1967.
- Новиков Ю. В. Распределение, биология и запасы сайры в зоне Калифорнийского течения.— Изв. ТИНРО, 81, 1972.
- Новикова Н. С. Идианкты (Pisces, Idianthidae) Индийского и Тихого океанов.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 84, 1967.
- Одум Ю. Основы экологии. М., «Мир», 1975.
- Павлов В. Я. О характере связи между питанием и некоторыми особенностями поведения *Euphausia superba* Dana.— Труды ВНИРО, 49, 1974.
- Панфилова С. Г. Температура и соленость придонных вод Тихого океана.— Океанология, 1967, 7, вып. 5.
- Панфилова С. Г. Температура, соленость. — В кн.: Тихий океан. Гидрология Тихого океана, 2. М., «Наука», 1968.
- Парин Н. В. Некоторые особенности распределения массовых пелагических рыб в зоне экваториальных течений Тихого океана (по материалам 34-го рейса нис «Витязь»). — Океанология, 1962, 2, № 6.
- Парин Н. В. Результаты изучения пелагической ихтиофауны Тихого и Индийского океанов при помощи электрического света.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 62, 1963.
- Парин Н. В. Материалы по биологии и распространению пелагических акул *Euprotomicrus bispinatus* и *Isistius brasiliensis* (Squalidae, Pisces).— Труды Ин-та океанол., 73, 1964.
- Парин Н. В. О суточной изменчивости встречаемости личинок некоторых океанических рыб у поверхности воды.— Океанология, 1967а, 8, № 1.
- Парин Н. В. Материалы по распространению и биологии змеевидной макрели (*Gempylus serpens*, Gempylidae, Pisces) в Тихом и Индийском океанах.— Вопр. ихтиол., 7, вып. 6, 1967б.
- Парин Н. В. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. М., «Наука», 1968.
- Парин Н. В. Крупные хищные рыбы в трофической системе тропической океанской пелагиали.— В сб.: Современное состояние биологической продуктивности сырьевых ресурсов Мирового океана. Калининград, 1970.
- Парин Н. В. Некоторые черты распространения глубоководных рыб в зоне Перуанского течения.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 89, 1971а.
- Парин Н. В. Основные трофические связи пелагических рыб в открытом океане.— В сб.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М., «Наука», 1971б.
- Парин Н. В. Смена пелагических ихтиоценов на экваториальном разрезе в Тихом океане между 96 и 155° з. д. — Труды Ин-та океанол., 102, 1975а.
- Парин Н. В. Биология Индийского океана.— В кн.: Индийский океан. М., «Мысль», 1975б.
- Парин Н. В. Сравнительный анализ мезопелагических ихтиоценов на четырех полигонах в западной тропической части Тихого океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 104, 1976.
- Парин Н. В., Андрияшев А. П., Бородулина О. Д., Чувасов В. М. Пелагические глубоководные рыбы юго-западной части Атлантического океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 95, 1974.
- Парин Н. В., Беккер В. Э. Материалы по систематике и распространению некоторых трихиуронидных рыб (Pisces, Trichiuridae: Scombrobracidae, Gempylidae, Trichiuridae).— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 93, 1972.
- Парин Н. В., Беккер В. Э., Бородулина О. Д., Кармовская Э. С., Федоряко В. И., Щербачев Ю. Н., Похильская Г. Н., Чувасов В. М. Глубоководные пелагические рыбы западной тропической части Тихого океана и внутренних морей Индо-Малайского архипелага.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 107, 1977.
- Парин Н. В., Беклемишев К. В. Значение многолетних изменений вод Тихого океана для распространения пелагических животных. — Гидробиол. журн., 1966, 2, № 1.
- Парин Н. В., Горбунова Н. Н., Чувасов В. М. Количественное распределение приповерхностного ихтиопланктона в западной части Тихого океана (по данным ловов буксирным нейстонным тралом).— Океанология, 1972, 12, № 6.
- Парин Н. В., Несис К. Н., Виноградов М. Е. Материалы по питанию алеписавров в Индийском океане.— Вопр. ихтиол., 1969, 9, № 3, (56).
- Парин Н. В., Новикова Н. С. Систематика хаулидодов (Chauliodontidae, Osteichthyes) и их распространение в Мировом океане.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 96, 1974.
- Парин Н. В., Похильская Г. Н. Обзор индо-тихоокеанских видов рода *Eustomais* Vaillant (Melanostomiidae, Osteichthyes).— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 96, 1974.
- Парин Н. В., Похильская Г. Н., Сазонов Ю. И., Федоряко В. И. Редкие и ма-

- лоизученные мезопелагические рыбы из центральной и восточной частей экваториального района Тихого океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 104, 1976.
- Пастернак Ф. А. Новые данные по видовому составу и распространению глубоководных пеннатулярий рода *Kophobeletpon* в северной части Тихого океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 45, 1961.
- Пастернак Ф. А. Пеннатулярии рода *Umbellula* Cuvier (Coelenterata, Octocorallia) из антарктических и субантарктических вод.— Исслед. фауны морей, вып. 1 (9), 1962.
- Пастернак Ф. А. Глубоководные пеннатулярии (Octocorallia) и антипатарии (Hexacorallia), собранные экспедицией на нис «Витязь» в Индийском океане, и сходство фауны глубоководных пеннатулярий Индийского и Тихого океанов.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 69, 1964.
- Пастернак Ф. А. Исследование донной фауны максимальных глубин желоба Романш.— Океанология, 1968, 8, вып. 2.
- Пастернак Ф. А. Глубоководные морские перья (Octocorallia, Pennatularia) Алеутского желоба и залива Аляска.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 91, 1973.
- Пастернак Ф. А. Новые данные по составу и распределению глубоководных морских перьев Pennatularia Octocorallia Перуано-Чилийского района Тихого океана и южной части Атлантического океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1975а.
- Пастернак Ф. А. Глубоководные морские перья рода *Umbellula* из Карибского моря и желоба Пуэрто-Рико.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 100, 1975б.
- Пастернак Ф. А., Москалев Л. И., Федиков Н. Ф. Некоторые особенности распределения глубоководной донной фауны Карибского моря и Мексиканского залива.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 101, 1975.
- Перцова Н. М. Распределение и жизненный цикл *Metridia longa* Lubbock в Белом море.— В сб.: Биология Белого моря, 4, 1974.
- Петина Т. С. Наблюдения над поведением зоопланктона во время солнечного затмения.— Докл. АН СССР, 1955, 104, № 2.
- Петров К. М. Теоретические основы ландшафтного картирования дна морских мелководий.— В сб.: Картирование шельфов. Л., 1974.
- Петров Ю. Е. Распределение морских бентосных водорослей как результат влияния системы факторов.— Бот. журн., 1974, 59, № 7.
- Пицук Г. К. Систематический состав фитопланктона тропической части Атлантического океана.— Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, 20, 1974.
- Подражанская С. Г. Питание тупорылого макруруса (*Macrurus rupestris*) в некоторых районах Северо-Западной Атлантики и в водах Исландии.— Труды молодых ученых Всесоюз. научно-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., 1, 1969.
- Пономарева Л. А. Питание и распределение эвфаузиид Японского моря.— Зоол. журн., 1955, 34, № 1.
- Пономарева Л. А. Мигрирующие звуко-рассеивающие слои в Атлантическом океане.— Океанология, 1974, 14, № 5.
- Пономарева Л. А. Эвфаузииды Индийского океана и Красного моря. М., «Наука», 1975.
- Посконова М. А., Александрюк С. П. О влиянии аденина на температурную инактивацию действий блуждающего нерва и ацетилхолина.— Докл. АН СССР, 1963, 152, № 6.
- Прозорова Н. П. Акустический метод изучения скоплений организмов в глубинах океана.— II Междунар. океаногр. конгресс. Тезисы докладов. М., «Наука», 1966.
- Прозорова Н. П. О связи акустических характеристик рассеяния с распределениями размеров подводных резонансных рассеивателей.— Океанология, 1967, 7, № 1.
- Прозорова Н. П. Экспериментальные частотные характеристики резонансных рассеивателей в биологических скоплениях в океане.— Океанология, 1972, 12, № 6.
- Рабинович Е. Фотосинтез, 2. М., «Советская наука», 1953.
- Рабинович Е. Фотосинтез, 3. М., «Советская наука», 1959.
- Расс Т. С. Глубоководные рыбы.— В кн.: Итоги науки. Достижения океанологии, 1, 1959.
- Расс Т. С. Общая характеристика глубоководной ихтиофауны.— В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 3. М., «Наука», 1968.
- Расс Т. С. Научные проблемы исследований американского Средиземного моря и некоторые обобщения полученных новых данных.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 100, 1975.
- Ратькова Т. Н. Распределение фитопланктона в районе Перуанского течения на разрезе по 8° ю. ш.— Океанология, 1974, 14, вып. 6.
- Ратькова Т. Н. Фитопланктон южных тропических циклонических круговоротов Тихого и Атлантического океанов. Канд. дис. Ин-т океанол. АН СССР. М., 1975.
- Ржепишевский И. К. Условия массового выхода науплиусов усюного рачка *Balanus balanoides* на Восточном Мурмане.— Труды Океаногр. комиссии АН СССР, 10, вып. 4, 1960.
- Романкевич Е. А. Седиментогенезис в Тихом океане.— В кн.: Тихий океан. Геология. М., «Наука», 1970.
- Романкевич Е. А. Биохимический состав осадков Тихого океана.— Литология и полезные ископаемые, 1974, № 1.

- Романкевич Е. А. Геохимия органического вещества в океане. Докт. дис., Ин-т океанол. М., 1975.
- Романовский В., Франсис-Бёф К., Буркар Ж. Море. М., 1960.
- Рудяков Ю. А. Изучение люминесценции пелагических остракод.— В кн.: Биоэнергетика и биологическая спектродетекция. М., «Наука», 1967.
- Рудяков Ю. А. Биолюминесцентный потенциал и его связь с концентрацией светящегося планктона.— Океанология, 1968, 8, № 5.
- Рудяков Ю. А. Детали горизонтального распределения и суточные вертикальные миграции *Cypridina (Pyrosocypris) sinuosa* (G. Mueller) (Crustacea, Ostracoda) в западной части экваториальной Пацифики.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука», 1971а.
- Рудяков Ю. А. Методы регрессионного и дисперсионного анализа в планктонных исследованиях. Инструкция по сбору и обработке планктона. ВНИРО, 1971б.
- Рудяков Ю. А. Скорость пассивного погружения пелагической остракоды *Cypridina sinuosa* (G. W. Mueller) в связи с явлением суточных вертикальных миграций.— Океанология, 1972, 12, № 5.
- Рудяков Ю. А., Воронина Н. М. Суточные вертикальные миграции *Metridia gerlachei* в море Скотия.— Океанология, 1973, 13, № 3.
- Рудяков Ю. А., Цейтлин В. Б. Характеристика суточных вертикальных миграций пелагической фауны в районе Канарских островов.— Океанология, 1976, 16, № 2.
- Рутковская В. А. Соотношение между суммарной и фотосинтетической активной радиацией над океанами.— Метеорол. и гидрол., 1972, № 9.
- Савилов А. И. Экологическая характеристика донных сообществ Охотского моря.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 46, 1961.
- Савилов А. И., Москалев Л. И., Зевина Г. Б. Отчет о бентосных работах в 4-м рейсе нис «Академик Курчатов». Ин-т океанол. АН СССР. М., 1969.
- Савич М. С. Сезонное состояние фитопланктона в Аденском заливе и Аравийском море в период зимнего муссона.— Труды ВНИРО, 64, 1968а.
- Савич М. С. Фитопланктон Аденского залива в период летнего муссона.— Труды ВНИРО, 64, 1968б.
- Сажина Л. И., Балбина Э. П. Распределение сестона на суточных станциях в Средиземном море.— В сб.: Радиохимико-экологические исследования в Средиземном море. Киев, «Наукова думка», 1975.
- Саидова Х. М. Бентосные фораминиферы района Курило-Камчатского желоба по материалам 39-го рейса нис «Витязь».— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 86, 1970.
- Саидова Х. М. О распределении фораминифер у тихоокеанского побережья Южной Америки.— Океанология, 1971, 11, № 2.
- Саускан В. И. О биомассе некоторых видов летучих рыб в восточной части тропической Атлантики.— Труды АтлантиНИРО, вып. 53. Калининград, 1973.
- Семенов В. Н. Типы ареалов донных беспозвоночных и биогеография южноамериканских умеренных вод.— Труды ВНИРО, 77, 1972.
- Семенов В. Н. О зависимости «виды — типы ареалов» и минимальной величине выборки в биогеографии.— Океанология, 1973а, 13, вып. 3.
- Семенов В. Н. Метод биогеографического анализа по бентосу.— В сб.: Состав, распределение и экология данной фауны Баренцева моря. Мурманск, ПИРО, 1973б.
- Семенов В. Н. Биогеографическая структура шельфа южно-американских умеренных вод.— В сб.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л., «Наука», 1974.
- Семенова Н. Л. Экология двустворчатых моллюсков *Macoma baltica* (L.) в Белом море. Автореф. канд. дис. Моск. гос. ун-т, 1974.
- Семенова Т. Н. О суточных вертикальных миграциях *Parathemisto japonica* Bov. (Harpacticoida) в Японском море.— Океанология, 1974, 14, № 2.
- Семина Г. И. К вопросу о вертикальном распределении фитопланктона в Беринговом море.— Докл. АН СССР, 1955, 101, № 5.
- Семина Г. И. Сезонные смены фитопланктона западной части Берингова моря.— Бот. материалы отдела споровых растений Бот. ин-та, 11, 1956.
- Семина Г. И. Типизация различных участков неритической зоны boreальной области Тихого океана.— Докл. АН СССР, 1958, 118, № 6.
- Семина Г. И. Распределение фитопланктона в Кроноцком заливе.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 36, 1959.
- Семина Г. И. Фитопланктон зоны смешения вод Оясио и Куроиси весной 1955 г.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 51, 1961.
- Семина Г. И. Фитопланктон центральной части Тихого океана на разрезе по 174° з.д. Часть I.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 58, 1962.
- Семина Г. И. Фитопланктон центральной части Тихого океана на разрезе по 174° з. д. Часть II.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 71, 1963.
- Семина Г. И. Биотоп и количественное распределение океанского фитопланктона.— Успехи совр. биол., 1966, 62, вып. 2.
- Семина Г. И. Фитопланктон.— В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 1. М., «Наука», 1967.

- Семина Г. И. Фитопланктон Тихого океана. Докт. дис. Ин-т океанол. АН СССР, М., 1972.
- Семина Г. И. Фитопланктон Тихого океана. М., «Наука», 1974.
- Семина Г. И. Особенности вертикального распределения фитопланктона в типичных биотопах открытого океана. — В сб.: Ресурсы биосферы, 2. М., «Наука», 1976.
- Семина Г. И., Беляева Т. В., Зернова В. В., Мовчан О. А., Санина Л. В., Сузанова И. Н., Таргова И. А. Распределение индикаторных видов планктонных водорослей в Мировом океане. — Океанология, 1977, 17, № 5.
- Семина Г. И., Чыонг Нгок Ан. Фитопланктон прибрежного циклонического круговорота тропической Атлантики. — Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, 20, 1973.
- Серафин Ю. И. Двигательные системы простейших. Л., 1967.
- Скарлато О. Л. К биологии двусторчатых моллюсков рода *Dopax* Linne острова Хайнань. — Oceanologia et limnologia sinica, 2, № 3, 1959.
- Смолянинов В. В., Карнович А. Л. Кинематика метакрональной ходьбы. — Биофизика, 1975, № 20, вып. 3, 4, 5.
- Соколов Б. С. Древнейшие отложения раннего кембрия и сабеллитидиты. — В сб.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия. Новосибирск, 1965.
- Соколов Б. С. Древнейшие погонофоры. — Докл. АН СССР, 1967, 177, № 1.
- Соколов Б. С. Сабеллитидиты (Pogonophora) венда и раннего кембрия СССР. — В сб.: Проблемы палеонтологии. XVIII Сессия Междунар. геол. конгресса. Докл. советск. геологов. М., «Недра», 1968.
- Соколова М. Н. Питание и пищевые группировки глубоководного бентоса дальневосточных морей. Канд. дис., Ин-т океанол. АН СССР, М., 1954.
- Соколова М. Н. О закономерностях распределения глубоководного бентоса. Влияние макрорельефа и распределения взвеси на трофические типы донных беспозвоночных. — Докл. АН СССР, 1956, 110, № 4.
- Соколова М. Н. Питание глубоководных донных беспозвоночных детритоедов. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 27, 1958.
- Соколова М. Н. Некоторые особенности экологии глубоководных донных беспозвоночных. — В кн.: Итоги науки. Достижения океанологии, 1. М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Соколова М. Н. Распределение группировок (биоценозов) донной фауны глубоководных впадин северо-западной части Тихого океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 34, 1960.
- Соколова М. Н. О трофической зональности и распределении бентоса северной половины Тихого океана. — Вопр. экологии, 5 (Материалы экологической конференции), 1961.
- Соколова М. Н. Некоторые закономерности распределения пищевых группировок глубоководного бентоса. — Океанология, 1964, 4, № 6.
- Соколова М. Н. О неравномерном распределении пищевых группировок бентоса в связи с неравномерностью осадконакопления. — Океанология, 1965, 5, № 3.
- Соколова М. Н. Закономерности распределения глубоководных донных беспозвоночных в зависимости от способа и условий их питания. — В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 2. М., «Наука», 1969.
- Соколова М. Н., Нейман А. А. Трофические группировки донной фауны и закономерности их распределения в океане. — В сб.: Экология водных организмов. М., «Наука», 1966.
- Соколова М. Н., Пастернак Ф. А. Количественное распределение донной фауны в северной части Аравийского моря и в Бенгальском заливе. — Докл. АН СССР, 144, № 3, 1962.
- Соколовская Т. Г. Некоторые закономерности распределения иктиопланктона в зоне течения Куро-Оно. — Изв. ТИНРО, 81, 1972.
- Соловьев Б. С., Кузьмин Б. Н. Некоторые вопросы биологии тунцов Индийского океана. — В кн.: Современное состояние биологической продуктивности и сырьевых биологических ресурсов. М., «Наука», 1970.
- Сорокин Ю. И. Исследование численности, продукции и функциональной активности бактерий в Черном море. — В сб.: Биология моря, № 19. Киев, «Наукো-ва думка», 1970а.
- Сорокин Ю. И. Экспериментальное исследование скорости и механизма окисления сероводорода в Черном море с помощью S^{35} . — Океанология, 1970б, 10, № 1.
- Сорокин Ю. И. Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана. — В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов Тихого океана. М., «Наука», 1971.
- Сорокин Ю. И. Вертикальная структура и продукция сообщества микропланктона в Японском море в летний период. — Океанология, 1974, 14, № 2.
- Сорокин Ю. И., Павельева Е. Б., Васильева М. И. Продуктивность и трофическая роль бактериопланктона в районе экваториальной дивергенции. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 102, 1975.
- Сорокин Ю. И., Сузанова И. Н., Коновалова Г. В., Павельева Е. Б. Первичная продукция и фитопланктон экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 102, 1975.
- Старобогатов Я. И. Пенейды (сем. Penaeidae, Crustacea, Decapoda) Тонкинског

- залива.— Исслед. фауны морей, вып. 10(18), 1972.
- Степанов В. Н. Главнейшие специфические черты структуры вод океанов.— Океанология, 1962, 2, вып. 1.
- Степанов В. Н. Мировой океан. М., «Знание», 1974.
- Сукачев В. Н. Биогеоценология и ее современные задачи.— Журн. общей биол., 1967, 28, № 5.
- Сузанова И. Н. Фитопланктон северо-восточной части Индийского океана. Канд. дис. Ин-т океанол. АН СССР, М., 1969.
- Сузанова И. Н. Качественный состав и количественное распределение фитопланктона в северо-восточной части Индийского океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 105, 1976.
- Сузовеева М. В. Состояние запасов, распределение ламинарии и некоторых других водорослей у берегов Приморья. Владивосток, 1969.
- Тарасов Н. И. Свечение моря. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Тимонин А. Г. Вертикальное микрораспределение зоопланктона в тропической западной Пацифике.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 102, 1975.
- Толмачев А. И. Основы учения об ареалах. (Введение в хорологию растений). Изд-во Ленинградск. гос. ун-та, 1962.
- Томилин А. Г. Морские млекопитающие и их биогеоценотические связи с другими группами морской фауны.— В сб.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. Биогеоценозы морей и океанов. М., «Наука», 1970.
- Трояновский Ф. М. О некоторых батипелагических рыбах Северной Атлантики.— Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна, вып. 7. Мурманск, 1966.
- Турпаева Е. П. Пищевые группировки бентоса и их значение в донных биоценозах Баренцева моря. Автореф. канд. дис. Ин-т океанол. АН СССР, М., 1950.
- Турпаева Е. П. Многоколенчатые (Rusponidae) моря Скотия и окружающих вод.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 98, 1974.
- Турпаева Е. П. Некоторые глубоководные виды многоколенчатых (Rusponidae), собранные в северо-западном и юго-восточном районах Тихого океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1975.
- Удинцев Г. Б. Геоморфология и тектоника дна Тихого океана. М., «Наука», 1972.
- Усачев П. И. Общая характеристика фитопланктона морей СССР.— Успехи совр. биол., 1947, 23, вып. 2.
- Усачев П. И. Фитопланктон у Северного полюса.— Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, 11, 1961.
- Усачев П. И. Фитопланктон Карского моря.— В сб.: Планктон Тихого океана. Сборник памяти П. И. Усачева. М., «Наука», 1968.
- Успенский С. М. Морские колоннально-гнездящиеся птицы северных и дальневосточных морей СССР, их размещение, численность и роль как потребителей планктона и бентоса.— Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол., вып. 64, № 2, 1959.
- Ушаков В. Б. Теплоустойчивость возбудимой и сократимой системы мышечного волокна.— В сб.: Теплоустойчивость клеток животных. М.—Л., «Наука», 1965.
- Ушаков В. Б. Теплоустойчивость и электрогенез клеток животных в свете представлений Орбели об эволюции функций и функциональной эволюции.— Журн. эвол. биох. и физ., 1972, 8, № 3.
- Ушаков В. Б. Естественный отбор, температура среды и теплоустойчивость клеток животных.— Журн. эвол. биох. и физ., 1974, 10, № 1.
- Ушаков П. В. Многощетинковые черви (Polychaeta) Охотского моря.— Исслед. дальневост. морей, вып. 2, 1950.
- Ушаков П. В. Глубоководные филлодоциды (Polychaeta, Phyllodocidae) из Южно-Сандвичева желоба.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 103, 1975.
- Фелл Х. Б. (Fell H. B.) Биполярный род Ophiuroidea — *Tororkovia* Djakonov. — Зоол. журн., 1961, 40, № 8.
- Филатова З. А. Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двустворчатых моллюсков.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 23, 1957.
- Филатова З. А. Количественное распределение глубоководной донной фауны.— В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 2. М., «Наука», 1969.
- Филатова З. А. К вопросу о биоценозах донной фауны батимальной зоны залива Аляска.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 91, 1973.
- Филатова З. А. О двустворчатых моллюсках глубоководных желобов южной части Атлантического океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 98, 1974.
- Филатова З. А., Виноградова Н. Г. Донная фауна глубоководных желобов южной части Атлантического океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 98, 1974.
- Филатова З. А., Зенкевич Л. А. О современном распространении древних примитивных моллюсков Monoplacophora в Мировом океане.— Океанология, 1969, 9, вып. 1.
- Филатова З. А., Левенштейн Р. Я. Количественное распределение глубоководной донной фауны северо-восточной части Тихого океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 45, 1961.
- Финенко З. З., Акинина Д. К., Сергеева Л. М., Берсенева Г. П., Тен В. С. Пигменты в морских одноклеточных водорослях и интенсивность фотосинтеза.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев, «Наукова думка», 1971.
- Финенко З. З., Крупаткина Д. В. Влия-

- ние неорганического фосфора на скорость роста диатомовых водорослей.— В сб.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев, «Наукова думка», 1974.
- Финенко З. З., Ланская Л. А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды.— В кн.: Экологическая физиология планктонных водорослей. Киев, «Наукова думка», 1971.
- Фили А. М., Чумакова Р. И. Влияние концентрации кислорода на рост и люминесценцию непрерывной культуры светящихся бактерий.— Микробиология, 1968, 37, № 5.
- Фишер А. Г. Широтные изменения в органическом разнообразии.— Океанология, 1964, 4, вып. 1.
- Фукс В. Р., Мещерякова И. М. Влияние внутренних приливных волн на суточное вертикальное распределение планктона.— Изв. ТИНРО, 47, 1959.
- Хайн В. Е. Место процессов океанообразования в тектонической эволюции Земли.— В сб.: История Мирового океана. М., «Наука», 1971.
- Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. Киев, «Наукова думка», 1971.
- Ханайченко Н. К. Система экваториальных противотечений в океане. Л., «Гидрометеоиздат», 1974.
- Хлебович В. В. Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды.— Журн. общей биол., 1962, 23, № 2.
- Хлебович В. В. Гистохимическое исследование сукциноксидазной системы некоторых гидробионтов.— Докл. АН СССР, 1963, 148, № 4.
- Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., «Наука», 1974.
- Хлебович В. В., Бергер В. Я. Некоторые аспекты изучения фенотипических адаптаций.— Журн. общей биол., 1975, 36, № 1.
- Хусид Т. А. Биоценозы бентосных фораминифер в районе Перуано-Чилийского желоба.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 108, 1976.
- Цветков В. И. Реакции рыб на изменения давления и некоторые особенности их гидростатики.— В сб.: Основные особенности поведения и ориентации рыб. М., «Наука», 1974.
- Цыбань А. В. Бактерионейстон и бактериопланктон шельфовой области Черного моря. Киев, «Наукова думка», 1970.
- Чавтур В. Г. Видовой состав и вертикальное распределение пелагических ostracod в районе Курило-Камчатского желоба.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 108.
- Чигиринский А. И. О биологии, распределении и численности макрелешуки в юго-восточной части Тихого океана.— Труды ВНИРО, 93, 1973.
- Чиндонова Ю. Г. Крупномасштабное распределение макропланктона в Атлантическом океане.— Всесоюз. совещание по макропланктону морей и океанов. Тезисы докл. М., 1973.
- Чиндонова Ю. Г., Кашкин Н. И. Сравнение биологического и акустического методов оценки звукорассеивающих слоев.— Океанология, 1969, 9, № 3.
- Чиндонова Ю. Г., Шулепов В. А. Звукорассеивающие слои, как индикаторы внутренних волн в океане.— Океанология, 1965, 5, № 6.
- Чумакова Р. И., Гительзон И. И. Светящиеся бактерии. М., «Наука», 1975.
- Чумакова Р. И., Утюшев Р. Н., Смольянов И. Н. Характеристики биолюминесцентных импульсов морского планктона при электрической стимуляции.— II Всесоюз. конференция по биолюминесценции. Новосибирск, 1967.
- Шмагина А. П. Мерцательное движение. М., «Медгиз», 1948.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., «Наука», 1969.
- Шулейкин В. В. Физика моря. М., Изд-во АН СССР, 1953.
- Шунтов В. П. Распределение летучих рыб в Тонкинском заливе в зависимости от океанографических факторов.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 80, 1965.
- Шунтов В. П. Морские птицы и биологическая структура океана. Владивосток, «Дальиздат», 1972а.
- Шунтов В. П. Орнитогеографическое деление Мирового океана.— Зоол. журн., 1972б, 51, вып. 10.
- Шунтов В. П. К вопросу о закономерностях распределения летучих рыб в Тихом и Индийском океанах.— В сб.: Тропическая зона Мирового океана и связанные с ней глобальные процессы. М., «Наука», 1973.
- Щапова Т. Ф. Филлофора Черного моря.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 11, 1954.
- Щапова Т. Ф. Литоральная фауна материкового берега Японского моря.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 23, 1957.
- Щербачев Ю. Н., Новикова Н. С. Материалы по систематике и распространению мезопелагических рыб семейства Stomiidae.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 104, 1976.
- Эльдаров А. Л. Техника лова зоопланктона.— В сб.: Возможности промыслового использования фито- и зоопланктона Мирового океана. Центр. исслед. ин-т техн.-эконом. информации рыбн. хоз-ва. М., 1972.
- Юдин К. А. Филогения и классификация ржанкообразных. М.—Л., «Наука», 1965.
- Янулов К. П. Питание окуня-клевача (*Sebastes mentella* Travin) в водах Ньюфаундленда и Лабрадора.— Вопр. ихтиол., 1963, 3, № 4.

- Яншин А. Л. О так называемых мировых трансгрессиях и регрессиях.— Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отдел геол., 48, вып. 2, 1973.
- Aizawa Y. Ecological studies of micronektonic shrimps (Crustacea, Decapoda) in Western North Pacific.— Rep. Ocean Res. Inst. Tokyo, 1974, 6.
- Alderdice D. F. Factor combinations.— In: Marine ecology, 1, pt. 3. O. Kinne (Ed.). London — N. Y.— Sydney — Toronto, Wiley — Interscience, 1972.
- Aldred R. G. Structure, growth and distribution of the squid, *Bathothauma lyromma* Chun.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1974, 54, N 4.
- Allen J. A. On the basic form and adaptations to habitat in the *Lucinacea* (Eulamellibranchia).— Philos. Trans. Roy. Soc. London, B, 1958, 241.
- Allen J. A., Scheltema R. S. The functional morphology and geographical distribution of *Planktomya henseni*, a supposed neotenous pelagic bivalve.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1972, 52, N 1.
- Allen W. E. Seasonal occurrence of marine plankton diatoms off Southern California in 1938.— Bull. Scripps Instn Oceanogr. Univ. Calif Techn. Ser., 1945, 5.
- Alton N. S. Bathymetric distribution of sea stars (Asteroidea) off the northern Oregon coast.— J. Fish. Res. Board Canada, 1966, 23, N 11.
- Andriashhev A. P. (Андрьяшев А. П.). The problem of the life community associated with the Antarctic fast ice.— Sympos. Antarctic Oceanography, Santiago, 1966.
- Apstein C. Das Süßwasserplankton. Leipzig, Lipsius und Tischler, 1896.
- Arakawa K. I. Scatological studies of the Bivalvia (Mollusca).— Advances Marine Biol., 8, 1970.
- Aravindakshan P. N., Sakthivel M. The location of cephalopod nurseries in the Indian ocean.— Handb. Intern. Zool. Collect. Indian Ocean Biol. Centre, 5, 1973.
- Aron W. Some aspects of sampling the macroplankton.— Rapp. et proces verbaux réunions Conseil perman. intern. explorat. mer., 1962, 153.
- Aschoff J. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms.— Cold Springs Harbor Sympos. Quant. Biol., 1960, 25.
- Backus R. H. Solving the mystery of «Alexander's Acres».— Oceanus, 1968, 14, N 3.
- Backus R. H., Barnes H. Television-echo-sounder observation of midwater sound scattering.— Deep-Sea Res., 1957, 4, N 2.
- Backus R. H., Clark R. C., Wing A. S. Behaviour of certain marine organisms during the solar eclipse of July 20 1963.— Nature, 1965, 205, N 4975.
- Backus R. H., Craddock J. E., Haedrich N. L., Shores D. L. Mesopelagic fishes and thermal fronts in the Western Sargasso Sea.— Marine Biol., 1969, 3, N 1.
- Backus R. H., Craddock J. E., Haedrich R. L., Shores D. L. The distribution of mesopelagic fishes in the equatorial and western-north Atlantic ocean.— J. Marine Res., 1970, 28, N 2.
- Backus R. H., Craddock J. E., Haedrich R. L., Shores D. L., Teal J. M., Wing A. S., Mead G. W., Clarke W. D. *Ceratoscopelus maderensis*: peculiar sound scattering layer identified with this myctophid fish.— Science, 1968, 60, N 3831.
- Backus R. H., Mead C. W., Haedrich R. L., Ebeling A. W. The mesopelagic fishes collected during cruise 17 of the R/V Chain with a method for analyzing faunal transects.— Bull. Museum Compar. Zool., 1965, 145.
- Backus R. H., Yentsch Ch., Wing A. S. Bioluminescence in the surface waters of the sea.— Nature, 1961, 192, N 518.
- Badcock J. The vertical distribution of mesopelagic fishes, collected on the SONDA cruise.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1970, 50, N 4.
- Bainbridge R. The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat.— J. Exptl. Biol., 1958, 35.
- Bainbridge R. Migrations.— In: The physiology of Crustacea. II. Sense organs, integration and behaviour. T. H. Waterman (Ed.). N. Y., Acad. Press., 1961.
- Baird R. C. The systematics, distribution and zoogeography of the marine hatchetfishes (family Sternoptychidae).— Bull. Museum Compar. Zool., 1971, 142, N 1.
- Baird R. C., Wilson D. F., Becket R. C., Hopkins T. L., Diaphus taaningi Norman, the principal component of a shallow sound-scattering layer in the Cariaco Trench, Venezuela.— J. Marine Res., 1974, 32, N 2.
- Baird R. C., Wilson D. F., Milliken D. M. Observations on *Bregmaceros nec tabanus* Whitley in the anoxic sulfurous water of the Cariaco Trench.— Deep-Sea Res., 1973, 20, N 5.
- Baker A. de C. Underwater photographs in the study of oceanic squid.— Deep-Sea Res., 1957, 4, N 2.
- Baker A. de C. The vertical distribution of euphausiids near Fuerteventura, Canary Islands («Discovery» SONDA cruise, 1965).— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1970, 50, N 2.
- Baker A. de C., Clarke M. R., Harris M. J. The N. I. O. combination net (RMT 1 + 8) and further developments of rectangular midwater trawls.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1973, 53, N 1.
- Balech E. Dinoflagellates and tintinnids in the north-eastern Gulf of Mexico.— Bull. Marine Sci., 1967, 17, N 2.

- Balech E.* The distribution and endemism of some antarctic microplankters.— In: «Antarctic Ecology», 1. M. W. Holgate (Ed.), 1970.
- Banase K.* Über das Verhalten von meroplanktischen Larve in geschichteten Wasser.— Kieler Meeresforsch., 1955, 12, N 2.
- Banase K.* Die Vertikalverteilung planktischer Copepoden in der Kieler Bucht.— Ber. Dtsch. wiss. Kommiss. Meeresforsch., 1959, 15, N 4.
- Banase K.* On the vertical distribution of zooplankton in the sea.— Progr. Oceanogr., 2. Perg. Press, N.— Y., Lond., 1964.
- Barber R. T., Haedrich R. L.* Gobies associated with a scattering layer off the southwest coast of Africa.— Deep-Sea Res., 1969, 16, N 1.
- Barham E. C.* The cod-end sampler.— Publ. Staz. Zool. Napoli, 1957, 30, N 1.
- Barham E. C.* Siphonophores and the deep scattering layer.— Science, 1963a, 140, N 3568.
- Barham E. C.* The deep-scattering layer as observed from the bathyscaphe Trieste.— Proc. XVI Intern. Congr. Zool., 1963b, 4.
- Barham E. C.* Deep scattering layer migration and composition; observations from a diving saucer.— Science, 1966, 151, N 3746.
- Barham E. C.* Deep-sea fishes lethargy and vertical orientation.— Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Barham E. C., Batzler W. E.* Deep scattering layer observations off Southern and Baja California.— J. Acoust. Soc. America, 1965, 37, N 6.
- Barnard J. L.* Gammaridean amphipods from depth of 400 to 6000 m.— Galathea Rept., 1961, 5.
- Barnard J. L.* South Atlantic abyssal amphipods collected by r. v. «Vema». Abyssal Grustacea.— Vema Res. Series, 1962, N 1.
- Barnes H., Barnes M.* Seasonal changes in the acutely determined oxygen consumption and effect of temperature for three common cirripedies, *Balanus balanoides* (L.), *B. balanus* (L.) and *Chthamalus stellatus* (Poll.).— J. Exptl. Marine Biol. Ecol., 1969, 4, N 1.
- Barracough W. E., Le Bresseur R. J., Kennedy C. D.* Shallow scattering layer in the Subarctic Pacific ocean: detection by high-frequency echo-sounder.— Science, 1969, 166, N 3905.
- Bary B. M.* Scattering in an oxygen stratified coastal waterway.— Proc. XVI Intern. Congr. Zool., 1963, 4.
- Bary B. M.* Diel vertical migrations of underwater scattering mostly in Saanich Inlet, British Columbia.— Deep-Sea Res., 1967, 14, N 1.
- Bary B. M., Pieper R. E.* Some scattering studies in Saanich Inlet, British Columbia: a preliminary report.— Proc. Intern. BSympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Bass N. R., Brafield A. E.* The life-cycle of the polychaete *Nereis virens*.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1972, 52, N 3.
- Batzler W. E., Barham E. C.* Acoustic scattering from a layer of siphonophores.— J. Acoust. Soc. America, 1963, 35, N 5.
- Bayne B. L., Thompson R. J., Widdows J.* Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L.— In: Eff. Temp. Ectothermic Organisms. W. Wieser (Ed.). Berlin, 1973.
- Bé A. W. H.* Distribution of planktonic Foraminifera in the World Oceans.— 2nd Intern. Oceanogr. Congr., Abstr. Papers, 1966.
- Beebe W.* Preliminary list of Bermuda deep-sea fish. Zoologica (USA), 1937, 22, N 197.
- Beklemishev C. V., Nakonechnaya A. P. (Беклемисhev К. В., Наконечная А. П.).* Plancton of the North Pacific Current.— In: Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean. A. Y. Takenouti (Ed.). Tokyo, 1972.
- Beklemishev C. V., Neuman A. A., Parin N. V., Semina H. I. (Беклемисhev К. В., Нейман А. А., Парин Н. В., Семина Г. И.).* Le biotope dans le milieu marin.— Marine Biol., 1972, 15, N 1.
- Belyaev G. M.* Hadal bottom fauna of the World Ocean.— Publ. for the Smithsonian Inst. by the Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1972.
- Bernard F.* Plankton et benthos observés durant trois plongées en bathyscaphe au large de Toulon.— Ann. Inst. océanogr. 1958, N. S., 35, fasc. 4.
- Bernard F.* Le nannoplankton en zone aphotique des mers chaudes.— Pelagos. Bull. Inst. Oceanogr. d'Alger, 1964, 11, N 2.
- Bernard F.* Abundance du nannoplankton dans les couches aphotiques des océans — conséquences probables pour la productivité profonde des mers chaudes.— II Intern. Océanogr. Congr., Abstr. papers, 1966.
- Bertelsen E.* The ceratioid fishes. — Dana Rept, 1951, 39.
- Beurlen K.* Die Besiedlung der Tiefsee.— Natur und Museum, 1931, 61, N 6.
- Bidder G. P.* Geotropism and antennae.— Nature, 1929, 123, N 3108.
- Birkeland C., Chia Fu-Shiang.* Recruitment risk, growth, age and predation in two populations of sand dollars, *Dendraster excentricus* (Eschscholtz).— J. Exptl Marine Biol. Ecol., 1971, 6, N 3.
- Blackburn M.* Oceanography and the ecology of tunas.— Oceanogr. Marine Biol., Annual Rev., 3, 1065.
- Blackburn M.* Micronekton of the Eastern Tropical Pacific ocean: family composition, distribution, abundance and relations to tuna.— Fishery Bull., 1968, 67.
- Blackburn M., Thorne R. E.* Composition, biomass and distribution of pelagic nekton in a coastal upwelling area off Baja California, Mexico.— Tethys, 1974, 6, N 1/2.

- Blake J. R., Sleigh M. A. Mechanics in ciliary locomotion.— *Biol. Rev.*, 1974, 49.
- Blaxter J. H. S. Monitoring the vertical movements and light responses of herring and plaice larvae.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, 1973, 53, N 3.
- Blaxter J. H. S., Curry R. J. The effect of artificial lights on acoustic scattering layers in the ocean.— *Sympos. Zool. Soc.*, London, 19, 1967.
- Bliss C. I. Periodic regression in biology and climatology.— *Bull. Connecticut Agric. Exper. Station*, 1958, 615.
- Boden B. P. Plankton and sonic scattering— *Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil perman. intern. explorat. mer*, 1962, 153.
- Boden B. P., Kampa E. M. Records of bioluminescence in the ocean.— *Pacif. Sci.*, 1957, 11.
- Boden B. P., Kampa E. M. Lumière, bioluminescence et migrations de la couche diffusante profonde en Méditerranée occidentale.— *Vie et milieu*, 1958, 9, N 1.
- Boden B. P., Kampa E. M. Planctonic bioluminescence.— *Océanogr. Marine Biol.*; *Ann. Rev.*, 2, 1964.
- Boden B. P., Kampa E. M. The influence of natural light in the vertical migrations of an animal community in the sea.— *Sympos. Zool. Soc. Lond.*, 19, 1967.
- Boden B. P., Kampa E. M., Snodgrass I. M. Measurements of spontaneous bioluminescence in the sea.— *Nature*, 1965, 208, N 1078.
- Boden B. P., Kampa E. M., Snodgrass I. N. Underwater daylight measurements in the Bay of Biscay.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, 1967, 39, N 2.
- Boltovskoy E., Lena H. On the decomposition of the protoplasm and the sinking velocity of the planktonic foraminifers.— *Intern. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1969, 55, N 5.
- Bosch H. F., Taylor W. R. Diurnal vertical migration of an estuarine cladoceran, *Podon polyphemoides*, in the Chesapeake Bay.— *Marine Biol.*, 1973, 19, N 2.
- Brandt K. Beiträge zur Kenntniss der chemischen Zusammensetzung des Planktons.— *Wiss. Meeresuntersuchung*, Abt. Kiel, 1898, 3.
- Breder C. M. The locomotion of fishes.— *Zoologica* (N. Y.), 1926, 4.
- Breen P. A. Homing behaviour and population regulation in the limpet *Acmaea (Collisella) digitalis*.— *Veliger*, 1971, 14, N 2.
- Briggs J. C. Marine zoogeography. New York — Toronto. McCraw-Hill Book Co., 1974.
- Brinton E. Euphausiidae.— In: *Biological results of the portion of «NORPAC» occupied by agencies participating in the California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations*, 1955.
- Brinton E. The distribution of Pacific euphausiids.— *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 1962, 8, N 2.
- Brinton E., Gopalakrishnan K. The distribution of Indian ocean Euphausiids.— In: *The Biology of the Indian ocean*, E. Zeitschel (Ed.). 1973.
- Broch H. Octokorallen des nordlichsten Pazifischen Ozeans und ihre Beziehung zur atlantischen Fauna.— *Avhandl. utg. Norske vid.-akad. Oslo. Mat.-naturvid. Kl.* 1935.
- Broch H. Einige Probleme der biogeographischen Abgrenzung der arktischen Region.— *Mitt. zool. Museum. Berlin*, 1936, 19.
- Broch H. J. Pennatularians.— *Rept Swedish Deep-Sea Expedition*, 1951, 2, N 21.
- Broch H. J. Pennatularians (*Umbellula*).— *Rept. Swedish Deep-Sea Exped.*, 1957, 11.
- Broeckhuysen G. J. A preliminary investigation of the importance of desiccation, temperature and salinity as factors controlling the vertical distribution of certain intertidal marine gastropods in False Bay, South Africa.— *Trans. Roy. Soc. S. Africa*, 1940, 28, N 3.
- Broom D. M. Aggregation behaviour of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, 1975, 55, N 1.
- Brown A. D. Aspects of bacterial response to the ionic environment.— *Bacterial Revs.*, 1964, 28.
- Brown C. L. The use of multiple sampling plankton nets.— *BioScience*, 1968, 18, N 10.
- Bruun A. F. The ecological zonation of the deep-sea.— *Proc. UNESCO Sympos. Phys. Oceanogr.*, Tokyo, 1955.
- Bruun A. F. The abyssal fauna: its ecology, distribution and origin.— *Nature*, 1956, 117.
- Bruun A. F. The ecological zonation of the deep-sea.— *Proc. UNESCO Sympos. Phys. Oceanogr.*, Tokyo, 1957a.
- Bruun A. F. Deep-sea and abyssal depths.— In: *Treatise on marine ecology and paleoecology*, 1, 1957b.
- Bruun A. F. General introduction to the Reports and list of deep-sea stations.— *Galathea Rept.*, 1958, 1.
- Bruun A. F., Wolff T. 1961. Abyssal benthic organisms: nature, origin, distribution and influence on sedimentation.— *Amer. Assoc. Advances Sci.*, Publ. 67, Oceanography, 1961.
- Burkholder P. R., Burkholder L. M., Almodover L. R. Carbon assimilation of marine flagellate blooms in neritic waters of southern Puerto Rico.— *Bull. Marine Sci.*, 1967, 17, N 1.
- Bursa A. S. The annual oceanographic cycle at Igloodik in the Canadian Arctic. II. The phytoplankton.— *J. Fish. Res. Board Canada*, 1961, 18, N 4.
- Carlgren O. Actiniaria from depths exceeding 6000 meters.— *Galathea Rept.*, 1956, 2.
- Carnahan J. A. Intertidal zonation at Batitoto Island, New Zealand.— *Pacific Sci.*, 1952, 6.
- Carpenter E. J. Phosphorus requirements of two planktonic diatoms in steady state culture.— *J. Phycol.*, 1970, 6.

- Carter G. S. Evolution in deep-sea.— Amer. Assoc. Advance Sci., Publ. 67, Oceanography, 1961.
- Caruthers J. W., Thompson R. C., Novarini J. C., Franceschini G. A. The response of deep scattering layers in the Gulf of Mexico to a total solar eclipse.— Deep-Sea Res., 1972, 19, N 4.
- Castenholz R. W. The effect of daylength and light intensity on the growth of littoral marine diatoms in culture.— Physiol. Plant., 1964, 17, N 4.
- Chapman A. R. O. A critique of prevailing attitudes towards the control of seaweed zonation on the sea shore.— Bot. Marina, 1973, 16, N 2.
- Chapman R. P., Bluy C. Z., Adlington R. H. Geographic variations in the acoustic characteristics of deep scattering layer.— Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Chapman R. P., Bluy C. Z., Adlington R. H., Robinson A. E. Deep scattering layer spectra in the Atlantic and Pacific oceans and adjacent seas.— J. Acoust. Soc. America, 1974, 56, N 6.
- Chapman V. I. Zonation of marine algae on the sea-shore.— Proc. Linnean Soc. London, 1943, 154th sess. (1941—42), pt. 3.
- Chapman V. I. The Algae. London, Pergamon Press., 1962.
- Chapman W. M. The wealth of the ocean.— Sci. Monthly, 1947, 64, N 3.
- Church R. Abyssal photography from «Deepstar-4000».— J. Marine Technol. Soc., 1969, 3.
- Clarke A. H. Annotated list and bibliography of the abyssal marine molluscs of the world.— Bull. Nat. Museum Canada, 1962a, 181.
- Clarke A. H. On the composition, zoogeography, origin and age of the deep-sea molluscs fauna.— Deep-Sea Res., 1962b, 9, N 5.
- Clarke A. H. On the origin and relationships of the Arctic ocean abyssal molluscs fauna.— Proc. XVI Intern. Congr. Zool., 1, 1963.
- Clarke G. L., Backus R. H. Measurements of light penetration in relation to vertical migration and records of luminescence of deep-sea animals.— Deep-Sea Res., 1956, 4, N 1.
- Clarke G. L., Wertheim G. K. Measurement of illumination at great depth and night in the Atlantic ocean by means of a new bathyphotometer.— Deep-Sea Res., 1956, 3, N 2.
- Clarke M. R. A review of the systematics and ecology of oceanic squids.— Advances Marine Biol., 4, 1966.
- Clark R. B. Dynamics in Metazoan Evolution. N. Y., Pergamon Press., 1964.
- Clarke T. A. Some aspects of the ecology of lanternfishes (Myctophidae) in the Pacific ocean near Hawaii.— Fish. Bull., 1973, 71, N 2.
- Clarke W. D. Comparison of different investigating techniques for studying the deep scattering layer.— Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Cognetti-Variale A. M. Caractéristiques morphologiques et écologiques d'une population de *Nereis diversicolor* des eaux saumâtres de Livourne.— Cahiers biol. marine, 1973, 14, N 1.
- Colman J. The nature of the intertidal zonation of plants and animals.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1933, 18, N 2.
- Connell J. H. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*.— Ecology, 1961a, 42, N 4.
- Connell J. H. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*.— Ecol. Monogr., 1961b, 31, N 1.
- Craig R. E., Baxter J. G. Observations in the sea on the reaction to ultra-violet light of certain sound scatterers.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1952, 31, N 2.
- Creutzberg F. Orientation in space. Animals. Invertebrates.— In: Marine ecology 2, pt. 2. O. Kinne (Ed.). J. Wiley and Sons, N. Y., L. 1972.
- Crisp D. J. Territorial behaviour in barnacle settlement.— J. Exptl Biol., 1961, 38, N 3.
- Culter E. B. Sipuncula of the Western North Atlantic.— Bull. Amer. Museum Nat. Hist., 1973, 152, N 3.
- Cupp E. E. Seasonal distribution and occurrence of marine diatoms and dinoflagellates at Scotch Cap, Alaska.— Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Techn. Ser., 1937, 4, N 3.
- Cushing D. H. The vertical migration of planktonic Crustacea.— Biol. Rev., 1951, 26, N 2.
- Cushing D. H., Lee A. J., Richardson I. D. Echo traces associated with thermoclines.— J. Marine Res., 1956, 15, N 1.
- Cushing D. H., Richardson I. D. A record of plankton on the echo-sounder.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1956, 35, N 2.
- Dahl E. The distribution of deep sea Crustacea.— Rapp. Union intern. Sci. biol., 1954, ser. B, N 16.
- Daro M. H., Polk P. The autecology of *Polydora ciliata* along the Belgian coast.— Netherl. J. Sea Res., 1973, 6, N 1/2.
- Davies I. E., Barham E. G. The Tucker opening-closing micronekton net and its performance in a study of the deep scattering layer.— Marine Biol., 1969, 2, N 1.
- Davis E. E. Quasi-synoptic measurements of volume reverberation in the Western North Atlantic.— Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Dawson E. Y. Marine botany. New York, Pergamon Press, 1966.
- Dellow V. Intertidal ecology of Narrow Neck Reef, New Zealand (Studies in intertidal zonation, 3).— Pacif. Sci., 1950, 4, N 4.
- De Luca M., Dempsey M., Horri K., Wampler J. E., Cormier M. J. Mechanism of

- oxidative carbon dioxide production during *Renilla reniformis* bioluminescence.— Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 1971, 68, N 7.
- Denton E. J. Buoyancy mechanisms of sea creatures.— Endeavour, 1963, 22.
- Dexter D. M. Structure of an intertidal sandy-beach community in North Carolina.— Chesapeake Sci., 1969, 10, N 2.
- Dickson R. R. On the relationship between ocean transparency and the depth of sonic scattering layers in the North Atlantic.— J. Conseil perman. intern. explorat. mer., 1972, 34, N 3.
- Dietz R. S. Deep scattering layer in the Pacific and Atlantic oceans.— J. Marine Res., 1948, 7, N 3.
- Dietz R. S. Deep-sea scattering layers.— Scient. Amer., 1962, 207, N 2.
- Digby P. S. Midnight-sun illumination above and below the sea surface in the Sargat, N.— W. Spitzbergen, and its significance to plankton.— J. Animal Ecology, 1960, 29, N 2.
- Donaldson H. A. Vertical distribution and feeding of sergestid shrimps (Decapoda: Natantia) collected near Bermuda.— Marine Biol., 1975, 31, N 1.
- Donaldson H. A., Percy W. G. Sound-scattering layers in the Northeastern Pacific.— J. Fish. Res. Board Canada, 1972, 29, N 10.
- Doty M. S., Critical tide factors that are correlated with the vertical distribution of marine algae and other organisms along the Pacific coast.— Ecology, 1946, 27, N 2.
- Doudoroff P. Reaction of marine fishes to temperature gradients.— Biol. Bull., 1938, 75, N 3.
- Duddington C. L. Seaweeds and other algae. London, 1966.
- Dugdale R. C., Goering J. J. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity.— Limnol. and Oceanogr., 1967, 12, N 2.
- Dunlap C. R. A reconnaissance of the deep scattering layers in the Eastern Tropical Pacific and the Gulf of California.— Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Dunnill R. M., Ellis D. V. The distribution and ecology of sublittoral species of *Macoma* (Bivalvia) off Moresby Island and in Satellite Channel, near Victoria, British Columbia.— Veliger, 1969, 12, N 2.
- Ebeling A. W. Melamphaeidae. I. Systematics and zoogeography of the species in the bathypelagic fish genus *Melamphaes* Gunther.— Dana Rept., 1962, 58.
- Ebeling A. W., Cailliet G. M., Ibara R. M., De Witt F. A. Pelagic communities and sound scattering off Santa-Barbara, California.— Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Eckert R., Reynolds G. T. The subcellular origin of bioluminescence in *Noctiluca miliaris*.— J. Gen. Physiol., 1967, 50.
- Ekman S. Tiergeographie des Meeres. Leipzig Akad. Verlagsges., 1935.
- Ekman S. Zoogeography of the sea. London, 1953a.
- Ekman S. Betrachtungen über die Fauna der abyssalen Ozeanboden.— 14-th Intern. Zool. Congr., Copenhagen, 1953b.
- Emiliani C. The temperature decrease of surface sea-water in high latitudes and abyssal-hadal water in open oceanic basins during the past 75 million years.— Deep-Sea Res., 1961, 8, N 2.
- Emiliani C., Edwards G. Tertiary ocean bottom temperatures.— Nature, 1953, 171, N 4359.
- English T. S. Primary production in the Central North Polar Sea. Drifting station Alpha, 1957-58.— Intern. Oceanogr. Congr., Preprints of abstracts of papers... Washington, 1959.
- Enright J. T., Hamner W. M. Vertical diurnal migration and endogenous rhythmicity.— Science, 1967, 157, N 3791.
- Eppley R. W., Coatsworth J. L. Uptake of nitrate and nitrite by *Ditylum brightwellii* — kinetics and mechanisms.— J. Phycol., 1968, 4.
- Eppley R. W., Coatsworth J. L., Solozzano L. Studies of nitrate reductase in marine phytoplankton.— Limnol. and Oceanogr., 1969, 14, N 2.
- Eppley R. W., Thomas W. H. Comparison of half-saturation constants for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton.— J. Phycol., 1969, 5, N 4.
- Ercegovic A., Principes et essai d'un classement des étages benthiques.— Rec. trav. stat. marine d'Endoume, 1957, 22.
- Esterly C. O. The occurrence of a rhythm in the geotropism of two species of plankton copepods when certain requiring external conditions are absent.— Univ. Calif., Publs Zool., 16, 1917.
- Evans R. G. The intertidal ecology of Cardigan Bay.— J. Ecol., 1947a, 34.
- Evans R. G. The intertidal ecology of selected localities in the Plymouth neighbourhood.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1947b, 27, N 1.
- Evans E. G. The intertidal ecology of rocky shores in South Pembrokeshire.— Ecology, 1949, 37, N 1.
- Ewald W. F. Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen.— Biol. Zbl., 1910, 30.
- Ewald W. F. On artificial modification of light reactions and the influence of electrolytes on phototaxis.— J. Exptl Zool., 1912, 13.
- Eyden D. Specific gravity as a factor in the vertical distribution of plankton.— Proc. Cambridge Philos. Soc. Biol. Sci., 1923, 1.
- Fager E. W., McGowan J. A. Zooplankton species groups in the North Pacific.— Science, 1963, 140, N 3566.
- Farquhar G. B. (ed.). Proceedings of an international symposium on biological sound scattering in the ocean. Maury Center for ocean science, Washington, D. C., 1971.

- Field J. G. Some observations on the release of dissolved organic carbon by the sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. — Limnol. and Oceanogr., 1972, 17, N 5.
- Fierstine H., Walters V. Studies of locomotion and anatomy of scombroid fishes. — Mem. Sci., Calif. Acad. Sci., 1968, 6.
- Fish J. D. The breeding cycle and growth of open coast and estuarine populations of *Littorina littorea*. — J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1972, 52, N 4.
- Fisher J., Peterson R. T. The World of Birds. Mac Donald, London, 1964.
- Fisher K. C. An approach to the organ and cellular physiology of adaptation to temperature in fishes and small mammals. In: Physiological adaptation. C. L. Prosser (Ed.). Washington, 1958.
- Fisher R. L., Hess H. H. Trenches. In: The Sea, 3, N. Y. — London, 1963.
- Fleminger A., Hulsemann K. Relationship of Indian ocean epipelagial calanoids to the World oceans. — In: The Biology of the Indian Ocean. E. Zeitschel (Ed.). 1973.
- Forbes E. The natural history of the European seas. London, 1859.
- Forward R. B. Negative phototaxis in crustacean larvae: possible functional significance. — J. Exptl Marine Biol. Ecol., 1974, 16, N 1.
- Fournier R. O., North Atlantic deep-sea fertility. — Science, 1966, 153, N 3741.
- Fournier R. O. Studies on pigmented microorganisms from aphotic marine environments. — Limnol. Oceanogr., 1970, 15, N 5.
- Fournier R. O. The transport of organic carbon to organisms living in the deep oceans. — Proc. Roy. Soc. Edinburgh B, 1973, 21.
- Foxton P. An automatic opening-closing device for large plankton nets and midwater trawls. — J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1963, 43, N 2.
- Foxton P. The vertical distribution of pelagic decapods (Crustacea: Natantia) collected on the SOND cruise 1965, I, II. J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1970, 50, N 4.
- Foxton P., Aron W., Legend M., Nemo-to T. Micronekton. Report of Working Party N 4. — In: Monographs on oceanogr. methodology, 2, D. J. Tranter, J. H. Fraser (Eds). UNESCO, SCOR, Paris, 1968.
- Franceschini G. A., Bright T. Y., Caruthers J. W., El-Sayed S. Z., Vastano A. C. Effects [of the total solar eclipse 7 march 1970] on migration of marine organisms in the Gulf of Mexico. — Nature, 1970, 226, N 2551.
- Franz V. Zur Fragen der vertikalen Wanderungen der Planktontiere. — Arch. Hydrobiol., 1912, 7.
- Frassetto R., Backus R. H., Hays E. Sound scattering layers and their relation to thermal structure in the Strait of Gibraltar. — Deep-Sea Res., 1962, 9, N 1.
- Freyer G. The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance. — J. Animal Ecol., 1957, 26.
- Freyer G. The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities of lake Nyassa with special reference to the fishes, and a discussion of the evolution of a group of rock-frequenting Cichlidae. — Proc. Zool. Soc. London, 1959, 132, pt. 8.
- Frizzel D. L., Exline H. Holothuroidea. Fossil records. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology, pt U, Echinodermata — 3, 2, 1966.
- Fry F. E. J. The effect of environmental factors on the physiology of fish. — In: Fish Physiology, 6. W. S. Hoar, D. J. Randall (Eds). N. Y. — London, 1971.
- Fuchs G. W., Demmerle S. D., Canelli E., Chen M. Characterization of phosphorus limited plankton algae (with reflections on the limiting nutrient concept). — Technical Paper, N 6, New York, Dept Envir. Conserv., 1971.
- Gardiner A. C. Vertical distribution in *Calanus finmarchicus*. — J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1933, 18, N 2.
- Gessner F., Schramm W. Salinity — Plants. In: Marine Ecology 1, part 2. O. Kinne (Ed.). London — N. Y. — Sydney-Toronto, Wiley — Interscience, 1971.
- Gibbs R. H., Roper C. F. E. Ocean Acro. Preliminary report on vertical distribution of fishes and cephalopods. — Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Gislen T. Epibioses of the Gullmar Fjord. II. Kristenbergs Zoolog. Station, 4, 1930.
- Gladfelter W. B. Structure and function of the locomotory system of the Scyphomedusae *Cyanea capillata*. — Marine Biol., 1972, 14, N 2.
- Goldberg E. D., Malter T. T., Whisenand A. Phosphate utilization by diatoms. — Biol. Bull., 1951, 101, N 3.
- Golikov A. N., Scarlato O. A. (Голиков А. Н., Скарято О. А.), Vertical and horizontal distribution of biocoenoses in the upper zones of the Japan and Okhotsk seas and their dependence on the hydrological system. — Sarsia, 1968, 34.
- Grainder J. N. R. First stages in the adaptation of poikilotherms to temperature change. — In: Physiological Adaptation. C. L. Prosser (Ed.). Washington, 1958.
- Grandperrin R. Couches diffusantes dans le Pacifique équatorial et sud-tropical. — Cahiers ORSTOM. Océanogr., 1969, 7, N 1.
- Grant B. R. 1967. The action of light on nitrate and nitrite assimilation by the marine chlorophyte *Dunaliella tertiolecta* (Butcher). — J. Gen. Microbiol., 1967, 48.
- Grassle J. F., Sanders H. L., Hessler R. R., Rowe G. T., McLellan T. Pattern and zonation: a study of the bathyal megafauna using the research submersible «Alvin». — Deep-Sea Res., 1975, 22, N 7.
- Gray J. Animal movement. London, 1968.

- Gray M. Notes on a collection of Bermuda deep-sea fishes.—Fieldiana, Zool., 1955, 37.
- Gray M. The distribution of fishes found below a depth of 2000 meters.—Fieldiana, Zool., 1956, 36, pt. 2.
- Grillner S., Kashin S. On the generation and performance of swimming in fishes.—In: Neural Control of Locomotion; R. Herman e. a. (Eds). N. Y. Plenum Press, 1975.
- Grosser B. I., Baylor F. R., Smith F. E. Analysis of geotactic responses in *Daphnia magna*.—Ecology, 1953, 34.
- Gruet Y. Morphologie, croissance et faune associée des récifs de *Sabellaria alveolata* (Linne) de la Bierre-en-Retz (Loire Atlantique).—Tethys, 1971, 3, N 2.
- Gruet Y. Aspects morphologiques et dynamiques de construction de l'annelides polychete *Sabellaria alveolata* (Linne).—Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit., 1972, 36, N 2.
- Gueredrat J. A., Grandperrin R., Roger C. Diversité spécifique dans le Pacifique équatorial: évolution de l'écosystème.—Cahiers ORSTOM, ser Oceanogr. 1972, 10, N 1.
- Gulland J. A. (Ed.). The Fish Resources of the Ocean. West Byfleet., Fishing News Ltd, 1971.
- Gunter G., Ballard B. S., Venkataramian A. A review of salinity problems of organisms in United States coastal areas subject to the effects of engineering works.—Gulf Res. Repts, 1974, 4, N 3.
- Haedrich R. L., Henderson N. R. Pelagic food of *Coryphaenoides armatus*, a deep benthic rattail.—Deep-Sea Res., 1974, 21 N 9.
- Haedrich R. L., Rowe G. T., Polloni P. T. Zonation and faunal composition of epibenthic populations on the continental slope south of New England.—J. Marine Res., 1975, 33, N 2.
- Haigh K. K. R. Geographic, seasonal and annual patterns of midwater scattering between latitudes 10 and 68° north in the Atlantic.—Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Halim Y. Dinoflagellates of the South-East Caribbean Sea (East-Venezuela).—Intern Rev. ges. Hydrobiol., 1967, 52.
- Hall M. Volume backscattering in the South-China Sea and the Indian ocean.—J. Acoust. Soc. America, 1971, 50, N 3.
- Halldal P. Phytoplankton investigations from weather ship M in the Norwegian Sea, 1948/49.—Norsk. Vidensk.-Akad., Hvalradets Skrifter, 1953, N 38.
- Hamilton O. D., Holm-Hansen O., Strickland I. P. Notes on the occurrence of living microorganisms in deep water.—Deep-Sea Res., 1968, 15, N 6.
- Haneda I. Observation on a luminous organ of an apogonid fish.—Sci. Rept Yokosuka City Museum, 1965, N 11.
- Hansen B. The taxonomy and zoogeography of the deep-sea holothurians in their evolutionary aspects.—In: Studies in tropical oceanography, N 5. Miami, 1967.
- Hansen B. Photographic evidence of a unique type of walking in deep-sea holothurians.—Deep-Sea Res., 1972, 19, N 6.
- Hansen B. Systematics and biology of the deep-sea holothurians. Pt. I. Elaspoda.—Galathea Rept, 1975, 13.
- Hansen B., Madsen F. J. On the bathypelagic holothurians from the South China Sea.—Galathea Rept, 1956, 2.
- Harding G. C. H. The food of deep-sea copepods.—J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1974, 54, N 1.
- Harris J. E. Physical factors involved in the vertical migration of plankton.—Quart. J. Microscop. Sci., 1953, 94, pt. 4.
- Harris J. E. The role of endogenous rhythms in vertical migration.—J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1963, 43, N 1.
- Harrison C. M. On methods for sampling mesopelagic fishes.—Sympos. Biol. Soc. London, 19, 1967.
- Hartman O. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other north Atlantic areas.—Allan Hancock Found. Publs, Occasional. Papers, 28, 1965.
- Hartman O. Abyssal polychaetous annelids from Mozambique Basin off Southeast Africa, with a compendium of abyssal polychaetous annelids from worldwide areas.—J. Fish. Res. Board Canada, 1971, 28, N 10.
- Hartman O., Barnard Y. L. The benthic fauna of the deep basins of Southern California.—Allan Hancock Pacif. Expedit. Repts, 1958, 22, N 1.
- Hasle G. R. A quantitative study of phytoplankton from the Equatorial Pacific.—Deep-Sea Res., 1959, 6, N 1.
- Hasle G. R. An analysis of the phytoplankton of the Pacific Southern Ocean.—Norsk. Vidensk.-Akad., Hvalrad. Skrifter, 1969, N 52.
- Hasle G. R. The distribution of *Nitzschia seriata* Cl. and allied species.—Nova Hedwigia, 1972, 39.
- Hastings J. W. Bioluminescence. Microorganisms, insects, fish, crustacea.—Ann. Rev. Biochem., 1968, 53, N 9.
- Hatzkakidis A. D. Recherches saisonnières hydrologiques des lagunes Messolonghi et d'Aitolokon.—Practica, Hellenic Hydrobiol. Inst., Athens, 1952, 6, N 1.
- Hayword P. J., Harvey P. H. The distribution of settled larval of the bryozoans *Alcyonidium hirsutum* (Fleming) and *Alcyonidium polyomm* (Hassall) on *Fucus serratus* L.—J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1974, 54, N 3.
- Hedgpeth J. W. Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, 1, Ecology.—Geol. Soc. America, Mem. 67.
- Heezen B. C. Whales entangled in deep sea cables.—Deep-Sea Res., 1957, 4, N 2.
- Hentschel E. Die Grundzüge der Planktonverteilung im Südatlantischen Ozean.—

- Intern. Rev. ges. Hydrobiol. und Hydrogr. 1928, 21.
- Hentschel E. Das Pelagial der obersten Wassersicht.— Wiss. Ergebn. Dtsch. Atlant. Exped. «Meteor», 1933, 11, Lief. 1.
- Hentschel E. Allgemeine Biologie des Südatlantischen Ozeans. II. Das Pelagial der Unterwasserschicht.— Wiss. Ergebn. Dtsch. Atlant. Exped. «Meteor», 1936, 11.
- Hentschel E. Eine biologische Karte des Atlantischen Ozeans.— Zool. Anz., 1942, 137, N 7/8.
- Herdman H. F. P. The deep scattering layer in the sea: association with density layering.— Nature, 1953, 172, N 4372.
- Herring P. J. Some developments in the study of luminescent marine animals.— Proc. Roy. Soc. Edinburgh (B), 1972, 73, N 23.
- Hersey J. B. Some neglected methods of studying the deep scattering layers.— Proc. XVI Intern. Congr. Zool., 4, 1963.
- Hersey J. B., Backus R. H. New evidence that migrating gas bubbles, probably the swimbladders of fish, are largely responsible for scattering layers on the continental rise south of New England.— Deep-Sea Res., 1954, 1, N 3.
- Hersey J. B., Backus R. H. Sound scattering by marine organisms. In: The Sea, 1. H. M. Hill (Ed.). 1962.
- Hersey J. B., Backus R. H., Hellwig J. Sound and scattering spectra of deep scattering layers in the Western North Atlantic ocean.— Deep-Sea Res., 1962, 8, N 3/4.
- Hersey J. B., Johnson H. R., Davis L. C. Recent findings about the deep scattering layer.— J. Marine Res., 1952, 11, N 1.
- Hersey J. B., Moore H. B. Progress report on scattering layer observations in the Atlantic ocean.— Trans. Amer. Geophys. Union, 1948, 29, N 3.
- Hertel H. Structure, Form and Movement. Reinhold Publ. Corp., N. Y., 1966.
- Hesse R. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena, G. Fischer Verl., 1924.
- Hessler R. R. The structure of deep benthic communities from central oceanic waters.— In: The Biology of the Oceanic Pacific. Oregon State Univ. Press, 1974.
- Hessler R. R., Thistle D. On the place of origin of the deep-sea isopods.— Marine Biol., 1975, 32, N 2.
- Hesthagen J. H. Diurnal and seasonal variations in the near-bottom fauna — the hyperbenthos — in one of the deeper channels of the Kieler Bucht.— Kieler Meeresforsch., 1973, 29, N 2.
- Hills G. J. The physics and chemistry of high pressures. Sympos. Soc. Exper. Biol., XXVI. The Effects of Pressure on Organisms. Cambridge, Univ. Press., 1972.
- Hirano M., Noda T. A 200 kc/28 kc dual frequency echo sounder for aimed midwater shrimp trawling. Modern Fishing Gear of the World, 2, 1964.
- Hochachka P. W., Somero G. N., Biochemical adaptation to the environment.— In: Fish Physiology, 6. W. S. Hoar, D. J. Randall (Eds.). N. Y.— London, 1971.
- Hochachka P. W., Somero G. N. Strategies of biochemical adaptation. Philadelphia— London—Toronto, W. B. Saunders Co., 1973.
- Hogetsu K., Sakamoto M., Sumikawa H. On the high photosynthetic activity of *Skeletonema costatum* under the strong light intensity.— Bot. Mag., 1959, 72, N 856.
- Holm-Hansen O. Determination of microbial biomass in ocean prophytes.— Limnol and Oceanogr., 1969, 14, N 5.
- Holmes R. W. Light microscope observation of nitrate, phosphate and silicate deficiency in four marine centric diatoms.— J. Phycol., 1966, 2.
- Hoshiai T. Synecological study on intertidal communities. IV. An ecological investigation on the zonation in Matsushima Bay concerning the so-called covering phenomenon.— Bull. Marine Biol. St. Asamushi, 1961, 10.
- Hoshiai T. Synecological study on intertidal communities. VI. A synecological study on the intertidal zonation of the Asamushi coastal area with special reference to its reformation.— Bull. Marine Biol. St. Asamushi, 1964, 12.
- Howard H. Fossil evidence of avian evolution.— The Ibis, 1950, 92, N 1.
- Humphrey G. F. The concentration of plankton pigments in Australian water.— Division of fisheries and oceanography, Techn. Paper, N 9, 1959.
- Hunkins K. The seasonal variation in the sound scattering layer observed at Fletcher's Ice Island (T-3) with a 12 kc/s echo sounder.— Deep-Sea Res., 1965, 12, N 6.
- Hunter J. R., Zweifel J. R. Swimming speed, tail beat frequency, tail beat amplitude and size in jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, and other fishes.— Fish. Bull. Fish. and Wildlife Serv., 1971, 69.
- Hure J., Scotto di Carlo B. New patterns of diurnal vertical migration of some deep-water copepods in the Tyrrhenian and Adriatic Seas.— Marine Biol., 1974, 18, N 3.
- Hustedt F. Diatomeen aus der Antarktis und dem Südatlantik.— Wiss. Ergebn. Dtsch. Antarkt. Exped. 1938/39, 2, Lief. 2, 1958.
- Hutchins L. W. The bases for temperature zonation in geographical distribution.— Ecol. Monographs, 17, N 3.
- Hutchinson G. E. A Treatise on Limnology. 2. New York, Wiley and Sons, 1967.
- Isaacs J. D., Brown D. M. Isaacs-Brown opening, closing trawl.— Scripps Instn Oceanogr. Univ. Calif., Reference 66—18, 1966.
- Isaacs J. D., Schwartzlose R. A. Migrant sound scatterers: interaction with the sea floor.— Science, 1965, 150, N 3705.
- Isaacs J. D., Tont S. A., Wick G. L. Deep-scattering layers: vertical migration as a tactic for finding food.— Deep-Sea Res., 1974, 21, N 8.

- Iselin C.* A study of the circulation of the Western North Atlantic.— Paper Phys. Oceanogr., 4, N 4.
- Ivleva V. I.* (*Ивлева И. В.*) Quantitative correlation of temperature and respiratory rate in poikilothermic animals.— Poland Arch. Hydrobiol., 1973, 20.
- Jägersten G.* Die Abhängigkeit der Metamorphose vom Substrate des Biotops bei *Protodrilus*.— Arkiv zool., 1940, 32.
- Jespersen P.* Quantitative investigations on the distribution of macroplankton in the different oceanic regions.— Dana Rept, 1935, 7.
- Johnson F. H.*, *Haneda Y.* (Eds). Bioluminescence in Progress. Princeton, Univ. Press, 1966.
- Johnson H. R.*, *Backus R. H.*, *Hersey J. B.*, *Owen D. M.* Suspended echo-sounder and camera studies of midwater sound scatterers.— Deep-Sea Res., 1956, 3, N 4.
- Johnson M. W.* Sound as a tool in marine ecology, from data on biological noises and the deep scattering layer.— J. Marine Res., 1948, 7, N 3.
- Johnson M. W.* The palinurid and scyllarid lobster larvae of the tropical Eastern Pacific and their distribution as related to the prevailing hydrography.— Bull. Scripps Instn Oceanogr. Univ. Calif., 1971, 19.
- Johnson R. K.* Some mid-ocean acoustics scatterers.— Proc. Intern Sympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Johnson R. K.* Very deep scattering layer.— J. Acoust. Soc. America, 1973, 54, N 3.
- Johnson R. K.* A revision of the alepisaurid family Scopelarchidae (Pisces: Myctophiformes).— Fieldiana Zool., 1974, 66.
- Jones N. S.*, *Sanders H. L.* Distribution of Cumacea in the deep Atlantic.— Deep-Sea Res., 1972, 19, N 10.
- Jordan R.* The predation of guano birds on the peruvian anchovy (*Engraulis ringens* Jenyns).— Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Repts., 1967, 11.
- Jorde J.* Algae associations of a coastal area south of of the Bergen, Norway.— Sarsia 1966, N 23.
- Jorgensen E. G.*, Adaptation to different light intensities in the diatom *Cyclotella meneghiniana* Kutz.— Physiol. Plantarum, 1964, 17, N 1.
- Kampa E. M.* Underwater daylight and moonlight measurements in the eastern North Atlantic.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1970a, 50, N 2.
- Kampa E. M.* Underwater daylight measurements in the Sea of Cortez.— Deep-Sea Res., 1970b, 17, N 2.
- Kampa E. M.* Photoenvironment and sonic scattering.— Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Kampa E. M.*, *Boden B. P.* Submarine illumination and the twilight movements of a sonic scattering layer.— Nature, 1954, 174, N 4436.
- Kanaya T.*, *Koizumi J.* Interpretation of diatom thanatocoenoses from the North Pacific applied to a study of core V 20—130.— Sci. Rept Tohoku Univ., Sendai, Second Series (Geology), 1966, 37, N 2.
- Kawaguchi T.*, *Nazumi T.* Echo-traces of squid, *Ommastrephes sloani pacificus*, in the coastal waters of Japan Sea.— FAO Fish. Circular, 1972, 142.
- Kawamura K.* Fishery biological studies on a sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz).— Sci. Repts Hokkaido Fish. Exp. St., 1973, N 16.
- Kawamura K.* Observations of phytoplankton in the Arctic ocean in 1964.— Inform. Bull. Plankton Japan, Dec. 1967.
- Kerfoot W. B.* Bioenergetics of vertical migration.— Amer. Naturalist, 1970, 104.
- Ketchum B. H.* The absorption of phosphate and nitrate by illuminated cultures of *Nitzschia closterium*.— Amer. J. Bot., 1939, 26, N 4.
- King J. E.*, *Iversen R. T. B.* Midwater trawling for forage organisms in the Central Pacific. 1951—1956.— Fish. Bull. Fish and Wildlife Serv., U. S., 1962, 62, N 210.
- Kinne O.* The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals.— II. Salinity and temperature salinity combinations.— Oceanogr. Marine Biol., Ann. Rev., 2, 1964.
- Kinne O.* Salinity. Animals. Invertebrates.— In: Marine Ecology, 1, pt 2. O. Kinne (Ed.) London — N. Y. — Sydney — Toronto, Wiley — Interscience, 1971.
- Kinne O.*, Pressure. In: Marine Ecology, 1, pt 3. O. Kinne (Ed.) London — N. Y. — Sydney—Toronto, Wiley—Interscience, 1972.
- Kinzer J.* On the quantitative distribution of zooplankton in deep scattering layers.— Deep-Sea Res., 1969, 16, N 2.
- Kirkegaard J. B.* Benthic Polychaeta from depths exceeding 6000 m.— Galathea Rept, 1956, 2.
- Kishi Y.*, *Goto T.*, *Hibata Y.*, *Shimomura O.*, *Johnson F. H.*, *Cypridina* bioluminescence. 1. Structure of *Cypridina* Luciferin.— Tetrahedron Lett., 1966, 29.
- Kitching J. A.* Effects of high hydrostatic pressure on *Actinophrys sol* (Heliozoa).— J. Exptl Biol. 1957, 34.
- Kitching J. A.* Some effects of high hydrostatic pressure on the activity and behaviour of the ciliate *Spirostomum*.— J. Exptl Biol., 1970, 51.
- Knight-Jones E. W.* Gregariousness and some other aspects of the setting behaviour of *Spirorbis*.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1951, 30, N 2.
- Knight-Jones E. W.*, *J. P. Stevenson.* Gregariousness during settlement in the barnacle *Elminius modestus* Darwin.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1950, 29, N 2.
- Knudsen J.* The bathyal and abyssal Xylophaga (Pholadidae, Bivalvia).— Galathea Rept, 1961, 5.
- Knudsen J.* The systematics and biology of abyssal and hadal Bivalvia.— Galathea Rept, 1970, 11.

- Koblentz-Mishke O. I., Volkovinsky V. V., Kabanova Yu. G. (Кобленц-Мишке О. И., Волковинский В. В., Кабанова Ю. Г.). Plankton primary production of the World Ocean.— SCOR Sympos. Sci. Explor. South Pacific. W. S. Wooster (Ed.). Washington, D. C., 1970.
- Komaki Y., Matsuye Y. Observation on the so-called deep scattering layer (D. S. L.), with special reference to the vertical distribution of plankton.— J. Tokyo Univ. Fish., 1956, 42, N 2.
- Kornicker L. S. Antarctic Ostracoda (Myodocopina), pt 1, 2.— Smithsonian Contrib. Zool., 1975, N 163.
- Krause D. C. Deep-scattering layers resolved by narrow-beam echo sounders along 35° S in the South Pacific.— N. Z. J. Marine Freshwater Res., 1971, 5, N 2.
- Krefft G. F. F. S. «Walter Herwig» entdeckte zahlreiche neue Fische.— Inform. Fischwirtsch., 1972, 19, N 1.
- Krefft G. Investigation on midwater fishes in the Atlantic ocean.— Ber. Dtsch. wiss. Kommiss. Meeresforsch. N. F., 1974, 23, N 3.
- Kuentzler E. J., Ketchum B. H. Rate of phosphorus uptake by *Phaeodactylum tricornutum*.— Biol. Bull., 1962, 123, N 1.
- Kuentzler E. J., Perras J. P. Phosphatases of marine algae.— Biol. Bull., 1965, 128, N 2.
- Kuroda N. Morpho-anatomical analysis of parallel evolution between Diving Petrel and Ancient Auk, with comparative osteological data of other species.— Misc. Repts Yamashina's Inst. Ornithol. and Zool., 1967, 5, N 2.
- Kussakin O. G. (Куцакин О. Г.). Peculiarities of the geographical and vertical distribution of marine isopods and the problem of deep-sea fauna origin.— Marine Biol., 1973, 23, N 1.
- Lack D. Interrelationships in breeding adaptations as shown by marine birds.— Proc. XIV Intern. Ornithol. Congr., 1967.
- Lagerspetz K. Y. H. Temperature acclimation and the nervous system.— Biol. Rev., 1974, 49, N 4.
- Lambrecht K. Handbuch der Palaeornithologie. Berlin, Bornträger, 1933.
- Landau J. V., Peabody R. A. Endogenous adenosine triphosphate levels in human amnion cells during application of high hydrostatic pressure.— Exptl Cell Res., 1963, 29.
- Leavitt B. B. A quantitative study of the vertical distribution of the larger zooplankton in deep water.— Biol. Bull., 1935, 68, N 1.
- Leavitt B. B. The quantitative vertical distribution of macrozooplankton in the Atlantic Ocean basin.— Biol. Bull., Woods, Hole, 1938, 74, N 3.
- LeBrasseur R. J. Seasonal and annual variations of net zooplankton at Ocean Station P, 1956-1964.— Ms. Rept Ser. (Oceanogr., Limnol.), Fish. Res. Board Canada, 1965, 202.
- Legand M. Seasonal variations in the Indian Ocean along 110° E. VI. Macroplankton and micronekton biomass.— Austral. J. Marine Freshwater. Res., 1969, 20, N 1.
- Legand M., Bourret P., Fourmanoir P., Grandperrin P., Guédrat J. A., Michel A., Rancurel P., Repelin R., Roger C. Relations trophiques et distributions verticales en milieu pélagique dans l'Océan Pacifique intertropical.— Cahiers ORSTOM, Oceanogr., 1972, 10, N 4.
- Legand M., Grandperrin R. Feeding habits of deep swimming tunas.— Oceanogr. South Pacific. 1972. Papers Intern. Sympos., Wellington, 1973.
- Lemche H. A new living deep-sea mollusc of the Cambro — Devonian class Monoplacophora.— Nature, 1957, 179, N 4556.
- Lenz V. J. Zur Ursache der an die sprungschicht gebundenen Echostreuschichten in der westlichen Ostsee.— Ber. Dtsch. wiss. Kommiss. Meeresforsch., 1965, 18, N 2.
- Levi C. Spongiaries des zones bathyale, abyssale et hadale.— Galathea Rept., 1964, 7.
- Lighthill M. J. Hydromechanics of aquatic animal propulsion.— Annual Rev. Fluid Mech., 1, 1969.
- Lozeron H. Sur la repartition verticale du plankton dans le lac de Zurich, de decembre 1900 à decembre 1901.— Zschr. naturforsch. Ges. Zürich, 1902, 47.
- Lyubimova T. C., Naumov A. G., Lagunov L. L. (Т. Г. Любимова, А. Г. Наумов, Л. Л. Лагунов). Prospects of the utilization of krill and other nonconventional resources of the World ocean.— J. Fish. Res. Board Canada, 1973, 30, N 12.
- Macdonald A. G. Physiological Aspects of Deep Sea Biology. Cambridge—London—New York—Melbourne, Cambridge Univ. Press, 1975.
- MacDonald A. G., Gilchrist J. Recovery of deep seawater at constant pressure.— Nature, 1969, 221, N 5188.
- Mac Isaac J. J., Dugdale R. C. The kinetics of nitrate and ammonia uptake by natural populations of marine phytoplankton.— Deep-Sea Res., 1969, 16, N 1.
- MacLeod R. A. Salinity; bacteria, fungi and blue-green algae.— In: Marine Ecology, 1, pt 2. O. Kinne (Ed.). London—N. Y.—Sydney—Toronto, Wiley—Interscience, 1971.
- Macquart-Moulin C. L'activité natatoire rythmique chez les peracarides benthoplanctoniques. Determinisme endogene des rythmes nycthemeraux.— Tethys, 1973, 5, N 1.
- Madsen J. F. Some general remarks on the distribution of the echinoderm fauna of the deep-sea.— Rapp. Union. intern. Sci. Biol., 1954, Ser. B, N 16.
- Madsen F. J. On the zoogeography and origin of the abyssal fauna in view of the knowledge of the Porcellianasteridae.— Galathea Rept., 1961, 4.

- Mangum C. P. Evaluation of the functional properties of invertebrate hemoglobins.— *Netherl. J. Sea Res.*, 1973, 7, N 3.
- Mann K. H. Seaweeds: their productivity and strategy for growth.— *Science*, 1973, 182, N 4116.
- Mann K. H., Breen P. A. The relation between lobster abundance, sea urchins, and kelp beds.— *J. Fish. Res. Bd Canada*, 1972, 24, N 5.
- Margalef R. E. Distribucion ecologica y geografica de las especies del fitoplancton marino.— *Inv. Pesq.* 1961, 19, N 1.
- Marquis R. E., Brown W. P., Fenn W. O. Pressure sensitivity of streptococcal growth in relation to catabolism.— *J. Bacteriol.*, 1971, 105.
- Marshall N. B. Bathypelagic fishes as sound scatterers in the ocean.— *J. Marine Res.* 1951, 10, N 1.
- Marshall N. B. Swimbladder structure of deep-sea fishes in relation to their systematics and biology.— *Disc. Rept.*, 1960, 31.
- Marshall N. B. *The Life of Fishes*. London, 1965.
- Marshall N. B. *Explorations in the Life of Fishes*. Harvard Books in Biology. 7. Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press., 1971a.
- Marshall N. B. Swimbladder development and the life of deep-sea fishes.— *Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt.*, 1971b.
- Marshall N. B. Swimbladder organization and depth ranges of deep-sea. Teleosts. In: *The effect, of pressure on organisms*.— *Sympos. Soc. Exper. Biol.*, XXVI, 1972.
- Marshall S. M., Orr A. P. The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Edinburgh—London, Oliver et Boyd, 1955.
- Marsland D. A., Zimmerman A. M. Structural stabilisation of the mitotic apparatus by heavy water in the cleaving eggs of *Arbacia punctulata*.— *Exptl Cell Res.*, 1965, 38.
- Marukawa H. Biological and fishery research of Japanese kingcrab *Paralithodes camtschatica* (Stebbing).— *J. Fish. Exptl Stat. Tokyo*, 1933, N 4.
- Marumo R. Vertical distribution of microp plankton in the open seas.— *Suisangaku Shusei*, Univ. Tokyo, 1957 (in Japanese).
- Marumo R., Kitou M. Distribution of pelagic larvae of littoral animals in the open sea.— *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.*, 1956, 22, N 4.
- Marumo R., Kitou M., Asaoka O. The productivity and its seasonal variations of main plankton groups in the open sea.— *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 1954, 10, N 4.
- Mathisen O. A., Ostvedt O. J., Vestnes G. Some variance components in acoustic estimation of nekton.— *Tethys*, 1974, 6, N 1/2.
- Mauchline J., Fisher L. R. The biology of euphausiids.— *Advances Marine Biol.*, 7, 1969.
- Mayr E. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Harvard Univ. Press., Oxford Univ. Press, London, 1965.
- McAllister C. D., Chan J. D. H., Strickland. Marine phytoplankton photosynthesis as a function of light intensity: a comparison of methods.— *J. Fish. Res. Bd Canada*, 1964, 21, N 1.
- McElroy P. T. Geographic patterns in volume reverberation spectra in the North Atlantic between 33° N and 63° N.— *J. Acoust. Soc. America*, 1974, 56, N 2.
- McElroy P. T., Wing A. Scattering returns in the Mediterranean and Eastern Atlantic— data and instrumentation.— *Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt.*, 1971.
- McGinnis R. F. Counter clockwise circulation in the Pacific subantarctic sector of the Southern ocean.— *Science*, 1974, 186, N 4165.
- McGowan I. A. The relationship of the distribution of the planktonic worm, *Poecobius meseres* Heath, to the water masses of the North Pacific.— *Deep-Sea Res.*, 1960, 6, N 2.
- McGowan I. A. Distributional atlas of pelagic molluscs in the California Current region.— *CALCOFI Atlas*, 6, 1967.
- McGowan J. A. Oceanic biogeography of the Pacific.— In: *Micropaleontol. Oceans*, Cambridge, 1971.
- McGowan J. A. The nature of oceanic ecosystems.— *Biol. Ocean. Pacif.*, *Proc. 33rd Annual Biol. Colloq.*, 1974.
- McKnight D. G. Classification of somasteroids and asteroids (Asterozoa: Echinodermata).— *J. Roy. Soc. N. Z.*, 1975, 5, N 1.
- McLaren J. A. Effect of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration.— *J. Fish. Res. Board Canada*, 1963, 20, N 3.
- McLaren J. A. Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod.— *Amer. Naturalist*, 1974, 108, N 959.
- McNaught D. C. Acoustical determination of zooplankton distributions.— *Proc. 11th Conf. Great Lakes Res.*, Milwaukee, Wisc. 1968. Ann Arbor, Mich., U. S. A., 1968.
- McNaught D. C. Development in acoustic plankton sampling.— *Proc. 12th Conf. Great Lakes Res.*, Milwaukee, Wisc. 1969. Ann Arbor, Mich., U. S. A., 1969.
- Menard H. W. *Marine Geology of the Pacific*. N. Y.— London, 1964.
- Menzies R. *Priapulid*, new species the first abyssal priapulid. *Nature*, 1959, 184. N 4698 (Suppl. N 20).
- Menzies R. J. The isopod of abyssal depth in the Atlantic ocean.— *Vema Res. ser.*, 1962a, N 1.
- Menzies R. J. On the food and feeding habits of abyssal organisms as exemplified by the Isopoda.— *Intern. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 1962b, 47, N 3.
- Menzies R. J. The abyssal fauna of the sea floor of the Arctic Ocean.— *Proc. Arctic Basin Sympos.*, 1963.
- Menzies R. J. Conditions for the existence of life on the abyssal sea floor.— *Oceanogr. Marine Biol.*, Ann. Rev., 3, 1965.

- Menzies R. J., Frankenberg D.* Systematics and distribution of the bathyal-abyssal genus *Mesosignum* (Crustacea: Isopoda).— Biol. Antarct. Seas. 3, Washington, 1967.
- Menzies R. J., George R. J.* A re-evaluation of the concept of hadal or ultra-abyssal fauna.— Deep-Sea Res., 1967, 14, N 6.
- Menzies R. J., George R. Y., Rowe G. T.* Abyssal environment and ecology of the World Oceans. N. Y.— London—Sydney—Toronto, 1973.
- Menzies R. J., Imbrie J.* On the antiquity of the deep-sea bottom fauna.— Oikos, 1958, 9, N2.
- Menzies R. J., Imbrie J., Heezen B. C.* Further considerations regarding the antiquity of the abyssal fauna with evidence for a changing abyssal environment.— Deep-Sea Res., 1961, 8, N 2.
- Menzies R. J., Rowe G. T.* The LUBS, a large undisturbed bottom sampler.— Limnol. and Oceanogr., 1968, 13, N 4.
- Michel A., Grandperrin R.* Aperçu sur la distribution verticale du micronecton dans Pacifique ouest équatorial.— Cahiers ORSTOM, Oceanogr., 1969, 7, N 2.
- Mileikovsky S. A. (Милейковский С. А.)* The influence of human activities on breeding and spawning of littoral marine bottom invertebrates.— Helgolander Wiss. Meeresunters., 1968a, 17, N 1—4.
- Mileikovsky S. A. (Милейковский С. А.)* Distribution of pelagic larvae of bottom invertebrates of the Norwegian and Barents Seas.— Marine Biol., 1968b, 1, N 3.
- Mileikovsky S. A. (Милейковский С. А.)* Some common features in the drift of pelagic larvae and juvenil stages of bottom invertebrates with marine currents in temperate regions.— Sarsia, 1968c, N 34.
- Mileikovsky S. A. (Милейковский С. А.)* Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation.— Marine Biol., 1971, 10, N 3.
- Mileikovsky S. A. (Милейковский С. А.)* The «pelagic larvaton» and its role in the biology of the World ocean, with special reference to the pelagic larvae of marine bottom invertebrates.— Marine Biol., 1972, 16, N 1.
- Mileikovsky S. A. (Милейковский С. А.)* Types of larval development in marine bottom invertebrates: an integrated ecological scheme. *Thalassia Jugoslavica*, 1974a, 10, N 1/2.
- Mileikovsky S. A. (Милейковский С. А.)* On predation of pelagic larvae and early juveniles of marine bottom invertebrates by adult benthic invertebrates and their passing alive through their predators.— Marine Biol., 1974b, 27, N 4.
- Millar R. H.* Ascidians, including specimens from the deep sea, collected by the R. V. Vema and now in the American Museum of Natural History.— Zool. J. Linn. Soc., 1970, 49, N 2.
- Miller B. A., Groker R. A.* Distribution and abundance of an isolated population of *Terebra goudi* (Gastropoda: Terebridae) on a Hawaiian subtidal sand flat.— Ecology, 1972, 53, N 6.
- Milliman J. D., Manheim F. T.* Observations in deep-scattering layers off Cape Hatteras, U. S. A.— Deep-Sea Res., 1968, 15, N 4.
- Mills E. L.* The distribution of benthic Amphipoda (Crustacea) in the deep-sea between Massachusetts and Bermuda.— Abstrs 2nd Intern. Oceanogr. Congress, Moscow, 1966.
- Mills E. L.* Views of the community concept, with comments on continua and the role of stability in some marine benthic communities.— Vie et Milieu, 1971, 22 A: suppl. N 22/1.
- Mizikos J. P.* Etude on plongée de l'origine de la couche diffusante profonde.— Cahiers ORSTOM, Oceanogr., 1968, 20, N 9.
- Molander A.* Investigations into the vertical distribution of the fauna of the bottom deposits in the Gulmar fiord.— Svenska Hydrogr. Biol. Kommiss. Skr. 1928, 5, Hydrografi, 6.
- Monniot Cl., Monniot F.* Ascidiées abyssales récoltées au cours de la campagne océanographique Biaçores par le «Jean Charcot».— Bull. Muséum nat. histoire natur., 1973, 3 ser., 121, Zool. 93.
- Monniot Cl., Monniot F.* Ascidiées abyssales de l'Atlantique récoltées par le «Jean Charcot» (Campagnes Noratlante, Walda, Polygas A.).— Bull. Muséum nat. histoire natur., 3 ser. 1974, 226, Zool. 154.
- Monniot Cl., Monniot F.* Abyssal tunicates: an ecological paradox.— Ann. Inst. océanogr., 1975, N. S., 51, fasc. 1.
- Monod J.* Recherches sur la croissance des cultures bactériennes. Paris, Hermann et Cil., 1942.
- Moore H. B.* The relation between the Euphausiacea and the scattering layer.— Biol. Bull., 1950, 99, N 2.
- Moore H. B.* Physical factors affecting the distribution of euphausiids in the North Atlantic.— Bull. Marine Sci. Gulf and Caribbean, 1952, 1, N 4.
- Moore H. B.* The behaviour of organisms constituting the deep scattering layer.— Proc. XVI Intern. Congr. Zool., 4, 1963.
- Mortensen T.* The danish expedition to the Kei — Island.— Vid. medd. Dansk. naturhistor. foren. København, 76, 1923.
- Morton B.* Some aspects of the biology. population dynamics, and functional morphology, of *Musculista senhousia* Benson (Bivalvia, Mytilidae).— Pacif. Sci., 1974, 28, N 1.
- Morton J., Miller G.* The New Zealand Sea Shore. London, and Auckland, 1968.
- Mukai H.* Production in marine bottom community.— Marine Sci. Monthly, 1973, 5, N 2.
- Muller K.* Circadian rhythms of locomotor activity in aquatic organisms in the

- subarctic summer.— *Aquilo*, 1, 973, Ser. Zool., 14.
- Murillo M. M. Migracion vertical de los decapodos pelagicos *Pasiphaea chacei* Yaldwyn y *Parapasiphae sulcatifrons* Smith en aguas oceanicas frente a Baja California, México.— *Rev. biol. trop. Univ. Costa Rica*, 1973, 21, N 1.
- Murphy G. J., Shomura R. S. Variations in yellowfin abundance in the Central Equatorial Pacific.— *Proc. 9th Pacif. Scient. Congr.*, 16, 1958.
- Murray J. Narrative report of the Challenger expedition. London, 1885.
- Murray J. A summary of the scientific results obtained at the sounding, dredging and trawling stations of H. M. S. Challenger.— *Challenger Rept*, 1895, Summary of Results, 2.
- Nakayama Y. Successive changes of the vertical distribution of *Aidanosagitta delicata* (Tokioika) at a fixed station in a cove of Tanabe Bay.— *Publs Seto Marine Biol. Lab.*, 1970, 18, N 3.
- Nasu N., Sato T. Geological results in the Japanese deep-sea expedition in 1961 (JEDS-4).— *Oceanogr. Mag.*, 1962, 13, N 2.
- Naumann E. Limnologische Terminologie. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 9, 8, H. 3, 1931.
- Neshyba S. Pulsed light stimulation of marine luminescence in situ.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1967, 12, N 2.
- Newell R. C. Biology of Intertidal Animals. London, Logos Press, 1972.
- Newell R. C. Factors affecting the respiration of intertidal invertebrates.— *Amer. Zoologist*, 1973, 13.
- Newell R. C., Northcroft H. R. A re-interpretation of the effect of temperature on the metabolism of certain marine invertebrates.— *J. Zool.*, 1967, 151.
- Neyman A. A., Sokolova M. N., Vinogradova N. G., Pasternak F. A. (Нейман А. А., Соколова М. Н., Виноградова Н. Г., Пастернак Ф. А.) Some patterns of the distribution of bottom fauna in the Indian ocean.— In: *Biology of the Indian Ocean*. E. Zeischel (Ed.), 1973.
- Nichols D. Changes in the chalk heart-urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms.— *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, 1959, Ser. B, 242, N 693.
- Nicol J. A. The regulation of light emission in animals.— *Biol. Rev.*, 1960, 35, N 4.
- Nielsen J. G. Synopsis of the Ipnopidae (Pisces, Iniomi).— *Galathea Rept*, 1966, 8.
- Nival P., Malara P., Charra R., Palazzoli V., Nival S. Etude de la respiration et de l'excretion de quelques Copepodes planctoniques (Crustacea) dans la zone de remontée d'eau profonde de cotes Marocaines. *J. Exptl Marine Biol. Ecol.*, 1974, 15, N 3.
- Northcote T. G. Use of a high-frequency echo sounder to record distribution and migration of *Chaoborus* larvae.— *Limnol. Oceanogr.*, 1964, 9, N 1.
- Nybelin O. Sur la distribution géographique et bathymetrique des brotulides, trouves au-dessus de 2000 m de profondeur.— 14 Intern. Zool. Congr., Copenhagen, 1953.
- Nybelin O. Deep-sea bottom-fishes.— *Rept Swedish Deep-Sea Exped.*, 1957, 2, N 20.
- O'Day W. T., Nafpaktitis B. A study of the effects of expatriation on the gonads of two myctophid fishes in the North Atlantic ocean.— *Bull. Museum Compar. Zool.*, 1967, 136, N 5.
- Ohwada M. Vertical distribution of diatoms in the Sea of Japan.— *Biol. Oceanogr. Northern North Pacif. Ocean*, Tokyo, 1972.
- Okiyama M., Kasahara S. Identification of the so-called «common squid eggs» collected in the Japan Sea and adjacent waters.— *Bull. Japan Sea Reg. Fish. Res. Lab.*, 1975, 26.
- Okutani T. Studies on early life history of decapodan Mollusca, II.— *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, 1966, 45.
- Okutani T. Studies on early life history of decapodan Mollusca, III.— *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, 1968, 55.
- Okutani T., McGowan J. A. Systematics, distribution and abundance of the epiplanktonic squid (Cephalopoda, Decapoda) larvae of the California Current, April, 1954 — March, 1957.— *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 1969, 14.
- Omori M. The biology of a sergestid shrimp *Sergestes lucens* Hansen.— *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo*, 1969, 4.
- Ortmann A. F. Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena, Gustav Fischer, 1896.
- Ostwald W. Zur Theorie des Planktons.— *Biol. Zbl.*, 1902, 22.
- Paasche E. Marine plankton algae growth with light dark cycles. II. *Ditylum brightwellii* and *Nitzschia turgidula*.— *Physiol. plantarum*, 1968, 21, N 1.
- Packard A. Jet propulsion and the giant fibre response of *Loligo*. *Nature*, 1969, 221, N 5183.
- Packard J. J., Blasco D., MacIsaac J. J., Dugdale R. C. Variations of nitrate activity in marine phytoplankton.— *Inv. Pesq.*, 1971, 35, N 1.
- Paine R. T. Food web complexity and species diversity.— *Amer. Naturalist*, 1966, 100, N 940.
- Paine R. T. A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat.— *Ecology*, 1971, 52, N 6.
- Paine R. T. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator.— *Oecologia*, 1974, 15, N 2.
- Pardi L., Papi F. Kinetic and tactic responses.— In: *The Physiology of Crustacea*, II. T. H. Waterman (Ed.). New York, Acad. Press, 1961.
- Parin N. V. (Парин Н. В.). Scombereso-

- cidae of the Eastern Atlantic Ocean.—Atlantide Rept., 1968, 10.
- Parker R. Speculations on the origin of the invertebrate faunas of the lower continental slope.—Deep-Sea Res., 1962, 8, N 3/4.
- Parker R. Deep-sea benthic invertebrate communities.—Proc. 16th Intern. Congr. Zool., 4, 1963.
- Parr A. E. Concluding report on fishes.—Bull. Bingham Oceanogr. Collect., 1937, 3, N 7.
- Parrish B. B., Craig R. E. Sonic layers in the sea.—Nature, 1951, 168, N 4272.
- Paul K. Competition, disturbance, and community organization. The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community.—Ecol. Monogr., 1971, 41, N 4.
- Pawson D. L. Phylogeny and evolution of Holothuroids.—In: Treatise on Invertebrate Paleontology, pt U, Echinodermata — 3, 2, 1966.
- Paxton J. R. A distributional analysis for the lanternfishes (family Myctophidae) of the San Pedro Basin, California.—Copeia, 1967, N 2.
- Pearcy W. G., Laurs R. M. Vertical migration and distribution of mesopelagic fishes off Oregon.—Deep-Sea Res., 1966, 13, N 2.
- Pearcy W. G., Mesecar R. S. Scattering layers and vertical distribution of oceanic animals off Oregon.—Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Pearse D. C. Hydrostatic pressure effects upon the spindle figure and chromosome movement. II. Experiments on the meiotic division of *Tradescantia* pollen mother cells.—Biol. Bull., 1946, 91.
- Penninston J. T. High hydrostatic pressure and enzymic activity. Inhibition of multimeric enzymes by dissociation.—Arch. Biochem. and Biophys., 1971, 142.
- Pérès J. Le problème d'etagement des formations benthiques.—Bull. Rec. Trav. Marine Endoume, 1957, 21, N 12.
- Pérès J. M. Remarques generales sur un ensemble de quinze plongées effectuées avec le bathyscaphe F.N.R.S. III.—Ann. Inst. Océanogr., 1958, N. S., 25, fasc. 4.
- Pérès J. M. Océanographie biologique et biologie marine. Tome 1. La vie benthique. Paris, Press. Univ. France, 1961.
- Pérès J. M. Aperçu sur les résultats de deux plongées effectuées dans le ravin de Puerto-Rico par le bathyscaphe Archimède.—Deep-Sea Res., 1965, 12, N 6.
- Phleger F. B. Ecology and Distribution of Recent Foraminifera. Baltimore, J. Hopkins, 1960.
- Pianka E. R. Latitudinal gradients in specific diversity: a review of concepts.—Amer. Naturalist, 1966, 100, N 910.
- Pickwell G. V., Barham E. G., Wilton J. W. Carbon monoxide production by a bathypelagic siphonophore.—Science, 1964, 144, N 3620.
- Pickwell G. V., Vent R. J., Barham E. G., Batzler W. E., Davies I. E. Biological acoustic scattering off Southern California, Baja California, and Guadalupe Island.—Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt. 1971.
- Pietsch Th. W. Osteology and relationships of ceratioid anglerfishes of the family Oneirodidae, with a review of the genus *Oneirodes* Lütken.—Bull. Los Angeles Count. Museum, Nat. Hist., 1974, 18.
- Pora E. Le facteur rapide et le métabolisme minéral.—Rev. Roumaine biol., 1966, Sér. zool., 11, N 2.
- Potts W. T. W., Parry G. Osmotic and Ionic Regulation in Animals. Oxford—London, Pergamon Press, 1964.
- Poulsen E. M. On the deep-sea prawn in the North Sea—Skagerrak.—Medd. Danmarks fisk. og havundersøgelser 1970—1973, 7, N 1—3.
- Preston F. M. The canonical distribution of commonness and rarity.—Ecology, 1962, 43, N 2—3.
- Provasoli L. Organic regulation of phytoplankton fertility.—In: The Sea, 2, M. H. Hill (Ed.), 1963.
- Quasim S. Z., Bhattachari R., Devassy V. D. The effect of intensity and quality of illumination on the photosynthesis of some tropical marine phytoplankton.—Marine Biol., 1972, 16, N 1.
- Raith D. F. S. Scottish redfish larvae investigations in 1962 with some observations on mid-oceanic echo-traces.—J. Conseil perman. intern. explorat. mer., 1964, 29, N 1.
- Raith R. W. Sound scattering in the sea.—J. Marine Res., 1948, 7, N 3.
- Rao T. A., Rao S. Some aspects of intertidal ecology of Waltair coast.—J. Zool. Soc. India, 1962, 14, N 1—2.
- Rass Th. S. (Pacc T. C.). On the endemism of the abyssal oceanic ichthyofauna of the North Pacific.—Proc. 9th Pacif. Sci. Congr., 1958.
- Raymont J. E. G. Plankton and productivity in the oceans. N. Y.—L., Pergamon Press, 1963.
- Remane A. Verteilung und Organisation der nektonischen Mikrofauna der Kieler Bucht.—Wiss. Meeresuntersuch., 1933, Abt. Kiel, 21.
- Richardson J. D. Some reactions of pelagic fish to light as recorded by echosoundings.—Fish. Invest., 1952, 13, N 1.
- Richter G. Field and laboratory observations on the diurnal migrations of marine animals.—Marine Biol., 1973, 14.
- Rigby B. J., Robinson M. S. Thermal transitions in collagen and the preferred temperature range of animals.—Nature, 1975, 253.
- Riley G. A. 1944. The carbon metabolism and photosynthetic efficiency of the Earth as a whole.—Amer. Sci., 32.
- Robert, M., Gray I. Enzymatic mechanisms during temperature acclimation of the

- blue crab, *Callinectes sapidus*. I. Oxygen consumption and activity of glucose-6-phosphate dehydrogenase and 6-phosphogluconate dehydrogenase.— *Compar. Biochem. Physiol.*, 1972a, 42B.
- Robert M., Gray I. Enzymatic mechanisms during temperature acclimation of the blue crab, *Callinectes sapidus*. II. Kinetic and thermodynamic studies of glucose-6-phosphate dehydrogenase and 6-phosphogluconate dehydrogenase.— *Compar. Biochem. Physiol.*, 1972b, 42B.
- Robertson J. D. Osmotic and ionic regulation in Aquatic Invertebrates.— In: Recent Advances in Invertebrate Physiology. Oregon, Eugen, 1957.
- Robertson R. The feeding, larval dispersal and metamorphosis of *Philippia* (Gastropoda: Architectonicidae).— *Pacif. Sci.*, 1970, 24, N 1.
- Robinson G. A. Continuous plankton records: contribution towards a Plankton Atlas of the North Atlantic and the North sea.— *Bull. Marine Ecol.*, Pt X. *Navicula planamembranacea* Hendey, 1965, 6.
- Roe H. S. The vertical distribution and diurnal migrations of calanoid copepods collected of the SOND Cruise, 1965. I. The total population and general discussion.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, 1972, 52, N 2.
- Roe H. S. J. Observations on the diurnal vertical migrations of an oceanic animal community.— *Marine Biol.*, 1974, 28, N 2.
- Romanovsky V., Francis-Boeuf C., Bourcart J. La mer. Paris, 1953.
- Roper C. F. E., Young R. E. Vertical distribution of pelagic cephalopods.— *Smithsonian Contrib. Zool.*, 1975, 209.
- Rosewater J. Monoplacophora in the South Atlantic Ocean.— *Science*, 1970, 167, N 3924.
- Ross J. R. P., Goodman D. Vertical intertidal distribution of *Mytilus edulis*.— *Veliger*, 1974, 16, N 4.
- Rowe G. T. Observations on bottom currents and epibenthic populations in Hatteras Submarine Canyon.— *Deep-Sea Res.*, 1971, 18, N 6.
- Rowe G. T., Menzel D. W. Quantitative benthic samples from the deep Gulf of Mexico with some comments of the measurement of deep-sea biomass.— *Bull. Marine Sci.*, 1971, 21, N 3.
- Rudjakov J. A. (Рудяков Ю. А.) The possible causes of diel vertical migrations of planktonic animals.— *Marine Biol.*, 1970, 6, N 2.
- Russel F. S. The vertical distribution of plankton in the sea.— *Biol. Rev.*, 1927, 2, N 3.
- Russel F. S. The vertical distribution of macroplankton. VII. Observations on the behaviour of *Calanus finmarchicus*.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, 1928, 15, N 3.
- Russel F. S. The vertical distribution of marine macroplankton. XII. Some observations on the vertical distribution of *Calanus finmarchicus* in relation to light intensity.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, 1934, 19.
- Rutherford J. C. Reproduction, growth and mortality of the holothurian *Cucumaria pseudocurata*.— *Marine Biol.*, 1973, 22, N 2.
- Ryther J. H. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1956, 1, N 1.
- Ryther J. H., Hulburt E. On vertical mixing and the vertical distribution of phytoplankton.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1960, 5, N 3.
- Sakthivel M., Aravindakshan P. N. Distribution of planktonic Mollusca of the Indian Ocean.— Intern. Indian Ocean Exped., Plankton Atlas, 3, № 3, 1971.
- Samyshev E. Z., Schetinkin S. V. (Э. З. Самышев, С. В. Шетинкин). Feeding patterns of some species of Myctophidae and *Mauroliscus muelleri* caught in the sound-dispersing layers in the North-Western African area.— *Ann. Biol.*, Copenhagen, 1973, 28.
- Sanders H. L. Time, latitude and structure of marine benthic communities.— *Rev. Acad. Brasil. Ciencias*, 1965, 37.
- Sanders H. L. Marine benthic diversity: a comparative study.— *Amer. Naturalist*, 1978, 102, N 925.
- Sanders H. L. Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis.— In: Diversity and Stability in Ecological Systems.— Brookhaven Sympos. Biol., 1969, 22, N 4.
- Sanders H. L., Hessler R. R. Ecology of the deep sea benthos.— *Science*, 1969, 163, N 3864.
- Sanders H. L., Hessler R. R., Hampson H. An introduction to the study of deep sea benthic faunal assemblages along the Gay Head—Bermuda transect.— *Deep-Sea Res.*, 1965, 12, N 6.
- Sassaman C., Mangum C. P. Relationship between aerobic and anaerobic metabolism in estuarine anemones.— *Compar. Biochem. Physiol.*, 1973, 44A.
- Schallek W. The reaction of certain Crustacea to direct and to diffuse light.— *Biol. Bull.*, 1953, 84.
- Schelteema R. S. Larvae in the open sea.— *Oceanus*, 1963, 9, N 3.
- Schilter J. Über autochtone pflanzliche Organismen in der Tiefsee.— *Biol. Zbl.*, 1931, 51.
- Schlieper C. Physiologie des Brackwassers.— *Die Binnengewässer*, 22, 1958.
- Schlieper C. High pressure effects on marine invertebrates and fishes.— *Marine Biol.*, 1968, 2, N 1.
- Scholander P. E., Flagg W., Walters V., Irving L. Climatic adaptation in arctic and tropical poikilotherms.— *Physiol. Zool.*, 1953, 26.
- Schöne H. Orientation in space. Animals. General introduction.— In: Marine ecology, 2, pt 2. O. Kinne (Ed.). N. Y.—

- Toronto—London, J. Wiley and Sons, 1975.
- Schopf T. U. M. Geographic and depth distribution of the phylum Ectoprocta from 200 to 6000 m.—Proc. Amer. Philos. Soc., 1969, 113, N 6.
- Scrimger J. A., Turner R. G. The dependence of acoustic volume scattering on depth, frequency and time in the North-East Pacific ocean.—Proc. Intern. Sympos. Biol. Sound Scatt., 1971.
- Scrimger J. A., Turner R. G. Backscattering of sound from the ocean volume between Vancouver Island and Hawaii.—J., Acoust. Soc. America, 1973, 54, N 2.
- Scrimger J. A., Turner R. G., Heyd G. J. H. Backscattering of underwater sound in Saanich Inlet, British Columbia, including observation of scattering from a fish school.—J. Acoust. Soc. America, 1972, 51, N 3.
- Setchell A. W. The low of temperature connected with the distribution of the marine Algae.—Annual Mag. Gard., 1915, 7.
- Sette O. E. Consideration of midocean fish production as a relation to oceanic circulatory system.—J. Marine Res., 1955, 14, N 4.
- Shibata K., Flores E. F. C. Echo-traces typical of squid in waters surrounding Japan.—FAO Fish. Circular, 1972, 142.
- Shimomura O., Johnson F., Saiga Y. Purification and properties of *Cypridina* luciferase.—J. Cellular and Compar. Physiol., 1961, 58, N 2.
- Shimomura T. Geographical distribution of larval fishes, decapoda, arthropoda and various eggs in the Japan Sea (in August, 1955).—Bull. Japan Sea Regional Fish. Res. Lab., 1957, N 6.
- Silas E. G. Cephalopoda of the west coast of India collected during the cruises of the R/V «Varuna», with a catalogue of the species known from the Indian Ocean.—Proc. Sympos. Mollusca, 1, 1968.
- Silva P. M. D. M., de. Experiments on choice of substrata by *Spirorblis* larvae (Serpulidae).—J. Exptl. Biol., 1962, 39.
- Silverthorn S. U. Hormonal involvement in thermal acclimation in the fiddler crab *Uca pugnator* (Bosc.). I. Effect of eyestalk extracts on whole animal respiration.—Compar. Biochem. Physiol., 1975a, 50A.
- Silverthorn S. U. Hormonal involvement in thermal acclimation in the fiddler crab *Uca pugnator* (Bosc.). II. Effects of extracts on tissue respiration.—Compar. Biochem. Physiol., 1975b, 50A.
- Simpson G. G. Fossil penguin.—Bull. Amer. Museum Natur. History, 1946, 87, N 1.
- Skud B. E. Responses of marine organisms during the solar eclipse of July 1963.—Fishery Bull., 1968, 66, N 2.
- Smayda T. J. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. III.—Bull. Inter-American Tropical Tuna Commiss., 1966, 14, N 5.
- Smith K. L. Jr., Teal J. M. Temperature and pressure effects on respiration of thecosomatous pteropods.—Deep-Sea Res., 1973, 20, N 9.
- Sokolova M. N. (Соколова М. Н.). On the distribution of deep water fauna with relation to their feeding-habits.—Deep-Sea Res., 1959, 6, N 1.
- Sokolova M. N. (Соколова М. Н.). Trophic structure of deep-sea macrobenthos.—Marine Biol., 1972, 16, N 1.
- Sorokin Ju. I. (Сорокин Ю. И.). Data on biological productivity of the Western Pacific ocean.—Marine Biol., 1973, 20, N 3.
- Sorokin Yu. I., Kadota H. (Ed.). Techniques for the assessment of microbial production and decomposition in freshwaters.—International Biol. Program. Manual N 23, Oxford, Edinburgh, 1972.
- Sournia A. Annual cycle of phytoplankton and of primary production in the tropical seas.—Marine Biology, 1969, 3, N 4.
- Southern R., Gardiner A. C. A preliminary account of some observations on the diurnal migration of the Crustacea of the plankton of Lough Derg.—Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrographie, 1926, 15.
- Southern R., Gardiner A. C. Reports from the Limnological Laboratory in Lough Derg.—Proc. Roy. Irish Acad., 1932, 13, N 40.
- Southward E. C., Southward A. J. The distribution of Pogonophora in the Atlantic Ocean.—Sympos. Zool. Soc. London, 19, 1967.
- Spencer R. Chitinoclastic activity in the luminous bacteria.—Nature, 1961, 190, N 4779.
- Stančyk S. E. Life history patterns of three estuarine brittlestars (Ophiuroidea) at Cedar Key, Florida.—Ph. J. Thesis, Univ. Florida, Gainesville, Fla, USA, 1974.
- Steemann Nielsen E. Inactivation of the photochemical mechanism in photosynthesis as a means to protect cells against too high light intensities.—Physiol. Plantarum, 1962, 15.
- Steemann Nielsen E., Jensen A. Primary oceanic production of organic matter in the oceans.—Galathea Rept., 1957, 1.
- Steemann Nielsen E., Jorgensen E. G. The adaptation of plankton algae. III.—Physiol. Plantarum, 1968, 21, N 3.
- Steuer A. Zur planmassigen Erforschung der geographischen Verbreitung des Haliplanktons, besonders der Copepoden.—Zoogeographica, 1933, 1, N 3.
- Stimpson J. The role of the territory in the ecology of the intertidal limpet *Lottia gigantea* (Gray).—Ecology, 1973, 54, N 5.
- Stommel H., Fedorov K. H. Small scale structure in temperature and salinity near Timor and Mindanao.—Tellus, 1967, 19, N 2.
- Storer R. W. Evolution in the diving birds.—Proc. XII Intern. Ornithol. Congr. 2, 1960.
- Strickland J. D. H. A comparison of pro-

- files of nutrient and chlorophyll concentrations taken from discrete depths and by continuous recording.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1968, 13, N 2.
- Strickler J. R. Über das Schwimmverhalten von Cyclopoiden bei Verminderungen der Bestrahlungsstärke.— *Schweiz. Zeitschr. Hydrobiol.*, 1969, 31, N 2.
- Stride A. H., Tucker M. J. Internal waves and waves of sand.— *Nature*, 1960, 189, N 4754.
- Suda A. Development of fisheries for non-conventional species.— *J. Fish. Res. Board Canada*, 1973a, 30, N 12.
- Suda A. Tuna fisheries and their resources in the Indian ocean.— In: *The Biology of the Indian ocean*. E. Zeitschel (Ed.). 1973b.
- Suda A., Koto T., Kume S. An outline of the tuna longline grounds in the Indo-Pacific (preliminary report).— *FAO Fish. Rept.*, 1963, 3, N 6.
- Sutherland J. P. Dynamics of high and low populations of the limpet, *Acmaea scabra* (Gould.).— *Ecol. Monogr.*, 1970, 40, N 2.
- Suzuki T., Tashiro M., Yamagishi Y. Studies on the swimming layer of squid *Todarodes pacificus* Steenstrup as observed by a fishfinder in the offshore region of the northern part of the Japan Sea.— *Bull. Fac. Fisch., Hokkaido Univ.*, 1974, 5, N 3.
- Sverdrup H. U. The place of physical oceanography in oceanographic research.— *J. Mar. Res.*, 14, № 4.
- Sverdrup H. U., Johnson M. W., Fleming R. H. The Oceans, their Physics, Chemistry and General Biology. N. Y., Prentice-Hall, 1942.
- Taga N. Some ecological aspects of marine bacteria in the Kuroshio Current.— In: *Proc. US-Japan Seminar on Marine Microbiol.* H. Kadota, N. Taga (Eds.) Kyoto, 1968.
- Takahashi M., Ichimura S. Glucose uptake in ocean profiles with special reference to temperature.— *Marine Biol.*, 1971, 11, N 3.
- Tawada K., Osawa F. Responses of *Paramecium* to temperature change.— *J. Protozool.*, 1972, 19.
- Taylor F. H. The relationship of midwater trawl catches to sound scattering layers off the coast of Northern British Columbia.— *J. Fish. Res. Board Canada*, 1968, 25, N 3.
- Taylor G. I. Analysis of swimming of microscopic organisms.— *Proc. Roy. Soc. London*, 1961, A, 209.
- Taylor G. I. Analysis of the swimming of long narrow animals.— *Proc. Roy. Soc. London*, 1952, A, 214.
- Teal J. M. Pressure effects on the respiration of vertically migrating decapod crustacea.— *Amer. Zoologist*, 1971, 11, N 3.
- Teal J. M., Carey F. G. Effects of pressure and temperature on the respiration of euphausiids.— *Deep-Sea Res.*, 1967, 14, N 6.
- Tendall O. A monograph of the Xenophyophora.— *Galathea Rept.*, 1972, 12.
- The Sea. Ideas and observations on progress in the study of the seas. M. N. Hill (Gen. Ed.). 1 — 1962; 2, 3 — 1963; 4 — 1970; 5 — 1974. N. Y.— L., Wiley Interscience.
- Thiel H. Die Bedeutung der Meiofauna in küstenfernen benthischen Lebensgemeinschaften verschiedener geographischer Regionen, — *Verhandlungsber. Dtsch. Zool. Gesellsch.* 1972, 65. Jahresversamm.
- Thomas W. H. Effect of the temperature and illumination on cell division rates of three species of tropical oceanic phytoplankton.— *J. Phycolog.*, 1966, 2.
- Thomas W. H. On nitrogen deficiency in tropical pacific oceanic phytoplankton: photosynthetic parameters in poore and rich water.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1970a, 15, N 3.
- Thomas W. H. Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increases in natural tropical pacific phytoplankton populations.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1970b, 15, N 3.
- Thomas W. H., Dodson A. N. Effects of phosphate concentration on cell division rates and yield of a tropical oceanic diatom.— *Biol. Bull.*, 1968, 134, N 1.
- Thomas W. H., Dodson A. N. On nitrogen deficiency in tropical Pacific oceanic phytoplankton. II. Photosynthetic and cellular characteristics of a chemostat-grown diatom.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1972, 17, N 4.
- Thorpe W. H. The evolutionary significance of habitat selection.— *J. Animal Ecol.*, 1945, 14, N 2.
- Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates.— *Biol. Rev.*, 1950, 25.
- Thorson G. Botton communities (sublittoral or shallow shelf).— *Mem. Geol. Soc. America*, 1957, 67.
- Thorson G. Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents.— In: *Oceanography*. M. Sears (Ed.).— *Amer. Assoc. Advances Sci.* Washington, 1961.
- Thorson G. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates.— *Ophelia*, 1964, 1, N 1.
- Thorson G. The distribution of benthic marine Mollusca along the N. E. Atlantic shelf from Gibraltar to Murmansk.— *Proc. 1st Europ. Malac. Congr.*, 1965.
- Tokioka T. Observation on the taxonomy and distribution of Chaetognatha of the North Pacific.— *Publs. Seto Marine Biol. Lab.*, 1959, 7, N 3.
- Tont S. A., Wick G. L. Response of a deep-scattering layer to the 1972 total solar eclipse.— *Deep-Sea Res.*, 1973, 20, N 8.
- Tranter D. J. Seasonal studies of a pelagic ecosystem. (Meridian 110° E).— In:

- The Biology of the Indian ocean. E. Zeitschel (Ed.), 1973.
- Trueman E. R., Packard A. Motor performance of some cephalopods.— J. Exptl Biol., 1968, 49, N 3.
- Tsuji F. G., Sowinsky R. Purification and molecular weight of *Cypridina* luciferase.— J. Cellular and Compar. Physiol., 1961, 58, N 2.
- Tucker G. H. Relation of fishes and other organisms to the scattering of underwater sound.— J. Marine Res., 1951, 10, N 2.
- Tveite S. Zooplankton and the discontinuity layer in relation of echo traces in the Oslo-fjord.— Fiskeridirekt. Ser., 1969, Ser. Havundersok., 15, N 2.
- Vaillant L. Nouvelles études sur les zones littorales.— Ann. sci. natur., 1891, ser. 7, Zoologie, 12.
- Valdez V. Internal waves in an echo sounder record.— Deep-Sea Res., 1970, 7, N 2.
- Valentine J. W. Plate tectonics and shallow marine diversity and endemism, an actualistic model.— Syst. Zool., 1971, 20, N 3.
- Vernberg F. J., Vernberg W. B. Metabolic adaptation of animals from different latitudes.— Helgoländ. wiss. Meeresuntersuchungen, 1964, 9.
- Vernberg W. B., Vernberg F. J. Environmental Physiology of Marine Animals. Berlin — Heidelberg — N. Y., Springer-Verl., 1972.
- Vervoort W. Bathyal and abyssal hydroids.— Galathea Rept., 1966, 8.
- Verwey J. The role of some external factors in the vertical migration of marine animals.— Netherl. J. Sea Res., 1966, 3, N 2.
- Vinogradov M. E. (Виноградов М. Е.). Vertical stratification of zooplankton in the Kurile-Kamchatka trench.— In: Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean. Tokyo, 1972.
- Vinogradov M. E., Gitelson I. I., Sorokin J. I. (Виноградов М. Е., Гительзон И. И., Сорокин Ю. И.). The vertical structure of a pelagial community in the tropical ocean.— Marine Biol., 1970, 6, N 3.
- Vinogradova N. G. (Виноградова Н. Г.). The zoogeographical distribution of the deep-water bottom fauna in the abyssal zone of the ocean.— Deep-Sea Res., 1959, 5, N 3.
- Vives F. Distribution y migracion vertical de los copepodos planctonicos (Calanoida) del S. O. de Portugal.— Invest. Pesq., 1970, 34, N 2.
- Voss G. L. The pelagic midwater fauna of the Eastern Tropical Atlantic with special reference to the Gulf of Guinea.— Proc. Symp. Oceanogr. Trop. Atlantic, 1969.
- Vucetič T. Vertical distribution of zooplankton in the bay Veliko jezero on the Island of Mljet.— Acta Adriatica, 1961, 6, N 9.
- Waldbogel T. Lutzelsee und das Lautikerreid, ein Beitrag zur Landeskunde.— Zschr. naturf. Gesellschaft. Zürich. 1900.
- Ward D. V. Locomotory function of the squid mantle.— J. Zool. 1972, 167, pt 4.
- Watanabe T. Ecological distribution of rhynchoteuthion larva of common squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup, in the south-western waters off Japan during the winters, 1959—1962.— Bull. Tokai Reg. Res. Lab., 1965, 43.
- Webb P. W. The swimming energetics of trout. I. Thrust and power output at cruising speeds.— J. Exptl. Biol., 1971, 55.
- Webb P. W. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion.— Bull. Fish. Res. Board Canada, 1975, 190.
- Weihs D. Mechanically efficient swimming techniques for fish with negative buoyancy.— J. Marine Res., 1973, 31, N 3.
- Weston D. E. Observations on a scattering layer at the thermocline.— Deep-Sea Res., 1958, 5, N 1.
- Wheeler E. H. Atlantic deep-sea Copepoda.— Smithsonian Contrib. Zool., 1970, 55.
- Wieser W. Problems of species formation in the benthic microfauna of the deep-sea.— In: Perspectives in Marine Biology. Los-Angeles, Univ. California Press, 1960.
- Williams P. I. Heterotrophic utilisation of dissolved organic compounds in the sea. I. Size distribution of population.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1970, 50, N 4.
- Williams P. I., Askew C.-A., A method of measuring the mineralisation by micro-organisms of organic compounds in sea water.— Deep-Sea Res., 1968, 15, N 3.
- Wilson D. F. Diel migration of sound scatterers into and out of the Cariaco Trench anoxic water.— J. Marine Res., 1972, 30, N 2.
- Wilson D. P. The influence of the substratum on the metamorphosis of *Notomastus* larvae.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1937, 22, N 1.
- Wilson D. P. The role of micro-organisms in the settlement of *Ophelia bicornis* Savigny.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1955, 34, N 3.
- Wilson D. P. *Sabellaria* colonies at Duckpool, North Cornwall, 1961—1970.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1971, 51, N 3.
- Wilson D. P., *Sabellaria* colonies at Duckpool, North Cornwall, 1971—1972, with a note for May 1973.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1974, 54, N 2.
- Wisely B. Observations on the settling behaviour of larvae of the tube-worm *Spirorbis borealis* Daudin (Polychaeta).— Austral. J. Marine Freshwater Res., 1960, 11, N 1.
- Wolff T. La faune hadale ou faune des profondeurs superieures à 6000—7000 m.— Terre et vie; 1969; 106, N 2/3.
- Wolff T. The hadal community, an introduction.— Deep-Sea Res., 1970, 6, N 2.
- Wolff T. The systematics and biology of bathyal and abyssal Isopoda Asellota.— Galathea Rept., 1962, 6.

- Wolff T. Life in the oceans six miles down.— New Scientist, 1964, 24, N 414.
- Wolff T. The concept of the hadal or ultraabyssal fauna.— Deep-Sea Res., 1970, 17, N 6.
- Wood E. Y. F. Marine Microbial Ecology. London — N. Y., Chapman, Hall, 1965.
- Worthington E. B. Vertical movement of freshwater macroplankton.— Intern.Rev. ges. Hydrobiol. Hydrographie, 1931, 25, N 5/6.
- Yentsch C. S., Lee R. W. A study of photosynthetic light reactions and a new interpretation of sun and shade phytoplankton.— J. Marine Res., 1966, 24, N 3.
- Young D. K., Rhoads D. C. Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts. II. Reworking by *Molpadia oolidica* (Holothuroidea).— Marine Biol., 1971, 11, N 2.
- Young R. E., *Leachia pacifica* (Cephalopoda, Teuthoidea); spawning habitat and function of the brachial photophores.— Pacif. Sci., 1975, 29, N 1.
- Zenkevitch L. A. (Зенкевич Л. А.). Certain zoological problems connected with the study of the abyssal and ultra-abyssal zones in the ocean.— Proc. XV Intern. Congr. Zool. Sect. 3, London, 1959.
- Zenkevitch L. A., Birstein J. A. (Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А.). Studies of the deep-water fauna and related problems.— Deep-Sea Res., 1956, 4, N 1.
- Zenkevitch L. A., Birstein J. A. (Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А.). On the problem of the antiquity of the deep-sea fauna.— Deep-Sea Res., 1960, 7, N 1.
- Zernova V. V. (Зернова В. В.). Phytoplankton of the Southern ocean.— In: Antarctic Ecology. M. W. Holdgate (Ed.), 1, 1970.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абиссаль 37, 39, 89, 91—93, 95—97, 178, 184—196, 198—200, 202, 204, 206—211, 213, 215, 216, 263, 268, 275, 277, 279—290, 292—298, 336
— верхняя 180, 181, 184, 188—190, 192, 193, 282, 291
— нижняя 180, 181, 190, 192, 193, 200, 282, 291, 295
— — активная 181, 190
— — спокойная 181, 190
— прибрежная 77, 93, 94, 286
— средняя 190, 193
Абиссопелагаль 146, 148—151, 162, 165, 198
Адаптация 9—11, 21, 29, 31, 33, 37, 39, 40, 54, 82, 107, 114, 116, 124, 158, 177, 235, 317
— анатомическая 35
— генотипическая 34
— поведенческая 35
— световая 12, 13
— — и фотосинтез 12
— фенотипическая 34
— физиологическая 35
Адениннуклеотид 327
Аденозинтрифосфат (АТФ) 38, 125, 327
Азот 13, 15, 18
— аммонийный (см. Минеральное питание)
— внутриклеточный 17
— органический 13, 14
Азота соединения неорганические (см. Минеральное питание)
— — органические (см. Азот органический)
Азотное голодание 17
Аквакультура 182
Акклиматизация 22
Акклимация 21—25, 34, 35
Активность биохимическая 124, 126, 127, 132
— двигательная 19, 21, 24, 152, 156—158
— — и температура 20, 23
— фотосинтетическая (см. Фотосинтетическая...)
Актин 37
Алкалин-фосфатаза 15
Амбулакральные ножки 54
Амфиокислоты 13, 29, 39
Антигены 320
Анус (см. Отверстие анальное)
Апвеллинг (см. Подъем вод)
Аргинин 328
Ареал 25, 26, 56, 65, 113, 212, 213, 219, 221—226, 230, 236, 238, 241, 244, 245, 247, 249—253, 255, 257, 259, 260, 262—266—273, 281—286, 288, 293, 295, 297, 298, 314
Ареал амфибореальный 273
— амфиокеанический 273, 296
— антарктический 239
— антарктическо-нотальный 253
— аркто-бореальный 237
— биполярный 253, 259, 275, 296, 297
— бицентральный (антиэкваториальный) 241
— восточно-тропический 247, 253
— дальне-неритический 236, 247, 253, 255
— космополитический 282, 283
— нотальный 240
— океанический 243, 253
— панокеанический 253
— переходный 242, 246, 255
— периферический 243, 255
— северо-бореальный 239
— тропический 238, 246, 247
— центральный 242, 243
— циркумглобальный 260
— циркумокеанический 281
— циркумполярный 235, 273
— циркумтропический 223, 233
— циркумэкваториальный 238
— широко-антарктический 237
— широко-бореальный 237
— широко-дальне-неритический 243
— широко-тропический 237, 238, 247, 253
— экваториально-центральный 238, 239, 247
— экваториальный 240, 247, 253
— южно-бореальный 240
Ареала основа (см. Основа)
— структура (см. Структура)
— тип (см. Тип)
Ароморфоз 318
Архибенталь 181, 183, 184, 193, 282
Асимметрия биогеографических регионов 249
— вертикального распределения 154
Ассоциация макрофитов 83, 85
Атмосфера и океан 5
АТФ (см. Аденозинтрифосфат)
Бактерии гетеротрофные 125, 129
— светящиеся 319, 320, 323, 325, 326, 331
— сульфатредуцирующие 127
— тионовые 127
Бактериопланктон и гидродинамика 130, 131
— — градиент плотности 130
— — зоопланктон 124, 130, 131
— — кислород 130
— — температура 128—130
— — фитопланктон 129, 130
Батталь 97, 178, 180, 182—184, 186, 188, 189, 191, 194, 199, 202, 204, 208, 209, 213,

- 215, 216, 263, 268, 278, 280, 282, 292, 315, 316
- Батпаль верхняя 94, 185
- нижняя 190, 279
- Батипелагиаль 145, 148—150, 162—166, 169—171, 198, 253
- Белки 14, 22, 25, 35, 36, 39, 185, 332
- Бенталь 180, 181, 269, 270, 272, 279—281
- Бентос и планктон (см. Донная фауна и планктон)
- Биогенные элементы (см. Минеральное питание)
- Биогеография динамическая 219, 236
- Биогеоценоз 65, 66, 116, 133
- арктический 65
- высоко-антарктический 65
- ледово-неритический 68
- наземный 65
- нотальный 65
- океанический 65, 66, 116
- пелагический 106
- прибрежный 106
- субантарктический 68
- субарктический 65, 68
- тропический восточно-тихоокеанский 65, 68
- умеренных широт 66, 68
- центральный северный 65, 68
- — южный 65, 68
- экваториальный 65, 68
- Биологическая структура океана 6, 7, 115, 178, 181, 183, 198, 273, 296, 298
- Биология океана 5
- БиOLUMИНЕСЦЕНЦИЯ 125, 318, 320, 321, 325—328, 331—338, 340
- бактериальная 324, 339
- внеклеточная 323—325
- внутриклеточная 323—325
- возбужденная 335
- и градиент плотности 339
- — кислород 339
- — минеральное питание 339
- — температура 339
- спонтанная 335
- фитопланктона 339
- Биомасса зоопланктона и промысел тунцов 76
- Биосфера 8, 35
- Биота 273
- Биотоп 65, 117, 120—124, 132, 143, 219, 221, 224, 253, 262, 263, 267—269
- фитоценоз 117, 124
- Биотопы гомологичные 221
- Биофизические поля 299
- Биоценоз (см. Сообщество)
- Бонитировка океана 7, 8
- Вакуоль сократительная 33
- Ванны литоральные 79
- Вегетационный период 61, 62, 68, 82, 85, 124
- Ветры муссонные 64
- Видообразование 213, 216
- Виды абиссальные 186, 188, 190, 191, 195, 196, 211, 215, 216, 282—287, 290, 292, 293
- абиссопелагические 39, 167
- автотрофные 65, 133
- автохтонные 271
- аллохтонные 271
- амфибионтные 182
- Виды амфиоцифические 296
- антарктические 76, 112, 114, 211, 216, 233, 247, 250
- антарктическо-нотальные 247, 255
- арктические 216, 235, 292
- аркто-бореальные (арктическо-бореальные) 99, 226, 247, 292
- аэробные 319
- батимальные 189, 190, 196, 282, 285, 296, 315
- батипелагические 69, 74, 160, 162, 163, 166, 167, 171, 172, 191, 211, 253—256
- биполярные 244, 260, 296, 297
- бореально-арктические (см. Виды аркто-бореальные)
- бореальные 99, 247, 250, 255
- викарирующие 84
- восточно-тихоокеанские 245
- восточно-тропические 245, 247
- восточно-экваториальные 252
- вторично-глубоководные 191, 198, 207, 210—212, 218, 292
- высоко-антарктические 235
- гетеротрофные 55, 65, 125, 127, 131, 132, 135, 136
- гипергалинные 27
- гиперосмотические 34
- гипоосмотические 34
- глубоководные 37, 39, 71, 72, 92, 133, 136, 145, 160, 162, 163, 166, 167, 169, 170, 179, 185, 187, 189, 195—197, 207, 209—213, 283, 285—287, 291, 292, 295—297, 324, 336
- голопланктонные 99
- голоэпипелагические 172
- гомойоосмотические 28
- грунтоядные (грунтоеды) 190, 193
- дальне-неритические 113, 114, 223, 243—250, 252, 255,
- детритоядные (детритоеды, детритофаги) 53, 99, 137, 139, 145, 181, 184, 192
- донные 53, 189, 190, 196, 199, 209, 213, 269—271
- западно-тропические 245
- западно-экваториально-бицентральные 238, 245
- западно-экваториальные 238
- индикаторные 230, 233
- индоокеанские 233
- интерзональные 133—135, 137, 141—143, 145, 165—167, 169, 170, 173, 315, 317
- космополитические 282, 285—287, 291
- ледово-неритические 235
- литоральные 174, 175, 177, 265, 268, 269
- мезопелагические 69—71, 74, 76, 77, 134, 142, 162, 163, 165—169, 171—173, 237, 239, 240, 242, 250, 252, 253, 255, 257, 300, 302, 304, 305, 311, 312, 314, 315, 317, 318
- мигрирующие 25, 69, 70, 132, 139, 141, 153, 157, 158, 165, 170—173, 306, 308, 312, 313
- морские 28, 263
- нектобентосные 288
- немигрирующие 76, 141, 152, 153, 157, 158, 165, 170, 171,
- неритические 15, 73, 99, 113, 114, 226, 235

- нерито-океанические 73, 172, 255, 259, 260
- никтоэпипелагические 163, 164, 166, 170, 172, 173
- нотально-антарктические (см. Виды антарктическо-нотальные)
- нотальные 259
- океанические 15, 37, 108, 113, 114, 171, 223, 226, 236, 237, 239, 240, 242, 243, 245, 263
- околотоводные 108
- панталасные (см. Виды нерито-океанические)
- пелагические 72, 115, 134, 147, 151, 160, 162—164, 166, 169, 170, 209, 219, 221—223, 225, 297, 315
- пелагобентосные 288
- первично-глубоководные (древне-глубоководные) 198, 207, 210, 211—216, 218
- переходной зоны 224, 244, 245
- периферические 225, 241, 248—250, 260
- — экваториальные 241
- плотоядные (хищники) 53, 69, 76, 99, 106, 140—146, 151, 169, 172, 173, 176, 177, 181, 190, 193, 208, 264, 266, 315
- пойкилоосмотические (осмоконформеры) 28, 29, 33, 34
- пойкилотермные 18, 21, 25
- пресноводные 28, 30, 31, 33, 320
- прибрежные 108
- придонные 39, 146
- промысловые 8
- проходные 35
- реликтовые 207, 212
- сапрофитные 319, 320, 325
- светящиеся 318—324, 326
- северо-атлантические 292
- северо-центральные 245
- Виды сестоноядные (сестонофаги, сестоноеды) 53, 57, 99, 175, 181, 184, 190, 913
- солоноватоводные 28, 30
- специализированные 215
- стенобатные 187, 188, 196, 200, 202, 213, 283—285, 292
- стенобионтные 224
- стеногалинные 28
- стенорапические 28, 29
- сублиторальные 81, 181, 183
- субполярные 249
- субтропические 111, 112, 257, 260
- супралиторальные 79
- тепловодные 85, 236
- теплолюбивые 319
- тропические 111, 134, 225, 226, 230, 233, 236, 245, 247—253, 257, 260
- ультраабиссальные 195, 211, 216, 288, 291
- ультрагалинные 27, 31
- умеренно-холодноводные 236, 253
- холодолюбивые 235
- центральные 225, 233, 241, 247, 249, 252, 260
- шельфовые 268
- широко-тропические 236, 247
- широко-эврибатные (см. Виды эврибатные)
- Виды широко-экваториальные 238, 249, 252
- эврибатные 166, 172, 183, 187, 188, 194—196, 200, 206, 207, 211, 217, 283, 284—286, 291, 296
- эврибионтные 174, 175, 224, 244
- эвригалинные 28, 29, 32, 34, 35
- эврирапические 28
- эвритермные 206
- экваториально-западно-центральные 238, 250
- экваториально-северо-центральные 238, 250
- экваториально-центральные (см. Виды широко-экваториальные)
- экваториальные 233, 238, 241, 245, 247—250, 259, 260
- эпипелагические (приповерхностные) 71
- 73, 76, 134, 162, 166, 172, 173, 237, 239, 240, 242, 253, 255, 260, 262, 300, 310
- южно-бореальные 99, 244, 259
- Витамин В₁₂ 131
- Вителлярия 267
- Вихри синоптические (см. Синоптические)
- Водные массы 219—221, 225, 235, 236, 247, 269—271, 279, 281, 295, 314
- — антарктические 236
- — вторичные 223, 236, 238, 244
- — первичные 223
- — субарктические 236
- — центральные 225, 238, 241
- — экваториальные 238
- Водоросли и интенсивность света 11
- — продолжительность освещения 11
- — свет 9, 11, 12
- — и температура 9, 11
- Воды антарктические 70, 77, 128, 131, 173, 260
- арктические 64, 77, 110, 115, 260
- береговые 97, 98
- бореальные 75, 77, 169, 173, 257, 260
- восточно-экваториальные 221
- высоких широт 58, 60—62, 64
- глубинные 13, 64, 127; 131, 133, 135—137, 141, 149, 160, 165, 206, 207, 211, 220, 221, 224, 255, 269, 281, 297, 320
- дихотермальные 244
- мезогалинные 27
- мезотрофные 127
- миксогалинные 35
- морские 27, 28, 30, 336
- нотальные 75, 77, 173, 257, 259
- океанические 28, 113—116
- олигогалинные 27
- олиготрофные 61, 69, 70, 76, 126—128, 140, 141, 168—171, 311, 315
- пересолоенные (гипергалинные) 27, 28
- поверхностные 130, 280
- подповерхностные 94, 224, 312, 314
- пресные 28, 31, 33, 107
- прибрежные 71, 83, 98, 113—115, 255
- придонные 133, 191—193, 293, 295, 297
- приполярные 81
- продуктивные (эвтрофные) 15, 60—62, 69—71, 167, 168, 271, 315
- промежуточные 94, 128, 130, 131, 135, 137, 143, 145, 220, 221, 236, 280, 314
- солоноватые 27

- Воды субарктические 70, 71, 77, 224, 270, 314
 — субполярные 134, 172, 220, 244, 270
 — субтропические 64, 105, 106, 112, 115, 116, 241, 257
 — тропические 12, 69, 105, 106, 111, 112, 115, 127, 140, 166—168, 170, 220, 224, 230
 — ультрагалинные 31
 — умеренных широт северные 58, 60—62, 64, 81, 83, 105, 106, 111, 115, 127, 128, 134, 260
 — — южные 58, 60—62, 64, 83, 105, 106, 111, 115, 127, 128, 134
 — центральные северные 58, 69—71, 74, 76, 77, 134, 168—171, 221, 230, 238, 241, 244, 247
 — — южные 69—71, 74, 76, 77, 134, 168—171, 221, 230, 238, 241, 244, 247
 — шельфа 62, 264
 — шельфовые внешние 98
 — эвгалинные 35
 — эвтрофные (см. Воды продуктивные)
 — экваториальные 64, 70, 71, 167, 170, 236, 238, 271, 300
 — южно-бореальные 259
 Возбудимость 31
 Воздействие антропогенное 8
 Волна метакрональная (см. Метакрональная)
 — туловищная 48, 49, 52
 Волны акустические 6
 — ветровые 6
 — внутренние 6, 155, 159
 — гравитационные 6
 — приливные 6
 — Россби 6
 — цунами 6
 Воронка головоногих моллюсков 44
 Выделительные протоки 32
 Выросты пилорические 325
- Галистаурин 332
 Галоклин (скачок солености) 309
 Гамета 33
 Гемоглобин 334
 Гемолимфа 28, 29, 32
 Географический элемент (см. также Тип ареала)
 — — фауны 223, 236, 244, 245, 247, 251, 253, 255, 259, 272, 273, 280
 — — флоры 226, 272
 Геодинамика 6
 Геология океана 5, 6
 Геотаксис 156
 Геофизика океана 5, 6
 Геофизическое поле 6
 Геохимия 6
 Гидродинамика и бактериопланктон 130, 131
 — — донная фауна 93
 — — макрофиты 78
 — океана 6
 Гидрологический режим и личинки 98
 Гидрооптика 318
 Гидросфера 36
 Гидрофизика океана 5
 Гипонейстон 96, 97, 162, 266
 Гладиус кальмаров 303
- Гликоген 22
 Гликолиз 22
 Глубина критическая 134
 Голозоопланктон 105
 Гомотермия вод 134
 Горизонт переходный 180, 183, 189, 195
 — сцидафильный 81, 82, 85
 — фотофильный 81, 85
 Градиент гидрологический 219
 — давления 39
 — осмотический 30, 31
 — плотности 120, 121, 127, 131, 132, 135, 137, 139, 220, 309
 — — и бактериопланктон 130
 — — — биолюминесценция 339
 — — — фитопланктон 121
 — температуры 23, 24, 140, 149, 167, 172, 220, 224, 312
 Гребная пластинка 40
 Гребной элемент 40, 42, 43, 52
 Грунт алевроитово-глинистый 55, 56, 192, 199
 — алевроитовый крупный 56, 192
 — — мелкий 56, 192
 — вулканокластический 56
 — глинистый 55—57, 192, 199
 — гравийно-галечный 53, 56
 — илистый 265
 — и макрофиты 78
 — каменистый 53, 86
 — карбонатно-фораминиферовый 56
 — красная глина 89, 192
 — крупно-песчаный 53, 56, 192
 — мелко-песчаный 53, 56
 — пелитовый 53, 56
 — песчано-илистый 85
 — песчаный 56, 86
 — ракушечно-песчаный 85
 — скалистый 53
 — терригенный 56
 Грунтоеды (см. Виды грунтоядные)
- Давление и животные 35
 — осмотическое 28—33
 Двигательная активность 19
 — — и температура 20, 23
 Движение волновое 6
 — волнообразное 40, 42, 43, 46—53
 — гребное 40, 42, 43, 45, 52
 — плавательное 40
 — реактивное 40, 43—45, 52
 Движения эффективность кинематическая (см. Кинематическая)
 Девон 208, 209
 Дегидрогеназа 330
 Денатурация белка 37
 Депрессия внутрительфовая 190
 Детрит органический 93
 Детритофаги (см. Виды детритоядные)
 Джиггер 69
 Диагенез осадков 6
 Дивергенция 64, 74, 75, 130
 — антарктическая 62, 64, 115
 — видов 217
 — экваториальная 64, 74, 76, 77, 112, 128, 130
 Динамическая эффективность плавания 53
 Дисперсия вертикального распределения 154

- Диффузия примесей 6
 Дно ложное (см. Ложное дно)
 Дночерпатель 204
 — «Океан-50» 88, 89
 — Петерсена 89
 Дождь трупов 64
 Долина рифтовая 191
 Доминирование 146, 148, 150, 202
 Донная фауна 94, 181, 185, 189, 194, 214
 — — и гидродинамика 93
 — — — кислород 94
 — — — осадки 93
 — — — планктон 93, 94, 204
 — — — рельеф дна 93, 295
 — — — температура 94, 270
 Дуга рефлекторная 24
 Дыхание анаэробное 174

 Жабры 30—32
 Жгуты 46
 Железа газовая 302
 — кожная 325
 — носовая 32
 — световая 322, 324
 — челюстная 323
 Железо внутриклеточное 17
 Желоба глубоководные 56, 71, 88, 89, 91, 92, 96, 137, 138, 142, 144, 146, 149—151, 178, 179, 186, 190, 193, 198—200, 202, 203—206, 208, 210, 213, 215—218, 286, 288
 Желудок 30
 «Живая сеть» 140
 Живорождение 97
 Животные и давление 35
 — — ионный состав среды 26, 35
 — — органическое вещество грунта 55—57
 — — соленость 26—28, 33—35
 — — температура 18, 19, 23, 25, 26
 Жидкости полостные 32
 Жидкость целомическая (см. Целомическая)
 Жизненные формы 143, 148, 219
 Жиры (липиды) 14, 22, 25

 Загрязнение 6, 8, 19, 35, 86, 97
 Закон постоянства количества энергии 12
 Заражение сероводородное 94, 312
 Звукорассеивающий слой (см. Слой звуко-рассеивающий)
 Зигота 33
 Зона абиссальная (см. Абиссаль)
 — антарктическая (см. также Область, Подобласть, Пояс, Провинция, Район) 82, 108
 — арктическая (см. также Область, Под-область, Пояс, Провинция, Район) 82, 108, 260
 — батимальная (см. Батималь)
 — батипелагическая (см. Батипелагаль)
 — бореальная (см. также Область, Пояс, Район) 82, 108, 111, 112, 233, 247, 250
 — брызг (см. Супралитораль)
 — взаимодействия Оясио и Куроиси 60, 73
 — высоко-антарктическая (см. также Рай-он) 234, 260
 — гипергалинная 27
 — денудации 183
 Зона дивергенции (см. Дивергенция)
 — заплеска (см. Супралитораль)
 — конвергенции (см. Конвергенция)
 — красных глин 181, 190
 — ледово-неритическая 233, 234
 — лимнетическая (пресноводная) 27
 — литоральная (см. Литораль)
 — мезопелагическая (см. Мезопелагаль)
 — мезотрофная (см. Район)
 — миксогалинная 27
 — миксомезогалинная 27
 — миксоолигогалинная 27
 — миксополигалинная 27
 — миксоэвгалинная 27
 — нерито-океаническая 77
 — нижне-антарктическая (низко-антарк-тическая) (см. также Подобласть, Рай-он) 234, 260
 — нотальная (см. также Область, Район) 82, 108, 110, 112, 251, 259, 260
 — океаническая 77, 233, 234, 255
 — олиготрофная (см. Район)
 — осушная (см. Литораль)
 — переходная (см. также Горизонт, Рай-он) 149, 184, 188, 223, 224, 238, 245, 247—251, 253, 260
 — периферическая 249, 250, 281
 — полярная (см. Зона арктическая)
 — потребляющая (глубинная) 132, 133, 149—151, 159
 — прибрежная (см. также Район) 56, 58, 78, 80, 83, 87, 93—95, 97, 98, 108, 113, 114, 233, 236
 — приливо-отливная (см. Литораль)
 — продуктивная (см. Район)
 — продуцирующая (приповерхностная) (см. Эпипелагаль)
 — северо-бореальная (см. также Район) 260
 — сероводородная 85
 — субантарктическая 96, 234
 — субтропическая северная (см. также Район) 108, 110, 111, 115, 260
 — — южная (см. также Район) 108, 112, 115, 260
 — супралиторальная (см. Супралитораль)
 — температурная 225
 — тропическая (см. также Область, Пояс, Район) 58, 60—62, 69, 70, 75—77, 82, 96, 97, 105, 108, 111, 112, 115, 118—124, 127, 128, 131, 134, 135, 137, 139, 141, 163, 165, 166, 168, 170, 173, 185, 204, 226, 230, 236, 253, 257, 259, 260, 296, 297
 — ультраабиссальная (см. Ультраабис-саль)
 — умеренная 10, 81, 82, 105, 111, 127, 193
 — — северная (см. Зона бореальная)
 — — южная (см. Зона нотальная)
 — фронтальная (см. также Конвергенция) 64, 73—75, 77, 130, 270
 — эвгалинная 27
 — эвтрофная (см. Район продуктивный)
 — эвфотическая (см. Эпипелагаль)
 — экваториальная (см. также Область, Провинция, Район) 58, 60, 70, 77, 93, 167, 170, 171, 241, 249
 — экологическая 97
 — эпипелагическая (см. Эпипелагаль)
 — эстуарная (см. Эстуарии)

- Зона южно-бореальная (см. также Район) 251, 259
Зональность биологическая 115, 148, 178, 180, 181, 191, 194, 198
— вертикальная 92, 148, 149, 174, 177, 178, 180, 181, 184, 186, 189—192, 194, 198, 204, 213, 214, 336
— географическая 70, 82, 115
— климатическая 112, 113, 115, 174, 225, 269, 270, 281, 298
— океаническая 249, 250
— прибрежная 249
— тропическая 95, 99, 181, 192, 193, 194
— фаунистическая 178, 179, 181, 189, 193, 280
— циркумконтинентальная 58, 65, 77, 247, 249, 279, 281
— циркумокеаническая 96, 204
— широтная 58, 65, 77, 89, 204, 247, 273, 279—281, 298
Зоны ландшафтные 115
— природные (географические) 9, 65, 115
Зоопланктон и бактериопланктон 124, 130, 131
— — фитопланктон 121
Изменчивость модификационная 34
Изопейцин 328
Изоляция 271, 275
— пространственная 213, 214, 216, 286
— экологическая 213—216
Илы диатомовые 192
— радиоляриевые 192
Индол 328, 330
Интенсивность света и водоросли 11
Интерстициаль 97
Инфауна 29, 182, 184
Ионный состав среды и животные 26, 35
Ионов соотношение 28, 29
Ионы аммонийные (см. Минеральное питание)
— нитратные (см. Минеральное питание)
— нитритные (см. Минеральное питание)
Ихтиопланктон 318
Ихтиофауна 71, 251, 259, 305, 308, 314
Кайнозой 6, 212, 214, 216, 218
Камера выводковая 33
Карбонатная система 6
Катионы 25, 27
Кембрий 208
Кинематическая эффективность движения 52
Кислород и бактериопланктон 130
— — — биолюминесценция 339
— — донная фауна 94
— — метаболизм 19
Кислота мочева (см. Мочевая)
— ортофосфорная 15
— нуклеиновая 185
— рибонуклеиновая (РНК) 35
Кишечник 32, 325
Клетки мерцательные 33
— оливково-зеленые 136
— половые 33
— фотогенные 323, 332, 333
— эпителиальные 324
Климат муссонный 111
Кожномускульный мешок 47
Кокон 33
Коллаген 25, 44
Комменсализм 325
Компенсационная точка 119, 123, 124
Комплекс батипелагический (среднеглубинный) 166, 173
— бенто-пелагический (придонный) 167
— мезопелагический (подповерхностный) 166
— энзим-субстратный 327, 328
— эпипелагический (приповерхностный) 166
Конвекция зимняя 64, 66, 68, 121
Конвергенция (см. также Зона фронтальная) 74, 77, 130, 181
— антарктическая (Южный полярный фронт) 166, 244
— субарктическая (Северный полярный фронт) 77, 89
— субтропическая северная 71
— — южная (субантарктическая) 70, 73, 74, 77, 241, 244, 251
— тропическая северная 74, 75
— — южная 74
Конкреции железо-марганцевые 6, 53, 57
Конкурентное исключение 143, 146, 148
Конкуренция внутривидовая 263, 265
— межвидовая 266
— пищевая 143
Континенталь 183
Конус анальный 54
— ротовой 54
Концентрация осмотическая 28, 30, 32
Координация метакрональная (см. Метахрональная)
Кораллиновый тротуар 86
Кофактор 38
Коэнзим 38
Коэффициент видовой общности (сходства) 179, 200, 233, 235, 275, 277, 290
— дыхательный 22
— Р/В (продукция — биомасса) 86
— хлорный 29
Красный прилив 62
Кривая Крюга 21—22
— T/S (температура — соленость) 129, 131
Кривые световые (см. Световые...)
Кровь 28, 29
Круговорот антициклонический 66, 68, 74, 96
— дальне-неритический 223, 236, 244
— крупномасштабный (планетарный) 65, 220, 221, 223, 236, 241
— нейтральной области (см. Круговорот дальне-неритический)
— субарктический 244
— субполярный 220, 223, 244, 245
— субтропический (см. Круговорот центральный)
— тропический 65, 220, 236, 238, 244, 245
— умеренной области 68
— центральный северный 65, 68, 69, 71, 96, 220, 223, 236, 238, 241, 244, 245
— — южный 65, 68, 71, 96, 220, 223, 236, 238, 241, 244, 245
— циклонический 66, 77
— экваториальный (см. Круговорот тропический)
Кружево ареала 263

- Лагуны 35
 Ландшафт 65, 106
 Лед паковый 62
 Лимфа 28, 29, 32
 Линия изоосмотическая 32
 Липиды (см. Жиры)
 Литология 6
 Литораль 23, 79, 82, 83, 85—87, 115, 174,
 176—182, 194, 263—266, 279
 — верхняя 79, 174, 175, 264
 — нижняя 79, 81, 176, 264
 — средняя 79
 — тропическая 18, 182, 264
 Личинка лецитотрофная 97, 136, 267
 — пелагическая 33, 96, 97, 99, 100, 262,
 266—268
 — планктотрофная 267
 Личинки и гидрологический режим 98
 Ложе океана 56, 91, 178, 183—186, 190—
 192, 196, 199, 202, 208, 215, 216, 279, 281,
 283, 293, 296, 298
 «Ложное дно» 299
 Люцифераза 325, 327, 329—333
 Люциферин 325, 327—330, 332
 Люциферин-сульфоксидаза 329
- Магматизм 6
 Макробентос 55, 56, 92, 96, 266
 Макропланктон 69—71, 77, 134, 137, 139—
 142, 152, 159—161, 163, 165—169, 171,
 173, 236, 238, 241, 244, 250, 253, 299,
 300, 304, 305, 308, 310, 313—316, 318
 Макрорельеф дна 194
 Макрофиты 78, 80—82, 85—88, 175, 179,
 182
 — и гидродинамика 78
 — — грунт 78
 — — минеральное питание 78, 88
 — — приливы 78
 — — рельеф дна 78
 — — свет 78, 88
 — — температура 78, 88
 Мантийная полость 29, 44, 45, 323
 — щель 44
 Мантия 44, 323
 Марзупий 33
 Массы водные (см. Водные...)
 Мастигонема 46
 Материал терригенный (см. Терригенный...)
 Мезоглея 41
 Мезозой 6, 107, 208—210, 212, 214, 218
 Мезопелагиаль 73, 134, 141, 148, 150, 161,
 162, 164—167, 169—173, 236, 252, 255
 Мезопланктон 71, 136, 137, 139—142, 152,
 159, 161, 163, 167, 168, 236, 310, 315, 318
 Мейобентос 96, 184, 185
 Меланин 305
 Меланофор 305
 Мембрана клеточная 25, 29, 31, 40, 325,
 329, 332
 Мерцательное поле 40
 Метаболизм 5, 7, 19, 23, 25, 31, 39, 126
 — активный 19, 20
 — бактерий 126
 — и кислород 19
 Метаболизма уровень рутинный 19
 — — стандартный 19, 20
 Метан 313
- Метахрональная волна 40
 — координация 40, 43
 Метахрональность 41
 Метахрональный ряд 40, 43, 52
 Метахрония 43
 Метод мечения 73
 Мешок кожномускульный (см. Кожномус-
 кульный мешок)
 Миграции 111, 124, 134, 140, 141
 — вертикальные 106, 113, 132, 151—155,
 157—159, 161, 163—165, 168, 169, 172,
 198, 219, 266, 299, 302, 305, 307, 310,
 313, 315, 317
 — глобальные 296
 — горизонтальные 219, 224
 — инвертированные 152, 154, 163, 310
 — кормовые (нагульные) 77, 257, 266
 — мнимые 151
 — нерестовые 33
 — онтогенетические 141, 161—163, 166
 — полусуточные 152
 — репродуктивные 266
 — сезонные 108, 110, 112, 113, 115, 134,
 135, 137, 141, 142, 163, 223, 257, 266
 — суточные 106, 135, 137, 141, 142, 151,
 154, 155, 157—159, 162—166, 168, 172,
 299, 302, 307, 310, 314, 315, 317
 — — и свет 156
 — трансокеанические 110
 Микробентос 185
 Микробиотоп 265
 Микронектон 70
 Микропланктон 125, 126, 131
 Микроструктура вертикальная тонкослой-
 ная 5
 Микрофиты 182
 Микрофлора 124—128, 130, 132
 Микроэлементы (см. Минеральное питание)
 Минералогия 6
 Минеральное питание 6, 13—18, 34, 64, 65,
 68, 122, 131, 133, 134, 320, 340
 — — и биолюминесценция 339
 — — — макрофиты 78, 88
 — — — первичная продукция 64
 — — — рост водорослей 16—18
 — — — фитопланктон 13, 65, 121, 123
 — — — фотосинтез 9, 12, 62
- Митохондрия 332
 Моделирование 8
 Модификации адаптивные 34
 Молекула флуоресцирующая 327
 Морфоэкологические типы 107, 114
 Моча 30, 31
 Мочевая кислота 13
 Мочевина 13, 29
 Мышцы 40, 44, 303, 325, 326
 — кольцевые 41, 43, 44
 — поперечные 47
 — продольные 46
 — радиальные 41, 44
- Нагон ветровой 181
 НАД.Н₂-(см. Никотинадениндинуклеотид)
 Наннопланктон 58, 135
 Насыщение световое (см. Световое...)
 Натрий 30
 — хлористый 27, 31

Науплии 126

Нейстон 97

Нектон 69, 71, 74, 76, 77, 97, 142, 159, 171—173, 219, 221—224, 247, 253, 255, 257—261

Неоген 212

Никотинадениндинуклеотид (НАД-Н₂) 330

Нитрат-редуктаза 14

Нитраты (см. Минеральное питание)

Нитриты (см. Минеральное питание)

Ниша экологическая (см. Экологическая)

Область Амфиатлантическая 277, 278

— Антарктическая (см. также Зона, Под-
область, Пояс, Провинция, Район) 83,
230, 233—235, 247, 276, 278, 282,
298

— Антарктическо-Нотальная 109, 253, 260

— Антарктическо-Южно-Американская 277

— Антибореальная (см. Нотальная)

— Арктическая (см. также Зона, Подоб-
ласть, Пояс, Провинция, Район) 83,
276, 282

— Аркто-Бореальная (Бореально-Арктиче-
ская) 109, 113, 114, 230, 233, 234, 247,
253, 260, 277, 298

— Атлантическая (см. также Подобласть)
282

— Бореальная (см. также Зона, Пояс,
Район) 83, 248—250, 278

— — Северо-Атлантическая 276

— — Северо-Тихоокеанская 276

— выселения 223

— — нестерильная 222, 238

— — стерильная 222, 225, 245, 249, 250,
253, 262, 263, 268

— глубоководная Антарктическая (Ауст-
ральная) 287, 289—295

— — Арктическая 290, 293, 294

— — Атлантическая 287, 289, 291—294

— — Атлантическо-Индийская 290

— — Аустральная (см. Антарктическая)

— — Индийская 293, 294

— — Тихоокеанская 290, 293, 294

— — Тихоокеанско-Северо-Индийская

(Индопацифическая) 287, 289, 291

— Западно-Африканская 277

— Западно-Индоеокеанская 278

— Западно-Тихоокеанская (см. также Под-
область, Провинция) 278

— Индо-Западно-Тихоокеанская 277

— Космополитическая 290

— нагульная 223, 255, 259

— нейтральная 65, 68, 220, 221, 223, 224,
244, 245, 250, 255, 259

— Ново-Амстердамская 277

— Новозеландско-Кергеленская 277

— Нотальная (см. также Зона, Район) 83,
276

— Нотально-Антарктическая (см. Антарк-
тическо-Нотальная)

— олиготрофная (см. Район)

— Полярная (см. также Район), 7, 82, 182,
211

— приливо-отливная (см. Литораль)

— Приполярная (см. Полярная)

— продуктивная (см. Район)

— размножения (репродуктивная часть

ареала) 222, 223, 241, 245, 253, 255,
257—259, 262, 268, 269

Область Северо-Чилийская 276

— Тихоокеанская (см. также Подобласть,
Провинция) 282

— Тихоокеанско-Центрально-Американ-
ская 277

— Тропическая (см. также Зона, Пояс,
Район) 76, 82, 83, 109, 134, 226, 230,
233—235, 245, 247, 248, 252, 253, 260,
298

— — Западно-Африканская (Гвинейская)
276

— — Индийско-Западно-Тихоокеанская
276

— — Центральной и Южной Америки 276

— Умеренная 64, 83, 87, 185

— халистатическая антициклоническая 64

— — циклоническая 64

— холодноводная (см. также Район) 39

— Экваториальная (см. также Зона, Про-
винция, Район) 64

— Южно-Австралийская (Тасманская)
276, 277

— Южно-Африканская 276, 277

— Южнобразильско-Уругвайская 277

Обмен азотный 22, 29

— активный 19, 20

— анаэробный 19

— веществ (см. Метаболизм)

— внутриклеточный 13

— энергии 5, 7

Объем молярный 36, 37

— свободный 36

Океан и атмосфера 5

Океанография 5

Океанология 5

— современная 5

— спутниковая 5

Окисление аэробное 329, 333

— биолуминесцентное 329

— перекисное 331

— энзиматическое 328

Олигомиктность 151

Олигоцен 207

Онтогенез (индивидуальное развитие) 33,
255

Оплодотворение 33

Оптика океана 5

Оптimum температурный 23

Опускание вод 64, 66, 68, 74, 121, 131

Органическое вещество грунта 55, 194

— — — и животные 55—57

Орнитофауна 106, 108, 115

Осадки и донная фауна 93

— гемипелагические 191, 192

— эпипелагические 57, 191, 192

Осадкообразование 6

Оседание вторичное 263

— первичное 263

Осмоконформеры (см. Виды пойкилоосмо-
тические)

Основа ареала 65, 222, 223, 235, 236, 238,
241, 244, 281

Осморегуляция (см. Регуляция осмотиче-
ская)

Основания пиримидиновые (см. Пиримиди-
новые...)

— пуриновые (см. Пуриновые...)

- Отверстие анальное (анус) 54
— ротовое (рот) 54
- Палеоген 210
Палеозой 206—208, 214, 215, 218
Палеотемпература 207
Палмеллоидные стадии 135
Парадокс Грея 49
Паразитизм 325
Парус гидромедуз 44
Пелагическая 117, 141, 148—150, 158, 171, 173, 180, 198, 219, 221, 223, 224, 247, 255, 273, 281, 296, 314, 318
Первичная продукция и минеральное питание 64
— — — промысел тунцов 76
— — — свет 62
— — — турбулентность 68
— — — средняя годовая 63
Передача синаптическая (см. Синаптическая...)
Период вегетационный (см. Вегетационный)
— инкубационный 114
— меловой 107, 207, 210
— нагульный 77, 257, 259, 310
— птенцовый 114
— третичный 107, 207, 210, 216, 217
Пероксидаза 332
Петрология 6
Пигменты дыхательные 25
— и свет 11
Пикноклин 12, 127, 320
— основной (постоянный) 117—124, 131—133, 309
— сезонный 117, 120—122, 124, 309
— стационарный 135
Пиридин 327
Пиримидиновые основания 13
Питательные соли (см. Минеральное питание)
Пищевод 325
Плавание карангиформное 47, 49, 52, 53
— острациформное 47
— угреподобное 47, 52, 53
Плавание эффективность динамическая (см. Динамическая эффективность плавание)
Плавательный пузырь 39, 302—305, 307, 310, 313, 317
Плавник грудной 41, 42
— хвостовой (каудальный) 47—49, 51, 52
Плавучесть нейтральная 39, 157, 158, 163, 307
— отрицательная 156, 307
— положительная 156
Плазма крови 30—32
Планктон и донная фауна 93, 94, 204
— интерзональный 133
Планктонособиратель 310, 318
Пленка поверхностная 127, 131, 134
Плотность средняя 117
— экологическая 117, 118, 121
Пневматофор 302, 303, 306
Поведение 19
Подобласть Антарктическая (см. также Область, Зона, Пояс, Провинция, Район) 277
— Антарктическо-Атлантическая 287, 289
Подобласть Антарктическо-Индийско-Тихоокеанская 287, 289
— Арктическая (см. также Зона, Область, Пояс, Провинция, Район) 287, 289
— Атлантическая (см. также Область) 287, 289
— Атлантическо-Центрально-Американская 277
— Дальневосточная 276
— Западно-Европейская 276
— Западно-Тихоокеанская (см. также Область, Провинция) 277
— Индо-Малайская 277
— Кергеленская 277
— Лузитано-Мавританская (см. также Провинция) 277
— Маккуорианская 277
— Нижне-антарктическая (см. также Зона, Район) 83
— Новозеландская 277
— Орегонская 276
— Северо-Американская (см. также Провинция) 276
— Северо-Атлантическая (см. также Провинция) 277, 278
— Северо-Индийская 287, 289
— Северо-Тихоокеанская (см. также Провинция) 276—278
— Средиземноморская (см. также Провинция) 277
— Тихоокеанская (см. также Область, Провинция) 287, 289
— Тропическая Индоокеанская 247
— Южно-Американская 277
— Японская (см. также Провинция) 277
Подрайон восточный австралийский 294
— — южно-атлантический 294
— западный южно-атлантический 294
— юго-восточный индийский 294
— юго-западный индийский 294
— южный центрально-тихоокеанский 294
Подъем вод 60, 61, 64, 66, 68, 70, 73, 74—77, 111, 112, 121, 122, 128, 130, 169, 211, 295, 311, 314, 336
Поле биофизическое (см. Биофизическое...)
— геофизическое (см. Геофизическое...)
— деформационное 223, 247, 255
— мерцательное (см. Мерцательное...)
— филлофорное 78, 86
Полоса экваториальная (см. Зона...)
Популяция 15, 26, 35, 71, 97, 98, 115, 117, 122, 125, 131, 134, 135, 137, 141, 145, 151, 165, 175, 213, 215, 217, 221, 222, 247, 262—268, 307, 308, 317, 337
— зависимая 122, 222, 223, 236, 263
— независимая 263
— мигрирующая 154
Потенциал биолюминесцентный 337, 338, 340
Потоки мутьевые 183, 266
Пояс антарктический (см. также Зона, Область, Подобласть, Провинция, Район) 274
— антибореальный (см. также Область Нотальная) 274
— арктический (см. также Зона, Область, Подобласть, Провинция, Район) 274

- Пояс бореальный (см. также Зона, Область, Район) 274
 — субполярный (см. также Район) 274
 — тропический (см. также Зона, Область, Район) 233, 272, 274
 — умеренно-тепловодный северный (см. также Район) 274
 — — южный (см. также Район) 274
 Правило Шелфорда -- Пельзенера 33
 Преадаптация 215
 Прилив красный (см. Красный ...)
 Приливы и макрофиты 78
 Провинция азиатско-алеутская 277
 — андаманская 294
 — антарктическая (см. также Зона, Область, Подобласть, Пояс, Район) 294
 — арктическая (см. также Зона, Область, Подобласть, Пояс, Район) 277, 291
 — аустральная андийская 291
 — — гондванская 291
 — баренцевоморская 276
 — беринговоморская 276
 — бразильская 277
 — вертикальная 181
 — восточно-атлантическая 287, 289, 291, 294
 — восточно-тихоокеанская 287, 289, 291
 — гренландско-фрамская 294
 — западно-атлантическая 287, 289, 291
 — западно-евразийская 294
 — западно-тихоокеанская (см. также Область, Подобласть) 287, 289, 291
 — индийская (индоокеанская) (см. также Район) 287, 289, 291
 — калифорнийская 277
 — канадская 294
 — карибская 277
 — карибско-мексиканская 294
 — курильская 276
 — лузитано-мавританская (см. также Подобласть) 278
 — малайская 278
 — норвежская 294
 — охотоморская 276
 — северо-американская (см. также Подобласть) 277
 — северо-атлантическая (см. также Подобласть) 287, 289, 291, 296
 — северо-западная атлантическая 294
 — — тихоокеанская 294
 — северо-новозеландская 277
 — северо-тихоокеанская (см. также Подобласть) 287, 289, 291
 — сибирская 276, 294
 — средиземноморская (см. также Подобласть) 294
 — тихоокеанская (см. также Область, Подобласть) 287, 289
 — ультраабиссальная алеутскояпонская 288, 289
 — — бугенвильско-новогегбридская 288, 289
 — — желоба Романш 288, 289
 — — марианская 289
 — — перуано-чилийская 288, 289
 — — пуэрто-риканская 288, 289
 — — тонго-кермадекская 288, 289
 — — филиппинская 288, 289
 — — южно-антильская 289
 Провинция ультраабиссальная яванская 288, 289
 — фаунистическая 181
 — центральная северная (см. также Район) 233, 234, 247, 248
 — — тихоокеанская 294
 — — южная (см. также Район) 233, 234, 247, 248
 — центрально-американская 277, 278
 — центрально-атлантическая 280
 — чукотско-американская 276
 — шельфовая 193
 — экваториальная (см. также Зона, Область, Район) 233, 234, 247, 248, 252
 — южно-новозеландская 277
 — япономорская северо-западная 276
 — — юго-восточная 276
 — японская (см. также Подобласть) 278
 Продолжительность освещения и водоросли 11
 Продуктивность биологическая 6—9, 19, 60, 70, 71, 73, 74, 76, 77, 83, 84, 115, 117, 169, 178, 241, 260, 269, 271, 279, 311, 314, 317
 Продукция первичная (см. Первичная...) — суммарная годовая 64
 Прозрачность воды и фотосинтез 12
 Промысел тунцов и биомасса зоопланктона 76
 — — первичная продукция 76
 Протоки выделительные (см. Выделительные протоки)
 Протонейфридий 33
 Профундаль 183
 Процессы энзиматические (см. Энзиматические...)
 Псевдоабиссаль 183, 190, 191, 292
 Псевдобатталь 190
 Псевдолитераль 180
 Псевдопопуляция 117, 118, 268, 269
 Психросфера 133
 Птицы и температура 113
 — кочевые 112
 — перелетно-кочевые 112
 — перелетные 112
 Пузырь плавательный (см. Плавательный пузырь)
 Пуриновые основания 13
 Равнина аккумулятивная 95
 Радиация физиологически активная (см. Фотосинтетически...)
 Радикалы фосфорной кислоты 15
 Развитие индивидуальное (см. Онтогенез)
 — параллельное 107
 — демерсальное 97, 267
 — лецитотрофное 97
 — пелагическое 96, 97, 99, 105, 106
 — прямое 97
 Размножение 178, 264
 Разнообразие видовое 89, 114, 145, 166, 167, 176, 179, 183, 184, 189, 202, 305
 Район антарктический (см. также Зона, Область, Подобласть, Пояс, Провинция), 191, 260, 290
 — — австрало-индийский 294
 — — атлантико-индийский 294
 — Аравийского моря 294

- Район арктический (см. также Зона, Область, Подобласть, Пояс, Провинция) 261, 291
 — афро-индийский 294
 — бореальный 137
 — восточно-экваториальный 118, 122, 250
 — высоко-антарктический (см. также Зона) 261
 — дальне-неритический 236, 238, 241
 — желобов центрально-американский северный 294
 — — южный 294
 — зоогеографический первичный (α -регион) 272, 273
 — индийский южный (см. Район южный...) 291
 — индоокеанский (см. также Провинция) 291
 — Китайского моря 294
 — мезотрофный 69, 140, 171
 — нижне-антарктический (см. также Зона, Подобласть) 261
 — новогвинейско-борнео-филиппинский 294
 — нотальный (см. также Зона, Область) 261
 — океанический (см. Зона)
 — олиготрофный (бедный) 15, 60—62, 64, 70, 74, 89, 93, 96, 123, 139—141, 167, 168, 185, 204, 213, 215, 216, 241, 314
 — острова Пасхи 294
 — переходный (см. также Зона) 71, 274
 — — чилийский 277
 — периферический 198, 234
 — перуанский 294
 — полярный (см. также Область) 62, 133, 207, 210
 — прибрежный (неритический) (см. также Зона) 64, 70, 77, 92—94, 96, 107, 108, 114, 120, 127, 128, 171, 185, 199, 215, 217, 304, 305
 — продуктивный (эвтрофный, богатый) 60—62, 64, 69, 74—77, 89, 91, 92, 94, 96, 112, 115, 120, 123, 131, 135, 136, 139—141, 170, 182, 185, 199, 204, 208, 213, 215, 217, 236, 281, 311
 — северный новозеландский 294
 — северо-бореальный (см. также Зона) 260, 261
 — субарктический 118, 122, 147
 — субполярный (см. также Пояс) 133—135, 137, 139, 141, 166, 167, 169
 — субтропический (центральный) (см. также Зона, Провинция) 13, 58, 61, 77, 122—124, 215, 280, 314
 — — северный (см. также Зона) 118, 261
 — — южный (см. также Зона) 118, 261
 — тепловодный 86
 — тропический (см. также Зона, Область, Пояс) 10, 13—15, 18, 60, 66, 68, 111, 133, 135, 137, 139—142, 147, 149, 167, 193, 236, 261, 314
 — туамото-маркизский 294
 — умеренно-тепловодный (см. также Пояс) 280
 — умеренно-холодноводный 136
 — холодноводный (см. также Область) 133—135, 137, 208, 210, 298
 центрально-экваториальный 118
- Район центральный (см. Район субтропический)
 — экваториальный (см. также Область, Зона, Провинция) 58, 60—62, 68, 71, 123, 139—141, 167
 — юго-восточный тихоокеанско-антарктический 294
 — южно-бореальный (см. также Зона) 261
 — южный индийский 294
 Распространение видов и температура 26
 Рацион 116
 Реабсорбция ионов 30, 31, 33
 — калия 33
 Реакция изогенная 36
 — люминесцентная 327—332, 339
 — пероксидазная 331
 — темновая 9
 — ферментативная 19
 — фотохимическая 9
 — хемилюминесцентная 327
 — экзогенная 36
 — эндогенная 36
 Регенерация биогенных элементов 13
 Регуляция внутриклеточная изосмотическая 29, 33
 — — ионная 33
 — — осмотическая 33
 — гиперосмотическая (гипертоническая) 30—32
 — гипоосмотическая (гипотоническая) 30—32
 — гомойоосмотическая 29—31
 — гормональная 23
 — ионная 32
 — осмотическая (осморегуляция) 29—33
 Режим гидрологический и личинки (см. Гидрологический режим и личинки)
 Рельеф дна и донная фауна 93, 295
 — — макрофиты 78
 Ресничка 40, 42, 43, 46
 Ресурсы биологические 6—8, 316
 Рёфугий (убежище) 205, 206, 212
 Рецептакулы 82
 Ризоиды 78
 Ритм приливо-отливный 79
 — циркадный 155, 157
 — эндогенный 156
 Риф коралловый 179
 Рост водорослей и минеральное питание 16—18
 Ростария полихет 99
 Рот (см. Отверстие ротовое)
 Рыболовство мировое 75
 Ряд метахрональный (см. Метахрональный...)
- Сапрофиты (см. Виды сапрофитные)
 Сбалансированность трофических циклов 241, 271
 Свет и водоросли 9, 11, 12
 — — макрофиты 78, 88
 — — миграции суточные 156
 — — первичная продукция 62
 — — пигменты 11
 — — фитопланктон 121
 — — фотосинтез 9—13, 62
 Световое насыщение 9—11
 — угнетение (депрессия) 10
 Световые кривые 10

- Свечение 120
Седиментаторы 265
Седиментация 264
Сезон весенне-летний 58, 112
— зимний 113, 127
— летне-осенний 60
— летний 113, 127
Сезонность в жизни птиц 112
— развития макрофитов 87
— — фитопланктона 60
Секреция ионов 31
— солей 32
Сероводород 312, 313
Сестонофаги (см. Виды сестоноядные)
Сеть БР 139—142, 144, 145, 147
— буксируемая 139, 159, 167
— дрейферная 69
— «живая» (см. Живая...)
— мезопелагическая 305
— Таккера 306, 307
Симбионты 320, 323, 325
Симметрия меридиональная 298
— широтная 96, 298
Синаптическая передача 25
Синоптические вихри 5
Синхронность 41
Система гуморальная 19
— нейрогуморальная 19
— нервная 19, 24, 25, 40
— полузамкнутая 65
Сифон выводной 323
Скачок плотности (см. Пикноклин)
— солености (см. Галоклин)
— температуры (см. Термоклин)
Скелет 40, 178, 303
Склон материковый 55, 56, 64, 73, 74, 92, 93, 96—98, 178, 183, 184, 190, 191, 208, 213, 218, 266, 269, 270, 275, 279, 281, 282, 302, 307, 315, 316, 324
Скорость метаболизма и температура 19, 21—24
— миграции 152, 153
— седиментации 55
Слоевиде 78
Слой звукорассеивающий 70, 139, 140, 141, 152, 154, 159, 299—316
— — глубинный 301, 309, 316
— — мигрирующий 302, 306, 307, 311, 312, 315, 317
— — немигрирующий 302, 305, 308, 309, 317
— — эпипелагический 301, 309, 310, 316, 318
— трофогенный 118—121
Соединения нитратные (см. Минеральное питание)
— нитритные (см. Минеральное питание)
Соли аммония (см. Минеральное питание)
Соленость и животные 26—28, 33—35
Сообщество 78, 131—133, 174, 181, 184, 192, 193, 221, 263, 264, 298, 319, 338, 340
— абиссальное 89
— антарктической зоны 115
— глубоководное 133
— дальне-неритическое 221
— донное 7, 8, 92, 97, 99, 133, 179, 184, 340
— литоральное 175, 176
— нейстонное 97, 134
Сообщество нижне-арктической зоны 115
— океаническое 221
— олигомиктное 175, 264
— пелагическое 7, 8, 70, 93, 97, 126, 129, 132—133, 139, 143, 151, 158, 224, 271, 300
— плейстонное 134
— прибрежной зоны 115
— продуцирующей зоны 133
— птиц 114, 115
— субарктическое 175
— умеренной северной зоны 115
— — южной зоны 115
— умеренных широт 115
— экваториальных течений 115
Сорбция ионов 30
— солей 32
Состояние пойкилоосмотическое 32
Спектр пищевой 143, 146, 148
Специализация 108
Спора покоящаяся 235
Стадии ювенильные 145
Статистика промысловая 73
Статоцист 156
Стация 221, 235
Стенотермность вегетативная 26
— репродуктивная 26
Сток рек 64
Стратиграфия осадков 6
Стратификация вертикальная 174—176
— температурная 127, 135
— термогалинная 271
Структура ареала 221—223, 225, 253, 262
— белка 37, 38
— — биохимическая 18, 19
— биоценоза (см. Структура сообщества)
— вод 219, 220, 270, 271
— — полярная 135
— — субарктическая 314
— — субполярная 135, 221, 270
— — субтропическая 135
— — тропическая 135, 220, 221
— — экваториальная 135
— возрастная 98
— звукорассеивающего слоя 308
— океана биологическая (см. Биологическая...)
— осморегуляторная 33
— популяции 116, 266, 314
— — и температура 26
— сообщества (биоценоза) 8, 66, 126, 129, 133, 139, 145, 148, 151, 176, 179, 185, 338, 340
— трофическая 150, 271
Сублитораль 79, 81—83, 85—87, 174, 176, 178—180, 182—184, 186, 194, 202, 263, 265, 266, 280
— верхняя 79, 81, 83, 182
— нижняя 182, 268
Сукцессия 70, 175, 338
Сукцинатдегидрогеназа 31, 33
Сукцинатный шунт 31
Супралитораль 79, 85—87, 176, 178—182
Схема Бредера 47
Сцинтиллон, 320, 329

- Талассобатналь 191
 Тектоника литосферных плит 5, 6
 Температура и бактериопланктон 128—130
 — — биолюминесценция 339
 Температура и водоросли 9, 11
 — — двигательная активность 20, 23
 — — донная фауна 94, 270
 — — животные 19, 23, 25, 26
 — — макрофиты 78, 88
 — — птицы 113
 — — распространение видов 26
 — — скорость метаболизма 19—24
 — — структура популяции 26
 — — фотосинтез 9—11
 — конечная избираемая 23, 24
 — летальная 24—26
 — оптимальная 26
 — сублетальная 25
 Теплоустойчивость 174
 — клеточная 25
 Термогидромеханика океана 5
 Термоклин (скачок температуры) 127, 131, 149, 165, 172, 309, 312
 — основной (главный) 127, 130, 165, 167, 170—173, 220, 257
 — сезонный 133, 134
 Терморепция 24
 Термосфера 133
 Терригенный материал 64, 96, 191
 Течения океанские 6
 — конвекционные 155
 Тип ареала 223, 226, 249, 262
 — — амфиокеанический 296, 297
 — — антарктический 230, 244, 251, 259, 280
 — — аркто-бореальный 226, 230
 — — аркто-бореально-тропический 230
 — — биполярный 230, 296
 — — восточно-тихоокеанский тропический 259
 — — дальне-неритический 244, 259
 — — западно-тихоокеанский 280
 — — космополитический 230
 — — новозеландский 280
 — — нотальный 244, 251, 259
 — — океанический 236, 257
 — — переходный 241, 245, 251, 259
 — — периферический 241
 — — северо-бореально-арктический 259
 — — северо-бореальный 244, 251
 — — северо-тихоокеанский 280
 — — субтропический 257
 — — тропический 226, 230, 244, 251, 257
 — — тропическо-антарктический 230
 — — тропическо-бореальный 230
 — — центральный 241, 247
 — — циркумконтинентальный 297
 — — циркумтропический 296
 — — широко-антарктический 244
 — — широко-бореальный 244
 — — широко-дальне-неритический 245
 — — широко-тропический (тропическо-субтропический) 236, 257
 — — широко-тропическо-бореально-нотальный 257
 — — экваториально-центральный 238, 247
 — — экваториальный 238
 — — южно-австралийский 280
 — — южно-бореальный 244, 251, 259
 — — японский 280
 — — распределения абиссальный 137, 150
 Тип распределения приповерхностный (поверхностный) 137, 150
 — — среднеглубинный 137, 139, 141, 150
 Типы биономические 79
 — морфоэкологические (см. Морфоэкологические...)
 — экологические (см. Экологические...)
 Точка компенсационная (см. Компенсационная...)
 Трал Айзекса — Брауна (см. Трал разноглубинный)
 — Айзекса — Кидда (см. Трал разноглубинный)
 — нейстонный 69
 — пелагический 69, 71, 139, 301
 — разноглубинный 69, 159, 167, 168, 301, 304, 305, 312
 Трансгрессия 221
 Транспорт ионов 31, 32
 — натрия 33
 Трансформация энергии 5
 Триас 209
 Триггер 19, 332
 Триптамин 328
 Тролл 69
 Тротуар кораллиновый (см. Кораллиновый)
 Трофность вод 74
 Турбулентность 5, 68, 124, 219, 224
 — и первичная продукция 68
 — — фитопланктон 121
 Угнетение световое (см. Световое)
 Ультраабиссаль 35, 89, 91, 96, 150, 151, 178, 186, 195, 198—202, 204, 207, 208, 213, 215, 218, 281, 288, 289
 — верхняя 180, 202, 203
 — нижняя 180, 202, 203
 — средняя 180, 202, 203
 Уравнение Аррениуса 11, 22
 — Михаэлиса — Ментен 14—16
 — Моно 16, 17
 Уровень трофический 71, 75, 77, 117, 173, 314
 Устойчивость вод 122, 131
 — — и фитопланктон 121, 122
 Фактор осмотический 28
 — рапический 28
 Фанерозой 6
 Фауна абиссальная 185, 186, 189, 190, 194, 198, 199, 200, 202, 205, 206, 208, 210, 214, 215, 281—285, 290, 292, 293, 296—298
 — батальная 184—186, 189—191, 214, 282
 — глубоководная 39, 95, 96, 180, 183, 186, 191, 194, 196, 206, 207, 213—215, 217, 282, 284—286, 290—293, 296, 298
 — донная (см. Донная)
 — интерстициальная 53
 — лузитано-средиземноморская 276
 — мезопелагическая 304, 312, 314
 — морская 27, 28
 — пелагическая 185

- пересолоненных водоемов 27
- пресноводная 27, 31
- солоноватоводная 27
- ультраабиссальная 190, 198—200, 202, 205, 213—215, 217, 218, 288
- Фауна холодноводная 217
- эндемичная 216, 217, 280, 287, 293, 295
- Фауны элемент географический (см. Географический элемент фауны)
- Фации донных осадков 6
- Фермент дегидрогеназа 37
 - $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATP}$ Фаза 31
- Фибриллы периферические 40
 - центральные 40
- Физика океана 5
- Фикоциан 81
- Фикоэритрин 81
- Фильтраторы 143, 145, 146, 175, 265
- Фильтрация 264
- Фиталь 78, 80—83, 85—87
- Фитопланктон и бактериопланктон 129, 130
 - — градиент плотности 121
 - — зоопланктон 121
 - — минеральное питание 13, 65, 121, 123
 - — свет 121
 - — турбулентность 121
 - — устойчивость вод 121, 122
 - светолубивый 13
 - теневой 13
- Фитопланктона состав и фотосинтез 13
- Фитофаги 134, 143, 145, 146, 169, 176, 177, 263
- Фитоцен донный 78, 83
 - полидоминантный 83
- Флавиномононуклеотид (ФМН) 327, 330
- Флора солоноватоводная 86
- Флоры элемент географический (см. Географический элемент флоры)
- Флуоресценция 120
- Флюорохром 125
- ФМН (см. Флавиномононуклеотид)
- Форма жизненная (см. Жизненная форма)
- Формации донных осадков 6
- Фосфаты (см. Минеральное питание)
- Фосфор 13, 15, 16, 18, 185
 - внутриклеточный 15—17
 - органический 15
- Фосфора соединения минеральные (см. Минеральное питание)
 - — органические (см. Фосфор органический)
- Фосфорное голодание 15, 16
- Фотопериод (см. Продолжительность освещения)
- Фотопротеин 332
- Фотосинтез и минеральное питание 9, 12, 62
 - — прозрачность воды 112
 - — свет 9—13, 62
 - — световая адаптация 12
 - — состав фитопланктона 13
 - — температура 9—11
- Фотосинтетическая активность 10, 11
 - — и хлорофилл «а» 11
- Фотосинтетически активная радиация (ФАР) 12, 81, 82
- Фототаксис 156
- Фотофор 308, 323—327
- Фронт «биологический» 223
 - гидрологический (см. Зона фронтальная)
 - полярный (см. Зона фронтальная)
 - тропический (см. Зона фронтальная)
- Фукоксантин 81
- Функционирование сообщества 8, 133
- Халистазы планетарные 68
 - субтропические 64
- Хемосинтез 127
- Хемостат 17
- Химия океана 5, 6
- Хищники (см. Виды плотоядные)
- Хлорофилл 9, 10, 14, 18, 81, 93, 120, 321
 - «а» и фотосинтетическая активность 11
- Холодоустойчивость 174
- Хоминг 264, 265
- Хроматофор 325
- Целомическая жидкость 28
- Центр видообразования 271, 297, 298
- Цепи пищевые (трофические) 7, 76, 93, 133, 142, 176, 315
- Цикл жизненный 142
- Цикличность сезонная 82
- Циркуляция вод меридиональная 297
- Цитоплазма 38
- Цитохром 25
- Чередование максимумов 68
- Число Рейнольдса 42, 50
- Шельф 39, 55, 56, 60, 64, 73, 74, 77, 78, 85, 93, 94, 96—99, 106, 113—115, 178, 179, 181—184, 190, 205—208, 211, 215, 217, 235, 249, 263, 266, 269—272, 274—277, 279, 297—299, 325
- Шунт сукцинатный (см. Сукцинатный...)
- Щупальца 54, 321—323
- Эвлитораль 179
- Эволюция 21, 34, 35, 37, 39, 44, 106—108, 157, 158, 206, 208—214, 216, 217, 323, 328, 333, 338
- Эвритермность вегетативная 26
 - репродуктивная 26
- Экворин 332
- Экологическая ниша 143, 173, 215, 216
- Экологические типы 107
- Экосистема 6, 28, 65, 126, 134, 158
- Экотон 66, 247
 - прибрежный 224
 - придонный 224
- Эктопаразиты 78
- Элемент фауны географический (см. Географический...)
- флоры географический (см. Географический...)
- Элиминация 87, 88, 175, 177
- Элитораль 179
- Эндемики 108, 109, 150, 186, 190, 191, 200—202, 204, 207, 210, 212—214, 217, 218, 225, 233, 244, 247, 250, 252, 271, 272,

- 275, 276, 280, 282—284, 286—288, 292
Эндопаразиты 78
Эндوفиты 78
Энзиматические процессы 11
Эпибиоз 266
Эпибионты 266
Эпипелагиаль 64—66, 68, 93, 123—125, 127, 128, 130, 132—137, 139—143, 148—150, 159, 160, 162, 164, 166, 169, 171, 172, 236, 252, 255, 257, 301, 315, 320
Эпипланктон 133
Эпифауна 54, 105, 266
Эпифиты 78
Эргоцен 219, 236, 253, 255
Эритрозин 125
Эстуарии 33, 35, 78, 98, 108, 264, 267
Этаж океанических глубин 150
— ультраабиссальных глубин 150
Эффективность движения кинематическая (см. Кинематическая...)
Эффективность плавания динамическая (см. Динамическая...)
Эфемеры 82, 85
Эфиры 15
Южный полярный фронт (см. Конвергенция антарктическая)
Юра 209
Явления сгонные 64
Ярус 69, 75, 159

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Abrealia veranyi* 161
Abrealiopsis 164
Acanthephyra purpurea 164
Acanthocephala 319
Acilius 41
Acmaea scabra 264
— *testudinalis* 263
Acrosiphonia 85
Actiniaria 200
Aequorea 328, 332
— *aequorea* 321
Afrenulata 208
Agarum 87
— *cribrosum* 84
Ahnfeltia 80, 84, 86
— *plicata* 85
Alaria 80, 81, 84, 87
— *esculenta* 85
Alca 109
Alcidae 107, 109, 110, 114
Alcyonidium hirsutum 177
— *polyoum* 177
Alepisauridae 172, 173
Alepisaurus 173
— *ferox* 257
Allothunnus fallai 257, 259
Alluroteuthis antarcticus 253
Alopias 172
Ampelisca abdita 263, 265
Amphineura 186, 196
Amphipoda 144, 146, 147, 150, 187, 189, 196, 200, 282, 287
Amphisolenia 235
Amphitretidae 166
Anabaena cylindrica 10
Analipus 86, 87
Anhingidae 108
Annelides 319
Anomalopidae 326
Anomalops katoptron 326
Anoplogaster 171
— *cornuta* 162
Anopterus 173
— *pharao* 257, 258
Anous 109
Anthozoa 200, 319
Apatornis 107
Apoda 202
Apogon 327, 328
Apogonidae 325
Appendicularia 324
Aptenodytes, 110
— *forsteri* 114
Arachnoidea 319
Arcella discoides 156
Archaeomysis grebnitzkii 178
Architeuthis 259
Arctogadus glacialis 260
Argonauta 162, 163
Argonautoidea 166
Argyrolepiscus 163, 165, 307
— *aculeatus* 241, 242
— *gigas* 241
— *hemigymnus* 164, 305
Artemia salina 31
Arthropoda 319
Arthrothamnus 80, 87
Ascaris 47
Ascidia 187, 196, 212
Ascophyllum nodosum 80, 84, 85
Asellota 186, 196
Asellus aquaticus 32
Aspidochirota 209
Asterionella japonica 17
Asteroidea 187, 196, 286, 319
Astronesthes niger 164
Astronesthidae 164, 251
Bacillariophyta 233
Bacterosira 233
Balaena mysticetus 259
Balaenoptera 172, 257
— *edeni* 257
Balanoglossus 324, 327, 328, 331
Balanus balanoides 177, 178
— *cariosus* 176
Bangia 79
Baptornis 107
Bathothauma lyromma 162
Bathyrinus 217
Bathylagidae 170
Bathylagus bericoides 241
— *nigrigenys* 170
Bathypheidiidae 186
Bathyteuthidae 167
Bathyteuthis 163
Benthalbella dentata 244
— *elongata* 244, 259
Bentheuphausia amblyops 253
Bentheuphausiidae 167
Benthogenia 209
Benthosema glaciale 237, 244
— *panamense* 307, 312
— *suborbitale* 242
Beroe 321
Bertella idiomorpha 253
Bifaxariidae 212
Bivalvia 95, 187, 188, 190, 196, 200, 287, 292, 295, 319
Bolinichthys photothorax 238
Bolitaenidae 163, 167
Bonapartia pedaliota 165
Boreogadus saida 260
Boreomysis 146
— *incisa* 146
Borodinula 171
Borophryne apogon 253
Borostomias antarcticus 244
Brachiopoda 187, 196, 200, 319
Brama 173
— *brama* 257
— *dussumieri* 257
— *japonica* 257, 259
Bramidae 172, 173
Bregmaceros nectabanus 313
Bregmacerotidae 313
Bryozoa 186, 188, 196, 319
Bulweria 109
Calanoida 154
Calanoides acutus 244
Calanus cristatus 143, 145, 244, 310
— *finmarchicus* 154, 244, 315
— *pacificus* 244
— *plumchrus* 143, 145, 152, 244
— *propinquus* 244
— *tonsus* 152
Calcispongia 200
Callithamnion 85
Callymenia 80, 86
Calonectris 109
— *leucomelas* 111
Calyanidae 186
Calymnidae 210
Candeina nitida 241
Carangidae 166
Carcharinus longimanus 257
Carcinus maenas 32
Carpophyllum 83
Caulerpa 83
Centrobranchus 164
— *andreae* 241
Centrolophidae 259
Centrolophus niger 259
Centropages furcatus 245
— *velificacus* 245
Centrophryne spinulosa 253
Cephalorhynchus commersoni 259
Cephalopoda 168, 287, 319
Cepphus 109
— *carbo* 111
Cerathophysa 56

- Ceratias hoelboelli* 253
Ceratioidei 162, 166, 167, 171
Ceratium 46, 235
 — *deflexum* 230, 231, 233, 236
 — *fusus* 230
 — *lunula* 230
 — *pentagonum* 230
 — *praelongum* 230
Ceratoscopelus 164
 — *maderensis* 307
 — *townsendi* 164
 — *warmingi* 170
Cerorhinca 109
 — *monocera* 111
Cestodes 319
Cetomimidae 160, 167
Cetorhinidae 172
Cetorhinus maximus 259
Chaetoceros 235
 — *affinis* 230
 — *bulbosus* 228, 230, 235
 — *convolutus* 230
 — *cryophilus* 230
 — *didymus* 230
 — *gracilis* 17, 18
 — *neglectus* 227, 236
 — *pacificus* 230
 — *scabrosus* 15
Chaetognatha 144, 146, 147, 151, 236, 319
Chaetopterus 328
Charadriiformes 107
Charcotia 233
 — *actinochilus* 230
Chauliodontidae 164, 166, 251, 252
Chauliodus barbatus 245
 — *danae* 241
 — *macouni* 145, 244
 — *minimus* 241
 — *pammelas* 241
 — *schmidtii* 245
 — *sloani* 241, 242
 — *vasnetzovi* 245, 246
Cheilopogon xenopterus 259
Cheilostomata 212
Chiasmodontidae 165
Chironomus salinarius 31
Chiroteuthidae 166
Chiroteuthis calyx 253
Chlorella ellipsoidea 10
Chlorophyta 78
Chondria 85
Chondrocladia gigantea 54
Chondrus 80, 86, 87
 — *crispus* 84
Chorda 80, 84, 87
Chordata 319
Chthamalus 175, 176
 — *stellatus* 177
Ciliata 319
Cirolanidae 178
Cirripedia 187, 196, 285
Cladophora 79, 86
 — *rupestris* 80, 85
Clausocalanus minor 238
 — *paululus* 236, 237
Cleodora 323
Climacodium frauenfeldianum 230
Clione limacina 244
Clupea harengus 260
Cnidaria 232
Coccolithus huxleyi 230
Codium 85, 86
Coelenterata 146, 187, 188, 195, 196, 283, 285
Cololabis adocetus 160
 — *saira* 75, 257, 258
Copepoda 144, 146, 147, 150, 154, 236, 322
Corallina 79, 80, 87
 — *pilulifera* 86
Corethron cryophilum 230
Corycaeus speciosus 238
Corycella gracilis = *Farranula gracilis*
Coryphaena equisetis 257
 — *hippurus* 257
Coryphaenidae 172
Coscinodiscus lentiginosus 230
 — *oculisiridis* 230, 231
Costaria 87
 — *costata* 86
Cottus 52
Cranchiidae 162, 166
Crassostrea virginica 33
Creagrus 109
Cribellosa 208, 209, 212, 216
Crinoidea 186, 187, 196, 319
Crossocarpus 80
Crossota brunnea 145
Crustacea 200, 283, 319
Cryptosaras couesi 253
Crystalloteuthis glacialis 253
Ctenophora 185, 319
Cucumaria abyssorum 54
 — *pseudocurata* 265
Culeolus 210
Cumacea 186, 189, 196, 287
Cuspidaria 93
Cyanea 41, 45
Cyclococcolithus fragilis 135
Cyclotella meneghiniana 11
 — *nana* 16
Cyclothone 166, 167, 171, 307, 308
 — *acclinidens* 162
 — *alba* 165
 — *atraria* 145, 162, 253, 254
 — *braueri* 162, 255
 — *microdon* 254, 255
 — *obscura* 253, 254
 — *pallida* 253
 — *pseudopallida* 253, 254
 — *signata* 165, 252
Cyemidae 167
Cylindrotheca closterium 16
Cymathaere 87
Cymatogaster 41
Cynomacrus piriei 253
Cyphocaris richardi 253
Cypridina 325, 328, 329
 — *hilgendorfi* 327
 — *serrata* 322
Cystocrepis 56
Cystoseira 83, 87
 — *barbata* 85
 — *flaccida* 85
Dactyliosolen antarcticus 230
Dalatiidae 172
Daption 110
 — *capensis* 112
Decapoda 144—147, 151, 168, 187, 188, 196, 200, 323
Deimatidae 209
Delphinapterus leucas 259
Dendraster excentricus 264
Denticula seminae 226, 229, 233, 236
Desmarestia 80, 82, 87
 — *aculeata* 85
 — *media* 85
Desmosomatidae 210
Diaphus 164, 170
 — *dumerili* 307
 — *lucidus* 239—241
 — *luetkeni* 241
 — *raphinesquei* 164
 — *regani* 164, 241
 — *splendidus* 238
 — *taaningi* 313
 — *theta* 244
 — *vanhoeffeni* 245
Dictyosiphon 79
Diogenichthys atlanticus 241
 — *laternatus* 252
 — *panurgus* 245
Diomedea immutabilis 111
 — *nigripes* 111
Diomedidae 107, 109, 110, 114
Diplophos greyae 245
 — *rebaini* 244
Diplospinus multistriatus 164, 241, 242
Diretmus 173
Dissostichus mawsoni 260
Ditylum brightwellii, 13, 14
Donax 178
Dosidicus 71, 73, 172
 — *gigas* 73, 74, 259
Dunaliella tertiolecta 13
Durvillea 83
Echinocardium cordatum 54
Echinocrepis 56
Echinodermata 97, 190, 283, 319
Echinoidea 187, 188, 196, 319
Echinarachnius parma 270
Echinosigra 56
Echiuridae 319
Echiuroidea 187, 196, 200
Ecklonia 83
Elasipoda 190, 196, 202, 208, 209, 212, 286
Electrona antarctica 239, 244
 — *rissoi* 243, 245
Eledonella 163
Elminius modestus 177

- Elpidia* 202, 211, 215, 216
 — *birsteini* 217
 — *decapoda* 216
 — *glacialis* 211
 — *hanseni hanseni* 217
 — *hanseni idsubonensis* 217
Elpidiidae 186, 202, 208, 209
Emplectonema kandai 322
Enoplotenthiidae 161, 164, 166, 172, 173
Enteromorpha 86
Enteropneusta 319
Erichthonius braziliensis 265
Eucalanus bungii 143, 145
 — *bungii californicus* 244
 — *inermis* 245
 — *pileatus* 245
 — *subcrassus* 238
 — *subtenuis* 245
Euchaeta 322
 — *acuta* 153
 — *marina* 238
Euchaetidae 150
Eucopia australii 145
 — *grimaldii* 144, 145
Eudytes 110
Eukrohnia fowleri, 141, 145
 — *hamata* 144, 145
Eunice 101
Euphausia brevis 241
 — *diomedea* 238
 — *distinguenda* 241, 245
 — *eximia* 169, 245
 — *frigida* 244
 — *longirostris* 244
 — *lucens* 244
 — *pacifica* 244
 — *paragibba* 238
 — *pseudogibba* 245
 — *recurva* 241, 243
 — *similis* 245
 — *superba* 152, 244
 — *vallentini* 240
Euphausiacea 144, 147, 151, 236, 322
Euphrosyne borealis 99
Euprotomicrus 172
Eurycopidae 210
Eurypharingidae 167
Eurythenes gryllus 253
Eustomias bulbosus 240, 241
 — *trewavasae* 244
Exocoetidae 74, 166, 172
Exocoetia volitans 257
Farciminariidae 212
Farranula gracilis 238
Fauveliopsidae 211
Flabellifera 187
Flaccisagitta enflata 236, 238
Flagellata 319
Foraminifera 95
Forcipulata 187
Fragilariopsis cylindrus 230
Fratercula 109
 — *arctica* 111
Fregata 109
Fregatidae 107, 109, 110
Fucus 84, 85, 87
 — *distichus* 80
 — *evanescens* 80, 86
 — *serratus* 80
 — *vesiculosus giganteus* 80, 84
Fulmarus glacialis 111
Furcellaria 84, 85
Galatheanthemidae 186, 200, 210
Galiteuthis phyllura 253
Gammaridea 150, 253
Garrodia 110
Gasterochisma melampus 259
Gastrosaccus sanctus 178
Gastropoda 187, 196, 200, 319
Gastrotricha 319
Gempylidae 162, 164, 172, 173
Gempylus 172
 — *serpens* 162, 173, 257
Gennadas borealis 145
Gephyrothuriidae 186, 202, 209
Gigartina 86
Glaucus 323
Globorotalia truncatulinoides 241
Gloiopectis 79, 87
 — *capillaris* 80, 86
 — *furcata* 86
Glyceria 101
Gnathiidae 197
Gnathophausia gigas 145
 — *ingens* 253
Gobius bibarbatus 312
Gonatidae 172, 173
Gonatus 173
 — *antarcticus* 259
 — *fabricii* 259
Goniaulax polyedra 14
 — *reniformis* 327—329
Gonichthys 164
Gonostoma 171
 — *atlanticum* 164
 — *bathyphila* 255
 — *denudatum* 245
 — *ebelingi* 240, 241
 — *elongatum* 164
 — *gracile* 145, 241
Gonostomatidae 69, 162, 164, 166, 167, 169, 251, 252, 307, 312
Gordiacea 319
Gracilaria 86
Grampus griseus 257
Grateloupia 86
Grimalditeuthidae 167
Gygis 109
Halice quarta 146
 — *schoemakeri* 253
Halimeda 83
Halistaura 328, 332
Halobaena 110
Halocyptena 109
Halosaccion 79, 80, 85, 87
 — *glandiforme* 80
Haploneiscidae 210
Harmothoe imbricata 100
Helgocystis 56
Hemiaulus hauckii 228, 230, 233, 236
Hemichordata 319
Heptabrachia abyssicola 217
 — *subtilis* 217
Hesperornis 107
Heterocirrus binocularis 322
Heteropoda 160
Heterorhabdidae 150
Hexacrobrylidae 210
Hexactinellidae 196
Hildenbrandtia 78, 80
Hirondellea gigas 146
Hirudinea 185, 319
Hirundichthys marginatus 259
 — *rondeletii* 257, 258
 — *speculiger* 257
Histioteuthidae 166
Histioteuthis heteropsis 164
Histoneis 233
Hizikia 83
Holothurioidea 187, 188, 196, 200, 319
Hormiscia 79
Hormophysa 83
Hya araneus 32
Hydrobatas pelagicus 111
Hydrobatidae 107, 109, 110, 114
Hydrozoa 319
Hygophum bruuni 245
Hymenodora glacialis 145
 — *frontalis* 145
Hyperiidea 150
Hyperoodontidae 172
Ichthyornis 107
Ichthyos lockingtoni 259
Idiacanthidae 252
Idiacanthus antrostomus 245, 246
 — *fasciola* 245
Illex 73
 — *argentinus* 73
 — *coindetii* 73
 — *ilicebrosus* 73, 312
Ilyarachnidae 210
Insecta 319
Iridaea 86, 87
Ischnomesidae 210
Isistius 172
 — *brasiliensis* 257
Isopoda 186, 187, 190, 196, 197, 200, 282, 286, 287, 291, 296
Istiophoridae 75
Isurus 172
Janirellidae 210
Japetella diaphana 163, 253
Kamptosomatidae 186, 210
Kamptozoa 185

- Katsuwonus pelamus* 75, 172, 257
Kinorhyncha 200
Kjellmaniella 87
Kofoedinium velleloides 233
Koroga megalops 253, 255
Laetmogonidae 208, 209
Laingia 87
Lamellibrachia barhami 208
Lamellibranchia 97, 99
Lamellisabellidae 208
Laminaria 81, 82, 87
— *appress.rhiza* 80
— *bongardiana* 80
— *cichorioides* 86, 87
— *digitata* 80, 84, 85, 87
— *gurjanovae* 80
— *inclinatorhiza* 80
— *japonica* 86, 87
— *longicruris* 84
— *longipes* 80
— *saccharina* 80, 84—87
Lamna ditropis 259
— *nasus* 259
Lamnidae 172
Lampanyctus 164, 170
— *achirus* 244
— *cuprarius* 239
— *iselinoides* 245
— *mexicanus* 306
— *niger* 164
— *omostigma* 245, 246
Laridae 107, 109, 110, 114
Larus argentatus 111
— *crassirostris* 111
— *glaucescens* 111
— *fuscus* 111
— *occidentalis* 111
— *schistisagus* 111
Lasaea rubra 175, 176
Lasosterna 109
Latia 327
Laurencia 86
Leachia 162
Leiognathidae 325, 326
Lepidocentroida 210
Lessonia 81, 87
Lestidium 173
Lethmasteridae 200, 209
Leuroglossus stiebius 145, 246
Lima 93
Limacina helicina 244
Lithothamnion 78, 80
Littorina littorea 264
Loligo vulgaris 44
Lophosiphonia 86
Loricata 319
Lottia gigantea 263—265
Loweina 164
Lucibacterium 319
Lucicutia 322
Lucicutiidae 150
Lunda 109
— *cirrata* 111
Lysaster 209
Macellicephala 186, 211
— *grandelitrus* 288
— *mirabilis* 194
Macellicephaloides 186, 211
Macoma baltica 270
— *calcarea* 270
Macrocyctis 83
— *angustifolis* 83
— *pyrifera* 83
Macronectes 110
— *giganteus* 112
Macrostylidae 210
Macrouridae 145, 162
Makaira 172
— *nigricans* 257
Maldanidae 55
Margrethia obtusirostra 243, 245
Mastigoteuthidae 163, 167
Mastigoteuthis 171
— *agassizi* 253
Megadyples 110
Megaptera novaeangliae 257
Melamphaeidae 145, 165, 166, 169, 251, 252
Melamphaes 166
— *hubbsi* 241
— *spinifer* 245
Melanocetus johnsoni 253
Melanostomiatidae 164, 251, 252
Mercenaria mercenaria 96
Meridosternina 210
Merluccius productus 306
Mesonychoteuthis hamiltoni 77
Mesosagitta minima 214
Mesosignum 293
Metazoa 199, 200, 319
Metridia 322
— *ochotensis* 322
Mirorictus taaningi 245
Mnemiopsis 321, 332
Mollusca 283, 319
Molpadia oolitica 54
Molpadonia 202, 209
Monodon monoceros 259
Monoplacophora 196, 207, 208, 211, 212, 218
Monostroma 86, 87
Moroteuthis 77, 173
Munidopsis antonii 297
Munnopsidae 210
Myctophidae 164, 166—168, 244, 251, 252
Myctophum 69, 162, 169
— *aurolaternatum* 245, 246
— *lychnobium* 238, 239
— *punctatum* 241
— *selenops* 164
— *spinosum* 238
Myelophycus 86, 87
Myriochele oculata 103
Myriopoda 319
Myriotrochidae 202
Myriotrochus zenkevitchi 217
Mysidacea 144, 147, 323
Mytilus californianus 176
— *edulis* 177, 263
Nannoniscidae 210
Nannopterum 109
Nanomia bijuga 306
— *cara* 250
Navicula granii 226, 228, 235
— *planamembranacea* 226, 229, 233, 236
Nealotus 172
Nemalion vermiculare 86
Nemathelminthes 319
Nematodes 200, 319
Nematoscelis difficilis 244
— *gracilis* 238
— *megalops* 244
— *microps* 238
Nemertini 319
Nemichthyidae 252
Neopilina 207, 218
Neotanaididae 186
Nephthys 101
Nereis 101
— *diversicolor* 263
— *virens* 263, 264
Nesofregatta 109
Noctiluca miliaris 320
Notolepis 173
— *coatsi* 259
Notolychnus valdiviae 237, 238
Notoscopelus bolini 245, 246
Notothenia 260
Nototodarus 73
— *sloani* 73
Nucella lapillus 177
Oceanodroma furcata 111
— *leucorhoa* 111
— *matsudairae* 111
— *monorhis* 111
— *oceanites* 112
Octacnemidae 210
Octopoteuthidae 166
Octopus vulgaris 44
Ocythoe tuberculata 160
Odonotalia 80, 85
Odontosyllis 322, 327, 328
Oegopsida 255
Oithona setigera 152
Oligochaeta 200, 319
Ommastrephes 71, 73, 172
— *bartrami* 73, 74, 172, 257
Ommastrephidae 73, 172, 173
Omosudidae 172, 173
Oncaea 322
Oncorhynchus 259, 260
Oneirodes acanthias 255, 256
— *basili* 255
— *bulbosus* 253, 256
— *carlsbergi* 253, 256
— *heteronema* 253
— *kreffti* 255, 256
— *luetkeni* 253, 256
— *notius* 256
— *theodoritissieri* 253
— *thompsoni* 256
Onychocorycaeus latus 238

- Ohychoteuthidae 172, 173
Onychoteuthis 71, 172
 — *banksi* 257
Onykia 172
Opalina 41, 43
Ophioderma brevispinum 267
Ophiophragmus filograneus 267
Ophiothrix angulata 267
 — *fragilis* 265
 Ophuroidea 187, 188, 196, 296, 319
 Ophiophoridae 164, 166
Oplophorus spinosus 165
Opotomias mitsui 245
Orchomenella abyssorum 253
Orcinus orca 257
Ornithocercus 235
 Osteichthyes 236
 Ostracoda 144, 189
Oxytozum 235
 — *elegans* 233

Pagodroma 110
 — *nivea* 114
Pagophila 109
 — *eburnea* 114
Pandalus borealis 264
 Pantopoda 187, 188, 196
Parabrotula plagiophthalma 253
 Paralepididae 172, 173, 259
Paralepis 163, 173
Parallicella tenuipes 146
Paralithodes camtschatica 264, 266, 270
Paramecium 41, 43
Parapriacanthus 327, 328
Parargissa arguata 146
Parasagitta elegans 244
 — *robusta* 238
 Paraselloidea 210
Parathemisto gaudichaudi 244
 — *pacifica* 244
Parayoldiella 217
 Patellidae 176
 Paxillosida 209
Pectinaria belgica 103
 — *koreni* 103
Pelagia noctiluca 321
Pelagodiscus atlanticus 57
 Pelecanidae 107, 109, 110
 Pelecaniformes 107
 Pelecanoididae 107, 109, 110
Pelvetia 84, 85, 87
 — *wrightii* 86
 Penaeidae 160, 164, 166, 271
 Pennatularia 321, 327
Peronoccephala electra 257
Peridinium 235
Phaeocystis 14, 230
Phaeodactylum tricornutum 15, 16
Phaeophyta 78
Phaethon 109
 Phaethontidae 107, 109, 110
 Phalacrocoracidae 107, 109, 110, 114
 Phanerozonia 187, 196
Phoebetria 110
Pholas dactylus 323, 328
 Phoronoidea 185
Photinus 328
Photobacterium 319
 — *belozerskii* 319
Photoblepharon 326
Photonectes albipennis 164
Photostomias guernei 241
Phyllaria 84
 — *dermatodea* 85
Phyllirhoe bucephala 323
Phyllodoce 100
Phyllogigas 82
Phyllophora 80, 84, 85
 — *brodiaei* 86
 — *nervosa* 86
Phyllospadix 78, 86, 87
Physeter macrocephalus 172, 257
 Physonectae 302, 306
 Physophoridae 151
Pisaster ochraceus 176
Planktoniella sol 226, 227, 230
 Plathelminthes 319
Plautus 109
Pleurobrachia 41, 43, 321
Pleurogramma antarcticum 260
Pleuromamma 322
Podon polyphemoides 152, 153
 Pogonophora 187, 188, 196, 212, 286, 319
 Polychaeta 95, 144, 187, 188, 190, 196, 200, 283, 319
Polycirrus aurantiacus 322
Polydora ciliata 102, 265
 Polynoidae 100
Polysiphonia 79, 80, 86, 87
Polytoma 45
Pontella danae 245
 Porcellanasteridae 186, 209
Poromitra 171
Porphya 79, 87
 — *tasa* 80
Posidonia 78, 83
 Pourtalesiidae 56, 210
 Priapulida 296
 Priapulioidea 196
Primno macropa 145
Prionace 172
 — *glauca* 257
Prionospio cirrifera 102
 Procellariidae 107, 109, 110, 114
 Procellariiformes 107
Procelsterna 109
Prorocentrum micans 15, 16
Protomycophum arcticum 239, 244
 — *crockeri* 245
 — *normani* 237, 244
 — *subparallelum* 242
 — *thompsoni* 239, 244
 Protozoa 319
 Protracheata 319
Pseudoicichthys antarcticus 259
 Psychropotidae 208, 209
 Pterobranchia 186
Pterodroma cooki 112
 — *inexpectata* 112
 — *longirostris* 112
 — *solandri* 112
Pterosagitta draco 238
Pterycombus 173
 — *brama* 257
 — *petersi* 257
Pterygioteuthis 323
Ptilota 84
 — *serrata* 84
Ptychodera 324
 — *flava* 266
Puffinus bulleri 112
 — *carneipes* 112
 — *creatopus* 112
 — *gravis* 112
 — *griseus* 112
 — *puffinus* 111
 — *tenuirostris* 112
Pygoscelis 110
 — *adeliae* 114
Pygospio elegans 102
Pyrocystis 321
 — *pseudonoctiluca* 229, 230, 321
Pyrosoma 324
Pyroteuthis 323
 Pyrrhophyta 233
 Pyuridae 210

Rabdamia cypselura 325
Rathkea octopunctata 321
Renilla reniformis 327, 328, 329, 333
Rhachotropis distincta 253
Rhincalanus cornutus 238
 — *gigas* 244
Rhincodon typus 257
 Rhincodontidae 172
 Rhizopoda 236, 319
Rhizosolenia 235
 — *alata* 230, 232
 — *curvata* 229, 233
 — *cylindrus* 230
 — *imbricata* 230
 — *robusta* 230
 — *simplex* 230, 231, 236
 — *styliformis* 230
Rhodoglossum 87
Rhodomela 87
 Rhodophyta 78
Rhodymenia 80, 84, 86
Rissa 109
 — *brevirostris* 111
 — *tridactyla* 111
Rocellaria 323
Rosenblattia robusta 244
Rosenblattichthys volucris 245, 252
 Rotatoria 319
Ruppia maritima 86
 Rynchopidae 108
Sabellaria alveolata 265
 Sabelliditidae 208

- Sagitta elegans* 143, 144
 — *friderici* 245
Salmo 260
Salpidae 324
Sarena 324
Sargassum 83, 87
 — *fluitans* 84
 — *natans* 84
Scaphopoda 186, 187, 196, 319
Skeletonema costatum 10, 15, 16, 120
Scenedesmus 10
Scina antarctica 253
 — *borealis* 145
 — *incerta* 145
Scoloplos armiger 101
Scomberesocidae 75, 160, 166, 172
Scomberesox saurus 75, 257
Scombridae 75, 166, 172
Scopelarchidae 165, 172, 173, 245, 251, 252, 259
Scopelarchoides nicholsi 245
Scopelarchus krefftii 244
Scopelogys tristis 245
Scopeloberyx 171
 — *microlepis* 244
Scopelocheirus schellenbergi 146
Scopelopsis multipunctatus 243
Scotoplanes 54
Scyphomedusae 151
Scyphozoa 319
Searsiidae 160
Sepiola 323
Sergestes similis 169, 306
 — *splendens* 164
Sergestidae 164, 166, 169
Serpulidae 57
Serratosagitta bieri 245
 — *tasmanica* 244
Serrivomer 171
Siboglinum caulleryi 194
Sipunculoidea 187, 196, 285
Solemyidae 186
Solenogastres 319
Somniosus microcephalus 259
 — *pacificus* 259
Spatangoida 210
Sphaelaria 79, 80
Sphaerothuria 54
Spheniscidae 107, 109, 110
Sphenisciformes 107
Spinocalanus neospinosus 152
Spinulosa 187
Spiochaetopterus 54
 — *typicus* 103
Spirobrachiidae 208
Spirorbis 177
 — *borealis* 177
 — *corallinae* 177
 — *pagenstecheri* 177
 — *tridentatus* 177
Spongia 95, 187, 188, 196, 283, 286, 319
Sporozoa 319
Stenella coeruleoalba 257
Stenobranchius leucopsarus 237, 244, 306
Stephanoscyphus simplex 194
Stercorariidae 107, 109, 110, 114
Stercorarius longicaudus 110
 — *maccormicki* 112
 — *parasiticus* 110
 — *pomarinus* 110
Sterna paradisea 110
Sternidae 107, 109, 110, 114
Sternoptychidae 164—166, 169, 251, 252, 307, 308, 312
Sthenoteuthis 71, 73, 172
 — *oualaniensis* 74, 257
 — *pteropus* 73, 257
Sternopyx 163, 165, 171
Stomias affinis 240, 241
 — *boa* 244, 245
 — *colubrinus* 245
 — *gracilis* 240, 244
 — *lampropeltis* 245, 246
Stomiidae 164, 166, 252
Storhyngura 293
Strongylocentrotus droebachiensis 104, 264
 — *intermedius* 263, 264
Stylocheiron carinatum 236
 — *microphthalma* 238
 — *suhmi* 241
Sula 109
Sulidae 107, 109, 110, 114
Symbolophorus 69, 162, 164
 — *californiense* 242, 244
Synallactidae 209
Synedra 10
Synthliboramphus antiquus 111
Taaningichthys 167
 — *bathophilus* 253
Tacita 296
Tanaidacea 186, 196, 296
Taractes 173
 — *rubescens* 257
Taractichthys longipinnis 257
 — *steindachneri* 257
Tarletonbeania crenularis 240, 244
Tecturidae 176
Tellina 93
Temora discaudata 245, 246
 — *stylifera* 245
Terebra gouldi 266
Tetrapturus audax 257
Thais dubia 176
Thalassia 78, 83
Thalassionema nitzschioides 230
Thalassiosira fluviatilis 16
 — *nordenskioldii* 226, 227, 233
Thalassoica 110
Thunnus 75, 171—173
 — *alalunga* 76, 171, 257, 259
 — *albacares* 76, 171, 257, 258
 — *maccouni* 259
 — *obesus* 171
Thyasira 54
Thysanoessa gregaria 242, 244
Thysanopoda cristata 238
 — *tricuspidata* 238, 239
Thysanoteuthidae 172
Thysanoteuthis 71
 — *rhombus* 257
Tichocarpus 80, 86, 87
Todarodes 71, 73
 — *angolensis* 73, 259
 — *pacificus* 73
 — *sagittatus* 73
Todaropsis 73
 — *ebblanae* 73
Trematodes 319
Trematomus borchgrevinki 260
Tremoctopus violaceus 160
Trilobita 319
Tripodosolenia 233
Tunicata 286
Turbellaria 319
Turbinaria 83
Tursiops tursio 257
Uca crenulata 32
Ulva 79, 86
Ulothrix 79, 87
Umbellula 285, 293
 — *thomsoni* 285
Undaria pinnatifida 86
Undinula vulgaris 238
Urechinidae 210
Uria 109
Uroteuthis 323
Valenciennellus tripunctulatus 165, 305
Valonia 83
Valvifera 197
Vampyromorpha 160
Vampyroteuthidae 167
Vampyroteuthis infernalis 160, 253
Vibrio 319
Vinciguerria attenuata 165, 244
 — *lucetia* 245
 — *nimbaria* 164
 — *poweriae* 241
Vitjazia 186
Vitjaziana gurbanovae 146
Vitreledonella 163
Watasenia scintillans 161
Winteria telescopa 241, 243
Xema 109
 — *sabinei* 110
Xiphias 172
 — *gladius* 172, 257
Xiphiidae 75
Xiphosura 185, 319
Xylophaga 282
Yoldiella (Parayoldiella) 217
 — *idsubonini* 217
 — *ultraabyssalis* 217
Ziphiidae 259
Zonosagitta bedoti 245
 — *pulchra* 245
Zostera 78, 87
 — *marina* 84—86
 — *minor* 86
 — *nana* 85

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ (А. С. Монин)	5
ВВЕДЕНИЕ (М. Е. Виноградов)	7
Глава I	
МОРСКИЕ ОРГАНИЗМЫ И ФАКТОРЫ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ	9
§ 1. Адаптации планктонных водорослей к основным факторам океанической среды (З. З. Финенко)	9
§ 2. Влияние температуры на морских животных (Б. Я. Виленин)	18
§ 3. Приспособления животных к изменениям солености и ионного состава воды (В. В. Хлебович)	26
§ 4. Влияние гидростатического давления на морские организмы (А. П. Кузнецов)	35
§ 5. Локомоция в водной среде (С. М. Кашин, В. В. Смолянинов)	40
§ 6. Приспособления донных животных к использованию органического вещества грунтов (М. Н. Соколова)	53
Глава II	
КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНИ ПО АКВАТОРИИ ОКЕАНА	58
§ 1. Фитопланктон (Г. И. Семина)	58
§ 2. Первичная продукция (О. И. Кобленц-Мишке)	62
§ 3. Зоопланктон (М. Е. Виноградов)	65
§ 4. Макропланктон и нектон (Н. В. Парин, К. Н. Нессис)	69
§ 5. Донная растительность (В. В. Возжинская)	78
§ 6. Глубоководная донная фауна (З. А. Филатова)	88
§ 7. Личинки донных беспозвоночных (С. А. Милейковский)	96
§ 8. Птицы над океаном (В. П. Шунтов)	106
Глава III	
ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНИ В ОКЕАНЕ	117
ПЕЛАГИАЛЬ	117
§ 1. Фитопланктон (Г. И. Семина)	117
§ 2. Бактериопланктон (Ю. И. Сорокин)	124
§ 3. Зоопланктон (М. Е. Виноградов)	132

§ 4. Суточные вертикальные миграции пелагических животных (Ю. А. Рудяков)	151
§ 5. Макропланктон и нектон (Н. В. Парин, К. Н. Несис, Н. И. Кашкин)	159
БЕНТАЛЬ	174
§ 1. Население литорали (О. Г. Кусакин)	174
§ 2. Фауна шельфа, материкового склона и абиссали (Н. Г. Виноградова)	178
§ 3. Ультраабиссальная (хадальная) фауна (Г. М. Беляев)	198
§ 4. Пути формирования глубоководной фауны (Г. М. Беляев)	205
Глава IV	
БИОГЕОГРАФИЯ ОКЕАНА	219
§ 1. Пелагиаль (К. В. Беклемишев, Н. В. Парин, Г. И. Семина)	219
§ 2. Структура ареалов донных животных и роль пелагических личинок в формировании ареала (С. А. Милейковский)	262
§ 3. Донная фауна шельфа и материкового склона (А. А. Нейман, О. Н. Зезина, В. Н. Семенов)	269
§ 4. Донная фауна абиссали и ультраабиссали (Н. Г. Виноградова)	281
Глава V	
БИОФИЗИЧЕСКИЕ ПОЛЯ В ОКЕАНЕ	299
§ 1. Фауна звукорассеивающих слоев (Н. И. Кашкин)	299
§ 2. Биолюминесценция (И. И. Гительзон)	318
ЛИТЕРАТУРА	341
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ	376
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	391

ОКЕАНОЛОГИЯ

БИОЛОГИЯ ОКЕАНА

Том I

Биологическая структура океана

Утверждено к печати
Институтом океанологии им. П. П. Ширшова
Академии наук СССР

Редактор **Н. И. Кашкин**
Редактор издательства **А. М. Гидалевич**
Художник **Б. П. Кузнецов**
Художественный редактор **Н. Н. Власик**
Технический редактор **Л. Н. Золотухина**
Корректор **Р. А. Тютин**

Сдано в набор 29/III-1977 г.
Подписано к печати 29/VII 1977 г.
Формат 70×108¹/₁₆. Бумага типографская № 1
Усл. печ. л. 35,0. Уч.-изд. л. 38,4. Тираж 5800
Т-14909. Тип. зак. 2038.
Цена 3 р. 20 к.

Издательство «Наука»
117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94а.
2-я типография издательства «Наука»,
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10.