

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО
ОДЕССКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Ю. П. ЗАЙЦЕВ

МОРСКАЯ
НЕЙСТОНОЛОГИЯ

В монографии впервые в литературе обобщены данные по биологии пограничного слоя моря и атмосферы, представляющие предмет новой области гидробиологии — нейстонологии. Рассматриваются вопросы методики исследований структуры, состава, численности, экологии, динамики и распределения нейстона. Обсуждается важная роль нейстона в размножении морских организмов и круговороте веществ в природе. Дается оценка значения работ в области нейстонологии для повышения эффективности практических мероприятий, направленных на охрану, воспроизводство и рациональное использование биологических ресурсов Мирового океана.

Рассчитана на океанографов, гидробиологов, ихтиологов, радиобиологов, специалистов по рыбному хозяйству и охране природы.

Ответственный редактор —
доктор биологических наук
профессор *К. А. Виноградов*

ЮВЕНАЛИИ ПЕТРОВИЧ ЗАЙЦЕВ
Морская нейстонология

*Печатается по постановлению ученого совета
Института биологии южных морей АН УССР*

Редактор *Т. Г. Кондрацкая*. Художественный редактор *Е. И. Мушкетко*. Оформление художника *И. А. Ещенко*. Технический редактор *Я. М. Конников*. Корректор *З. Г. Гежун*.

Сдано в набор 16.11.1970 г. Подписано к печати 4.VI.1970 г. ПФ 08319. Зак. № 120. Изд. № 61. Тираж 1000. Бумага № 2. Формат БОХЭОЛ6. Печ. физ. листов 16,5. Усл. печ. листов 16,5. Учетно-изд. листов 18,6. Цена 1 руб. 96 коп.

Издательство «Наукова думка», Киев, Репина, 4.

Киевская книжная типография № 5 Комитета по печати при Совете Министров УССР, Киев, Репина, 4.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Жвведение	5
Раздел первый. Своеобразие экологических условий самой верхней области водной толщи морей и океанов	11
Глава I. Освещенность, температура и соленость воды	11
Глава II. Неживое органическое вещество	17
Глава III. Биологическое действие морской пены	31
Глава IV. Биотические факторы среды	35
Глава V. Экологическое своеобразие приповерхностного биотопа пелагиали как предпосылка для развития в нем особой биологической структуры	42
Раздел второй. Методика нейстонологических исследований	45
Глава VI. Невозможность использования существующих моделей орудий сбора планктона для нейстонологических целей	45
Глава VII. Некоторые принципы, положенные в основу разработки методики сбора и изучения морского нейстона	47
Направление лова и единица количественного учета	47
Оптимальная скорость лова сетью	48
Минимальное нарушение естественной стратификации воды и численности населения в зоне облова сети	51
Некоторые технические характеристики сетей, учтенные при изготовлении фильтрующих орудий сбора гипонейстона	53
Глава VIII. Орудия и способы сбора и изучения морского нейстона	56
Сбор бактерий	56
Сбор микрофитов	58
Сбор простейших и мелких многоклеточных	59
Сбор беспозвоночных средних размеров, икры и предличинок рыб	65
Сбор крупных беспозвоночных, личинок и мальков рыб	65
Количественный учет молоди рыб для рыбохозяйственных целей	67
Массовый сбор сетного нейстона для радиоэкологических, биохимических и других целей	68
Сбор эпинейстона	70
Визуальные наблюдения за нейстоном в море	70
Лабораторная обработка сборов нейстона и экспериментальные исследования	72
Раздел третий. Морской нейстон: определение, структура, состав, количество, ритмы и экология	75
Глава IX. Зарождение и развитие нейстонологических исследований в морских водоемах	75
Глава X. Нейстон и плейстон — приповерхностные комплексы организмов в пресноводных и морских водоемах	79
Глава XI. Структура нейстона	84
Глава XII. Состав и численность нейстона	91
Микроорганизмы	92
Простейшие	96

Мелкие многоклеточные (беспозвоночные)	100
Крупные многоклеточные (беспозвоночные)	107
Икра, личинки и мальки рыб	114
Эпинейстон	115
Фитонейстон	117
Глава XIII. Циркадные ритмы нейстона	119
Глава XIV. Экология нейстонных организмов	125
Приспособления нейстонтов к удержанию в области пленки поверхностного натяжения воды	127
Приспособления нейстонтов к солнечной радиации	135
Приспособления нейстонтов к другим абиотическим факторам среды	140
Приспособления нейстонтов к биотическим факторам среды	143
Радиоэкология нейстона	156
Взаимодействие между радиоактивной средой и гипонейстоном	157
Об опасности сокращения запасов промысловых видов рыб в результате радиоактивного загрязнения поверхности Мирового океана	160
Раздел четвертый. Распространение и распределение нейстона в море	163
Глава XV. Общая характеристика распространения и распределения нейстона в море	163
Расстояние до берега и глубина	163
Температура и соленость воды	171
Течение	177
Сгонно-нагонные явления	182
Нейстон в «контактных» зонах моря	184
Глава XVI. Особенности нейстона умеренных областей Мирового океана на примере южных морей СССР	190
Черное море	191
Азовское море	204
Каспийское море	209
Глава XVII. Особенности нейстона высокоширотных областей Мирового океана	214
Глава XVIII. Особенности нейстона тропической области Мирового океана	222
Раздел пятый. Значение нейстона в жизни моря и перспективы морской нейстонологии	230
Глава XIX. Значение нейстона в жизни моря	230
Нейстон и размножение морских организмов	230
Нейстон и круговорот веществ в природе	232
Глава XX. Перспективы морской нейстонологии	236
Заключение	239
Литература	243
Краткий словарь специальных терминов	263

ВВЕДЕНИЕ

Прошло полвека с того времени, как известный шведский гидробиолог Э. Науманн (Naumann, 1917) по совету своего коллеги О. Голмберга (Holmberg) предложил термин «нейстон» (das Neuston) для обозначения бактерий, эвглен, хламидомонад, амёб и других мельчайших растений и животных, населяющих поверхностную пленку небольших прудов и луж. Укоренившийся в то время термин «планктон», введенный В. Гензеном' (Hensen, 1887), объединяющий организмы, парящие в толще воды, и термин «плейстон», предложенный К. Шретером и И. Киршнером (Schröter u. Kirchner, 1896), означавший полупогруженные растения типа ряски, не соответствовали тому, что Науманн определил как «сообщество поверхностной пленки». Эту особенность должно было отразить слово «нейстон» (от древнегреческого νεῦν, что переводится как «плавать», «плыть», в то время как яХеш, откуда было произведено слово «плейстон», означает плавание в полупогруженном состоянии). Науманн не настаивал на своем термине, но выраженное им понятие он определил точно — микроорганизмы поверхностной пленки водоема, четко разграничив понятия «планктон» и «плейстон».

Вскоре, однако, стало очевидным, что с пленкой поверхностного натяжения воды тесно связано гораздо большее число видов животных и растений, чем предполагал открыватель нейстона. Наблюдения в природе и в лаборатории показали, что одноклеточных (бактерии, жгутиковые, простейшие и др.) нельзя рассматривать изолированно от таких моллюсков, как прудовик (*Limnaea*), физы (*Physa*), катушка (*Planorbis*), от некоторых планарий, ракообразных, как *Scapholeberis*, от личинок и куколок комаров (*Anopheles*, *Culex*, *Dixa* и др.), от личинок ряда рыб и других организмов, которые если не всю жизнь, то значительное время проводят на нижней стороне пленки поверхностного натяжения, ползая или повисая на ней, либо плавая у самой поверхности воды, и питаются микроорганизмами нейстона.

На другой, воздушной, стороне пленки поверхностного натяжения воды обитают различные взрослые насекомые и развиваются их яйца. На поверхности водоемов протекает жизнь имагинальных стадий таких широко распространенных насекомых, как ногохвостки — *Collembola* (подура водяная — *Podura aquatica*), палочковидные водомерки — Hydrometridae (водомерка обыкновенная — *Hydrometra stagnorum*), водомерки — Gerridae (водомерки болотная — *Gerris lacustris* и речная — *Heterobates dohrandti*), вельи — Veliidae (велья обыкновенная — *Velia currens*) и др. Эти насекомые тесно связаны с водными компонентами нейстона посредством своих личинок или через пищу и все они (и гидробионты, и аэробии) обладают целым комплексом специальных приспособлений, обеспечивающих их существование в области пленки поверхностного натяжения. Таким образом, имеются все основания отнести их к нейстону.

В связи с тем что в полном составе нейстон объединяет две большие группы организмов, населяющих обе стороны раздела вода — воздух, возникла необходимость его дифференциации.

Первую попытку сделал П. С. Уэлч (Welch, 1935). Он предложил назвать инфранейстоном (the infraneuston) планарий, ветвистоусых рачков, личинок и куколок комаров, моллюсков и других организмов, обитающих под пленкой поверхностного натяжения, и супранейстоном (the supraneuston) — водомерок, вельи, некоторых пауков, обитающих на пленке поверхностного натяжения пресных вод.

Позже Л. Гейтлер (Geitler, 1942) для этих частей нейстона предложил этимологически более правильные термины — соответственно «гипонейстон» (das Hyponeuston) и «эпинеuston» (das Epineuston), которые впоследствии были признаны в лимнологической литературе (Ruttner, 1952; Киселев, 1956; Liebmann, 1958; Rapoport a. Sanchez, 1963, и др.).

В отношении наиболее мелких организмов, таких как бактерии, которых технически трудно разделить на гипо- и эпифракции, хотя ясно, что они обитают как под водой, так и над ней (в пене), применяется обычно термин «нейстон», например «бактерионейстон».

Специфичность нейстонного комплекса организмов выступала настолько отчетливо, что С. А. Зернов (1934) считал необходимым выделить его в отдельный класс сообществ, наравне с планктоном (включающим, по Зернову, плейстон и нектон) и бентосом.

Долгое время нейстон и плейстон рассматривали как специфические биологические структуры пресных вод, хотя в поддержку этого положения не приводили каких-либо доказательств принципиальных отличий между поверхностью континенталь-

ных и морских водоемов как среды обитания. Первым важным аргументом в пользу общности этих биотопов было описание С. А. Зерновым (1934) морского плейстона. К этой своеобразной экологической группе гидробионтов, ведущих полуводный-полувоздушный образ жизни и включавшей вначале только пресноводные растения, как ряска (*Letrina*), пузырчатка (*Viricularia*) и виктория-регия (*Victoria regia*), С. А. Зернов отнес морских животных сифонофор, большая часть пневматофора которых возвышается над поверхностью воды, а нижняя часть колонии погружается на значительную глубину в воду. В последнее время А. И. Савиловым (1956а, б 1958, 1965) для тепловодной области Тихого океана описаны сообщества плейстонных сифонофор из родов *Physalia* и *Velella*.

Исключительно пресноводным приповерхностным комплексом организмов остался, таким образом, один нейстон. Это положение имеет свои объяснения. В качестве типичных представителей нейстона (гипонейстона) чаще всего рассматривались личинки и куколки кровососущих комаров, борьба с которыми входит в круг широко проводимых противомаларийных мероприятий. То обстоятельство, что эти характерные компоненты гипонейстона развиваются только в небольших стоячих или малопроточных водоемах, где они спокойно могут подвешиваться к пленке поверхностного натяжения, дышать атмосферным воздухом и питаться микроорганизмами нейстона, укрепило мнение, что нейстонный комплекс организмов способен развиваться только в защищенных от ветра прудах и лужах и не может существовать в открытых частях озер или водохранилищ, а тем более в морях и океанах. Подобная точка зрения была широко распространена и не способствовала развитию гидробиологических поисков на рубеже раздела вода — атмосфера, а исследования проводились в основном в интересах медицинской энтомологии. Даже давно известные науке примеры очевидной аналогии с пресноводным нейстоном в море (существование океанических водомерок, моллюсков, ползающих по нижней стороне поверхностной пленки воды, ракообразных, прилипающих к ней или выпрыгивающих из воды, и т. д.) не смогли поколебать убеждения о невозможности заселения поверхности морей и океанов комплексом организмов типа нейстона. Поэтому все разнообразие орудий сбора и методических приемов, предназначенных для получения образцов воды, бактерий, фитопланктона, зоопланктона, ихтиопланктона из так называемого нулевого горизонта морской пелагиали, не было рассчитано на специальное исследование верхних 2—3 см водной толщи. Этим слоем либо пренебрегали, либо, в лучшем случае, его отлавливали попутно с произвольно взятым объемом воды из нижележащих слоев. Используя наиболее распространенные способы получения «поверхностных» биологических проб **В МО-**

ре, бактериологи и фитопланктонологи, работая с опрокидывающимися батометрами, располагают пробами с нулевого горизонта фактически, проходя мимо него. Зоопланктонологи используют сети типа «Джеди» и получают «поверхностные» пробы методом тотального вертикального облова слоя 10—0 м, а ихтиопланктонологи — путем вертикального облова такого же слоя или горизонтального облова слоя 0,8—0 м либо 1,13—0 м.

В итоге оказалось, что наименее изученным биотопом из всей продуктивной толщи моря оказалась область пленки поверхностного натяжения и не приходится удивляться тому, что специальные исследования в данном биотопе уже с самого начала породили подлинный поток новой научной информации.

Поводом для таких исследований послужило, в одном случае, изучение условий существования пелагических икринок рыб с высокой плавучестью (Зайцев, 1958), в другом — изучение пищевых объектов морских птиц (David, 1963), в третьих — сбор пелагических фораминифер (Willis, 1963). Эти разные по своим целям, масштабам и комплексности исследования, проводившиеся в отдаленных друг от друга районах Мирового океана, показали, что в море, как и в пресных водах, наряду с плейстоном существует богатый и разнообразный комплекс нейстонных организмов. Однако главное заключалось не в том, что было доказано существование во всех водоемах гидросферы единого в своей основе нейстона (чего и следовало ожидать), а в той роли, которую, как оказалось, нейстон играет в жизни морей и океанов. Известно, что вследствие их большой протяженности и глубины, удельный вес пелагических форм в морских водоемах значительно выше, чем в континентальных. Особенно наглядно это иллюстрируется на примере морского нейстона.

По мере того как разворачивались специальные исследования в приповерхностном микрогоризонте моря, все более важными представлялись протекающие в нем биологические процессы. То обстоятельство, что начальной целью поисков было изучение условий существования ранних стадий развития рыб, имело положительное методологическое значение в том смысле, что это неизбежно нацеливало на решение более широкого круга вопросов.

Установленный вначале факт высокой концентрации икринок и личинок рыб под пленкой поверхностного натяжения, с одной стороны, дал повод охарактеризовать этот биотоп как важнейший «инкубатор» пелагиали, а с другой — поставил перед необходимостью объяснения причин этого существенного обстоятельства. В дальнейшем с помощью специальных методик в указанном биотопе было обнаружено неизвестное прежде скопление сравнительно крупных беспозвоночных, встречавшихся крайне редко в обычных сборах «поверхностного» планктона. Позже в поисках ответа на вопрос о причинах богатства

жизни в верхнем, менее чем пятисантиметровом слое моря, в нем было обнаружено еще более крупное скопление мелких многоклеточных, затем простейших и сапрофитных бактерий. Это начальное звено пищевой цепи организмов нейстона — бактерионейстон — по своей плотности на два-три порядка превышало плотность бактериопланктона водной толщи.

Выяснение причин обилия сапрофитных бактерий у поверхности моря вскрыло не менее важные явления. Так, получили биологическое подтверждение результаты новейших работ в области химии моря, свидетельствующие о концентрации косного органического вещества на поверхности, было открыто явление «антидождя» трупов, в результате которого значительная часть мертвых организмов скопляется на поверхности воды и в пене, обнаружены биологически активные свойства самой морской пены, способной существенно ускорять развитие и рост животных и растений.

Получение новых фактов дало возможность представить морской нейстон как чрезвычайно важный элемент биологической структуры с решающим значением в жизни моря. Необходимость всемерного развития исследований в этом направлении была очевидной. Для их осуществления решением Президиума АН УССР в Одесском отделении Института биологии южных морей АН УССР на базе лаборатории гипонейстона в 1966 г. был создан первый отдел гипонейстона. Правильность и своевременность этого научно-организационного мероприятия подтвердилась результатами работ нового отдела.

Аналогичные исследования проводятся в настоящее время в биологических, океанографических, медико-океанографических, радиоэкологических и других научных центрах многих государств.

С начала специального изучения морского нейстона прошло не более 10 лет. Однако объем, значение и применимость накопленных за это время научных данных настолько существенны, что позволяют говорить о рождении нейстологии — новой и весьма перспективной области гидробиологии (Зайцев, 1967а).

Настоящая книга является первой попыткой систематизировать и обобщить фактический материал, составляющий предмет морской нейстологии — отрасли, хотя и более молодой, но уже глубже разработанной, чем пресноводная.

Понятно, что эта книга не лишена недостатков, и автор заранее благодарит за все высказанные в его адрес критические замечания.

В течение десяти лет поисков автор постоянно получал большую помощь от специалистов и моральную поддержку со стороны многих коллег, которым он выражает глубокую благодарность.

Особо хочется поблагодарить лиц, непосредственно участвовавших в рождении настоящей книги: сотрудников по отделу гипонейстона, больших энтузиастов своего дела, результаты работ которых составляют основу фактического содержания монографии; руководителя Одесского отделения Института биологии южных морей, профессора К. А. Виноградова, оказывавшего постоянную поддержку исканиям автора; профессор, А. А. Стрелкова, много сделавшего для выхода ее в свет члена корреспондента АН УССР Г. Г. Поликарпова, многолетнее дружеское содружество с которым плодотворно сказалось на развитии основ нейстонологии.

РАЗДЕЛ ПЕРВЫЙ

СВОЕОБРАЗИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ САМОЙ ВЕРХНЕЙ ОБЛАСТИ ВОДНОЙ ТОЛЩИ МОРЕЙ И ОКЕАНОВ

До последнего времени почти ничего не предпринималось для изучения экологических факторов, действующих в верхней 2—3-сантиметровой водной толще. Обилие материалов, характеризующих в настоящее время абиотические и биотические условия у поверхности моря — температуру, соленость, газовый режим, освещенность, спектральный состав света, содержание органических веществ и т. д., фактически относится к слоям, расположенным на расстоянии более 5—10 см от уровня воды. Широко применяемые модели батометров, термометров и других океанографических приборов не позволяют изучать более поверхностный слой, обследование которого до недавнего времени не вызывало интереса у специалистов. Вот почему на первых порах своего развития нейстонология испытывает большие затруднения перед необходимостью охарактеризовать физическую и химическую природу приповерхностного биотопа, своеобразии жизни которого она достаточно глубоко вскрыла биологическими методами исследования.

На основании некоторых данных, обнаруженных в океанографической литературе и результатов работ отдела гипонейстона Одесского отделения Института биологии южных морей АН УССР, приводится характеристика среды, создавшей нейстон и определившей его роль в жизни моря.

ГЛАВА I. ОСВЕЩЕННОСТЬ, ТЕМПЕРАТУРА И СОЛЕННОСТЬ ВОДЫ

Роль солнечного света в жизни растительных и животных обитателей моря хорошо известна, и вопросу проникновения его в толщу воды было посвящено немало исследований. Однако в силу уже отмеченных обстоятельств в достаточно обширном списке опубликованных работ очень мало уделяется внимания верхним слоям пелагиали.

По данным В. А. Рутковской (табл. 1), наиболее интенсивно суммарная солнечная радиация поглощается первым 10-сантиметровым слоем воды, на долю которого приходится более половины всей радиации. Таковую же закономерность представ-

ляют величины проникновения солнечной радиации на различных глубинах водной толщи. Например, в районе Геленджик (по тому же автору) до глубины 10 см доходит 46% общего количества солнечной радиации, на глубину 1,5 м — 25, на глубину 10 м — 7,1%.

Таким образом, измерения показали, что верхние 10 см морской пелагиали «перехватывают» около половины всего количества солнечного света, проникающего в море. Однако для изучения условий жизни фитопланктона эти сведения недостаточны. Важно выяснить, как распределяется солнечная радиация в пределах данного слоя. Согласно данным С. Г. Богуславского (1956), верхний 1-сантиметровый слой черноморской воды

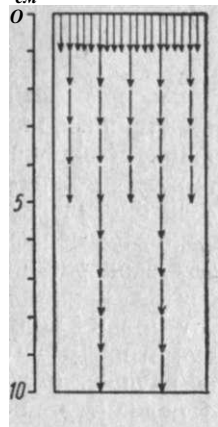


Рис. 1. Поглощение суммарной солнечной радиации приповерхностном микрогоризонте (глубина в см) Пелагиали Черного моря. Каждая стрелка соответствует 1/10-ной поглощенной радиации (ориг., по данным Богуславского, 1956).

южного побережья Крыма поглощает 20% суммарной радиации, 5-сантиметровый — 40, а 10-сантиметровый — 50% всех проникших в воду солнечных лучей. Данные С. Г. Богуславского и В. А. Рутковской относительно поглощения солнечного света слоем воды 0—10 см близки, но первый автор уточняет, что в пределах этого горизонта особое место занимает елок 0—1 см (рис. 1).

По-видимому, дальнейшая детализация вскроет неоднородность освещения также в пределах верхнего односантиметрового

Таблица 1

Поглощение солнечной радиации (в % к радиации, падающей на поверхность водоема) слоями воды различной толщины в безоблачные и малооблачные дни (Рутковская, 1965)

Толщина слоя, м	Крымское побережье		Толщина слоя, м	Геленджик	
	Крымское побережье	Геленджик		Крымское побережье	Геленджик
0,1		54	7		90,0
0,5	60	69	8		91,0
1,5	66	75	10	91,0	92,9
2,0	74	80	15	94,4	95,1
3,0	77	83	20	97,0	96,9
4,0		86	25		97,8
5,0	84	88	30		98,6
6,0		89	33		99,0

слоя воды. Однако и установленная уже особенность вертикального микрораспределения солнечной радиации достаточно убедительно характеризует изучаемый слой как область наиболее интенсивного проникновения и поглощения (следовательно, перехода энергии электромагнитного поля световых волн в другие формы) солнечной радиации. Принимая во внимание роль света в жизни гидробионтов, биологическое значение этого обстоятельства трудно переоценить.

В то же время известно, что лучи различных участков солнечного спектра по-разному влияют на те или иные организмы и процессы и поэтому, ввиду констатации факта интенсивной освещенности приповерхностного микрогоризонта пелагиали, закономерно возникает вопрос о качественном составе проникающих сюда солнечных лучей. Литература по этому вопросу чрезвычайно бедна, но некоторые общие положения, установленные в рассматриваемом аспекте, установлены с достаточной достоверностью.

Из данных В. А. Рутковской (1965) следует, что с глубиной резко убывает удельный вес длинноволновой ($\lambda = 710 \text{ мкм}$) и коротковолновой ($K = 420 \text{ мкм}$) радиации. С. Г. Богуславский считает, что вся длинноволновая радиация на расстоянии более 10 см от поверхности моря практически отсутствует. В. С. Большаков (1963) уточнил, что этот слой поглощает все лучи с длиной волны более 1200 мкм и привел данные Дж. Стронга, показывающие, что даже вода высокой степени дистилляции полностью поглощает лучи с длиной волны равной или больше следующей:

Толщина слоя полного поглощения, мм	Длина световых волн, мкм
1	2400
10	1500
100	1000

Известно, что коротковолновая радиация (средние и дальние ультрафиолетовые лучи) поглощается водой так же быстро, как и инфракрасная. Особенно резко возрастает поглощение ультрафиолетовых лучей в пределах 300—200 мкм (Tsukamoto, 1927; Armstrong, Boalch, 1961, и др.).

К. Е. Зобелл (Zobell, 1946) приводит материалы, подтверждающие эту закономерность и дающие представление о количественной стороне поглощения ультрафиолетовых лучей у поверхности моря (рис. 2). Из рисунка следует, что в верхнем 10-сантиметровом слое морской воды поглощается более 75% лучей $\lambda = 254 \text{ мкм}$ и около 60% лучей $\lambda = 266 \text{ мкм}$. Таким образом, как отмечает К. Е. Зобелл, в «Морской микробиологии», интенсивность наиболее вредной бактерицидной радиации после прохождения всего 10-сантиметрового слоя воды сокращается

наполовину. С точки зрения нейстонологии эту закономерное^ следует выразить иначе: в верхнем 10-сантиметровом слое вода присутствует наибольшее количество биологически активны) дальних и средних ультрафиолетовых лучей.

Итак, несмотря на ограниченное количество работ по изучению оптического режима самой верхней части пелагической

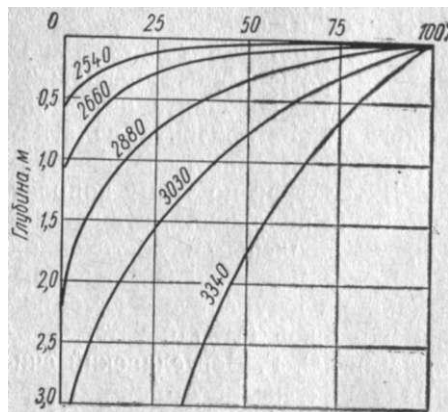


Рис. 2. Поглощение (в %) коротковолновой радиации солнца (длины волны в д) различными по толщине (в м) слоями чистой морской воды (ГоВелл, 1946, по НиЦиги).

зоны моря, результаты исследований свидетельствуют о том, что приповерхностный слой толщиной в несколько сантиметров занимает в отношении этого экологического фактора особое положение. Оно выражается в интенсивной освещенности и наличии здесь основной части инфракрасных и ультрафиолетовых лучей солнечного спектра. По своим количественным и качественным характеристикам оптический режим верхних 5—10 см пелагиали, особенно верхний односантиметровый слой, резко отличается от оптического режима остальной толщи воды, в том числе и от слоя, расположенного на расстоянии всего 10—15 см от уровня моря.

С освещенностью тесно связана температура воды, так как главным источником прогрева вод морей и океанов является солнечная радиация. Однако в связи с тем, что в пелагиали непрерывно происходят процессы перемешивания (особенно турбулентного), температурный режим приповерхностного слоя не может отличаться такой специфичностью и устойчивостью, как световой. В. С. Большаков (1963) измерял температуру воды Черного моря на расстоянии 5, 10, 20, 50 и 100 см от поверхности с помощью термометра сопротивления конструкции Жукова с точностью 0,1° С. Исследования, проведенные в течение пяти рейсов при штиле и незначительном волнении, не обнаружили разницы в температуре между взятыми гори-

зонтами, которая выходила бы за пределы точности измерений. По-видимому, эти результаты отражают последствия перемешивания, ведущего к выравниванию показателей температуры в вертикальном направлении. Впрочем, нередко в самом верхнем слое, в котором поглощается основная часть тепловых инфракрасных лучей, отмечается повышенная температура воды. Так, в открытой части Каспийского моря в июле 1962 г. М. Ш. Розенгурт (устное сообщение) зарегистрировал на глубине 10 см температуру воды 27,6° С, а на глубине 30 см — 26° С. К сожалению, измерения температуры морской воды с помощью стандартных океанографических приборов не предусматривают специального изучения верхнего 5—10-сантиметрового слоя, который при штиле бывает значительно более прогретым, чем на глубине 15—20 см. Такое состояние не бывает продолжительным, но если его расценивать с точки зрения продолжительности жизни многих гидробионтов, оно заслуживает внимания. Несколько часов повышенной температуры воды — это несколько поколений бактерий, одно-два деления клеток микрофитов, смена нескольких этапов развития пелагической икры рыб и т. п.

По данным М. В. Товбина (Товбш, 1949), температура воды поверхностной пленки небольших пресноводных прудов в солнечные дни и в штиль также несколько выше, чем в толще, но в облачную погоду картина может быть иной. В этих условиях в результате испарения наблюдается понижение температуры воды верхнего тончайшего (4—5 мм) слоя на 0,3—0,4° С. Вероятно, принципиально такое же явление должно наблюдаться при аналогичных условиях и в море, но пока об этом нет данных.

Таким образом, на современном уровне изученности данного вопроса создается впечатление, что температурный режим приповерхностного микрогоризонта пелагиали в общем мало отличается от того, который характеризует верхние 2—3 м водной толщи, но в отдельных случаях, когда процессы перемешивания по тем или иным причинам замедлены, в нем создается свой микроклимат, который, несомненно, имеет биологическое значение, особенно для форм с коротким жизненным циклом. Это относится к случаям, когда температура воды положительна.

В настоящее время не известны особенности вертикального микрораспределения температуры воды на поверхности моря при наличии льда, но поскольку различные начальные формы плавучего льда (ледяные иглы, ледяное сало, шуга, снегура, склянка, блинчатый лед и др.) характерны для верхних 4—5 см пелагиали (Жуковский, 1953; Егоров, 1966), можно сделать заключение, что и в отношении низких температур приповерхностный микрогоризонт толщи морей и океанов соответствующих широт и в соответствующие сезоны года отличается

от нижележащих слоев. Это обстоятельство также не может не иметь своих биологических последствий.

Распределение солености в Черном море на расстоянии 5, 10, 20, 50 и 100 см от поверхности изучал В. С. Большаков (1963). Пробы воды из первых трех микрогоризонтов он отбирал с помощью специального шлангбатомера, сконструированного по идее -С. О. Макарова (1894). На глубине 50 и 100 см применялся батометр Алексеева типа «Северный полюс» на 350 см.

Как показали наблюдения, существенных различий в солености воды между отдельными микрогоризонтами не обнаружено. Только в нескольких случаях в слое 50—100 см отмечалась разница, выходящая за пределы точности измерений, но близкая к ним. Вероятно, последствия указанного выше перемешивания проявляются и в случае солености. Без этого концентрация и состав солей в самом верхнем микрогоризонте пелагиали могли бы быть существенно иными, чем в толще воды, в результате испарения, аккумуляции атмосферных аэрозолей морской поверхностью (Попов, 1965), флотации и других явлений. >

Сравнительное изучение микроэлементарного состава воды Черного моря на горизонтах 0—10 см и 10 м (Виноградова и Коган, 1966; Коган, 1967) показало, что в большинстве случаев количество микроэлементов (Fe, Si, Mn, V, Co, Ni, Tl, Al, Mo, Bp, Pb, Ag) в поверхностном слое выше, чем на глубине 10 м. По-видимому, это одно из проявлений специфичности химического и микроэлементарного состава воды приповерхностного микрогоризонта моря. Дальнейшие исследования в данном направлении дадут возможность получить важные для нейтонологии сведения, особенно касающиеся фактора рапичности, вскрытого работами А. Е. Пора (Pora, 1966).

Наряду с этим приповерхностный микрогоризонт пелагиали может испытывать не только увеличение концентрации солей, но и уменьшение в результате выпадения атмосферных метеорологических осадков. Это особенно характерно для тех случаев, когда большое количество дождевой воды выпадает на спокойную поверхность моря в районах с нормальной и повышенной соленостью. Летом 1965 г. автору приходилось наблюдать такое явление во Флоридском проливе; вблизи побережья Кубы. Иногда даже через 20 час после прошедшего ливня поверхностный слой воды толщиной порядка 10 см был мутным от обилия взвеси терригенного происхождения и опресненным, что можно было определить даже на вкус. Количество дождевой воды на поверхности моря обычно более значительно у берегов, где к осадкам, выпадающим непосредственно из атмосферы, присоединяются ливневые стоки с суши. Однако и в открытых водах, особенно в тропической области, этот экологический фактор, вероятно, может иметь значение для жизни

обитателей поверхности раздела море — атмосфера, тем более что дело здесь не только в поступлении пресной воды. По м В Федосову (1965), ежегодно на поверхность Мирового океана выпадает около 412 тыс. км² осадков, содержащих до ЮО мкг/л соединений азота, накопленных в воде за тот период, когда она находилась в парообразном и капельном состоянии в атмосфере.

ГЛАВА II. НЕЖИВОЕ ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО

Наряду с живыми организмами в толще морей и океанов находится неживое, косное органическое вещество, которое намного превышает биомассу живых существ. Под 1 м² поверхности океана содержится в среднем 2,4 кг растворенного (Duitsma, 1960) и 500 г взвешенного органического вещества, из которого значительно менее 1/10 составляют живые организмы (Parsons a. Stickland, 1962). Следовательно, общее количество неживого органического вещества приблизительно в 50 раз больше, чем живого (Sutcliffe, Baylor, Menzel, 1963). В одной из своих последних работ В. Г. Богоров (1967) называет еще более внушительную цифру: неживого органического вещества в океане в 500 раз больше, чем его находится в живых существах. По З. З. Финенко (1965), в составе sestona различных районов Мирового океана на долю фитопланктона и бактерий приходится 0,4—3,5, зоопланктона — 3—10%, 85—90% составляют детрит и не учитываемый сетным методом зоопланктон. Эти данные не окончательны. Соотношение живого и неживого органического вещества заметно изменяется в пространстве и во времени, но факт явного преобладания последнего над первым твердо установлен.

Изучение неживого органического вещества в естественных водоемах начато только в последние годы, и до сих пор еще не полностью вскрыта его роль в жизни гидросферы. Большинство исследователей считает, однако, что оно является важнейшим экологическим фактором, играющим большую роль в питании, росте, развитии гидробионтов, обмене веществ между организмами, регулировании экологических процессов, протекающих в водоемах.

Естественные источники косного органического вещества в морской воде различны: с одной стороны, сами растения и животные, населяющие море, продукты их жизнедеятельности и особенно посмертные выделения, с другой — поступления с речным стоком, метеорологическими осадками и эоловыми наносами. Эти вещества находятся во взвешенном, коллоидном и растворенном состоянии и прослеживаются от поверхности моря до дна.

Рассмотрим, насколько позволяют имеющиеся материалы как проявляется этот важнейший экологический фактор в приповерхностном слое пелагиали.

Если говорить о самых крупных частицах неживого органического вещества в морской воде, нужно начинать с насекомых. Судьба наземных насекомых, занесенных ветром в море, долгие годы интересовала исследователей. Возможно, это объясняло особое положение вопроса, выходящим за привычный круг интересов энтомологов и океанографов, возможно, здесь сказывалось все то же невнимание к изучению приповерхностной среды пелагиали. Но так или иначе перед нейтонологией встал: необходимость заняться такими исследованиями, поскольку наземные насекомые оказались не только обычным и массовым компонентом сборов нейстона, но и таким экологическим фактором, с которым непосредственно сталкиваются составляющие его организмы.

Известно, что ветры оказывают существенное влияние на расселение наземных насекомых, причем это относится не только к летающим, но и ко многим бескрылым формам, обладающим достаточной парусностью. Например, гусеницы непарного шелкопряда первого возраста разносятся ветром на расстояние до 20 км. В то же время даже такие насекомые, как пустынная саранча, имеющие очень активный полет, передвигаются по ветру при его скорости более 2 м/сек. Что касается насекомых, поднятых восходящими токами воздуха на высоту нескольких тысяч метров, то они разносятся на сотни километров (Бей-Биенко, 1966). Анализируя современное состояние изученности полета насекомых, Ю. М. Залесский (1955) отмечает, что специальными уловителями последние зарегистрированы в воздухе на высоте до 4500 м. На всех высотах, включая максимальную, были обнаружены представители отрядов равнокрылых, перепончатокрылых и двукрылых. Среди перепончатокрылых (в воздухе встречены представители 250 родов) преобладают крылатые муравьи, а среди двукрылых — представители семейств *Spilogripidae*, *Cygnopogonidae*, *Cynipidae*. На высоте до 3355 м встречаются жесткокрылые в количестве до 4420 видов, относящиеся к 191 роду. Чешуекрылые обнаружены на высоте до 1525 м.

Все эти данные показывают, что многие насекомые могут оказаться во власти воздушных течений и быть унесенными на большие расстояния от места их взлета. Таким путем они заносятся и в море на десятки и сотни километров от берегов.

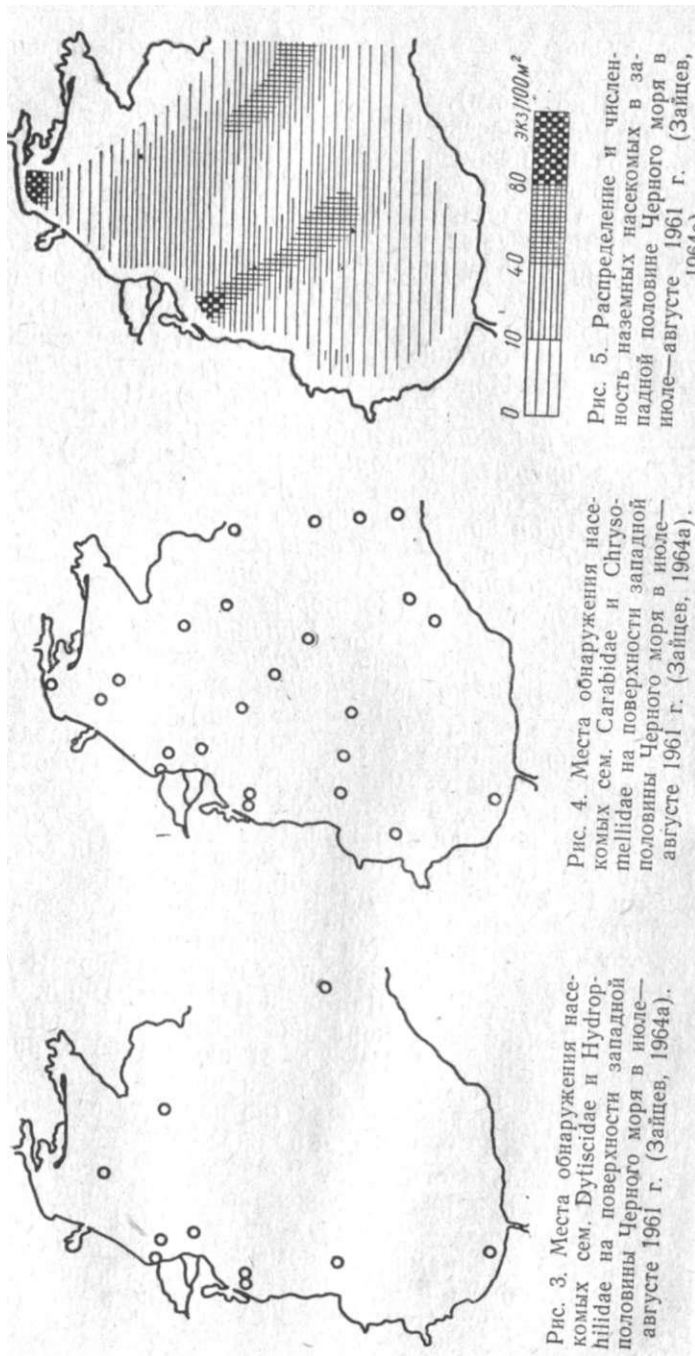
После выпадения на поверхность воды насекомые, как правило, вскоре погибают, но не тонут. Их тело, пронизанное трахеями, а часто и воздушными мешками, обладает высокой плавучестью, благодаря чему насекомые в течение многих дней

и даже недель могут находиться на поверхности моря. Только пропитавшись водой (к этому времени тело, как правило, уже распадается на части), насекомые оседают на дно. Таким образом, наземные насекомые, занесенные в море, представляют собой источник неживого органического вещества, сосредоточенного в приповерхностном слое воды.

Некоторое представление о количестве и распределении насекомых в море дают результаты исследований, проведенных сотрудниками отдела гипонейстона. В сетных сборах гипонейстона, полученных в сентябре 1961 г. из восточной половины Черного моря (по определению В. Д. Севастьянова), были обнаружены целые организмы или фрагменты следующих наземных насекомых: *Homoptera* (*Megametis* sp., *Deltoccephalus* sp., *Jassidae* g. sp., *Cicadella* sp., *Aphidodea*); *Heteroptera* (*Nabis ferus*, *Plrates hybridus*, *Camptopus lateralis*, *Ceraleptus optus*, *Pyrrhocoris apterus*, *Strictopleurus* sp., *Aelia* sp.); *Coleoptera* (*Harpalus* sp., *Taphoxemus* sp., *Agomus* sp., *Phytonomus* sp., *Sitona* sp., *Apion* sp., *Staphilinidae* g. sp. sp., *Phylloireta nemorum*, *Phylloireta* sp., *Adomia variegata*, *Coccinella undecimpunctata*, *C. quinquepunctata*, *Adalia bipunctata*, *Aphodius melanosticus*); *Hymenoptera* (*Solenopsis* sp., *Tetramorium* sp., *Apanteles* sp., *Braconidae* g. sp., *Ichneumonidae* g. sp.); *Diptera* (*Sepsidae* g. sp., *Caenia* sp., *Syrphus corollae*, *S. ochrostoma*, *Syrphus* sp., *Drymeia* sp., *Fucellia* sp., *Fungivoridae* g. sp., *Dolichopodidae* g. sp., *Cordiluridae* g. sp.).

Менее определимые остатки принадлежали представителям чешуекрылых, сетчатокрылых, прямокрылых и пауков.

Особый интерес, в том числе и для карантинной службы, представляет колорадский жук (*Leptinotarsa decimlineata*), который в сборах гипонейстона Черного моря был впервые обнаружен в 1964 г. вблизи устьев Дуная. Колорадский жук может оставаться живым в морской воде в течение нескольких суток и за это время переносится течениями на большие расстояния от места приводнения. Известны случаи переправы живого колорадского жука через Ла-Манш (Thomas, Dunn, 1951) и вывода из Балтийского моря на побережье Калининградской области (Журавлев, 1964). 29—31 июля 1966 г. при нагонном ветре на пляжи Одесской области прибой выбросил большое количество колорадских жуков (по подсчетам В. П. Закутского в среднем 18 экз. на 1 пог. м пляжа). Многие из них были живыми и потребовалось даже вмешательство сельскохозяйственной авиации для их уничтожения. 22—24 апреля 1964 г. на «Золотом пляже» у Феодосии образовался сплошной вал из выброшенных волнами насекомых длиной в несколько километров. Это были в основном клопы-черепашки (10 видов), Долгоносики, жужелицы, майские хрущи, комары (11 видов)



Указанные примеры свидетельствуют о том, что на поверхности моря находится большое количество наземных насекомых, которые при соответствующих условиях ветра и течений выбрасываются волнами на берег. Чаще, однако, эти насекомые встречаются по всей акватории моря, где они в большинстве случаев погибают. Особенности распределения представителей различных групп наземных насекомых на поверхности Черного моря указывают пути, приведшие их в чуждую им стихию.

Если на одну из карт западной половины Черного моря нанести места обнаружения видов Dytiscidae и Hydrophilidae, обитающих в пресных водах или вблизи них (рис. 3), а на другую — Scarabidae и Chrysomelidae, не связанных непосредственно с пресными водами (рис. 4), легко заметить разницу между нанесенными точками. В то время как водолюбы и плавунцы встречаются главным образом вблизи дельты Дуная и там, куда проникают дунайские воды, жуки и листоеды сравнительно равномерно распределены по всей акватории. Это указывает на то, что основным источником поступления представителей первых двух семейств в Черное море является речной сток, а последних двух — воздушные течения.

Общее количество насекомых на поверхности западной половины Черного моря в этот период (с 18 июля по 5 августа 1961 г.) приведено на рис. "5. Наиболее высокая плотность насекомых соответствует районам гидрофронтов и зонам конвергенции течений. По ориентировочным подсчетам общая численность наземных насекомых, находящихся одновременно на поверхности всего Черного моря, достигает летом 10^7 экз., а их вес — около 10 т. Приведенные цифры очень условны, так как надо принимать во внимание, что непрерывно выпадают и сразу же поедаются новые партии «дождя» насекомых, но они дают представление о порядке величин и показывают, что источник поступления органического вещества, которое задерживается на поверхности моря, заслуживает внимания.

Изучив биохимический состав насекомых из проб гипонейстона северо-западной части Черного моря, Э. Ф. Костылев (1968в) пришел к заключению, что они содержат большое количество органических веществ, используемых рыбами и беспозвоночными приповерхностного слоя пелагиали как пластический и энергетический материал. В этой связи нужно отметить, что в некоторых случаях выпадение наземных насекомых на поверхность водоема приводит к опасным последствиям. Например, муравьи *Solenopsis saevissirna* var. *richteri* Fогel, завезенные в США из Южной Америки, очень размножились. " брачный период крылатые стадии муравьев попадают в пруды, вызывая массовую гибель питающихся ими рыб (Стапсе, 1965). Чаще, однако, наземные насекомые служат дополни-

тельным источником пищи как для рыб, так и для беспозвоночных (Зелешьска, 1962; Зайцев, 1964а).

Таким же воздушным путем на поверхность моря поступает пыльца анемофильных растений, споры, цисты, чешуйки комаров и бабочек и другие мелкие частицы, которые В. Н. Беклемишев (1944) назвал «анемонейстоном». Поскольку эти частицы и организмы, приносимые ветром с суши, не являются нейстонными организмами и умирают в том биотопе, где живет и развивается нейстон, этот термин неудачен, как и неудачен термин «воздушный планктон», против которого выступал в свое время С. А. Зернов (1949).

Благодаря легкости, несмачиваемости и малым размерам выпавшие частицы прежде чем осесть на дно более или менее продолжительное время задерживаются на поверхности воды, создавая здесь вместе с насекомыми повышенную концентрацию органической взвеси наземного происхождения. Применительно к гидробиологии этот вопрос еще специально не изучался. В литературе имеются только некоторые попутные высказывания отдельных авторов, не относящиеся к вопросу о жизни поверхности раздела вода — воздух. Пыльца, споры и другие органические частицы постоянно входят в состав взвеси, поступающей из атмосферы в море (Коренева, 1955; Лисицын, 1955). Наиболее распространена пыльца хвойных, березы, ольхи, дуба, клена, вяза, споры плаунов, папоротников, зеленых мхов и других растений, которые встречаются не только вблизи берегов, но и на большом расстоянии от них (Коренева, 1955). Известно, что пыльцу потребляют многие гидробионты, в частности ночесветка (Андрусов, 1892).

О количестве аллохтонного органического вещества на поверхности моря можно судить по некоторым косвенным данным. Так, М. В. Федосов (1958) считает, что взвесь, оседающая в Северном Каспии, на 30% состоит из оловых наносов, имеющих в своем составе органическую фракцию. А. В. Рождественский (1964) установил, что в результате пыльных бурь, прошедших в марте — апреле 1960 г. над Черным морем, на поверхности воды скопилось большое количество взвеси. Однако в общем балансе неживого органического вещества приповерхностного слоя моря, несмотря на его топографию, основная роль (особенно в отдаленных от берега районах) принадлежит остаткам и выделениям животных и растений водного происхождения в виде частиц детрита, коллоидных и истинных растворов. Поэтому если принять, что растворенное и коллоидное органическое вещество продуцируется как живыми, так и мертвыми гидробионтами, то остается лишь выяснить, какой источник следует считать основным в тех или иных условиях — взвешенное органическое вещество или частицы детрита. Следовательно, изучение распределения детрита как важнейшего

элемента органической взвеси в море можно (до известной степени) свести к изучению распределения трупов гидробионтов в пелагиали.

До последнего времени этот вопрос в гидробиологии специально не исследовался, начало его систематического и комплексного изучения было положено в отделе гипонейстона работами Л. М. Зелезинской (1964—1969). Ее исследования вскрыли ряд новых положений существенного нейстонологического и общегидробиологического значения. В рассматриваемом здесь аспекте остановимся на основных из них.

Существовавшее мнение о том, что мертвые планктеры выпадают в виде «дождя» трупов на дно, не совсем точно. В действительности часть трупов, особенно ракообразных, при разложении приобретает положительную плавучесть и поднимается вверх. К этому приводит и процесс флотации, непрерывно протекающий в море. Указанное явление, для которого предложен термин «антидождь» трупов (Зайцев, 1967а), достигает значительных масштабов и играет важную роль в водоеме.

Во-первых, «антидождь» трупов приводит к тому, что в воде постоянно и совместно находятся как живые, так и мертвые организмы. Их соотношение может испытывать значительные колебания в различных местах и в разные сезоны года, а на границах ареалов видов, например на стыке морских и речных вод, мертвые особи могут составлять большую часть проб планктона и гипонейстона (Зелезинская, 1966в). Важно отметить также, что если трупы на поздних стадиях разложения сравнительно легко различить в пробах, диагностика трупов на ранних стадиях разложения требует специальной экспертизы, что доступно лишь специалисту. Поэтому лабораторная обработка проб планктона без тщательного разделения на живых и мертвых особей, как это чаще всего делается, может привести иногда к серьезным погрешностям в количественной оценке населения пелагиали. Построение же для каждого вида карт двух типов, когда одна отражает биогеографию (географию живых особей), а другая — некрогеографию (или танатогеографию (географию мертвых особей)), открывает новые перспективы в изучении биологических процессов в море.

Во-вторых, в результате «антидождя» трупов, непосредственно затрагивающего приповерхностный микрогоризонт моря, значительная часть мертвых гидробионтов и фрагментов их тел сосредотачивается у пленки поверхностного натяжения воды и в пене.

Изучая химический состав пены, А. Т. Вильсон (Wilson, 1959) обнаружил в ее составе обилие остатков фито- и зоопланктона и пришел к выводу, что мертвый планктон поднимается из толщи воды на поверхность моря. По данным Л. М. Зе-

лезинской, этот процесс поддерживается постоянным присутствием в пелагиали большого количества мертвых гидробионтов (табл. 2). Если проследить за вертикальным распределением трупов в воде, можно легко обнаружить, что они приурочены к слою 0—5 см.

Л. М. Зелезинская приводит данные о распределении в районе Черноморки в августе 1966 г. мертвых *Penilia* яи/гоя^ая, погибших вследствие заражения грибом (табл. 3).

Таблица 2

Количество мертвых особей планктонных ракообразных (в % к количеству живых), обнаруженных в верхнем 15-метровом слое воды в северо-западной части Черного моря во второй половине лета 1966 г. (по материалам Л. М. Зелезинской)

Вид	Количество	
	От	До
<i>Penilia avirostris</i>	6,7	15,8
<i>Balanus nauplii</i>	7,4	38,0
<i>Acartia clausi</i>		
I—III копепоидит. стадии	3,7	28,2
IV—V	7,3	23,2
?	1,6	16,0
<i>Centropages ponticus, nauplii</i>	1,2	15,3
<i>Oithona minuta</i> , ?, о*	1,0	3,0

Таблица 3

Вертикальное распределение мертвых особей *Penilia avirostris* в районе Черноморки в августе 1966 г. (по материалам Л. М. Зелезинской)

Горизонт, см	Количество, экз/м ³	Биомасса, мг/м ³	% (по весу)
0—5	1152	40,32	47,0
5—25	270	9,45	11,0
25—45	367	12,85	15,0
480—500	190	6,65	7,8
1280—1300	315	11,03	12,9
1480—1500	161	5,64	6,3

Как показали исследования, около половины трупов, обнаруженных в слое 0—15 м, сосредоточено в микрогоризонте 0—5 см. А. П. Кусморская (1954) и Е. В. Павлова (1961) отмечали максимум мертвых особей пенилии на глубинах 6—12 и 10—15 м. По-видимому, здесь сказались то, что пробы были собраны планктонособирателем и сетью Джеди, т. е. слой 0—5 см не учитывался. Некоторое увеличение количества мертвых особей в области термоклина наблюдалось также на глубине 13 м (табл. 3), но оно значительно уступает тому, которое зарегистрировано в слое 0—5 см.

Вертикальное распределение трупов наиболее массовых видов веслоногих (учитывались науплиальные, копепоидитные стадии и взрослые особи *Acartia clausi*, *Centropages ponticus*, *Oithona minuta*, *O. similis*) в том же районе летом 1966 г., по Л. М. Зелезинской, приведено в табл. 4.

Интересно, что аналогичную картину вертикального распределения трупов веслоногих наблюдала М. А. Кастальская-Карзинкина (1935) в озере Глубоком (табл. 5). Можно предполо-

жить, что если бы и в этом случае учитывался приповерхностный микрогоризонт (фактически, горизонт 0 м М. А. Кастальской-Карзинкиной облавливался батометром, т. е. на расстоянии около 10 см от поверхности), численность трупов в самом верхнем ярусе была бы еще более значительной.

Таблица 4

Вертикальное распределение трупов Сорерода в районе Черноморки летом 1966 г. (по материалам Л. М. Зелезинской)

Горизонт, см	Количество, экз/м ³	Биомасса, мг/м ³	% (по весу)
0—5	16261	75,42	33,9
5—25	6723	64,92	29,2
25—45	5566	40,49	18,2
480—500	3833	18,39	8,5
1280—1300	5400	22,71	10,2

Таблица 5

Вертикальное распределение живых особей и трупов Сорерода в оз. Глубоком 16.IX 1932 г. (Кастальская-Карзинкина, 1935)

Горизонт, м	Общее количество в пробе	Живые особи	Трупы
0	57	37	20
3	46	29	17
6	16	7	9
8	1	—	1
10	5	1	4
20	1	—	1
29	—	—	—

На основании количественного учета живых и мертвых веслоногих ракообразных в сетных сборах гипонейстона и планктона нижележащего слоя воды, проведенного Л. М. Зелезинской, можно определить абсолютное количество мертвых организмов у поверхности моря.

Если допустить, что численность учтенных видов Сорерода в северо-западной части Черного моря в летнее время в два раза выше, чем в остальных прибрежных и открытых водах моря, что близко к средним многолетним данным, приводимым Л. А. Зенкевичем (1963), и что смертность на всей акватории приблизительно одного порядка (последнее вытекает из сопоставления сборов из разных районов моря, проведенного Л. М. Зелезинской), тогда средний вес мертвых веслоногих в слое 0—5 см Черного моря будет равным $75,42 : 2 = 37,71 \text{ мг/м}^3$. Это значит, что в каждом объеме воды, который можно представить в виде призмы с основанием 20 м^2 и высотой 5 см, находится $37,71 \text{ мг}$ трупов веслоногих, а под 1 м^2 поверхности моря в слое 0—5 см находится, таким образом, $37,7 \text{ мг} : 20 = 1,8855 \text{ мг}$ трупов.

Если поверхность Черного моря принять равной $423 \cdot 10^6 \text{ км}^2$ (Степанов, 1961), или $423 \cdot 10^6 \text{ м}^2$, тогда общий вес трупов в приповерхностном пятисантиметровом слое всего водоема будет $1,8855 \cdot 423 \cdot 10^6 = 797 \cdot 566 \text{ кг}$, или около 8000 ц. Для сравнения можно указать, что годовой улов скумбрии в Черном море колеблется в пределах 2000 ц (Борисов и Богданов, 1955).

Таким же образом можно подсчитать, что общий вес трупов *Sorerosia* в слое 5—25 см Черного моря выражается цифрой 27 000 ц, в слое 25—45 см — 17 000, в слое 480—500 см — 7800 и в слое 1280—1300 см — 9400 ц.

Если допустить, что площадь всех изученных микрогоризонтов равна поверхности моря, то для исследованной толщи воды слоя 0—13 м количество мертвых *Sorerosia* будет следующим: в слое 0—45 см — около 52 000 ц, в слое 45—500 см — около 275 000 (из расчета 2400 ц на каждый 20-сантиметровый микрогоризонт этого слоя) и в слое 500—1300 см — около 345 000 ц (из расчета 8600 ц на каждый 20-сантиметровый микрогоризонт этого слоя). Всего в слое 0—13 м Черного моря находятся, таким образом, около 670 000 ц мертвых *Soreroaa*, приблизительно в 1,5 раза больше годового улова наиболее массово!! рыбы водоема — хамсы (Расе, 1965). Эти ориентировочные расчеты, полученные автором в августе, когда, по данным Л. М. Зелезинской, количество мертвых ракообразных в воде выше, чем в начале лета, но ниже, чем осенью, могут дать только приблизительное представление о порядке величин, характеризующих естественную смертность в толще воды и «антидождь» **трупов**. Очевидно, что с учетом остальных видов черноморских копепод, а также всех других групп животных, трупы **КОТОРЫХ Пребывают ВО ВЗВешенном состоянии в толще воды!** и сосредотачиваются у поверхности, такого рода количественные данные будут интересны не только гидробиологам, в частности нейстонологам, но и другим специалистам, изучающим распределение и трансформацию органического вещества в море.

Таким образом, на примере ракообразных установлен факт сосредоточения мертвых особей в слое 0—5 см. Всплытие мертвых разлагающихся рыб, птиц или млекопитающих — явление широкоизвестное. Мертвые ракообразные ведут себя, как оказалось, аналогичным образом и, вероятно, существенную роль в этом играет их наружный скелет, под которым задерживаются пузырьки газа, выделяющиеся в процессе разложения мягких тканей. Это подтверждается, с одной стороны, наличием пузырьков газа в их трупах, а с другой — отсутствием или малочисленностью у поверхности моря мертвых организмов, имеющих мягкие и непрочные покровы, например медуз, червей, икры, личинок рыб и т. п.

Однако мертвые организмы — не единственный источник детрита в море. Не меньшую, а по мнению многих авторов, даже большую роль в этом играют растения. Какова же их плотность в приповерхностном слое моря? Особенно важно выяснить судьбу мертвых клеток фитопланктона, биомасса которого в Мировом океане, по подсчетам В. Г. Богорова (1965), в 7,5 раза больше, а продукция в 2750 раз выше биомассы и продукции

иных Макрофитов, распространенных в мелководной области шельфа. Опубликованных данных по этому вопросу еще меньше чем сведений о мертвых животных, поскольку изучение фитопланктона, и в частности лабораторная обработка проб, в большинстве случаев проводится с помощью обычных оптических приборов, без учета физиологического состояния клеток.

Исследования в этой области были начаты в отделе гипонейстона в 1966 г. Д. А. Нестеровой (1968, 1969) с целью выяснить характер и степень участия одноклеточных водорослей в жизни приповерхностного микрогоризонта пелагиали.

С помощью специальной методики осадочные и сетные пробы фитопланктона отбирались в слое 0—3 см и на различных горизонтах в толще воды до глубины 18 м. Все сборы подвергались люминесцентному анализу по методике С. В. Горюновой (1952), что дало возможность разделить клетки из каждой пробы на следующие категории: живые, отмирающие и мертвые. Кроме того, учитывались и пустые створки.

Результаты обработки первых 500 проб, полученных в разных водных массах и в разные сезоны года в районе Черноморки, позволили Д. А. Нестеровой прийти к выводу, что в воде всегда находятся живые, отмирающие и мертвые клетки. Отмирающие и мертвые клетки, а также пустые створки чаще всего сосредотачиваются под пленкой поверхностного натяжения (табл. 6).

Таблица 6
Вертикальное распределение *Бигвбля zegl&a* (в тыс. клеток на 1 л воды) в апреле—мае 1967 г. в районе Черноморки (по материалам Д. А. Нестеровой)

Горизонт, см	Физиологическое состояние клеток			Общее количество
	живые	отмирающие и мертвые	пустые створки	
0—3	65	3462	73	3600
9°	39	2933	73	3045
45	16	2927	55	2998
чпо	29	997	34	1060
юпи	11	363	12	359
1800	108	1291	59	1458

Таким образом, изучение микрораспределения мертвых животных и растительных организмов вскрыло их повышенную плотность под пленкой поверхностного натяжения воды. Здесь они продолжают разлагаться, распадаются на отдельные фрагменты и обогашают биотоп «молодым», по выражению И. Крея (Кхеу, 1967), детритом — наиболее ценным в пищевом отношении. Образовавшиеся частицы детрита поедаются животными

приповерхностного слоя пелагиали, а остальные погружаются постепенно в толщу воды. Данные об «антидожде» трупов хорошо согласуются с выводом С. Нисизава (Nishizawa, 1966) о том, что наиболее интенсивное образование частиц детрита происходит именно в поверхностной пленке моря и что скорость образования этих частиц приблизительно в 10 раз превышает скорость фотосинтеза фитопланктона в этом же слое. В своей последней работе Д. Бернал (1969) подчеркивает, что все планктонные организмы после смерти на некоторое время всплывают на поверхность воды, и их остатки образуют здесь тонкую пленку с очень высокой концентрацией органических веществ.

Как уже отмечалось, помимо взвешенных частиц, в морской воде содержится большое количество коллоидного и растворенного органического вещества, поступающего в результате прижизненных и посмертных выделений пелагических и донных растений и животных. Предполагается, что основным источником растворенного органического вещества в прибрежной зоне являются бентические макрофиты, а в открытом море — планктон (Скопинцев, 1950). Полагают также, что количество органического вещества растительного происхождения выше, чем животного.

Химический состав растворенного органического вещества очень сложен и изменчив. Так, Х. Харвей (Harvey, 1955) отмечает, что оно содержит органический азот и фосфор, полипептиды и многие аминокислоты, а также следы тиамина, биотина, витамина В12 и др. Столь же богат и сложен химический состав органического вещества пресных вод (Майстренко, 1965; Шевченко, 1966), но там речной ливневый сток и эоловые наносы могут играть относительно большую роль, чем в морях и океанах.

В связи с тем что значение растворенного органического вещества в продукционных процессах моря очень велико, особое внимание в последнее время уделяется выявлению закономерностей его распределения в пелагиали. Для нейстонологии большой интерес представляют новейшие данные о сосредоточении растворенного органического вещества в области пленки поверхностного натяжения воды. Не задерживаясь на специальных вопросах, составляющих предмет соответствующих разделов океанографии, рассмотрим коротко это явление с точки зрения условий жизни в приповерхностном микрогоризонте.

Изучая химический состав пены, собранной на поверхности Каспийского моря, Б. А. Скопинцев (1939) установил, в частности, что она отличается от морской воды более высокой (в 10—30 раз) окисляемостью, очень большим содержанием солевого аммиака и фосфатов и большим, чем в воде (также в 10—30 раз), содержанием органического азота и фосфора. Число бактерий в одном из полученных образцов пены, по данным

с д. Скопинцева, составляло 140 000 колоний в 1 мл против 440 в морской воде. Б. А. Скопинцев объяснил и механизм леодообразования: на пузырьках воздуха, появившихся в воде, адсорбируются поверхностно-активные вещества, особенно гидрофильные коллоиды и полукolloиды, которые, поднимаясь на поверхность, образуют пену. Несмотря на всю доказательность данной работы, проведенной Б. А. Скопинцевым, она не была оценена должным образом и не получила дальнейшего развития в исследованиях по гидрохимии и морской микробиологии. Поверхностные пробы с «нулевого» горизонта для химических и микробиологических работ по-прежнему отбирали батометрами, конструкция которых практически исключала попадание в них поверхностной органической пленки или пены.

Вторично концентрация неживого органического вещества на поверхности моря была установлена в начале 60-х годов, причем количество фактического материала было настолько значительным, что разработка этого вопроса стала продвигаться более быстрыми темпами.

Исследованиями С. Нисизава и Г. А. Райли (Nishizawa a. Riley, 1962), Е. Р. Бейлор и В. Х. Сатклиф (Baylor a. Sutcliffe, 1963), Г. А. Райли (Riley, 1963), В. Х. Сатклиф, Е. Р. Бейлор и Д. В. Мензел (Sutcliffe, Baylor a. Menzel, 1963), Г. А. Райли, П. Д. Венгерски и Д. Вен Хемерт (Riley, Wangersky, Wan Hemert, 1964), Р. Т. Барбер (Barber, 1966a, b) и других ученых было показано, что пузырьки газа, возникающие в результате волнения моря, фотосинтеза, разложения и т. д., пронизывая пелагиаль, адсорбируют органические вещества и транспортируют их на поверхность. При этом в органических оболочках пузырьков газа происходит изменение дисперсности органического вещества — из истинных или коллоидных растворов образуются частицы, или агрегаты, состав и размер которых вполне допускает их потребление гетеротрофными гидробионтами. Экспериментально доказано, что даже такие сравнительно крупные ракообразные, как *Artemia salina*, поедают эти агрегаты (Baylor a. Sutcliffe, 1963).

Доказательство роли пузырьков газа в адсорбции, агрегации и перераспределении неживого органического вещества в море с отложением его на поверхности выдвинуло вопрос о том, насколько реальны и распространены эти пузырьки в толще воды, какова продолжительность их существования, скорость подъема и другие факты. Эти вопросы частично освещены в некоторых опубликованных работах.

В бухте Саанич (Британская Колумбия) с помощью гидролокаторов, работающих на частотах 12,50 и 200 кГц, изучали пузырьки газа, поднимающиеся с илистого грунта, насыщенного сероводородом, с глубины 197 м (McCartney a. Vary, 1965). Локация показала, что диаметр пузырьков вблизи дна состав

ляет 0,9—1,6 мм и по мере их подъема все возрастает. Скорое г; подъема пузырьков колеблется в пределах 16—30 см(сек).

Важным источником образования пузырьков газа является растворенный в воде кислород (Ramsey, 1962). Пузырьки кислорода, возникающие в результате колебаний температуры воды, постоянно увеличиваются в размере, мигрируют к поверхности и переносят на себе адсорбированную органическую пленку. В. Л. Ремзи показал, что стабильность пузырьков в воде как раз и объясняется наличием адсорбированной пленки, содержащей жирные кислоты и протеиновые вещества и играющей роль диффузионного барьера. Этот барьер препятствует выходу газа из полости пузырька в воду (т. е. обратному его растворению), обеспечивает достижение им поверхности воды. Здесь адсорбированная органическая оболочка остается даже в том случае, если содержимое пузырька высвобождается.

Помимо растворенного кислорода в толще воды существуют другие источники пузырьков газа, и прямые доказательства их постоянного наличия в большом количестве в пелагиали дают многочисленные исследования по распространению звука в море.

Таким образом, пена — один из самых характерных признаков морской поверхности — является продуктом постоянно протекающих во всех морях и океанах явлений подъема неживого органического вещества из толщи воды и дна. Пена обогащается также эоловыми наносами органического вещества наземного происхождения и сама по себе находится в постоянном превращении. На поверхности частиц детрита, образовавшихся из трупов гидробионтов или агрегатов, усиленно адсорбируются новые порции органического вещества, находящегося в растворе (Кгеу, 1961). При этом тотчас же возникает масса гетеротрофных бактерий — основных потребителей неживого органического вещества в море.

Итак, пена является важным составным элементом поверхностного биотопа, ее экологическое значение исключительно велико. Она не образует сплошного равномерного покрова, но большей частью скопляется в зонах конвергенции течений, на гидрофронтах рек, в штормовых полосах. При штиле она растекается, образуя хорошо заметную в виде сликов или штилевых полос органическую пленку, сохраняющую в себе остатки животных и растений (Бабков, 1965), а при волнении моря снова появляется в виде хлопьев.

Большое количество пены выносится ветром на берега. В исключительных случаях, например у тихоокеанских берегов Японии, масса выброшенной на берег морской пены может повредить линии электропередач и даже служить препятствием при движении поездов (Abe a. Watanabe, 1965). Существует мнение, что источником органического вещества в атмосфере-

ix осадках является главным образом поверхность моря, его органическая оболочка (Fonselius, 1959; Wilson, 1959). В зоне заплеска пена заполняет пористые грунты и создает условия для расцвета богатейшей интерстициальной фауны на казалось бы безжизненных россыпях кварцевого песка.

Из всего сказанного в этой главе вытекает, что косное органическое вещество, скопляющееся на поверхности моря и наиболее зримо представленное пеной, составляет основу для развития здесь обильной жизни и, что особенно существенно, может непосредственно обеспечить питание гетеротрофных организмов. Однако морская пена — это не только сгусток пищевых частиц, объективным критерием трофической ценности которых могла бы служить, например, калорийность. Работы, проведенные в отделе гипонейстона, показывают, что морская пена обладает четко выраженными биологически активными свойствами.

ГЛАВА III. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ МОРСКОЙ ПЕНЫ

Если исходить из того, что пена представляет собой концентрат внешних метаболитов животных и растений, которые, как известно, оказывают большое влияние на функционирование гидробионтов, то необходимо сделать вывод, что приповерхностный микрогоризонт пелагиали должен быть ареной интенсивного развития химических процессов, входящих в сферу интересов биохимии моря — новой области биоокеанографии, основным предметом которой К. М. Хайлов (1965) называет взаимодействие членов сообществ через водную среду. Поэтому к числу зон океана, для которых, по мнению Хайлова, изучение метаболических межорганизменных связей имеет наибольшее значение, а именно — прибрежных мелководий, богатых зарослями макрофитов и донной фауной, рифовых областей, фотического слоя и, в известной мере, придонных слоев, необходимо добавить область пленки поверхностного натяжения воды. Более того, возможно, что ввиду исключительно высокой концентрации внешних метаболитов на поверхности моря и роли этого биотопа в онтогенетическом развитии гидробионтов и экологических процессах изучение биокоммуникаций внутри приповерхностного комплекса организмов представит особый интерес. Для биохимии моря и, конечно, для нейстонологии.

В последнее время появились многочисленные сообщения о биологически активных свойствах прижизненных и посмертных выделений морских растений и животных (Bentley, 1959; Jones, 1959; Lucas, 1961; Скопинцев, 1962; Хайлов, 1963, и др.). Эти свойства проявляются в стимулировании или подавлении различных биологических процессов, происходящих в исследуемых

организмах. Однако в большинстве случаев внешние метаболиты для экспериментов получали от массовых видов растений \, затем испытывали на бактериях. Между тем пена, с которой сталкиваются компоненты нейстона, представляет собой естественную смесь выделений всех организмов,— живых и мертвых растений и животных, находящихся в данном районе в определенное время. Поэтому с точки зрения нейстонологии задача заключается в выяснении биологического действия природной морской пены на представителей тех организмов, которые находятся в зоне ее предполагаемого влияния, т. е. в приповерхностном биотопе моря.

Состав пены очень сложен и изменчив. Априори можно утверждать, что он изменяется в зависимости от колебаний интенсивности подъема к поверхности пузырьков газа (что, в свою очередь, зависит от степени волнения, фотосинтетической деятельности растений, колебаний температуры воды и других причин), от интенсивности и состава «антидождя» мертвых планктонов, интенсивности и состава эоловых наносов и многих других факторов. Расшифровка химического состава морской пены для каждого конкретного случая составляет, несомненно, одну из важных очередных задач химии моря. В связи с тем что в литературе нет достаточно убедительных данных о биологическом действии морской пены, а ее экологическое значение иногда сводится к механическому переносу мелких моллюсков, поглощению прибрежных насекомых, уменьшению флотации, осолонению суши и т. д. (Hidaka et Baudoin, 1965), такие работы были начаты в отделе гипонейстона автором и Л. М. Зелинской и развиты Н. С. Чиликиной (Зайцев, 1967а; Чиликипа, 1969).

Первые опыты были проведены с некоторыми злаками (овес, ячмень, пшеница). На проростках овса Дж. Бентли (Bentley, 1959) проверял действие гормонов ауксинового типа, содержащихся в морской воде, фитопланктоне и зоопланктоне.

Пена, собранная в море в районе Черноморки, отстаивалась в сосудах до превращения в густую, прозрачную, желтоватую или зеленоватого цвета жидкость. Для получения ориентировочного представления о составе, ее подвергали биологическому анализу, показавшему соотношение животных и растительных остатков в каждой пробе. Зерна злаков высевали в вегетационные сосуды, наполненные кварцевым песком или почвой, и поливали 0,2%-ным раствором отстоя пены в водопроводной воде. Концентрация отстоя была определена эмпирически. Контролем служило такое же количество зерен, высеянных в тот же грунт в другой вегетационный сосуд, но политых чистой водопроводной водой. В дальнейшем как опытную, так и контрольную партии семян поливали чистой водопроводной водой (табл. 7).

Таблица 7
Влияние морской пены на длину и вес некоторых злаков (Чиликина, 1969)

Вариант опыта	Опыт, $M \pm m$	n	Контроль, $M \pm m$	n	M_{diff}
Длина ростков, см					
Пшеница на 7-е сутки	9,0 ± 0,27	89	6,6 ± 0,17	92	2,4
Овес на 7-е сутки	14,58 ± 0,37	88	13,82 ± 0,25	91	0,76
Вес ростков, мг					
Пшеница на 6-е сутки	9,92 ± 0,18	87	8,35 ± 0,12	91	1,57
Ячмень на 6-е сутки	145,5 ± 3,02	98	132,8 ± 2,3	95	12,7
Овес на 11-е сутки	294,0 ± 13,9	98	227,9 ± 8,7	95	66,1
Пшеница на 11-е сутки	83,5 ± 2,3	92	64,0 ± 2,9	91	19,5
Овес на 11-е сутки	107,5 ± 1,0	88	84,9 ± 2,2	91	22,6

Не меньшее стимулирующее действие оказывает морская пена на развитие корневой системы злаков. Так, общий вес корней 20 проростков ячменя через 9 дней после посева составил 2057 мг, в то время как в контроле он равен 1172 мг (Чиликина, 1969). Наиболее существенной, определяемой даже по внешнему виду, была разница в длине корневой системы, но извлечь ее не удалось.

Следующая серия опытов была проведена с синезеленой водорослью *Spirulina tenuissima*, развивающейся главным образом в прибрежной зоне, где обычно образуется много пены (табл. 8). Квадратик пленки *S. tenuissima* площадью 30 мм², вынутый со стекла аквариума, прикрепляли к стенке стеклянного сосуда, который заполняли 0,5%-ным раствором отстоя пены в морской воде. Контролем служил такой же квадратик водоросли на стенке другого сосуда, заполненного морской водой без образования пены. Ежедневно в каждом из сосудов измеряли площадь, занимаемую растущей водорослью.

Параллельно проводились опыты с животными организмами на ранних стадиях онтогенеза, развивающимися в гипонейстоне. В таких случаях применялся 1%-ный раствор отстоя пены в морской воде. Опыты показали, в частности, что морская пена, по видимому, способна увеличивать процент выклева личинок из яиц *Artemia salina*. Недостаточное число опытов и низкая выживаемость данной партии яиц артемии не позволяют говорить

в категорической форме о стимулировании пеной эмбрионе, этого вида, но такая тенденция по критерию $\chi^2 = \frac{x_{i-1}^2}{n}$ вполне достоверна. В 1%ном растворе отстоя пены долТш, выживают личинки креветки (табл. 9).

Таблица 8
Влияние морской пены на рост *Brigitina lepiyitima* (по материалам Н. С. Чиликиной)

День опыта	Опыт, $M \pm m$	Контроль, $M \pm m$	M_{diff}
1	30	30	
2	302,7±0,6	259,2±0,97	36,2
5	2495,6±2,7	2175,3±2,8	88,8
6	3142,0±6,3	2625,0±7,5	43,8
1	30	30	
2	110,9±0,51	140,0±0,37	-47,7
3	337,1±2,1	406,0±1,8	-24,9
4	823,5±2,5	680,1±2,9	39,7
5	1644,2±5,3	1244,0±2,2	26,3

Примечание. Площадь обрастания стенок сосуда дана в мм²; количество проб во всех случаях равно 20.

Таблица 9
Влияние морской пены на выживание личинок креветки *Райетоп а^регимх* в опыте (по материалам Н. С. Чиликиной)

День опыта	Опыт		Контроль	
	Количество личинок			
	живых	мертвых	живых	мертвых
1	54	—	54	—
2	53	1	44	10
5	13	41	5	49
7	3	51	—	54
9	1	53	—	54
11	—	54	—	54

Опыты с икрой бычка *Pomatoschistus sp.*, взятой из одной и той же кладки, показали, что пена может ускорить выклев личинок и продлить их жизнь в условиях эксперимента (табл. 10). Самка *Suslorocium* эр. в герметически закрытом препарате отстоя морской пены объемом 10 см³ в течение 98 суток активно питалась, линяла и была очень подвижной. Возможно, этот случай представляет интерес с точки зрения создания замкнутых экологических систем.

Проведенные Н. С. Чиликиной опыты дают принципиальный ответ на затронутый в этой главе вопрос. Морская пена способна оказывать стимулирующее действие на различные биологические процессы. Такие свойства были обнаружены более чем у 80% собранных проб пены. Остальные пробы выявляли более или менее ярко выраженное ингибирующее действие на те же процессы. Вполне возможно, что дело здесь не столько в составе пены, вредном для живых организмов (хотя это в отдельных случаях не исключается), сколько в дозах, применявшихся в опытах. При высоких концентрациях пены (3—5%) все пробы оказывали отрицательное действие на подопытные организмы.

Таким образом, установлено, что морская пена — один из самых характерных элементов приповерхностного биотопа —

Таблица 10
Влияние морской пены на выклев и выживание личинок *Pomatoschistus sp.*
(по материалам Н. С. Чиликиной)

День опыта	Количество				Количество			
	личинки		икринок		личинки		икринок	
	живых	мертвых	живых	мертвых	живых	мертвых	живых	мертвых
	Опыт				Контроль			
1	100	—	—	—	100	—	—	—
2	60	—	40	—	78	—	22	—
3	39	7	52	2	47	16	31	6
4	15	19	62	4	28	26	37	9
5	12	19	63	6	18	30	40	12
6	8	22	59	11	15	30	37	18
8	2	23	44	31	7	36	20	37
9	—	25	12	63	—	43	9	48
10	—	25	—	75	—	43	—	57

имеет важное экологическое значение как сложный внешний метаболит, обладающий биологически активными свойствами.

ГЛАВА IV. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Пограничное положение приповерхностного микрогоризонта сказывается также на взаимоотношениях обитателей этой области пелагиали, в частности на отношениях хищника и жертвы, потребителя и пищи.

Интенсивная освещенность, прозрачность воды и отсутствие естественных укрытий ставят жертву в особенно невыгодное положение перед хищником. Такие экранирующие предметы, как пелагические саргассы, плавник и т. д., занимают в общем незначительную часть водного зеркала Мирового океана, и отношения хищника и жертвы решаются здесь буквально «под открытым небом». В то же время жертва оказывается в невыгодном положении еще и по причине близости самой поверхности воды. Если в толще воды жертва, преследуемая хищником, может спастись теоретически в любом направлении (в одной плоскости) от 0 до 360° (рис. 6, а) и наиболее вероятно изберет сектор в пределах 180—360°, то у поверхности моря ее выбор сокращается наполовину. При этом, если хищник ведет преследование в горизонтальном направлении, шансы на спасение у Жертвы сокращаются равномерно как в оптимальном (180—270°), так и в худшем (90—180°) секторах направлений

(рис. 6, б). В случае же подхода хищника снизу, преследуемая жертва лишается как раз наиболее вероятных шансов на спасение (рис. 6, в).

Таков один из аспектов рассматриваемого вопроса, но им далеко не исчерпывается вся сложность взаимоотношений между потребителем и пищей в приповерхностном слое воды. Эко-

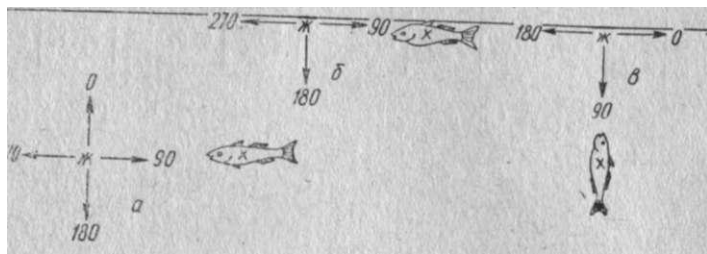


Рис. 6. Взаимоотношения хищника (x) и жертвы (ж) в толще воды (а) и у поверхности (б, в) (схема).

логическая ситуация здесь существенно осложняется тем, что с воздуха населению данного слоя угрожает большое число пернатых врагов.

Область соприкосновения сфер орнитологии и гидробиологии составляет еще одну «ничейную землю», с которой сталкиваются при изучении нейстона. В большинстве орнитологических работ, посвященных биологии питания морских и океанических птиц, нет соответствующего гидробиологического обоснования. Повадки птиц, кормящихся гидробионтами, состав и количество их пищи не сопоставляются с повадками объектов питания, которые, априори, должны каким-то образом реагировать на «пресс» воздушных хищников, с составом, численностью и распределением водных организмов. Только в последнее время были начаты исследования более комплексного орнито-гидробиологического направления (Гудков, 1962; Головкин, 1963; Головкин и Позднякова, 1964; David, 1965b).

При изучении наиболее крупных ракообразных и мальков рыб из состава гипонейстона выявлено большое число признаков, имеющих явно «атмосферную» ориентацию — приспособления для отражения опасности, угрожающей из воздуха. Это заставило обратить внимание на птиц с точки зрения нейстологии, и в процессе полевых работ были получены достаточно интересные данные (Зайцев, 1961а, 1964а; Кракатица, 1962), которые наряду с литературными данными позволили составить некоторое общее представление об особенностях взаимоотношений воздушного хищника и водной жертвы, обитающей на расстоянии не более 2—5 см от поверхности моря. Анатомия, поведение и особенности питания большого числа птиц показали,

3G

что как потребители гидробионтов они существуют главным образом или исключительно за счет животного населения верхнего, менее чем пятисантиметрового слоя пелагиали.

Одним из наиболее характерных примеров являются птицы семейства водорезов (*Rhynchopidae*), представленного несколькими видами рода *Rhynchops*, распространенными в прибрежных тропических водах Атлантического, Тихого и Индийского океанов. Основным отличительным признаком водорезов является ножевидный, сжатый с боков клюв, нижняя часть которого значительно длиннее верхней и снабжена многочисленными осязательными тельцами. Эти сравнительно крупные птицы, достигающие более 1 м в размахе крыльев, летают низко над водой, погружив вершину подклювья в воду и как бы разрезая поверхность моря. Как видно из рисунка, выполненного нами с семи последовательных кадров документального кинофильма «Галапагос» (производство ФРГ), глубина погружения подклювья в воду обычно постоянна и не зависит от положения крыльев (рис. 7). Соппротивление воды, передаваемое на подклювье во время полета, уменьшается и преодолевается благодаря его ножевидной форме и сильно развитой мускулатуре шеи. При встрече с относительно крупными мальками рыб, ракообразными, насекомыми и другими животными осязательные тельца подклювья раздражаются, и это служит сигналом для надклювья, которое подхватывает добычу. Водорезы охотятся днем и ночью, но преимущественно в темное время суток, когда на поверхности моря значительно больше пищи.

Гораздо шире распространены и более многочисленны, чем водорезы, другие птицы, берущие пищу с поверхности моря. Приведем несколько примеров.

12 июня 1962 г. НИС «Академик Зернов» находился в северо-западной части Черного моря в 20 милях от берега. Был полный штиль, и в районе стоянки судна размещалось «пятно» богатого гипонейстона с преобладанием личинок десятиногих раков, понтеллид, изопод и личинок хамсы. По всему горизонту стояли сейнеры, добывающие скумбрию, резвились дельфины. Неожиданно в районе судна появились буревестники малые (*Puffinus puffinus yelkouan* Асегб.). Птицы летели стайками по 3—5, но встречались и единичные особи. В восьмикратный бинокль с расстояния 40—80 м при отличной видимости можно было наблюдать многие детали их поведения.

Приближающиеся к судну буревестники летели на высоте около 0,5 м над водой и, поворачивая голову поочередно в одну и другую сторону, что-то высматривали (рис. 8). В какой-то Миг вся стайка садилась на воду и приступала к кормлению. Буревестник погружал клюв в воду приблизительно до уровня глаз и, изогнув S-образно шею, делал движение головой вперед так, что клюв проходил некоторое расстояние параллельно

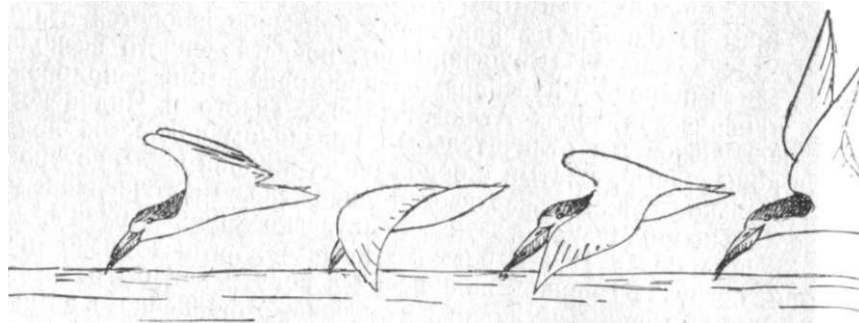
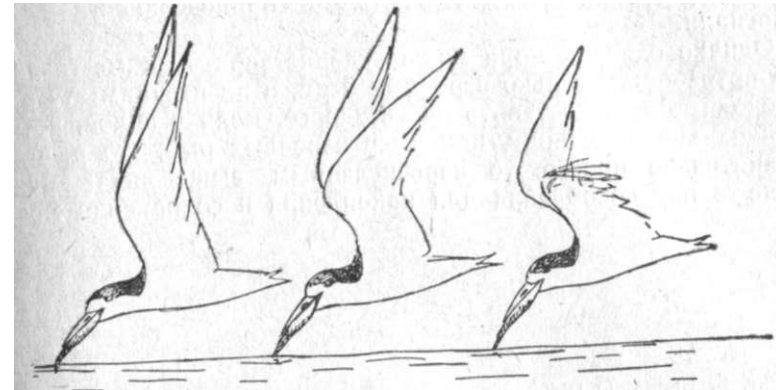


Рис. 7. Охота водореза (*Rhynchops* sp.) за организмами

поверхности на глубине, во всяком случае, меньше 2–3 см. После каждого погружения, длившегося 2–3 сек, птица поднимала голову над водой и делала глотательное движение. Кормление каждой птицы в одной точке длилось 5–10 мин и больше, причем в течение одной минуты можно было зарегистрировать до 20–25 погружений клюва в воду. Через некоторое время птицы улетали, а на их место садились другие. Добыть таких буревестников не удалось, но птицы, настигнутые судном, взлетали и отрывали пищу, которая в воде с расстояния 4–5 м очень напоминала сетные пробы гипонейстона.

Такой же способ питания присущ многим другим видам птиц. А. М. Судилова (1951) приводит следующие данные. Пища глупыша атлантического (*Fulmarus glacialis glacialis*) состоит помимо рыбы из икры рыб, пелагических моллюсков, ракообразных и других беспозвоночных, за которыми птица не ныряет, а только опускает голову в воду до уровня глаз. Пелагические ракообразные и молодь кальмаров поедаются глупышом тихоокеанским (*F. glacialis radgersii*). Прямохвостая качурка малая (*Hydrobates pelagicus*), обычная в Атлантике и в Средиземном Море, питается мелкими пелагическими ракообразными, моллюсками и т. д., которых она схватывает с поверхности моря на лету. Автор наблюдал такой же способ добычи пищи у *Oceanites oceanicas* (по определению В. И. Тарашука) в центральной части Мексиканского залива.

Большая качурка северная (*Oceanodroma leucorhoa*) в бореальной части Атлантического и Тихого океанов поедает креветок, крылоногих моллюсков и веслоногих. Она схватывает пищу, скользя в воздухе низко над водой и время от времени наклоняя голову к воде. Иногда качурка кормится, плавая на поверхности.



„сйстона. Зарисовка с киноленты.

Согласно Г. П. Дементьеву (1951а), люрик обыкновенный (*Plautus alle alle*) питается почти исключительно калянусом, а люрик большой (*P. alle polaris*)—также и амфиподами. Эти же ракообразные составляют главную пищу *Ptychoramphus aleuticus*. Белобрюшка (*Cyclorhynchus psiitacula*) в северной части Тихого океана потребляет калянусов, гипериид и полихет.

Интересные наблюдения приводит Л. О. Белопольский (1957а, б), изучавший колониальных птиц Баренцова моря. Глупыш, как отмечает Белопольский, берет пищу только с поверхности воды. Моевка (*Rissa tridactyla tridactyla*) способна нырять до 0,5–1 м, но, как правило, берет пищу с поверхности. «Калянусов она добывает совершенно так же, как глупыш, т. е., присев на воду на месте массового скопления этих мелких рачков, она начинает часто-часто клевать. В желудке одной моевки, добытой в 1947 г. на Новой Земле, мы насчитали около 800 рачков, принадлежавших в основном к виду *Calañas finmarchicus* и единично — к *S. arcticus*».

По данным В. М. Гудкова (1962), у птиц открытой части Берингова моря была обнаружена пища: у буревестников — *Calanoida* и молодь головоногих, у качурок северной и сизой — *Calanus plumchrus*, *Metridia pacifica*, *Parathemisto japonica*, *Gonatus fabricius*, *G. magister*, у топорков — *Parathemisto japonica*, *Gonatus fabricius* — мелкая рыба, у конюг — *Calanoida*. Характерно, что в местах скопления кормящихся птиц встречались и усатые киты.

По подсчетам С. М. Успенского (1959), колониально гнездящиеся птицы побережья дальневосточных морей СССР поедают более 500 000 т беспозвоночных и 567 000 г рыбы в год, а на Баренцовом море — около 100 000 т беспозвоночных и столько же рыбы. Основную роль среди беспозвоночных играют, как было

показано, организмы, добываемые в приповерхностном слое; пелагиали.

Однако охота в море может удовлетворить на месте пищевые потребности только взрослых птиц, а их птенцам эту пищу необходимо еще доставить на гнездовье. Если у видов, потребляющих крупную пищу, например взрослых рыб, это решается сравнительно просто, то перечисленным выше видам нужны какие-то приспособления для накопления и сохранения мелких

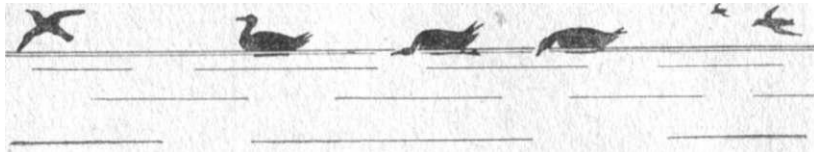


Рис. 8. Поедание гипонейстона буревестником (схема) (Зайцев, 1964а).

кормовых объектов. Совершенно понятно, что доставка в клюве лишь одного-двух рачков никак не может ни удовлетворить пищевые" нужды птенцов, ни даже энергетические затраты родителей на их добычу и доставку.

Таким приспособлением являются замечательные шейные мешки, открытые Л. А. Портенко (1948) у конюг, люриков и других птиц.

Конюга с шейными мешками — это буквально «двуротая» птица. При открытом клюве у такой птицы четко можно видеть два почти одинаковые отверстия: одно — над языком, другое, вопреки всем сложившимся представлениям, — под ним. Это второе отверстие ведет в просторный мешок, в который с помощью мензурки можно влить 16 см³ воды (рис. 9). У одной конюги, у которой был сделан разрез кожи вдоль шеи и снята левая половина нижней челюсти, хорошо видны шейный мешок, трахея и пищевод с небольшим расширением. Шейный мешок обнаруживается у самцов и самок только в период выкармливания птенцов, после чего его полость смыкается, а стенки срстаются до периода размножения в следующем году.

Биологическая целесообразность такого приспособления очевидна. По наблюдениям Л. А. Портенко, конюги, пища которых состоит из веслоногих рачков, мизид, амфипод и других мелких беспозвоночных, кормятся на поверхности моря в нескольких милях от берега. Доставка этой пищи птенцам в свежем виде возможна только при наличии специального вместилища, роль которого выполняет шейный мешок. После исчезновения необходимости в транспортировке пищи на берег мешок также исчезает до следующего периода выкармливания птенцов.

Такие органы Л. А. Портенко обнаружил у конюги большой (*Aethia cn81a^e11a*), конюги крошечной (*A. puz3a*), белобрюшки (*Cyc1o9mтcnu5 pB3acu3*) и люрика атлантического (*Mergu-*

us alie)— Аналогичные приспособления встречаются и у наземных птиц, выкармливающих своих птенцов мелкой пищей (ореховки, медведки и др.).

Специфическую группу воздушных хищников составляют летучие мыши сем. Noctilionidae, которые встречаются в Центральной Америке. Эти животные (представитель — *Noctilio leporinas*), как и все летучие мыши, очень активны ночью, но охотятся над поверхностью моря и приморских водоемов. С помощью особых приспособлений (локаторов) летучие мыши посылают вниз ультразвуковые импульсы, которые, отражаясь от находящихся на поверхности воды животных, ориентируют хищника на добычу (Мантейфель, Наумов, Якоби, 1965). Пища *N. leporinus* состоит из мальков рыб, ракообразных и насекомых. То обстоятельство, что ночью вблизи берегов в приповерхностный слой моря поднимается из нижележащих слоев и дна огромное количество сравнительно крупных беспозвоночных и молодых рыб, которые буквально бороздят поверхность воды, способствует охоте летучих мышей. Встречающиеся в литературе указания на то, что ультразвуковые импульсы, проникая под воду, отражаются от тела рыб и ослабевшие почти в миллион раз (Гриффин, 1961) воспринимаются удивительно чувствительным слуховым аппаратом животных, требует проверки. Так можно было бы рассуждать да обнаружения гипонейстона, а сейчас ясно, что *N. leporinus* не

зачем лоцировать добычу в толще воды, когда она в значительно большем количестве имеется на поверхности, и часто спинки ракообразных и плавники мальков даже выступают из воды. Однако, если предполагаемая чувствительность «локаторов» этих животных, о которой нередко упоминается в исследованиях по бионике, может быть преувеличенной, приемы их охоты весьма совершенны. В этом убеждают нас специальные киносъемки (Гриффин, 1961). *N. leporinus* летают на большой скорости непосредственно над поверхностью ночного моря, не касаясь воды. Только время от времени, руководствуясь сигналами локатора, они опускают задние лапки в воду и длинными, острыми и крючковидными когтями (каких нет у их насекомых Моедных родичей) легко схватывают добычу (рис. 10).



Рис 9 Шейный мешок у конюги большой (*Aethiacnstatella*) (Портенко, 1948).

Летучие мыши-«рыболовы» добывают большое количество гидробионтов, и в пещерах, где они проводят дневное время суток, откладываются мощные пласты «гуано». На Кубе это гуано под названием *murcielaguina* (от *murciélago* — летучая мышь) высоко ценится как удобрение.

Приведенные примеры, отражающие лишь часть биотических связей в приповерхностном слое моря, показывают, что



Рис. 10. Охота летучей мыши-рыболова за организмами нейстона. Зарисовка с кинокадра (Гриффин, 1961).

здесь создается своеобразная экологическая обстановка, отличная от той, которая характерна для водной толщи. Особого внимания заслуживает двойной пресс хищников (водных и наземных), который не может не оказывать соответствующего влияния на население данного биотопа.

ГЛАВА V. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СВОЕОБРАЗИЕ ПРИПОВЕРХНОСТНОГО БИОТОПА ПЕЛАГИАЛИ КАК ПРЕДПОСЫЛКА ДЛЯ РАЗВИТИЯ В НЕМ ОСОБОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

Хотя фактических данных, характеризующих условия среды в верхнем микрогоризонте пелагиали еще недостаточно, его своеобразие как биотопа явствует вполне четко. От толщи воды наиболее существенно он отличается притоком и концентрацией неживого органического вещества (пенообразование, «антидождь» мертвых планктеров, золотые наносы и т. д.), биологически активными свойствами пены, наличием ультрафиолетовых и инфракрасных лучей солнечного спектра и двойным прессом хищников (рис. 11).

Данная экологическая ситуация вписывается в современные кардинальные представления о структуре и жизни галосферы, иллюстрируя и уточняя их.

Практически, как отмечает П. Веландер (Velander, 1961), все физические, химические и биологические процессы, протекающие в море, объясняются главным образом тем фактом, что море обладает свободной поверхностью, находящейся во взаимодействии с атмосферой. Действительно, изучаемый биотоп находится непосредственно у свободной поверхности моря и с

этим пограничным положением связаны его наиболее важные экологические особенности.

Говоря о круговороте веществ в океане, Купер (Cooper, 1961) приходит к заключению, что любое взвешенное вещество, имеющее такую же сжимаемость, как морская вода, не может длительное время оставаться в слоях с нейтральным адиабатическим равновесием. Такие вещества стремятся упасть на

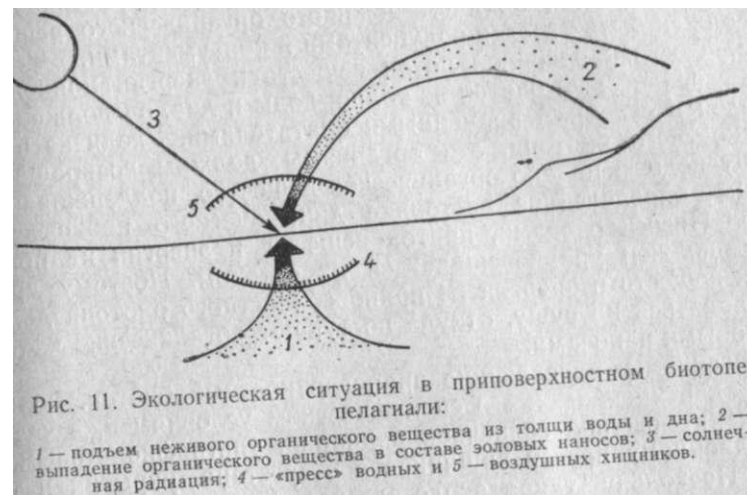


Рис. 11. Экологическая ситуация в приповерхностном биотопе пелагиали:
1 — подъем неживого органического вещества из толщи воды и дна; 2 — выпадение органического вещества в составе золотых наносов; 3 — солнечная радиация; 4 — «пресс» водных и 5 — воздушных хищников.

нижний или подняться на верхний разрыв плотности. Подобным образом ведут себя различные пищевые частицы, концентрируемые в зонах разрывов плотности и вызывающие распределение населения пелагиали, в то время как между этими областями возникают «биологические пустыни». Иллюстрацией к этому служит богатство жизни в зонах пикноклина, на гидрофронтах рек, в районах полярных фронтов и т. д. Область наиболее контрастного разрыва плотности находится на поверхности воды, и концентрация органических частиц в этой зоне наиболее резко сказывается на всей пелагиали.

Важное значение внешних метаболитов во взаимосвязи между гидробионтами (Lucas, 1961) предполагает особенно интенсивные биологические процессы в таком месте их сосредоточения и качественного разнообразия, как поверхность моря.

Если исходить из экологической важности факторов, наиболее выраженных на поверхности моря, — космического (солнечная радиация), трофического (взвешенные частицы органического вещества), биохимического (биологически активные вещества внешних метаболитов) и биотического (взаимоотношения потребителя и пищи), а также из взаимодействия между сре-

МЕТОДИКА НЕЙСТОНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

дой и населяющими ее организмами, можно прийти к следующим выводам.

1. Если в приповерхностном биотопе постоянно концентрируется неживое органическое вещество и внешние метаболиты и если существует большое число хищников со специальными приспособлениями для охоты в нем — значит биотоп богат жизнью.

2. Поскольку в трофическом отношении приповерхностный биотоп отличается обилием неживого органического вещества, он должен быть населен редуцентами и консументами.

3. Так как основной поток веществ и энергии приходит в приповерхностный биотоп из толщи воды и дна, он должен быть населен в основном временными обитателями. Уходя из приповерхностного биотопа, эти организмы должны возвращать в толщу воды и на дно органическое вещество, поддерживая тем самым определенное состояние динамического равновесия в море. Иными словами, приток веществ и энергии на поверхность должен уравниваться их оттоком. Поэтому другой поток веществ и энергии из приповерхностного биотопа должен направляться на сушу, откуда поступают органические частицы с эоловыми наносами.

Организмы, населяющие приповерхностный биотоп, должны быть адаптированы к его специфическим условиям и, в частности, к интенсивной солнечной радиации, ультрафиолетовым лучам, двойному прессу хищников в отсутствии укрытий И. Т. д.

4. Поскольку такая экологическая ситуация складывается практически во всех водоемах, биологическая структура с перечисленными общими характеристиками должна быть одной из наиболее обширных в Мировом океане. Такой биологической структурой оказался нейстон, но для того, чтобы узнать и доказать это, потребовалось разработать целую систему специальных устройств и методических приемов, позволивших войти с биологическими целями в самую близкую область пелагиали, которая до последнего времени оставалась фактически вне сферы внимания исследователей.

ГЛАВА VI. НЕВОЗМОЖНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СУЩЕСТВУЮЩИХ МОДЕЛЕЙ ОРУДИЙ СБОРА ПЛАНКТОНА ДЛЯ НЕЙСТОНОЛОГИЧЕСКИХ ЦЕЛЕЙ

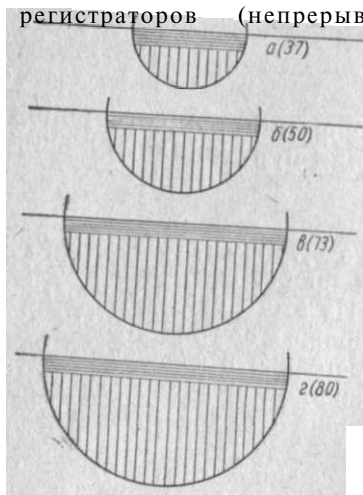
Образцом, по которому чаще всего судят о жизни того или другого участка пелагиали, является проба, полученная путем облова определенного объема воды. Из этого следует, что весь процесс получения такого образца должен вноситься как можно меньше нарушений в естественное состояние исследуемого участка. В противном случае неизбежно возникают серьезные артефакты, искажающие или даже полностью скрывающие действительное положение вещей.

На выполнение указанного условия направлены, в сущности, все усилия в области усовершенствования действующих и создания новых методик получения гидробиологического материала. Это положение целиком относится и к методике сбора нейстона в море.

Жизнь какого-либо слоя пелагиали изучается с помощью сетных сборов на основании проб, полученных в этом слое. При прочих равных обстоятельствах репрезентативность проб в большой степени зависит от того, насколько «чисто» они были взяты, т. е. в какой мере удалось избежать примеси организмов из соседних слоев. Имея в виду приповерхностный слой 0—5 см, необходимо признать, что ни одно из устройств, используемых для получения проб «поверхностного» планктона — сетей, планктончерпателей, планктонособирателей, планктониндикаторов, батометров и т. д. — не отвечает этому требованию. До недавнего времени существовало представление о биологической однородности пелагиали на протяжении многих метров по вертикали и поэтому методика сбора поверхностного планктона строилась из расчета облова слоев воды значительной толщины. Например, проба поверхностного планктона из «стандартного» горизонта 10—0 м, полученная с помощью любой сети вертикального действия, формально включает население слоя 0—5 см, что теоретически составляет $\frac{1}{200}$ часть всего Улова. Коническая ихтиопланктонная сеть ИКС-80 конструкции Т. С. Расса (1939), протянутая в горизонтальном направлении

непосредственно под поверхностью воды, также облавливают слой 0—5 см, но его население составляет теоретически лишь 7/37 часть всего улова.

Конструкции планктоночерпателей (планктоночерпатель Богорова), планктонометров (планктонометр Грезе), планктонорегистраторов (непрерывный планктонорегистратор Харди),



гидрологических батометров и других специальных приборов, применяемых для сбора планктона, вообще не рассчитаны для работы в слое 0—5 см.

Рис. 12. Неприемлемость некоторых пространственных моделей конических планктонных сетей для сбора гипонейстона:

а — сеть Джеди (в скобках указаны диаметры входных отверстий в см), *б* — сеть Джесперсен; *в* — сеть Гензена, *г* — сеть ИКС-80 Расса.

Горизонтальной штриховкой обозначен слой 0—5 см, вертикальной — нижележащий слой, население которого составляет «примесь» в пробах, полученных коническими сетями.

Таким образом, даже устройства, охватывающие частично приповерхностный слой, — планктонные сети вертикального и горизонтального действия — не пригодны в качестве орудий сбора нейстона. Изучать нейстон, например, по сборам сети Джеди в слое 10—0 м также невозможно, как невозможно исследовать современные осадки по многометровой колонке грунта, поднятой со дна океана, которую предварительно тщательно перемешали, уничтожив все следы напластования. Нечто подобное представляют собой сборы сетей вертикального действия, полученные вблизи поверхности моря.

Если же коническим планктонным сетям придать полупогруженное положение и протягивать их в горизонтальном направлении, то и в этом случае посторонняя «примесь» к населению слоя 0—5 см окажется слишком значительной (рис. 12).

Поэтому для сбора нейстона были разработаны специальные модели сетей с прямоугольным входным отверстием, в конструкции которых были, по возможности, учтены не только масштабы изучаемого микрогоризонта, но и другие условия, связанные с жизнью в слое 0—5 см.

ГЛАВА VII. НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПЫ, ПОЛОЖЕННЫЕ 1> ОСНОВУ РАЗРАБОТКИ МЕТОДИКИ СБОРА И ИЗУЧЕНИЯ МОРСКОГО НЕЙСТОНА

При изготовлении орудий сбора нейстона возникает необходимость учитывать некоторую специфику работы в приповерхностном биотопе пелагиали и особенности его населения, что определяет как саму конструкцию этих устройств, так и способы их применения. Сказанное относится, прежде всего, к сетям для сбора гипонейстона.

НАПРАВЛЕНИЕ ЛОВА И ЕДИНИЦА КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА

Поскольку слой, населенный гипонейстоном, простирается практически только в горизонтальном направлении, наилучшим способом получения сетных сборов служат горизонтальные ловы с помощью устройств, способных обловить тонкий приповерхностный микрогоризонт. Такими устройствами оказались пирамидальные сети, имеющие, в отличие от широко распространенных конических сетей, прямоугольное входное отверстие. Минимальный слой воды, который можно обловить такими сетями с удовлетворительной точностью, составляет 5 см. Поэтому микрогоризонт 0—5 см был принят автором в качестве условного биотопа гипонейстона. Фактическая толщина слоя воды, занятого организмами гипонейстона, бывает, как правило, меньше 5 см. В штиль она составляет всего 5—10 мм, т. е. столько, сколько занимают тела наиболее крупных компонентов гипонейстона — мальков рыб. Рачки понтеллиды, выпрыгивающие из воды, после приводнения могут погружаться иногда на 2—3 см в воду, а в случае волнения до 3—4 баллов рассредотачиваются в слое до 4—5 см. Наиболее типичные из них остаются в этом слое при высоте волн до 5 м, а, возможно, и больше.

Таким образом, как показывает практика ловов и визуальных наблюдений под водой, микрогоризонт 0—5 см, принятый в качестве биотопа гипонейстона, вполне отвечает условиям, которые можно предъявить к сетным сборам в отношении зоны облова. Иными словами, облов слоя 0—5 см позволяет получить достаточно «чистый» гипонейстон с минимальной примесью инобиотопных организмов.

Незначительная толщина биотопа гипонейстона допускает возможность количественной оценки его населения в расчете на единицу площади морской поверхности. Однако гипонейстон составляет часть населения пелагиали, которое для всех других горизонтов рассчитывается на единицы объема воды — кубические метры, литры и т. д. Поэтому в интересах сравнимости количество гипонейстона необходимо выражать также в едини-

цах объема — кубическом метре, литре или миллилитре воды из слоя 0—5 см. Так, кубический метр воды из слоя 0—5 см можно представить в виде призмы высотой 5 см и площадью основания 20 м². Существенное отклонение от обычно воображаемого куба со стороной в 1 м не должно в этом случае смущать, поскольку речь идет об объеме, а не о форме. К тому ни одно орудие сбора планктона, улов которого рассчитывается впоследствии на 1 м³ воды, не «вырезает» из пелагиали правильный куб и такая цель перед ним не ставится. Например, 1 м³ для сети Джеди с диаметром входного отверстия 36 см это фактически цилиндр с основанием 0,1 м² и высотой 10 м, а для «международной» сети Остенфельда и Джесперсена (Оталу, 1966) — цилиндр с основанием 0,2 м² и высотой 5 м. Для «непрерывного планктонособирателя», широко применяемого в последние годы в США, Англии и других странах, 1 ж³ — это призма с основанием 1,6129 см² и высотой 6200 м. Таким образом, толщина слоя 0—5 см не является препятствием для выражения количества его населения в единицах объема воды. Это дает большое методическое преимущество — возможность сравнивать численность и биомассу гипонейстона с таковыми планктона всех нижележащих слоев пелагиали. В случае необходимости количество организмов, находящихся под 1 м² поверхности моря в слое 0—5 см, легко получить, разделив данные для 1 м² на 20.

ОПТИМАЛЬНАЯ СКОРОСТЬ ЛОВА СЕТЬЮ

Со скоростью движения фильтрующего орудия лова в воде связаны, по крайней мере, два важных в методическом отношении обстоятельства. С увеличением скорости, при прочих равных условиях, возрастает давление стенок сети на пойманных гидробионтов, что может привести к механическому повреждению наиболее нежных организмов и сделать их непригодными для исследования. В то же время с увеличением скорости движения сети возрастает эффективность лова активных форм, что существенно повышает репрезентативность пробы. Совместить эти условия (обеспечение сохранности улова и максимальной репрезентативности пробы) в одном сборе невозможно, и исследователю приходится проводить как медленные ловы для сбора и учета нежных и малоподвижных форм, так и скоростные — для более прочных и активных.

Примером пассивных и малопроходных форм могут быть икринки и предличинки рыб. Необходимость правильной оценки стадий развития и количественного учета этих важных представителей гипонейстона была причиной проведения специальных методических работ (Зайцев, 1958а), показавших, в частности, следующее.

Скорость движения сети в воде непосредственно связана с соотношением неповрежденной и поврежденной икры в пробе: с увеличением скорости лова процент поврежденной икры возрастает. При скорости сети не более 20—25 см/сек поврежденные икринки в пробах отсутствуют или количество их не превышает 1—2% общего числа икринок. При одной и той же скорости лова, не превышающей 25 см/сек, степень повреждения

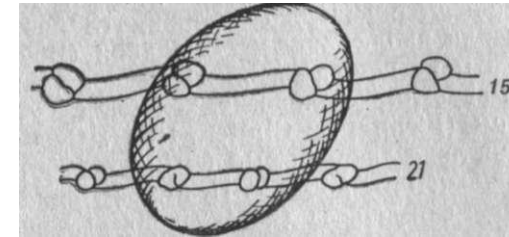


Рис. 13. Поперечный разрез по нитям утка шелкового сита № 15 и № 21 и икринка черноморской хамсы при одинаковом увеличении (Зайцев, 1964а).

икры и сети зависит от стадии ее развития, удельной поверхности и густоты сети. До обрастания желтка (I и II стадии по Т. С. Рассу) икринки повреждаются значительно быстрее и в большем количестве, чем после его обрастания. При одной и той же стадии развития процент поврежденной икры в пробе прямо пропорционален ее удельной поверхности, которая больше у мелких шарообразных и особенно у эллипсоидальных икринок. В сети из сита № 21 погибает меньше икры, чем в сети из сита № 15, поскольку поверхность первого более гладкая, чем второго (рис. 13).

Лов со скоростью более 25 см/сек приводит к повреждению большого количества предличинок рыб, для которых характерна малая механическая прочность покровов, большая удельная поверхность и затрудняющая скатывание по стенкам сети форма тела. Предличинки настолько сильно повреждаются, что могут продавливаться через ячейки сети наружу. Таким образом, правильный учет икринок и предличинок рыб требует применения сетей из сита № 21 и скорости лова ≤ 25 см/сек.

А как быть с остальными компонентами гипонейстона? Простейшие и мелкие многоклеточные (личинки моллюсков, полихет, науплиальные и копеподитные стадии веслоногих раков, науплиальные и ципривидные стадии усонюгих раков, мелкие виды взрослых веслоногих, ветвистоусых и т. п.), как относительно малоподвижные животные, настигаются и обгоняются сетью, идущей со скоростью 25 см/сек. Следовательно, способы сбора икры и предличинок рыб приемлемы также для сбора и

количественного учета этих организмов. Более крупные компоненты гипонейстона, такие как личинки десятиногих раков, миды, изоподы, понтеллиды, личинки и мальки рыб, обычно избегают медленно идущие орудия лова. По этому поводу накопилось достаточно много наблюдений.

Подводные наблюдения автора показали, что видимые невооруженным глазом в воде планктеры начинают уходить от стандартных сетей (например, от сети Джеди) еще до подхода кольца, соединяющего передние оттяжки (Зайцев, 1964 а). То же самое выявили наблюдения А. Бурдийон (Bourdillon, 1964). В Средиземном море ширина периферической зоны, из которой уходят от сети взрослые веслоногие, колеблется у разных видов от 0,3 до 8,5 см (Fleminger, Clutter, 1965). Особенно активно избегают орудия лова личинки рыб (Bridger, 1956), причем движение сети ускоряет этот процесс. Н. М. Воронина (1958) показала, что явление фотокинеза (повышенная активность организмов на свету) проявляется в отношении движущихся предметов. Правда, автор работала с пресноводными объектами, но такое же свойство характерно и для морских видов. Через смотровое стекло водолазной маски хорошо видно, как понтеллиды, личинки десятиногих раков, изоподы, начинают проявлять беспокойство и пытаются уйти, когда неподвижный предмет (карандаш, блокнот, рука наблюдателя и т. п.) приходит в движение. После прекращения движения они снова перестают его избегать. Личинки декапод и некоторые другие формы нередко садятся на руку, спокойно лежащую на поверхности воды. Сбор таких объектов с помощью неподвижных орудий лова, работающих в дрейфе, либо скоростных сетей, способных настигнуть убегающие организмы, особенно эффективен. Оба эти приема использованы при разработке методики сбора гипонейстона.

Сеть, опущенная в море с борта заякоренного или дрейфующего судна, фильтрует воду благодаря течению или сносу корабля. По-видимому, она в какой-то мере напоминает различные предметы, плавающие на поверхности воды (обломки дерева, тростника, обрывки водорослей и т. п.) и потому легко воспринимается организмами, которые не избегают ее и вместе с водой заносятся внутрь. Установлено, что многие организмы гипонейстона питаются обрастаниями плавающих предметов. Такие предметы дрейфуют вместе с водой либо (если они частично выступают из воды и оказывают сопротивление ветру) медленно перемещаются относительно окружающей воды.

Сбор планктона в дрейфе производили Т. Хейердал со спутниками и А. Бомбар, отмечавшие производительность этого метода. Кушинг (Cushing, 1964) собирал планктон в дрейфе с помощью сети, вмонтированной в алюминиевый каркас.

Предметы, движущиеся быстрее, чем плавник, ассоциируют-

по-видимому, с живыми существами, хищниками и избегаются рыбами. Поэтому активный лов организмов нейстона сетью проводится при скорости около 2 м/сек.

МИНИМАЛЬНОЕ НАРУШЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ СТРАТИФИКАЦИИ ВОДЫ И ЧИСЛЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ В ЗОНЕ ОБЛОВА СЕТИ

Погружение какого-либо прибора в водную среду неизбежно вызывает нарушение ее первоначального состояния. Это особенно важно, когда речь идет о живых объектах, населяющих хорошо освещенный тонкий слой 0—5 см.

Основным фактором, вносящим изменения в естественное расположение слоев воды у поверхности моря, является движущееся судно. Следовательно, сбор гипонейстона следует проводить главным образом на стоянке судна. Прикрепленная к линии сеть относится от судна течением на заданное расстояние и работает в дрейфе в условиях не искаженного расположения слоев воды и за пределами той области, где сказывается вибрация корпуса судна, работающего на станции, и другие шумы, отпугивающие животных.

На расстоянии нескольких десятков метров от судна сеть оказывается в более выгодном для исследователя положении, чем аналогичные орудия лова, работающие в непосредственной близости от бортов. Автору часто приходилось наблюдать, как личинки и мальки рыб бросаются в стороны, когда с палубы опускают в воду какой-либо прибор или просто показывается человек. На экспедиционном судне практически возможно создать такую обстановку полной тишины и неподвижности, которая обеспечила бы успешный сбор всех форм гипонейстона непосредственно у его бортов.

О преимуществе наблюдений и сборов с небольших и бесшумных плавсредств — шлюпок, плотов и других орудий лова свидетельствуют исследования мореплавателей-экспериментаторов. Так, Т. Хейердал (1958), в частности, писал: «Океан таит в себе много неожиданностей для того, кто живет на его поверхности и продвигается по ней медленно и бесшумно. Охотник, с треском ломящийся сквозь кустарник в лесу, может вернуться разочарованным и сообщить, что там нет ни одной живой твари. Другой сядет Гесшумно на пеньке и станет тихо ждать, — и вскоре услышит разные шорохи, увидит изучающие его любопытные глаза. То же и в море. Мы бороздим волны, стуча моторами и поршнями, а потом возвращаемся и заявляем, что море совершенно пустынно» (стр. 78).

Разумеется, нет оснований призывать к отказу от современных «плавающих институтов»: к закономерностям, управляющим жизнью моря, не дойти на бальзовом плоту «Кон-Тики». Однако слова Хейердала заключают несомненную истину — сборы фау-

ны с борта больших, мощных кораблей намного беднее, чем с борта тихой шлюпки. Поэтому не следует упускать возможности наблюдения за гипонейстоном и эпинеистоном в условиях, близких к естественным.

В этой связи интересен опыт, проведенный на биологической станции в Голулу. Наблюдения проводились через иллюминаторы стального цилиндра, подвешенного к небольшому плоту, дрейфовавшему в течение двух недель. Было зарегистрировано очень много видов рыб и других животных, подходивших непосредственно к иллюминаторам. Авторы наблюдений отмечают эффективность такого способа исследования.

Существенные изменения в распределении пелагических организмов, наряду с судном, может вносить также сама сеть. Выше указывалось, что гидробионты стремятся избежать движущихся сетей и простейшим способом устранения этого является постановка сети в дрейф. Кроме того, поводки (оттяжки) сети, изготовленные из толстого линия, создают турбулентные течения и завихрения перед зевом (Clutter, 1966), порождая дополнительные препятствия на пути планктона в сеть. Эти препятствия возрастают по мере закупорки фильтрующего мешка сети в процессе работы и износа сита.

Организмы гипонейстоны реагируют также на цвет сети. Цветное зрение пелагических беспозвоночных изучено еще крайне слабо. Если в рыбодобывающей промышленности цвет сетного полотна относится к числу факторов, влияющих на успешность промысловых орудий лова, планктонные сети изготавливаются из того материала, который выпускается для нужд Мукомольных предприятий.

Для того чтобы выяснить, влияет ли цвет сети на улов гипонейстоны, были проведены специальные опыты (Зайцев, 1964а). Устройство из трех сетей одинаковой формы и размера (красной, синей и неокрашенной) протягивалось в светлое время суток в различных районах Черного моря. Уловы трех сетей (60 проб — 20 уловов) мало различались между собой и в них не наблюдалось какой-либо закономерности.

Аналогичные результаты были получены в лабораторном опыте. Организмы гипонейстоны одинаково хорошо скоплялись у источника темно-красного света ($\lambda = 800$ мкм) и у пучка ультрафиолетовых лучей ($\lambda = 365$ мкм). Возможно, одинаковая реакция на лучи света различной длины волны отражает приспособленность организмов гипонейстоны к биотопу, для которого характерен широкий диапазон солнечного спектра. Известно, например, что рыбы, живущие в толще воды, куда не доходит длинноволновая радиация, не воспринимают темно-красный свет (Протасов, 1961).

Проведенные исследования показали, что организмы гипонейстоны избегают сетей всех цветов и выдвинули идею маски-

ровки их под цвет предметов, часто плавающих на поверхности моря — плавника, обрастаниями которого питаются многие исследуемые организмы. Для этого передний пояс сетки был окрашен в темно-зеленый цвет, напоминающий обрастания плавника. Улов в таких сетях (а затем, как выяснилось, и в сетях с оливково-бурым пояском) был в среднем на 5—20% выше (в отношении крупных форм гипонейстоны), чем в сетях с неокрашенным (белым) передним пояском.

НЕКОТОРЫЕ ТЕХНИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕТЕЙ, УЧТЕННЫЕ ПРИ ИЗГОТОВЛЕНИИ ФИЛЬТРУЮЩИХ ОРУДИЙ СБОРА ГИПОНЕЙСТОНЫ

Материал. Из числа существующих фильтровальных тканей при изготовлении нейстонных сетей отдается предпочтение шелковому сити, имеющему более устойчивые размеры ячеек, чем сита из синтетических нитей. Шелковые сита выпускаются двух типов переплетения нитей основы и утка: ажурного и смешанного (рис. 14). Более прочными считаются сита ажурного переплетения.

Коэффициент фильтрации сети. Серьезным недостатком всех типов планктонных сетей большинство исследователей считает их ограниченную пропускную способность, в результате которой рассчитанный объем профильтрованной воды всегда меньше фактического (Сысоев, 1956; ВоигсПИоп, 1964). То обстоятельство, что пропускная способность сети в процессе каждого лова изменяется в зависимости от состава и численности попавшего в нее планктона, исключает возможность введения какой-либо поправки. Установление же в зеве счетчика для воды, что было бы полезно в инженерном плане, не желательно в биологическом, поскольку это резко увеличивает и без того существенный «отпугивающий эффект» орудия лова. Поэтому на данном этапе борьба за повышение пропускной способности сети идет главным образом по линии увеличения коэффициента фильтрации, (Кф) под которым подразумевается отношение суммарной площади ячеек фильтрующей части сети к площади ее входного отверстия (зева).

Понятие «коэффициент фильтрации» появилось в последние годы, когда стала очевидной вся сложность получения репрезентативных проб биологического материала в море, прежде же планктонные сети конструировались без специального учета этой важной технической характеристики. Кф двух из наиболее «Долгоживущих» сетей для сбора планктона — системы Джеди (с 1916 г.) и Расса (с 1939 г.), сыгравших важную роль в осуществлении сборов зоо- и ихтиопланктона в течение нескольких Десятилетий, были рассчитаны автором. Как оказалось, сеть Джеди из сита №38 с диаметром зева 36 см имеет $K_f = 4,08$,

а икорная сеть Расса из сита № 15 с диаметром зева 80 см 3,45. Площадь ячеек определялась (под бинокляром) по новым образцами сита с учетом толщины нитей основы и утка. Площадь всех отверстий фильтрующих мешков этих сетей соответственно в 4,08 и 3,45 раза превышает площадь их зевов. Практика многочисленных сборов показывает, что это достаточно большой

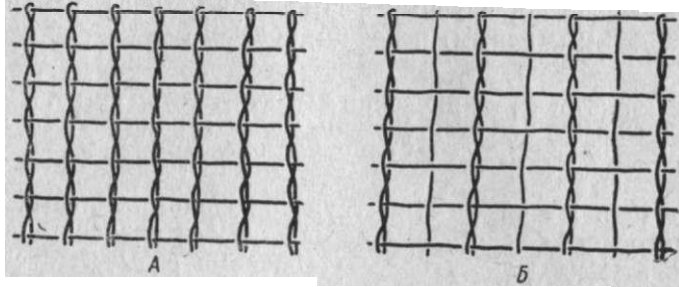


Рис. 1. А — сетка с основой, Б — переплетение нитей фильтрующих орудий сбора гидробиологического материала.

запас пропускной способности и данные сети обычно удовлетворительно (с точки зрения фильтрации) работают в толще воды. В идеальном случае вся вода, находящаяся через зевом сети, пройдет сквозь ее ячейки при условии, что сумма площадей ячеек будет равна площади зева ($K_f = 1$). Однако планктонная сеть фильтрует не чистую воду, а воду, богатую взвесью, и это требует обеспечения $K_f > 1$. Задача заключается в том, чтобы определить оптимальную величину для каждого вида и района работы.

В отношении приповерхностного биотопа пелагиали (с его обилием живой и неживой взвеси) ловы показали, что $K_f = 3-4$ недостаточен. В. Н. Грезе (1962), проводивший испытания сконструированного им планктонометра с помощью вертушки, смонтированной перед зевом сети, установил, что при $K_f = 10$ скорость фильтрации сохраняется равной скорости буксировки при различных ее значениях. Поскольку сети планктонометров были изготовлены из сита № 38 и 64 и протягивались вблизи поверхности моря со скоростью до 2,4 м/сек, можно сделать вывод, что $K_f = 10$ достаточен для мелкочейных планктонных сетей. В данном случае имеется в виду новая сеть (ячейки изношенных сетей закупориваются вследствие размочаливания нитей), отсутствие в районе работ скоплений медуз и цветения фитопланктона (особенно, ризосолении), которые забивают орудия лова. Поэтому при изготовлении нейстонных сетей учитывалась необходимость обеспечения $K_f \sim 10$.

Существенное преимущество сетей для сбора гипонейстона связано с их прямоугольным входным отверстием. Эта кон-

структивная особенность не только обеспечивает облов слоя 0—5 см, не затрагивая нижележащего горизонта, но заметно увеличивает K_f по сравнению с конической сетью, имеющей фильтрующий мешок такого же размера. Так, если мешок из сита с длиной окружности у зева 160 см смонтировать на круглом обруче диаметром 51 см, получится коническая сеть с площадью зева 2020 см². Если же мешок смонтировать на прямоугольную раму 60x20 см такого же периметра, зев сети составит 1200 см². Таким образом, при одной и той же величине фильтрующей части пирамидальная сеть 60x20 см имеет значительно меньший (в рассмотренном случае на 40%) зев и соответственно большую величину K_f . Здесь выступает известное положение геометрии, что из всех фигур с заданным периметром наибольшей площадью обладает круг.

Широко применяемые для сбора гипонейстона пирамидальные сети 60x20x250 см, изготовленные из сита № 21, имеют $K_f = 11,3$, а из сита № 61 — 9,35.

Вооружение сети. Специальное назначение нейстонных сетей и работа большинства из них на малых скоростях сделали излишними такие традиционные элементы их оснастки, как прочные оттяжки из толстого- линия и тяжелый металлический стакан. Боковые оттяжки у нейстонных сетей отсутствуют, а передние изготавливаются из тонкой полиамидной лески — жилки толщиной 1 мм, прочной на разрыв и мало демаскирующей себя в воде. Необходимость использования оттяжек из лески подтвердили подводные наблюдения, убедившие автора в том, что толстые оттяжки, соединенные спереди металлическим кольцом, отпугивают видимых невооруженным глазом планктонов. Металлический стакан заменен легким пластмассовым, который, не загружая задней части фильтрующего мешка, обеспечивает работу сети в горизонтальной плоскости. Специальным элементом вооружения нейстонных сетей являются поплавки. Их число, размеры и форма различны у разных моделей орудий лова.

Эксплуатация сети. Вопросы ухода за сетями и их амортизации еще мало разработаны и требуют специального изучения. Частично они затрагивались при разработке методики сбора нейстона.

Шелковые сита выпускаются покрытыми специальным составом — аппретурой, глянцеющей поверхность нитей. В процессе работы аппретура, не обладающая большой эластичностью, постепенно слущивается, обнажая нити, которые становятся ворсистыми и резко уменьшают первоначальные размеры ячеек. Это приводит не только к снижению пропускной способности сети, но задерживает многие организмы (например, личинки рыб) на стенках, что ускоряет дальнейшую закупорку ячеек и снижает репрезентативность пробы. Высокую степень износа может иметь и сравнительно новая по сроку службы

сеть, если ее стирать, тщательно перетирая ткань в руках. По этому обессоливать сети после работы нужно, отмачивая их в пресной воде и обливая в подвешенном виде. Соблюдение этих правил облегчает скатывание улова по стенкам сети в стакан и продлевает срок ее годности.

ГЛАВА VIII. ОРУДИЯ И СПОСОБЫ СБОРА И ИЗУЧЕНИЯ МОРСКОГО НЕЙСТОНА

Настоящая книга не представляет собой методическое пособие по сбору нейстона и поэтому в этой главе мы опускаем ряд деталей, которые были бы обязательными для «Инструкции». Основная цель главы состоит в том, чтобы показать специфику методики изучения новой биологической структуры моря — нейстона.

Самому «старому» орудию сбора морского нейстона едва исполнилось 10 лет, и уже по одной этой причине все, что описано ниже, не может рассматриваться как совершенное и законченное методическое устройство. Конструкция каждого орудия сбора отражает уровень изученности объекта исследования — его распределения, подвижности, реакции на преследование и непрерывно улучшается. Характерно, что если раньше совершенствование орудий сбора шло главным образом по пути более удачного решения тех или других задач в инженерном аспекте, без достаточного учета биологических особенностей собираемого объекта, в последнее время все большее внимание уделяется особенностям биологии и поведения, имеющим прямое отношение к его сбору. Это положение особенно характерно для методики сбора нейстона. В течение 10 лет работы в этой области многие приборы неоднократно улучшались или заменялись новыми, более эффективными.

СБОР БАКТЕРИЙ

Прибор для сбора бактерий в приповерхностном микрогоризонте моря изготовлен А. В. Цыбань и М. Ш. Розенгуртом и назван «бактерионейстособирателем» (БНС). Он рассчитан для сбора воды в слое 0—2 см и испытан с борта исследовательских судов в Черном море.

Приемная часть прибора представляет собой двухгорлую стеклянную колбу емкостью 250 см³ (рис. 15). Длина колбы 310 мм, диаметр корпуса 50 мм, длина трубок 20 мм, а их диаметр 5 мм. На корпус надеваются медные кольца, утяжеляющие прибор. Горизонтальное положение колбы обеспечивается с по-

мощью равноплечных отрезков хирургического шелка (n, n')² сдерживающего высокое давление и температуру при автоклавировании. На концах отрезки шелка соединяются в одну петлю. Полезная емкость прибора, работающего в слое 0—2 см, составляет около 125 см³.

Подготовка БНС к работе заключается в следующем. Приемную часть прибора кипятят в дистиллированной воде и высу-

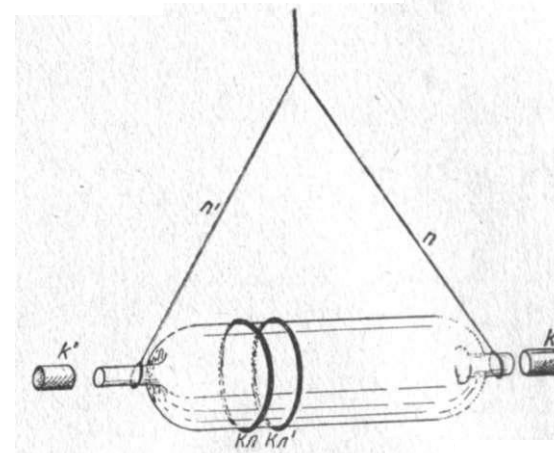


рис. 15. Общий вид бактерионейстособира-
теля (Цыбань, 1967).

* • Кл Кл' - утяжелительные кольца.
~ Т - поводки из хирургического шелка.

шивают в специальном шкафу. Далее на трубки надевают колпачки (с, к') из толстой рентгеновской бумаги, насаживают кольца (Кл, Кл') и поводки (n, n'). Затем прибор заворачивают в пергаментную бумагу и стерилизуют в автоклаве в течение 40 мин при давлении 1 атм. На палубе судна БНС закрепляют на леске, отходящей от бамбукового шеста длиной 3—5 м. Длина лески определяется высотой носа судна. Прибор освобождается от колпачков и опускается на поверхность моря, где колба тотчас же заполняется водой. Во избежание загрязнения со стороны судна, на якорных стоянках прибор опускают в воду с самой передней точки носа, а на подвесных станциях — в максимальном удалении от подветренного борта судна на длину вытянутого шеста.

С помощью БНС А. В. Цыбань открыла морской бактерионейстон, не улавливаемый обычными гидрологическими и микробиологическими батометрами, с которыми работают морские

Для получения осадочных проб фитопланктона (Иванов, 1962; Иванов, 1968; Нестерова, 1969), а также проб воды для гидрохимических анализов из приповерхностного микрогоризонта моря, используется шланг-батометр (рис. 16), сконструированный В. С. Большаковым (1963) по идее С. О. Макарова

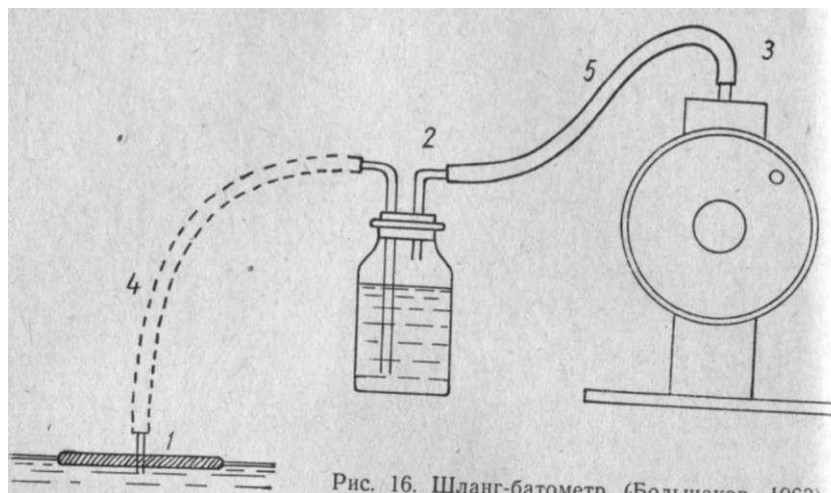


Рис. 16. Шланг-батометр (Большаков, 1963):
/— приемная часть 2-колба-батометр, 3- вакуумный насос, 4, 5-резиновые шланги.

(1894). Приемная часть шланг-батометра образована пенопластовым поплавком 20X20X2 см с отверстием посередине, в которое плотно входит стеклянная трубка. Нижний конец трубки устанавливается на глубине 3 см от ватерлинии поплавка, верхний с помощью резинового шланга соединяется с банкой. Для опускания приемной части на воду используется бамбуковый шест, к дальнему концу которого привязан шланг, ведущий к банке. Батометром служит широкогорлая банка, закрытая пробкой, с двумя коленчатыми стеклянными трубками. Одна из них своим нижним концом доходит почти до дна и соединена с приемной частью, другая, короткая, соединяется резиновым шлангом с ручным вакуумным насосом Комовского. С помощью насоса воздух из банки выкачивается и его место занимает морская вода, поступающая из приемной части. Изменяя заглубление стеклянной трубки, проходящей через поплавок, можно получать воду при удалении от поверхности моря на 2—3 см и более.

Начиная с этой размерной группы компонентов нейстона, вплоть до самых крупных — мальков рыб, сбор проб осуществляется уже не черпающими (за немногими исключениями), а фильтрующими устройствами, и самым распространенным среди них является сеть. Поэтому многие характеристики, которые приводятся ниже, относятся не только к орудиям сбора мель-

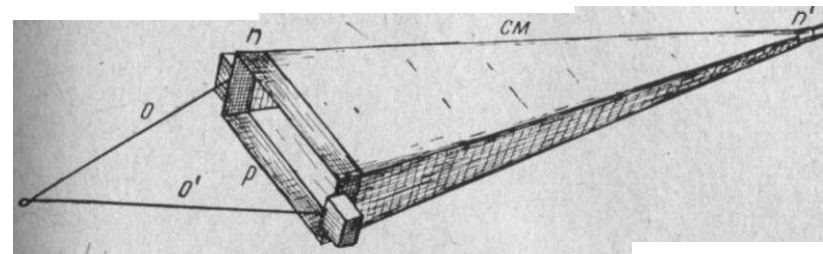


Рис. 17. Нейстонная сеть (Зайцев, 1964а):
о, о' - оттяжки-поводки, л, л' - пояски, P - рама, C - стакан, CM - сетной мешок.

чайших животных, но также и крупных беспозвоночных, личинок и мальков рыб.

Основным фильтрующим орудием сбора нейстона служит нейстонная сеть модели НС с прямоугольным входным отверстием (Зайцев, 1959 г, д). Чаще других применяется сеть, имеющая раму входного отверстия 60X20 см и длину 250 см (рис. 17). Одно из ее преимуществ состоит в том, что при ее изготовлении достигается наиболее экономичный раскрой стандартного полотна сита.

Рама сети (P) сделана из биметаллической проволоки (стальная сердцевина, медное покрытие) диаметром 4 мм или из бронзовой диаметром 6 мм. Сетной мешок (CM) прикреплен основанием к раме, а вершиной к стакану посредством поясков из полотна шириной 10 см (n, n'). Передний поясок изготовлен из материала темно-зеленого или зеленовато-бурого цветов, имитирующих цвет перифитона плавника. Стакан (C) сделан из пластмассы. Для его изготовления удобны имеющиеся в продаже полихлорвиниловые стаканчики, у которых вырезается дно. Они очень легкие, гладкие, прочные и не окисляются.

НС имеет только передние оттяжки — поводки (о, о') ИЗ лески-жилки толщиной 1 мм и прочностью на разрыв не менее 15 кг. Отрезок лески длиной около 230 см привязывают концами к середине коротких сторон рамы, а спереди завязывают в петлю. Визуальные наблюдения показывают, что использование лески для оттяжек и отсутствие металлического кольца, которое у всех сетей соединяет оттяжки спереди, а также окраска

переднего пояса сводят к минимуму отпугивающий эффект сети. К коротким сторонам рамы крепят пенопластовые поплавки размером 20XЮX4 см.

С таким оснащением НС погружают в воду на глубину около 5 см, а на 15 см, по высоте входного отверстия, она возвышается над поверхностью воды. Это превышение необходимо для облова таких организмов, как понтеллиды, которые выпрыгивают из воды (замерялась траектория прыжков черноморских видов) на высоту до 10—12 см. НС собирает как гипонейстон,

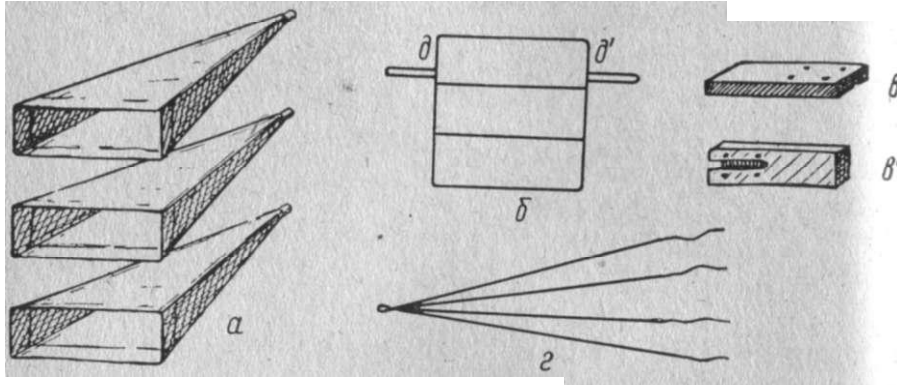


Рис. 18. Составные части многоярусной планктонно-нейстонной сети (Зайцев, 1964а): а - сети, б - соединительный каркас, в, в' - поплавки с ^{ТМ}оттяжк.™ водки, д, д' - дуги

как и эпинейстон (водомерок, население пены и пр.) и поэтому ее правильнее называть «нейстонной», а не «гипонейстонной», хотя основную часть пробы составляют организмы гипонейстона.

По внешнему виду нейстонная сеть сходна с плейстонной конструкции А. И. Савилова (1963), способной облавливать слой 0—30 см. Используют ее для сбора населения приповерхностного биотопа акваторий, нейстон которых достаточно хорошо изучен. Для новых в нейстонологическом отношении водоемов, а также для одновременного сбора организмов из нижележащего слоя воды, применяют многоярусные устройства модели ПНС, или планктонно-нейстонные сети (Зайцев, авторское свидетельство № 138422; Зайцев, 1961 б) *.

Приводим краткое описание пятиярусной планктонно-нейстонной сети ПНС-5.

* Ссылаясь на работы Ю. П. Зайцева А И Савилг, мо^к ^ • называет устройство ПНС «многоярусной плавучей сетью ^ ^ и л ь н о (1966) — «планктонно-плейстонной сетью». а Г. Б. Зевина

Соединительный каркас из шестимиллиметровой бронзовой гфволоки высотой 100 см и шириной 60 см разделен четырьмя перегородками (из такого же материала) на пять одинаковых участков 60X60 см. В 15 см от одного конца, который станет верхним, снаружи приварены дуги (d, d'), на которые надеваются и привязываются пенопластовые поплавки (в, в') размером 30X14X4 см.

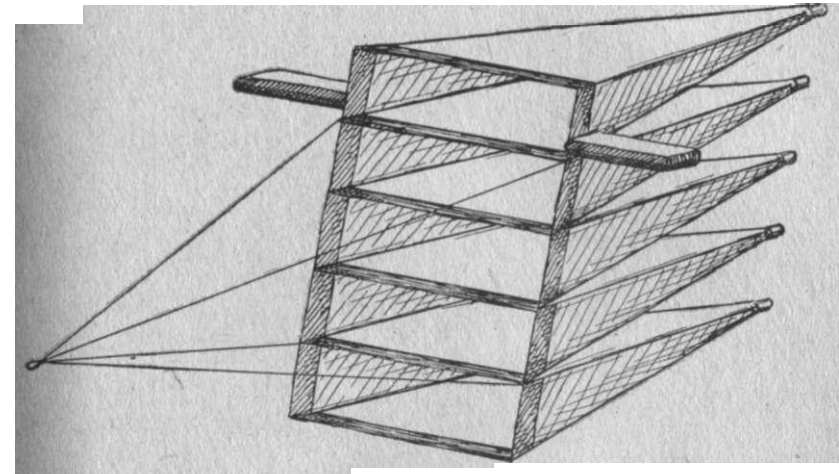


Рис 19 Общий вид пятиярусной планктонно-нейстонной сети (Зайцев, 1964а).

Пять сетей НС, 60X20 см, без рам с помощью лески монтируют на соединительном каркасе. Спереди к каркасу прикрепляют четыре оттяжки из полиамидной лески толщиной 1 мм, соединенные в общую петлю. В собранном виде ПНС-5 опускают в воду, где она принимает рабочее положение (рис. 19, 20). Плоскости-поплавки как бы прилипают к поверхности воды и удерживают устройство в заданном положении. В северо-западной части Тихого океана модель испытывалась при высоте волн более 4,5 м и показала надежность и безотказность конструкции, она легко монтируется и демонтируется, что облегчает ее транспортировку.

ПНС-5 осуществляет синхронный облов следующих микрогоризонтов: 0—5, 5—25, 25—45, 45—65, 65—85 см. Сопоставление проб, полученных каждой из сетей, позволяет изучить вертикальное микрораспределение жизни у поверхности моря и дать сравнительную характеристику нейстона и планктона. Сеть применяется в неисследованных в нейстонологическом отношении акваториях для выявления состава нейстона. В последующем, когда эта работа уже сделана, можно переходить к

с конструкцией сети, которую Дж. Машш (Kyle 1959, „с!

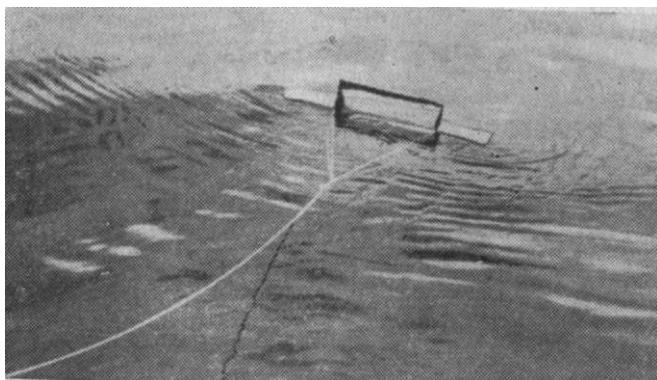


Рис. 20. Пятиярусная планктонно-нейстонная сеть в рабочем положении.

пользовал для сбора личинок хирономид в оз. Ла-Ронж (Канада).

Работа с НС и ПНС осуществляется следующим образом. Рабочее место наиболее удобно организовать на кормовой палубе, так как на якорных стоянках, когда судно ориентировано по поверхностному течению, орудие лова, опущенное в воду, будет относиться назад (рис. 21). Сеть нужно опускать с борта кормовой площадки, а не с середины кормы, для того, чтобы она не попала в зону обедненного нейстона, образовавшуюся в результате обтекания корпуса судна водой. Выборка сети производится также с борта.

На подвесных станциях судно становится поперек направления ветра и дрейфует (рис. 21). В этом случае сеть, опущенная в воду с крайней задней точки кормы, будет относиться в направлении ветра. При таком варианте зона обедненного нейстона гораздо шире, чем на якорных станциях, и для того чтобы ее избежать, лить нужно закрепить на стреле, вынесенной с кормы. На НИС «Миклухо-Маклай» для этой цели используется прочный бамбуковый шест длиной 4 м, который укрепляют в самой задней точке кормы. Такой же шест рекомендуется использовать на якорных станциях для удаления линия от борта судна с тем, чтобы избежать той зоны поверхности моря, где плотность организмов нейстона под влиянием корпуса судна

искусственно завышена и хорошо прослеживается по полосе пень»-

Следом за орудием лова за борт вытравливается привязанный к нему маркированный лить длиной до 100 м. Хорошо зарекомендовала себя хлориновая рыболовная веревка диаметром 6 мм и прочностью на разрыв не менее 140 кг (Андреев, 1962). Через каждые 10 м к веревке прикреплены пенопласто-



Рис. 21. Положение зоны обедненного нейстона при постановке судна на якорь (а) и в дрейф (б, в) (Зайцев, 1964а).

вые поправки 10X4X4 см, поддерживающие ее на поверхности. Обычно вытравливают от 50 до 100 веревки. Отходящая сеть увлекает за собой отрезок веревки заданной длины, и в момент, когда веревка натягивается, орудие лова принимает рабочее положение и начинает фильтровать воду. С этого момента ведется счет рабочего времени сети, которое заканчивается при ее поднятии из воды у борта судна.

Выборку сети можно начинать немедленно после натяжения веревки, но чаще ее оставляют некоторое время (10—20 мин) в дрейфе. Это время фиксируется в журнале. При значительном волнении и качке судна дрейфующая сеть испытывает рывки, что отрицательно сказывается на сохранности собранного материала и ускоряет износ орудия лова. Для смягчения рывков применяется резиновый амортизатор (рис. 22).

Выборка осуществляется вручную со скоростью около 25 см/сек. При условии легкости орудий лова и малой скорости их протягивания эта операция не трудна. В зависимости от числа ярусов системы ПНС и скорости встречного течения сопротивление при выборке не превышает 7—8 кг. Ручную выборку можно заменять механической, но первый способ лучше обеспечивает равномерный ход сети при качке судна.

Объем воды, прошедшей через сеть, рассчитывается на основании следующих величин:

1) Рабочая площадь зева сети. Для НС и первой сети системы ПНС эта величина составляет $60 \times 5 = 300 \text{ см}^2$, а для второй и последующих сетей ПНС — $60 \times 20 = 1200 \text{ см}^2$.

2) Линейное расстояние, пройденное орудием лова при его выборке. Эта величина равна длине вытравленного литья в натянутом состоянии.

3) Линейное расстояние, пройденное водной массой относительно сети (или через сеть) за время ее пребывания в дрейфе. Определяется скоростью течения и продолжительностью дрейфа.

4) Линейное расстояние, пройденное водной массой относительно движущейся сети (или через сеть) во время ее выборки.

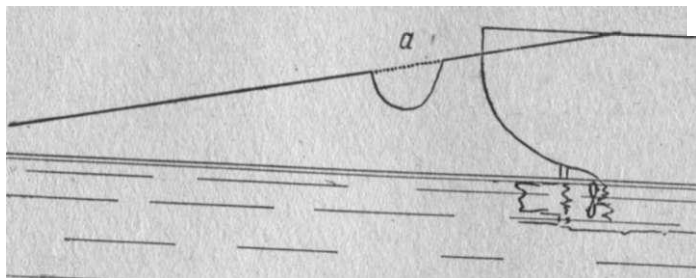


Рис. 22. Установка резинового амортизатора (а) на лине (Зайцев, 1964а).

При выборке сеть фильтрует не только тот объем воды, который определяется длиной лина, но также дополнительный объем, возникающий за счет встречного течения.

Третью и четвертую величины можно объединить в одну, означающую расстояние, пройденное водной массой относительно орудия лова или (через него) за время его дрейфа и выборки. Оно равно произведению времени с момента начала дрейфа до момента подъема орудия лова из воды на скорость течения.

Объем воды, прошедшей через орудие лова, определяется по формуле:

$$K = 5(V + G),$$

где V — объем воды, профильтрованной орудием лова, m^3 ; B — рабочая площадь входного отверстия орудия лова, m^2 ; I — длина вытравленного лина, m ; I' — линейное расстояние, пройденное водной массой за время пребывания орудия лова в дрейфе и его выборки, m .

Скорость течения на поверхности моря в районе работ определяется вертушкой, привязными поплавками или по скорости удаления сети от судна перед постановкой ее в дрейф. Сита НС и ПНС описанного устройства в зависимости от номера сита используются для сбора различных компонентов нейстона. Так, для сбора простейших и мелких многоклеточных, которые укладываются в размерные границы микропланктона, применяются сита № 49—60. Для сбора фораминифер в приповерх-

постном слое воды в районе Веллингтона (Новая Зеландия) р. П. Виллис (Willis, 1963) использовал малую пирамидальную сеть с входным отверстием 18X4 см и длиной 70 см из сита № 78.

СБОР БЕСПОЗВОНОЧНЫХ СРЕДНИХ РАЗМЕРОВ, ИКРЫ И ПРЕДЛИЧИНOK РЫБ

Организмы, размеры тела которых соответствуют категории мезопланктона (1—10 мм) или несколько превышают их, собирают с помощью сетей НС и ПНС из сита № 21—23. Они попадают также в сети из более густого сита, но большая примесь мелких форм в этом случае затрудняет лабораторную обработку проб.

СБОР КРУПНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ, ЛИЧИНОК И МАЛЬКОВ РЫБ

Наиболее подвижные компоненты нейстона, такие как изоподы, крупные личинки десятиногих раков, клопы-водомерки, личинки и мальки рыб единично попадают и в дрейфующие сети, но для количественного учета таких организмов используют активные орудия лова нейстона. Хорошо зарекомендовал себя, в частности, мальковый нейстонный трал модели МНТ.

Входное отверстие трала ограничено эллипсоидальным обручем из круглого бронзового или латунного прута толщиной 10—12 мм (рис. 23). Большая и малая оси эллипса равны 100 и 50 см. Пояском из плотной ткани шириной 10 см рама соединяется с сетным мешком из сита № 21—23 длиной 400 см. Задний пояс соединяет сетной мешок с латунным цилиндрическим стаканом. От рамы к стакану идут четыре хлориновых оттяжки диаметром 6 мм, образующие спереди в месте соединения огон. С двух сторон рамы крепятся призматические пенопластовые поплавок размером 25X12X8 см. На одной из больших поверхностей каждого поплавка имеется эллиптическая борозда шириной и глубиной 15 мм, в которую входит обруч, обеспечивающий жесткое крепление с поплавком.

Работа с МНТ ведется на циркуляции судна при скорости 2 м/сек. Такелажной скобой трал крепится к стальному тросу лебедки. Судно выполняет циркуляцию и МНТ выбрасывается за борт, вытравляя 50—100 м троса. Затем лебедка стопорится и засекается время. Через 10 мин трал выбирают на малых оборотах лебедки.

Благодаря поплавкам входное отверстие трала погружается в воду только наполовину (до глубины 25 см) и облавливает полосу шириной 1 м. Поскольку судно описывает кривую, ору-

дие лова не попадает в кильватерную струю и работает в зоне, где не сказывается (или почти не сказывается) перемешивающее влияние корпуса судна и его винта.

Наряду с крупными организмами в уловах МНТ встречаются различные мелкие формы, но многие из них в результате высокой скорости траления оказываются поврежденными. Так, большинство икринок рыб на ранних стадиях развития (до об-

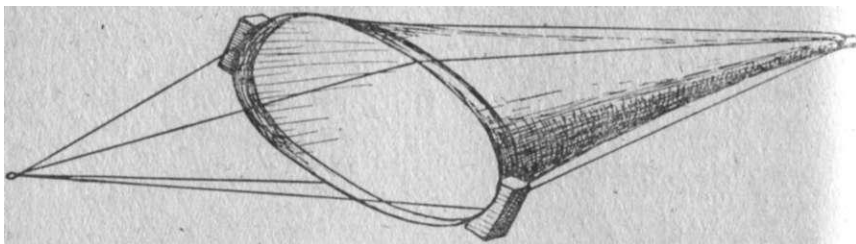


Рис. 23. Мальковый нейстонный трал (Зайцев, 1964а).

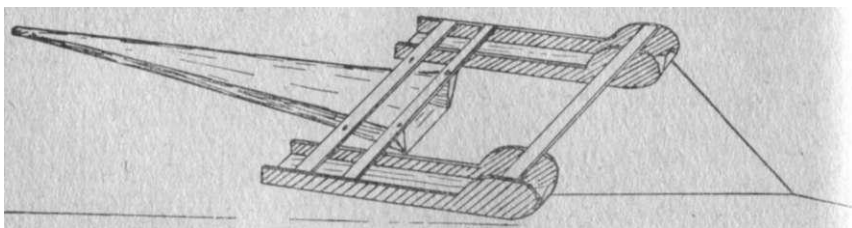


Рис. 24. Общий вид нейстонной сети конструкции П. М. Дэвида (David 1913а) в рабочем положении.

растания желтка) настолько деформированы, что затрудняется их определение до вида.

С помощью МНТ были проведены многочисленные сборы в различных морях и получены ценные данные. В частности, благодаря применению этого орудия лова стал возможным и впервые был осуществлен качественный и количественный учет ранних (гипонейстонных) мальков кефалей на акватории южных морей СССР (Зайцев, 1963а, 1964б; Бабаян и Зайцев, 1964).

Кроме указанных имеются также и другие скоростные орудия сбора нейстонных организмов. Сбор саргассов в Атлантическом океане А. Пар (Par, 1939) производил с помощью сети с прямоугольным входным отверстием размером 61X51 см и длиной 240 см из редкой дели на скорости 5 м/сек. В этом случае высокая скорость лова диктовалась не активностью объекта исследований, а экономией рабочего времени.

Для сбора крупных компонентов нейстона, поедаемых птицами, П. М. Дэвид (David, 1963) изготовил пирамидальную нейстонную сеть 30X15X370 см из сита № 23, установленную на деревянном каркасе наподобие лыж (рис. 24). Эта сеть протягивается со скоростью до 3 м/сек.

Еще одна модель скоростной нейстонной сети была применена Р. Бьери и Т. Ньюбери (Bieri и Newbury, 1966). Пирами-

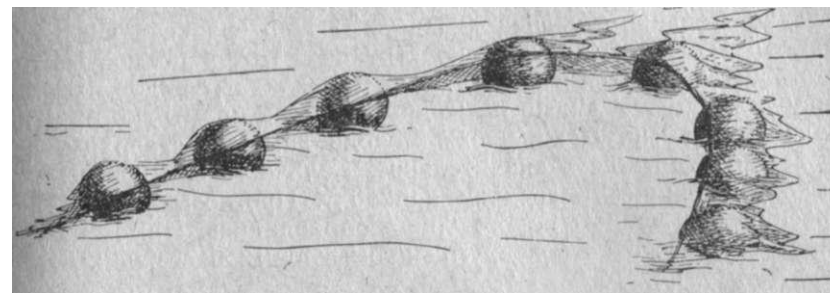


Рис. 25 23-метровый гипонейстонный мальковый трал конструкции Н. Н. Данилевского в рабочем положении (с фото Н. Н. Данилевского).

дальная сеть 63X20 см и длиной 10 см рассчитана на скорость около 1 м/сек, протягивается с борта малых плавсредств.

Как видно из состава уловов (подробнее об этом будет сказано ниже), сборы Р. Бьери и Т. Ньюбери в Тихом океане „(между островами Фиджи и Самоа), П. М. Дэвид в Индийском и сборы автора с помощью МНТ в Атлантическом океане и в морях, его бассейна обнаружили высокую степень сходства, что говорит, в частности, о сравнимости результатов названных выше орудий сбора нейстона и о единстве нейстона всего Мирового океана/.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ УЧЕТ МОЛОДИ РЫБ ДЛЯ РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЦЕЛЕЙ

Гипонейстонный образ жизни, обнаруженный у мальков многих видов промысловых рыб, и доказанная возможность сбора их с помощью МНТ послужили предпосылкой к изготовлению орудий лова для учета молодежи в рыбохозяйственных целях. Как известно, одним из основных способов прогнозирования численности популяций рыб и возможных уловов исходит из количественного учета молодежи. До последнего времени главным орудием учета мальков в Черном море был пелагический трал конструкции Н. И. Ревинной (1958).

В 1965 г. Н. Н. Данилевский (АзЧерНИРО) сконструировал новый трал, предназначенный для облова слоя гипонейстона.

Трал изготовлен из легких синтетических материалов, а его верхняя подбора оснащена восемью резиновыми буями в оплетке, обеспечивающими полупогруженное состояние сети. Ширина трала по подборам составляет 23 м. При скорости около 125 см/сек гипонейстонный трал Данилевского облавливает слой воды от 0 до 4 м (рис. 25).

Более 200 тралений, проведенных летом 1965 г. в Черном море, 15 из которых — параллельные, показали, что новый трал обладает гораздо большей уловистостью по сравнению с одно-размерным тралом прежней конструкции. Почти полностью отсутствовавшие ранее в уловах мальки различных видов кефали, барабули, шпрота и некоторых других видов промысловых рыб, стали массовыми. Даже уловы молоди хамсы и ставриды, добываемые и прежде в значительном количестве, в нейстонном трале увеличились в среднем на 250%. Прогнозы уловов, построенные на данных нового трала оправдались. Намечено его широкое применение и в других промысловых бассейнах.

МАССОВЫЙ СБОР СЕТНОГО НЕЙСТОНА ДЛЯ РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИХ, БИОХИМИЧЕСКИХ И ДРУГИХ ЦЕЛЕЙ

Организмы нейстона и особенно гипонейстона с первых же лет после его обнаружения приобрели известность как важные объекты изучения морской радиоэкологии (Поликарпов, 1964; РоПкагроу, 1966; РоНкагроу и др., 1967) и экологической биохимии морских организмов (Виноградова и Ковальский, 1962; Костылев, 1964—1968; Виноградова, 1967 а; Олейник и Костылев, 1967), в связи с чем возникла необходимость разработки методики их сбора в массовом количестве для анализов. Для этого особенно важно, чтобы в процессе сбора исследуемые объекты не получали травм и увечий, способных вызвать (например, вследствие потери части тканевой жидкости, крови, лимфы, конечностей и т. п.) искусственные изменения их радиоэкологических и химических характеристик.

В настоящее время для массового сбора гипонейстона применяется сачок, МНТ и нейстонный трал модели «НТ». Сачок наиболее эффективен в районах плотных концентраций гипонейстона в зонах гидрофронтов рек. МНТ, буксируемый на самом малом ходу тихоходных судов, используется для сбора относительно прочных компонентов гипонейстона, таких как ракообразные и мальки рыб. А. А. Строганов (личное сообщение), собирая гипонейстон для радиоэкологических целей, выпускал одновременно 2—3 МНТ с одного борта судна.

Для сбора нежных объектов (предличинки рыб и другие сильно оводненные организмы) используется нейстонный трал (рис. 26), работающий в дрейфе. Он состоит из следующих элементов: передней, рамы 300X25 см из двух бамбуковых шестов,

скрепленных по краям металлическими скобами, приемной части трала в форме усеченной пирамиды с основаниями 300X25 и 60X20 см и высотой 225 см и кутовой части ординарной пирамидальной сети 60X20 см длиной 275 см. Общая длина фильтрующей части составляет 500 см. Трал заканчивается цилиндрическим стаканом диаметром 8—10 см. Трал поддержи-

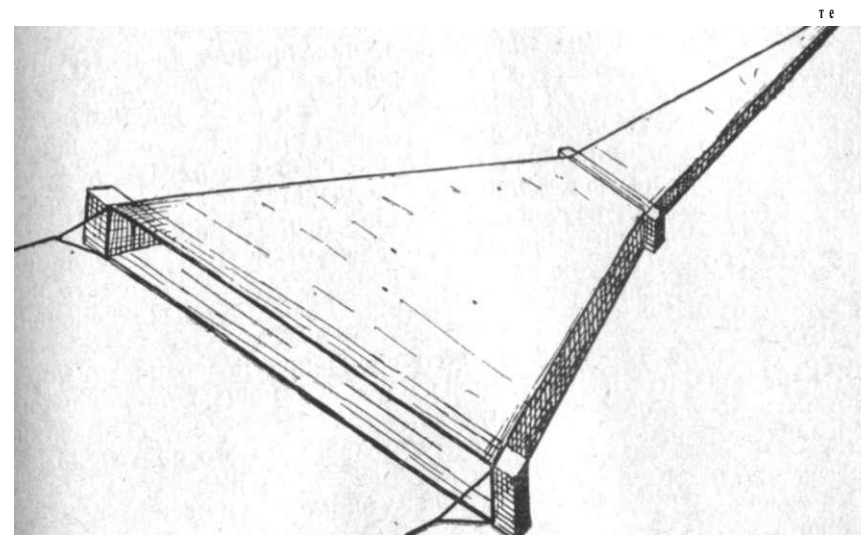


Рис. 26. Общий вид нейстонного трала (Зайцев, 1962а).

вается над поверхностью пятью пенопластовыми поплавками: двумя 25XЮX8 см (по сторонам передней рамы), двумя 15XЮX4 см (по сторонам рамы из биметаллической проволоки, между приемной и кутовой частями трала) и одним кольцевым поплавком, состоящим из двух полукруглых секторов, охватывающих стакан. НТ работает в дрейфе по тому же принципу, что и сети НС и ПНС.

Для сбора нейстона в районах с повышенной радиоактивностью Г. Шлихтин и Дж. Гудзон (Schlichting a. Hudson, 1967) изготовили опытную радиоуправляемую модель катера из бальзового дерева. Длина модели 95, ширина 25 см, общий вес 6,8 кг. Катер развивает скорость от 5 узлов (на холостом ходу) до 3 (во время работы). По радиокоманде с катера в воду опускается нейстонная сеть, облавливающая слой воды 0—2,5 см. Одновременно другое устройство отбирает пробы воздуха на высоте 50 см над поверхностью воды. Катер предназначен для работы во время штиля при скорости течения менее 1,5 м/сек и может использоваться даже в очень мелких водоемах глубиной 7—15 см.

Количественный учет эпинейстонных водомерок затруднен из-за высокой подвижности, несмотря на это с помощью МНТ при скорости 2 м/сек можно проводить их учет в светлое время суток и особенно ночью. Водомерки хорошо идут на свет, и их можно собирать ночью у борта судна, пользуясь электролампой.

Мелкие организмы эпинейстона, населяющие хлопья густой пены, собирают вместе с пеной сачками из капронового сита № 21—23. Для очистки пены ее собирают и продавливают через стенки сачка в сосуды, используя для этой цели удобные широкие стеклянные цилиндры. В сосудах пена отстаивается, а образовавшаяся на дне жидкость используется в зависимости от целей работы для изучения населения пены и для других опытов. Количественные характеристики относятся к единице объема (1 см³) отстоя пены, что позволяет унифицировать результаты, полученные от образцов различной степени вспененности.

Сбор органической пленки со спокойной поверхности моря В. Гэррет (Garrett, 1965) производил с помощью проволочной сетки, которая опускается на воду и собирает в свои ячейки органическое вещество вместе с мельчайшими его обитателями.

ВИЗУАЛЬНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ ЗА НЕЙСТОНОМ В МОРЕ

При всем развитии техники инструментального сбора биологического материала непосредственные визуальные наблюдения специалиста остаются незаменимым методом исследования. Они дают информацию, которую невозможно получить каким-либо другим способом.

Подводные наблюдения, успешно развивающиеся в последние годы, представляют собой новый этап в развитии исследований жизни вод (Мантейфель, 1962). В отношении мелких обитателей пелагиали можно говорить только о первых попытках визуальных наблюдений за ними в природе.

Через иллюминаторы исследовательской подводной лодки «Северянка» Н. С. Хромов (1962) видел многих крупных планктонов в их естественном состоянии и пришел к выводу, что данные визуальных наблюдений за планктоном' намного репрезентативнее сетных уловов. К такому же выводу пришли С. С. Дробышера и Б. С. Соловьев (1964), наблюдавшие гребневиков и медуз из гидростата в Баренцовом море. Планктон глубин Средиземного моря изучал из батискафа FNRS III Г. Трегубов (Tregouboff, 1962). Наблюдения за передвижением калянуса в слое 0—2 м у Плимута проводил Р. Бейнбридж (Bainbridge, 1952), а Х. Чеккалди (Ceccaldi, 1962), пользуясь маской и трубкой, собирал сифонофоры и сальпы в Средиземном море.

Нейстон благодаря своему положению в наиболее освещенном слое моря и сравнительно крупным размерам многих своих компонентов является удобным объектом для визуальных наблюдений, и в настоящее время это, по-видимому, визуально наиболее хорошо изученный комплекс организмов пелагиали. Результаты наблюдений дали возможность внести существенные поправки в сведения по биологии, распределению и поведению компонентов нейстона, а также в разработку конструкций орудий лова и способов их применения (Зайцев, 1964а).

Наблюдения за нейстоном проводят из над- и подводного положений (Зайцев, 1964 а; Виноградов, 1969), причем первые ведутся обычно с палубы судна. Когда судно находится в дрейфе, большое количество организмов нейстона скопляется у его подветренного борта. Это происходит потому, что дрейфующее судно ориентируется перпендикулярно направлению ветра и перемещается по поверхности моря. При этом корпус судна выполняет работу, аналогичную отвалу бульдозера. В результате у середины подветренного борта сосредотачивается большое количество организмов нейстона и всевозможного плавника. С палубы низкорботного судна (с высокобортных судов можно пользоваться биноклем) невооруженным глазом можно легко различать отдельные организмы нейстона, наблюдать за их поведением и собирать с помощью сачка.

Одним из первых на Черном море такого рода наблюдения проводил Б. С. Ильин (1933). Среди «мусора», скопившегося у подветренного борта колесного парохода «Сухум», Ильин наблюдал и ловил сачком изопод, крабиков, пелагических морских игл. колюшек, мальков кефалей, которых затем описал под названием «галистатический биоценоз Черного моря». Дальше будет показано, что это лишь часть видимых невооруженным глазом организмов гипонейстона Черного моря, но этот пример тонкого наблюдателя и разностороннего биолога, каким был Б. С. Ильин, убедительно доказывает, как много ценных сведений можно получить в результате надводных наблюдений.

Еще более эффективны подводные наблюдения. Водолазное вооружение наблюдателя состоит из маски, дыхательной трубки и ластов, а научное, в наиболее упрощенном варианте, включает блокнот из белых целлулоидных пластинок, простой карандаш, привязанный ниткой к блокноту, и маленький сачок (диаметр 5—6 см, глубина мешка 20 см, длина ручки 30 см). Для рассмотрения объектов, сидящих на плавнике, используется подводная лупа системы Ф. Дюма (Dumas, 1961). В этой лупе воздушная прослойка, заключенная между двумя выпукло-вогнутыми линзами, образует двояковогнутую линзу (рис. 27), которая в водной среде преломляет лучи света также, как двояковыпуклая — в воздушной. В своей практике автор одинаково успешно использовал упрощенную лупу, действующую

шую по тому же принципу. В данном случае линзы заменяли двумя часовыми стеклами, смонтированными в цилиндрической герметической оправе выпуклостями внутрь.

Большое внимание разработке методики подводных наблюдений за гипонейстоном уделяет А. К. Виноградов (1969). Им сконструированы специальный гипонейстонный плотик, облегчающий работу наблюдателя и фиксирующий его положение в воде, особые параваны, создающие фон, на котором более отчетливо видны наблюдаемые организмы, и другие приспособления.

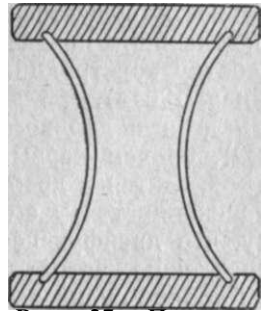


Рис. 27. Подводная лупа системы Дюма из двух часовых стекол.

Методика визуальных наблюдений, как и другие разделы методики нейстонологических исследований, совершенствуется по мере углубления знаний об изучаемых объектах. Результаты проведенных наблюдений описаны в последующих главах

книги,

ЛАБОРАТОРНАЯ ОБРАБОТКА СБОРОВ НЕЙСТОНА И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Камеральная обработка сборов нейстонона проводится так же, как и обычная обработка сборов планктона из толщи воды, но с некоторыми добавлениями. Это касается главным образом дифференцирования организмов по их физиологическому состоянию.

Обилие мертвых животных и растений, парящих в толще воды и особенно многочисленных в приповерхностном биотопе, указало на необходимость дифференцированного учета живых и мертвых организмов в каждой пробе.

Дифференциация животных объектов производится по методу М. А. Кастальской-Карзинкиной (1935) с некоторыми изменениями. Организмы окрашивают 5%-ным водным раствором эритрозина, и по состоянию мышечных волокон относят к той или иной категории. Наиболее трудна диагностика трупов недавно погибших гидробионтов. С помощью большой серии опытов, проведенных как в лаборатории, так и непосредственно в море, были найдены надежные критерии распознавания ранних трупов в фиксированных пробах (Зелезинская, 1960а).

Растительные объекты подвергают люминесцентному анализу по методу С. В. Горюновой (1952) с помощью микроскопа МЛ-2, после чего дифференцируют на живые, отмирающие и мертвые клетки, а также на пустые створки (Нестерова, 1969б).

Дифференцированный анализ сборов гипонейстонона позволил обнаружить явление «антитождя» трупов, подсказал целесообразность построения некрогеографических карт (Зайцев, 1967а) и дал возможность получить качественно новые сведения о численности населения приповерхностного микрогоризонта и его распределении.

С целью выяснения отношения организмов гипонейстонона к солнечному свету и лучам различной длины волны были про-

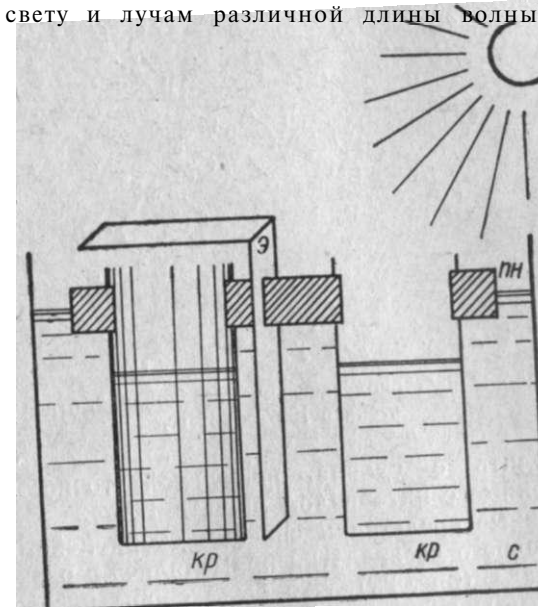


Рис. 28. Устройство для изучения зависимости гипонейстонной икры рыб от солнечного света:

кр — стеклянный сосуд, окрашенный снаружи черной непрозрачной краской (опыт), кр' — сосуд из прозрачного стекла (контроль), э — экран из черной фотобумаги, лн — пенопластовый поплавок, с — общий сосуд с проточной водой (Зайцев, 1959б).

ведены специальные лабораторные опыты (Зайцев, 1959б, 1964а). Основное условие при изучении реакции организмов на солнечный свет заключалось в том, чтобы избежать нагревания воды в сосуде, расположенном на солнце, по сравнению с контрольным, находящимся в тени. Это достигалось размещением всей установки в сосуде с проточной водой (рис. 28) или на спокойной поверхности естественного водоема.

Поскольку нет и не может быть единого прибора, который в равной степени удовлетворял бы нейстонолога во всех отношениях, выбор тех или иных орудий и способов сбора материала

ла зависит от конкретной цели данной работы. То же самое* относится и к периодичности ведения самих сборов, и их распределению в пространстве. Например, сезонные изменения состава и численности гипонейстона Черного моря отчетливо прослеживаются на пробах, полученных с интервалом в два-три месяца, а суточную динамику организмов бентогипонейстопа



Рис 29. Районы нейстонологическ
стона в 1957-1967 гг. О.В.А.Н.Ш., Отдела гипоней-

можно вычислить с удовлетворительной точностью, изучив сборы, полученные с интервалом лишь в 1 час.

Перечисленные средства и способы сбора нейстона на протяжении последнего десятилетия применялись в разных районах Мирового океана (рис. 29). Это были сборы разовые или систематические, полученные с помощью одного орудия лова или нескольких. Результаты их изучения дают первое представление о нейстоне различных широт и разных по своей гидрологии морских водоемов. Наиболее полные сведения относятся к южным морям СССР, особенно к Черному и Азовскому. Описание нейстона, которому посвящены следующие главы, построено преимущественно на материалах отдела гипонейстона с использованием опубликованных данных других авторов, проводивших свои работы в контакте с нами или самостоятельно.

РАЗДЕЛ ТРЕТИЙ

ОРСКОЙ НЕЙСТОН: ОПРЕДЕЛЕНИЕ, СТРУКТУРА, СОСТАВ, КОЛИЧЕСТВО, РИТМЫ И ЭКОЛОГИЯ

ГЛАВА IX. ЗАРОЖДЕНИЕ И РАЗВИТИЕ НЕЙСТОНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В МОРСКИХ ВОДОЕМАХ

Во «Введении» уже отмечалось, что изучение морского нейстона было начато недавно и что специалисты пришли к этому несколькими путями. Первый из них, оказавшийся впоследствии наиболее плодотворным, исходил из изучения условий существования пелагических икринок рыб с высокой плавучестью. В этом можно заметить некоторое сходство с обстоятельствами зарождения планктонологии. Как известно, в семидесятых годах прошлого столетия В. Гензен (Hensen, 1887) начал свои исследования с определения количества икры камбаловых и тресковых рыб в Кильской бухте. Затем в процессе изучения кормовой базы выключившихся личинок были обнаружены находящиеся во взвешенном состоянии в воде мелкие растения и животные, отчасти уже известные науке, которые Гензен назвал «планктоном».

В изучении нейстона отправным пунктом была икра кефалей. Задача заключалась в выяснении мест и условий ее развития. Трудность состояла в том, что биология размножения кефалей, широко распространенных в морях тропического и умеренного поясов, была загадкой. Каждая новая генерация этих рыб отмечалась специалистами с момента появления множества мальков в зоне заплеска. Но вопрос, где они выключались из икры и какие условия определяют ту или иную численность поколения, оставался неясным. Высказывания в литературе о том, что кефали размножаются в лагунах, в прибрежной или открытой зонах моря носили предположительный характер и зачастую противоречили друг другу. Автор, которого тайна размножения кефалей особенно интересовала, как Иктиопланктонолог, склонялся к мысли, что основная масса икринок остроноса (*Mugil saliens*) в Черном море находится на определенной глубине в толще воды. В качестве аргумента выдвигалось то обстоятельство, что они лишь единично встречаются в поверхностных уловах стандартных икорных сетей (Зайцев, 1955). Однако и это было только предположением, и

для его проверки был применен гидростатический метод **Поиска** икры, который сводится к следующему.

Экспериментальным путем установлено, что пелагическая икра отдельных видов черноморских рыб отличается различными удельным весом (Зайцев, 1954). Наименьший удельный вес (1,007—1,0092) оказался у икринок хамсы, наибольший (1,0128—1,0148) — у икринок морского дракона. Икра других видов занимала по этому признаку промежуточное положение. В соответствии со своим удельным весом икринок различных видов распределяются в морской воде по горизонтам. Поэтому икра хамсы встречается обычно у самой ее поверхности, а икра других видов в толще, вплоть до значительных глубин.

Глубину, на которой парит большинство икринок кефалей, предстояло узнать, определив их удельный вес. Оказалось, икра кефалей — лобана (*M. cephalus*) и остроноса имеет удельный вес 1,007—1,008 (Зайцев, 1959д), т. е. она легче наиболее плавающей икры хамсы, и в природе ее основная масса должна находиться не в толще воды, как предполагали ранее, а у самой пленки поверхностного натяжения, поскольку плотность черноморской воды на поверхности, за исключением наиболее опресненных районов, не опускается ниже 1,010. Чтобы проверить этот вывод, полученный расчетным путем, было сделано отступление от «Инструкции» по сбору икринок и личинок рыб (Расе и Казанова, 1958), предусматривавшей получение поверхностных проб путем протягивания икорной сети под поверхностью воды.

С двух противоположных концов обруча стандартной ихтиопланктонной сети ИКС-80 были прикреплены два поплавка, которые придавали входному отверстию полупогруженное положение (Зайцев, 1959 г.). Первый же улов полупогруженной икорной сетью, полученный 22 августа 1957 г. в северо-западной части Черного моря, подтвердил предположение о высокой концентрации икры в пленке поверхностного натяжения, не учитываемой обычным способом сбора. Так, в пробе, взятой сетью, оснащенной поплавками, оказалось 79 икринок кефалей, а в улове той же, но полностью погруженной сети, обруч которой проходил непосредственно под поверхностью воды, — только 3 икринки. Эта установленная концентрация икринок была названа «ихтионейстоном» (Зайцев, 1958а, 1959д) по аналогии с «ихтиопланктоном» — икрой и личинками рыб из толщи воды.

То обстоятельство, что основной задачей работы было изучение условий существования ранних стадий развития рыб, с самого начала натолкнуло на проведение широкого комплекса исследований, а это, в свою очередь, положительно сказалось на раскрытии особенностей жизни изучавшегося биотопа.

После удачи, сопутствовавшей первым сборам в приповерхностном микрогоризонте моря, появилась необходимость изго-

т⁰ пять орудия лова для изучения различных групп организмов - ругих целей. Было сконструировано несколько моделей сетей "яаиЦ^{св}" (1960 г., 1962 а), и полученные с их помощью пробы показали, что в слое 0—5 см развивается неизвестный прежде богатый комплекс организмов, образующих морской нейстон (Зайцев, 1960 в). Последующая детализация уточнила, что в черном море, если речь идет о многоклеточных, мы имеем дело главной составной частью нейстона — гипонейстоном (Зайцев, 1961а, в). Работы с помощью тех же сетей в других морских бассейнах показали, что нейстон в том принципиальном виде, в каком он был открыт в Черном море (в тропической области, включая и эпинеистонных водомеров), развивается повсюду. Это дало основание считать нейстон обширнейшим по площади сообществом (или комплексом сообществ) Мирового океана (Зайцев, 1963 в, 1964 а).

Исследования ряда зарубежных биологов подтвердили этот вывод.

Для изучения фораминифер из приповерхностного слоя воды Р. П. Виллис (Willis, 1963), используя идею Р. Хэдди (Hedley), применил малую модель пирамидальной сети с поплавками (см. гл. VIII). С борта исследовательского судна «Viti» Новозеландского океанографического института в районе островов Чатем Р. П. Виллис выловил этой сетью такой же «Буронейстон of Zaitsev», как и тот, который был описан для Черного моря.

Г. Трегубое (Tregouboff, 1963) обнаружил в слое гипонейстона Средиземного моря высокую концентрацию ветвистоусых ракообразных.

Начало нейстологических исследований (National Institute of Oceanography, England) было положено П. М. Дэвид весной 1962 г., когда по программе Международной Индоокеанской экспедиции с борта НИС «Discovery» он приступил к изучению приповерхностных организмов, могущих служить в качестве пищи птицам (David, 1963, 1965а, 1965б). С помощью скоростной пирамидальной сети оригинальной конструкции (см. гл. VIII), а также трехъярусной сети, построенной по образцу ПНС, облавливающей микрогоризонты 0—4, 4—8 и 8—12 дюймов, П. М. Дэвид установил, что в открытых водах тропической области Индийского океана даже в светлое время суток обнаруживается высокая концентрация и большое видовое разнообразие организмов гипонейстона и эпинеистона. Выполненные им высокого качества цветные микрофотографии (David, 1956б) дают ценный материал для изучения характера пигментации и приспособлений компонентов морского нейстона к условиям своего биотопа.

Большое разнообразие нейстонных организмов обнаружили в западной части тропической области Тихого океана Р. Бьери

и Т. Ньюбери (1966), начавшие в 1965 г. сборы нейстона с UQ⁶ мощностью скоростной пирамидальной сети (см. гл. VIII) с бортом НИС «Te Vega» Стэнфордского университета (США).

На XIX Конгрессе Международного Совета по изучению Средиземного моря (С. I. E. S. M. M.) президент комитету Планктона Г. Трегубое (1965), отметив успехи и значение исследований гипонейстона в Одесском отделении Института биологии южных морей АН УССР, призвал начать подобные работы в средиземноморских научных центрах. Этот призыв был подхвачен и на XX Конгрессе Совета, состоявшемся в 1966 г. в Бухаресте, где М. Спекки (Speschi, 1966) сделал сообщение на тему «Предварительные наблюдения за гипонейстоном Триестского залива». С помощью пятирусной сети модели ПНС-5 он провел четыре лова в разное время суток. Анализ показал, что в Триестском заливе, несмотря на условия мало благоприятные для развития гипонейстона (опресненность, близость берега и др.), в приповерхностном слое исключительно многочисленны личинки зоёа и метазоёа десятиногих раков.

В настоящее время различные вопросы морской нейстонологии разрабатываются в научных учреждениях Франции (Station Zoologique Villefranche-sur-Mer, Station Marine d'Endoume), Монако (Musée Océanographique) в Триесте (Istituto di Zoologia e Anatomia comparata, Università di Trieste), Алжире (Institut Océanographique), Англии (National Institute of Oceanography), Канаде (Marine Sciences Centre, McGill University, Montreal), Новой Зеландии (New Zealand Océanographie Institute, Wellington) и в других местах.

В настоящее время наиболее полный комплекс морских нейстонологических исследований проводится в отделе гипонейстона Одесского отделения Института биологии южных морей Академии наук УССР. Здесь исследуются как экологические условия приповерхностного биотопа моря, так и все основные группы его обитателей. Кроме того, важную часть исследований отдел гипонейстона проводит совместно с другими научными коллективами. Особенно ценные результаты и перспективы для будущего дает творческое содружество с радиоэкологической школой Г. Г. Поликарпова. Это объясняется не только тем, что гипонейстон относится к числу наиболее уязвимых комплексов гидробионтов в отношении радиоэкологического фактора и его будущее непосредственно зависит от этого фактора, но и тем, что разработанные Г. Г. Поликарповым и сотрудниками методы радиационной и химической экологии являются исключительно эффективным способом всестороннего и глубокого изучения биологических структур моря. Важные сведения, иллюстрирующие биохимический состав и биохимическую адаптацию организмов гипонейстона, дают исследования З. А. Виноградовой и сотрудников по экологической биохимии морских организмов

Результаты, полученные в процессе изучения морского нейстона, а также большой интерес широкого круга специалистов к изучению жизни на рубеже моря и атмосферы, позволяют надеяться, что в недалеком будущем нейстонологические исследования займут одно из ведущих мест в программе океанографических исследований.

ГЛАВА X. НЕЙСТОН И ПЛЕЙСТОН – ПРИПОВЕРХНОСТНЫЕ КОМПЛЕКСЫ ОРГАНИЗМОВ В ПРЭСНОВОДНЫХ И МОРСКИХ ВОДОЕМАХ

Четкость определения понятий «плейстон» и «нейстон», которая отличала первые работы в этих областях (Schröter и Kirchner, 1896; Naumann, 1917; Naumann-Lund, 1931), по мере накопления фактического материала постепенно утрачивалась. Представители обеих групп организмов попадали обычно в одну и ту же сеть и пробу, а специальных теоретических исследований для выявления сходств и различий плейстона и нейстона не проводилось. В результате в современной литературе (включая словари, справочники и учебные пособия) создалась путаница, дезориентирующая читателя, пытающегося разобраться в формах жизни на рубеже водоема и атмосферы. Рассмотрим, как определяется плейстон и нейстон в различных справочных и учебных изданиях отечественных и зарубежных авторов (табл. 11).

Как видно из таблицы, сравнение определений плейстона и нейстона, даваемых различными авторами, вскрывает множество противоречий, неточностей и неопределенностей. В ряде случаев эти термины даже не упоминаются. Только в учебниках С. А. Зернова и особенно А. С. Константинова даны в общем правильные определения обоих понятий, но и они нуждаются в дополнении и уточнении на основании результатов новейших исследований.

Следствием терминологической путаницы и отсутствия научно обоснованного критерия различий между нейстоном и плейстоном были некоторые случаи некритического отношения к содержанию этих понятий. Так, Э. Гентшель (Hentschel, 1933)

Предлагал относить к морскому плейстону все организмы, «каким-либо образом связанные с поверхностью воды», включая взрослых рыб, черепах, птиц и даже китов. Это предложение не получило поддержки в литературе.

Расширение содержания понятий «плейстон» и «нейстон»; (с чем в значительной степени связана создавшаяся терминологическая путаница) происходило по мере развития пресноводной и морской гидробиологии, в частности расширения и углубления сведений о строении и образе жизни водных организмов и связанных с поверхностью водоемов аэробиионтов.

Т а б л и ц а Ц

Определение различными авторами понятий «плейстон» и «нейстон»

Автор, год, источник	Определение плейстона	Определение нейстона
1	2	3
С. А. Зернов, 1949. Общая гидробиология	Планктические организмы, часть тела которых выставляется из воды, носят еще название плейстонных организмов (с. 41)	Нейстон состоит из организмов, непосредственно населяющих поверхность пленку воды (с. 54)
I. F. Henderson а. W. D. Henderson, 1953. Dictionary of scientific terms	Свободно парящие растения	Организмы, парящие или плавающие у поверхности воды или населяющие поверхностную пленку
Н. А. Березина, 1963. Гидробиология	Не упоминается	Совокупность организмов, обитающих на поверхностной пленке воды: жгутиковые, бактерии, насекомые и их личинки, водомерки, жуки-вертячки, личинки некоторых комаров, некоторые ветвистосусые ракообразные (с. 31)
В. Б. Богорад, А. С. Нехлюдова, 1963. Краткий словарь биологических терминов	1. Совокупность плавающих по поверхности водоема растений 2. Животные, приспособившиеся к жизни в поверхностной пленке воды	Не упоминается
Д. П. Викторов, 1954. Краткий словарь ботанических терминов	Совокупность растений, плавающих на поверхности воды и не прикрепленных ко дну водоема: в морях представлен огромными скоплениями оторвавшихся водорослей (главным образом саргассум); в пресных водоемах для плейстона обычны, например, ряска малая, салвиния и др.	Совокупность организмов, плавающих на поверхности воды или обитающих в поверхностных пленках
R. Husson, 1964. Glossaire de biologie animale	Не упоминается	Совокупность организмов поверхностной пленки вод. Нейстон составляет один из четырех элементов сестона (нейстон, планктон, нектон и триптон)

Продолжение таблицы 11

1	2	3
R. W. Pennak, 1964. Collegiate Dictionary of Zoology	1. Совокупность макроорганизмов, плавающих на поверхности моря, например сифонофоры, усоногие, равноногие, брюхоногие и др. 2. Скопление водорослей на или вблизи поверхности пресных вод	Совокупность микроорганизмов, связанных с поверхностной пленкой вод, например некоторые простейшие, насекомые, планарии, остракочиды и др.
М. П. Береговой та ин., 1965. Словник-довідник з ботаніки	Не упоминается	Биоценоз поверхностной пленки воды, представленный растительными и животными организмами, использующими пленку поверхностного натяжения для прикрепления или передвижения
R. S. Wimpenny, 1966. The Plankton of the Sea, Glossary	Не упоминается	Организмы, живущие в толще или на поверхностной пленке воды
А. С. Константинов, 1967. Общая гидробиология	Планктонные организмы, часть тела которых находится в воде, а часть над ее поверхностью (с. 10)	Растения и животные, жизнь которых связана с поверхностной пленкой воды (с. 10)

Так, если вначале к плейстону относили только плавающие полуводные растения вроде ряски и пузырчатки, то впоследствии к нему стали причислять и плавающие листья прикрепленных растений, как кувшинка, *Victoria regia* и даже морских сифонофор - физалию и парусника, часть тела которых значительно возвышается над поверхностью воды (Hentschel, 1933; Зернов, 1934). Несмотря на отдаленность систематического положения у перечисленных представителей пресноводных растений и морских кишечнорастных имеются общие черты строения и экологии, объединяющие их в единую группу плейстонных организмов.

Воздухоносные полости в листьях плейстонных растений настолько развиты, что создаваемый ими запас положительной плавучести выталкивает листовые пластинки наполовину из воды. Еще большее развитие получают воздухоносные камеры в пластинке *Veleva*, а пневматофор *Physalia* представляет собой тонкостенный пузырь, наполненный газом.

Выступающая из воды часть тела плейстонных организмов способна переносить длительное время сухость воздуха и пря-

мые лучи солнца, не подвергаясь опасности. Это свойство, как и полупогруженное состояние и способность перемещаться под влиянием ветра, отличает плейстонные формы от всех других гидробионтов и аэробиионтов — растений и животных. Например, если часть таллома водоросли саргассум, плавающей под поверхностью воды, приподнять над водой, она высохнет и погибнет в течение нескольких минут. То же происходит с животными организмами. Только некоторые крабы и моллюски прибойной зоны могут оставаться продолжительное время вне воды благодаря запасам влаги под панцирем или раковинной, но они не способны плавать в полупогруженном виде. Что касается плейстонных сифонофор (физалия и парусник), то эти виды легко переносят лучи тропического солнца при полном безветрии, без смачивания пневматофора водой. Даже выброшенные на берег и погибшие, они сохраняют прежнюю форму пневматофора, который при надавливании с шумом лопаются. Это свидетельствует об особом гистологическом строении воздушной части колонии плейстонных сифонофор, что не характерно для тканей не выступающих из воды гидробионтов. У плейстонных растений защитную функцию выполняет восковой налет, покрывающий эпидермис листовых пластинок.

В последнее время благодаря работам А. И. Савилова (1956а, б, 1958, 1961 и др.) для тепловодной области Тихого океана описано ряд сообществ плейстона, которые распределяются под влиянием ветров в зависимости от строения паруса. Общей чертой географического распределения сифонофор является их приуроченность к тропической области океана. По материалам А. И. Савилова (1961), плейстонные организмы встречаются на поверхности при температуре воды более 15—17°. По-видимому, основным лимитирующим фактором в данном случае выступает температура воздуха, от которой другие обитатели вод непосредственно не зависят. Плейстонные же формы соприкасаются с воздухом большей частью пневматофора и, вероятно, именно низкая температура воздуха ограничивает широтное распространение этих видов. Поэтому в местах, где в течение года наблюдается отрицательная температура воздуха, плейстонные сифонофоры не обитают и только случайно могут заноситься ветрами или течениями из более теплых районов.

А. И. Савилов, описывая сообщества плейстона, относит к числу второстепенных их членов ряд организмов, не обладающих отличительными признаками плейстона (полуводное положение, парусность, устойчивость к сухости воздушной среды), но временно использующих плейстонные сифонофоры в качестве твердого субстрата или пищи. Это *Janthina*, *Glaucus*, *idothea metallica*, *Planes*, *Halobates* и др. В сводке «Пелагическая жизнь» Ж. М. Перес и Л. Девез (Pérez et Devéze, 1963) спра-

едливо отмечают, что понятие «плейстон» более ограничено, чем отмечено у А. И. Савилова, который в понятие «плейстон» объединил всех животных, обитающих на поверхности моря (СГР, 142). Все же, по-видимому, в данном случае для этого Сметаются 00 определенные основания, тем более что известно немало примеров, когда одни и те же организмы входят в состав двух или нескольких сообществ. Однако нужно иметь в виду, что в отсутствие плейстонных сифонофор или в промежутках водной поверхности между ними перечисленные организмы ведут типично гипонейстонный или эпинейстонный образ жизни, обусловленный их адекватными признаками и свойствами. Так, изучая нейстон Мексиканского залива и района Багамских островов, автор на протяжении 1200 миль следования экспедиционного судна (июнь, 1965 г.) встретил только три физалии и не обнаружил ни одного парусника. Несмотря на это, на всех станциях был обнаружен богатый гипонейстон, включающий *Janthina*, *Glaucus*, *Planes minutus* и эпинейстонных водомерок — *Halobates*.

Содержание понятия «нейстон», как было показано во «Введении», претерпело не менее существенные изменения — от совокупности одноклеточных гидробионтов, прикрепленных или опирающихся на пленку поверхностного натяжения, до целого комплекса гидробионтов и аэробиионтов, населяющих водную и воздушную области пленки поверхностного натяжения водоемов. Обнаружение нейстона в море показало, что эта биологическая структура (подобно плейстону) характерна не только для пресных, но и для всех континентальных и морских водоемов.

О том, что в море в области пленки поверхностного натяжения обнаружен комплекс именно нейстонных организмов, свидетельствуют многочисленные случаи аналогии с пресноводным нейстоном.

Клопам-водомеркам пресноводного эпинейстона — *Hydrometra* (Hydrometridae), *Gerris*, *Heterobates* (Gerridae) в морях и океанах соответствуют океанические клопы-водомерки — *Halobates* (Gerridae). В силу специфики жизни в море океанические водомерки еще более привязаны к поверхностной пленке воды, чем их пресноводные родичи: они не имеют крыльев, что лишает их возможности искать убежища или пищи на берегу.

По нижней стороне поверхностной пленки, подобно пресноводным *Limnaea* и *Physa*, ползают моллюски *Hydrobia ulva* и *Glaucus*. Подобно пресноводным гидрам (например, *Hydra littoralis*), которые поднимаются к пленке поверхностного натяжения и прикрепляются к ней благодаря выделению через эборальную пору пузырьков газа, остающихся у педального Диска (Lomnicki, Slobodkin, 1966), в море поступают актинии сем Minyadidae (David, 1956 б). Они также выделяют пузырь-

ки, которые скапливаются в центре ноги. Как и пресноводные ракообразные *Scapholeberis*, к нижней стороне пленки поверхностного натяжения своими длинными шипами прикрепляются личинки зоеа морских раков. Подобно личинкам комаров воздухом дышат морские гипонейстонные хондрофоры *Porpila* а икринки кефалей благодаря несмачиваемости оболочки удерживаются силами поверхностного натяжения, что характерно для большинства форм пресноводного нейстона.

Можно провести немало аналогий, свидетельствующих об Общегидробиологическом, а не лимнологическом характере нейстона, однако трудно, да и нет необходимости искать полное тождество лимнонейстона и галонейстона. Их объединяют основные характеристики, такие как местонахождение в водоеме, структура, приспособленность компонентов к биотопу, а в деталях существуют специфические отличия, вызванные разницей между морем, с одной стороны, и небольшим прудом или лужей — с другой.

Таким образом, исходя из первых определений рассматриваемых понятий и последующей эволюции их содержания с учетом результатов специальных новейших исследований, приповерхностные комплексы пресноводных и морских организмов — плейстон и нейстон — характеризуются следующим образом.

Плейстон — растительные и животные организмы средних и крупных размеров, гидробионты, тело которых находится одновременно в водной и воздушной среде. Свободноплавающие представители плейстона перемещаются под влиянием ветра и в морях распространены в тропической и отчасти умеренной зонах. Морской плейстон представлен сифонофорами родов *Physalia* и *Veleva* *.

Нейстон — растительные и животные организмы мелких и средних размеров, гидробионты и аэробии, населяющие водную (гипонейстон) или воздушную (эпинеистон) стороны пленки поверхностного натяжения водоемов. Распространение — глобальное. Морской нейстон представлен организмами различных таксономических уровней — от растений и бактерий до личинок и мальков рыб.

ГЛАВА XI. СТРУКТУРА НЕЙСТОНА

Все многообразие организмов, приспособленных к жизни в области пленки поверхностного натяжения морских водоемов,

Временно использующих руководящие 40ПМЫ гнпфимор
нофор) в качестве" твердое

Рас-
беНТоса
(плеистонн) .x сифо-

образует ряд естественных групп, или структурных элементов, составляющих вместе единый комплекс нейстона. Эти структурные элементы различаются между собой по двум основным критериям: а) положению относительно поверхности раздела море — атмосфера и б) продолжительности нейстонной фазы в жизненном цикле вида.

По первому критерию — топографическому — все организмы нейстона, или нейстонты (по аналогии с планктонтами — компонентами планктона) (Зернов, 1949; Низзоп, 1964), делят на две части. Одну часть составляют обитатели нижней, или водной стороны пленки поверхностного натяжения — гипонейстон, другую — обитатели ее верхней, или воздушной стороны — эпинеистон. Такое разделение организмов на гипонейстонные и эпинеистонные вполне четкое и только на уровне микроорганизмов технически более сложно. В этом случае обычно оперируют понятием нейстон. Некоторые представители гино- и эпинеистона могут на короткий срок меняться местами. Например, эпинеистонные водомерки во время ныряния оказываются в воде, а гипонейстонные понтеллиды во время прыжков — в воздухе. Однако это не осложняет деления нейстона на верхний и нижний ярусы, подобно тому, как не стирает границ между птицами и рыбами существование ныряющих птиц и летучих рыб.

• Г Деление организмов нейстона по второму критерию проводится также достаточно отчетливо, но трудность заключается в том, что число видов с полностью расшифрованным жизненным циклом еще невелико. Поэтому классификация нейстона на постоянно и временно нейстонные организмы будет пополняться и совершенствоваться по мере изучения их биологии и экологии.

Среди компонентов гипонейстона и эпинеистона, как и в планктоне толщи воды, различают организмы, проводящие в Власти пленки поверхностного натяжения всю жизнь или только определенный период жизненного цикла. Для обозначения Вгих двух групп были заимствованы приставки, принятые для Вой же цели в планктонологии, а именно: «эв» — для первой группы (организмы, всю жизнь проводящие в нейстоне) и «меро» — для второй.

Эпинеистон представлен организмами одной и второй групп да состоит, следовательно, из двух элементов — эвэпинеистона и Мeroэпинеистона. Примером эвэпинеистонных организмов могут служить водомерки (*Halobale5 тсагая*), у которых яйца прикреплены к нижней поверхности брюшка (Спораго, 1959; Савилов, 1967). Обычно водомерки откладывают свои яйца на плавник, но их положение на твердом субстрате окончательно еще не выяснено. Так, А. И. Савилов утверждает, что яйца *H. зегьсея* и *H. mlean8*, прикрепленные к плавающим перьям птиц, Кусочкам пемзы, древесины, остаткам и скелетным пластинкам

пневматофоров мертвых порпит и велелл, остаются постоянно погруженными в воду. Следовательно, в этом случае названные виды нужно считать эвнейстонными, но мероэпинеястонными ибо в нейстоне они проводят всю жизнь (яйца в гипонейстоне, а личинки и имаго в эпинеястоне), а в эпинеястоне — только часть (хотя и более продолжительную) жизненного цикла, за исключением эмбрионального периода. Однако П. М. Дэвид (David, 1956 b) дает фотографию яиц *Halobates*, которые вполне могут оказаться на верхней стороне плавающих листьев черепашьей травы (*Thalassia testudinum*). По-видимому, пребывание яиц водомерок над пленкой поверхностного натяжения следует считать нормальным, о чем говорит факт их прикрепления к брюшку самок. Но это уже эвэпинеястонный образ жизни.

В то же время существуют виды *Halobates* с твердо установленным мероэпинеястонным жизненным циклом. Так, по данным Дж. Л. Геррин (Herring, 1961), яйца прибрежного вида *H. hawaiiensis* развиваются, будучи прикрепленными к камням в зоне заплеска. Через 12 дней личинки выходят из оболочки и входят в состав эпинеястона океана.

Очень слабая изученность образа жизни океанических водомерок, в частности биологии их размножения, затрудняет экологическую классификацию эпинеястона, но такие виды, как *H. micans* и *H. hawaiiensis*, свидетельствуют о существовании постоянных и временных его компонентов. При изучении мероэпинеястона выяснилось, что эпинеястонная фаза присуща личинкам и взрослым особям, в то время как зародыш развивается в другом биотопе.

Известны и другие варианты. Например, хорошо изученные виды комаров *Anopheles* и *Culex* откладывают яйца на воду. Благодаря специальным поплавам, образованным экзохорионом, и несмачиваемости оболочек яйца удерживаются в определенном положении над пленкой поверхностного натяжения в углублении, образованном собственной тяжестью. Оказавшись вне воды или под водой, яйца не развиваются и гибнут (Беклемишев, 1949). Таким образом, они являются типичным примером эпинеястона. Вышедшие из яиц личинки и куколки комаров ведут, как известно, гипонейстонный образ жизни, а взрослые особи — настоящие аэриобионты. Не исключено, что подобные или близкие примеры существуют и в морских водоемах, особенно в прибрежных водах, где встречаются двукрылые и другие насекомые.

Значительно лучше вскрыта структура гипонейстона, хотя и в этом случае сказывается еще недостаточная изученность образа жизни населения приповерхностного биотопа пелагиали.

Эвгипонейстон, или организмы, всю жизнь пребывающие в гипонейстоне (Зайцев, 1962б, 1964а), состоит из многих видов беспозвоночных и рыб. К числу характерных его представите-

лей относятся моллюски *Janthina* и *Glaucus*, большинство видов веслоногих рачков сем. Pontellidae, равноногие раки (*Idothea stephenseni*), десятиногие (*Planes* и *Portunus portunus* — саргассовый крабик), рыбы (*Syngnathus schmidti*), некоторые Antennariidae (*Antennarius*, *Histrio*) и др. К этой же группе относятся плавающие саргассовые водоросли (*Sargassum natans* и *S. fluitans*). Уточнение экологического положения саргассов, составляющих основную растительную массу Саргассова моря, было проведено автором на материале, собранном в районе Флоридского пролива.

В литературе эти водоросли чаще всего называются «плавающими», «плавучими» или «пелагическими» (Pérès, 1961; Зенкевич, 1963), без уточнения их вертикального положения. Иногда положение саргассов уточняется, но единогласия в этом вопросе нет. Одни авторы утверждают, что эти водоросли «плавают в толще воды» (Береговий та Ін., 1965), другие относят их к «подповерхностно-пелагическим (subsurface pelagic)» (Woodcock, 1950), а некоторые — к плейстону (Викторов, 1964; Маккавеева, 1965), т. е. к плавающим в полупогруженном виде, но ни один из авторов не приводит аргументов в пользу причисления саргассов к тому или другому классу сообществ пелагиали.

Первую попытку уточнить характер вертикального распределения саргассов в Саргассовом море предпринял А. Пар (Parag, 1939). Путем проведения сравнимых горизонтальных ловов сетью на разных глубинах он получил следующие количества водорослей по горизонтам: поверхность — 52,0 фунта, 1,5 м — 0,45 фунта, 5—6 м — два небольших кустика, взятых с поверхности при выборке, 15—18 м — один кустик с поверхности, 35—40 м — саргассов в пробе не оказалось. Таким образом, было показано, что основная масса саргассов находится в слое воды, мощностью, во всяком случае, менее полутора метров. Однако это еще не свидетельствует об их подповерхностном (гипонейстонном) или полупогруженном (плейстонном) положении.

А. Удкок (Woodcock, 1950), определяя плотность *S. natans* методом балластировки таллома латунными гирями до погружения, установил, что она колеблется в пределах 0,905—0,955 г/мл и изменяется в зависимости от состава и количества обрастателей на слоевище. А. Удкока в основном интересовал вопрос, увлекаются ли саргассы нисходящими потоками в зонах конвергенции поверхностных вод и поэтому, хотя его статья названа «Subsurface pelagic Sargassum», в ней не содержится фактических сведений, на основании которых этот вид можно было бы отнести к гипонейстону.

Визуальные наблюдения в Американском Средиземном море показали, что при спокойном состоянии поверхности из воды

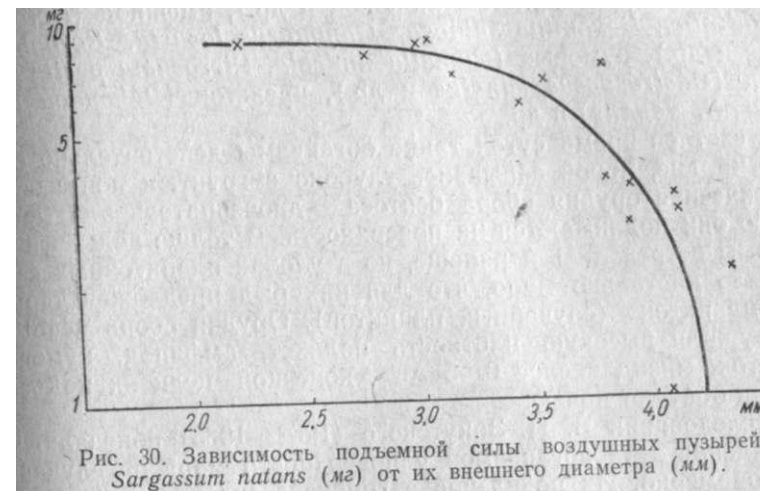
могут частично выступать филлоиды саргассов. Определения в лаборатории показали, что вес выступающих частей не превышает 0,3% веса всего таллома. Экспериментально было доказано, что пребывание в воздушной среде ведет к гибели выступающих участков саргассума. Так, выступающие над водой части филлоидов отмирают через 7—10 мин после выхода из воды, поплавки (воздушные пузыри) — через 20—30, а наиболее старые части таллома выдерживают вне воды до 40 мин. Если над поверхностью воды возвышается только половина филлоида или поплавка, отмирают только эти участки. Частое (ежеминутное) смачивание морской водой предотвращает отмирание выступающих частей таллома. В природных условиях, где обычны колебания водной поверхности, отмирание оказавшихся на воздухе частей таллома происходит, видимо, только в условиях штиля. О том, что это все же происходит, свидетельствуют отмершие филлоиды и поплавки, которые обнаруживаются почти в каждом кустике саргассума. Характер их повреждения — высыхание, потемнение и т. д. — такой, как и в указанных опытах.

Отсутствие запаса «экологической прочности» у *S. natans*, оказавшихся в полупогруженном (плейстонном) положении, наряду с незначительной долей (<0,3%) выступающих из воды частей указывает на гипонейстонный характер этой водоросли. Выше отмечалось, что у плейстонных организмов надводные части тела могут на протяжении неограниченного времени переносить солнечную радиацию и сухость воздуха, в том числе и в штиль, когда они совершенно не смачиваются водой.

Экспериментально установлено, что наибольшая плавучесть свойственна мелким и средним поплавкам саргассов диаметром 2—3,5 мм, а не крупным, как может показаться на первый взгляд (рис. 30). Возможно, это объясняется отложением минеральных веществ в стенках старых поплавков. Удельный вес всего таллома без обрастателей, определенный в этих же опытах, оказался равным в среднем 0,785—0,788. Подсчитано, что таллом может находиться в плавучем состоянии в гипонейстоне в слое 0—5 и 0—10 см (в зависимости от собственных размеров) при наличии около 1/6 части имеющихся в нем поплавков. Пятикратное превышение числа поплавков против минимума, необходимого для обеспечения гипонейстонного положения, составляет тот запас положительной плавучести, который предотвращает погружение водоросли в результате утери поплавков от высыхания на воздухе или утяжеления таллома отложенной икрой рыб и осевшими личинками прикрепленных беспозвоночных. После удаления в опыте более чем 1/6 поплавков слоевище саргассума без обрастателей тонет. Слоевище, покрытое организмами-обрастателями, тонет при удалении менее чем 1/4

доплавок. Удельный вес таллома *S. natans*, полностью лишенного поплавков, составляет 1,09. Такой таллом быстро тонет в воде нормальной океанической солености.

Таким образом, *S. natans* и *S. muticum* являются гипонейстонными макрофитами, подповерхностное положение которых обуславливается, с одной стороны, отмиранием выступающих из воды участков таллома, с другой — высокой плавучестью.



Эти виды размножаются только вегетативным путем и поэтому относятся к звигипонейстону.

Второй элемент гипонейстона — мерогипонейстон (Зайцев, 1962 б, 1904 а) состоит из организмов, связанных с приповерхностным биотопом водной толщи на ранних стадиях своего онтогенетического развития. Это — аналог меропланктона толщи воды. По завершению гипонейстонной фазы жизненного цикла организмы мерогипонейстона переходят к жизни в толще воды или на дне, становясь компонентами планктона (эту группу можно назвать планктогенным мерогипонейстоном), нектона (соответственно — нектогенный мерогипонейстон) или бентоса (бентогенный мерогипонейстон). По численности среди многоклеточных мерогипонейстон составляет основу гипонейстона. Характеристика гипонейстона как важнейшего «инкубатора» Моря (Зайцев, 1963 в, 1964 а) исходит из количественного преобладания яиц, личинок и молоди водных организмов в слое 0—5 см. Наиболее многочисленными группами мерогипонейстона — это личинки двусторчатых и брюхоногих моллюсков, полихет, Усоногих, веслоногих и десятиногих раков, иглокожих и рыб.

К категории временных компонентов гипонейстона относятся еще две группы организмов — гидробионты, которые во

взрослом состоянии совершают регулярные циркадные верти-
кальные миграции и в темное время суток входят в состав
гипонейстона. Они получили название «бентогипонейстон» и
«батипланктогипонейстон» (Зайцев, 1964 а).

Представителей бентогипонейстона до начала нейстонологи-
ческих работ в море относили к бентосу или нектобентосу. Это
взрослые особи многих видов полихет (*Nephtis longicornis*,
Nereis succinea, *Platunereis dumerilii* и др.), амфипод (*Nototro-
pis guttatus*, *Dexamine splnosa*, *Gammarus locusta*, *Corophiutn
nobile* и др.), кумовых (*Cumella limicola*, *Pterocuma pectinata*),
мизид (*Gastrosaccus sanctus* и др.), креветок (*Palaemon ads,
persas*, *P. etegans*) и др.

В светлое время суток такие организмы действительно оби-
тают на дне, порой зарываясь глубоко в грунт, и попадают в
классические орудия сбора бентоса — дночерпатель или драгу.
Ночью они поднимаются на поверхность. В толще воды эти ор-
ганизмы встречались и раньше, но в уловах планктонных сетей
их было настолько мало, что для них был предложен термин
«тихопланктон» (случайный планктон). Орудия сбора нейстона
обнаружили высокую плотность полихет, амфипод, кумовых,
креветок, мизид в слое 0—5 см — конечной цели их подъема,
где они обитают ночью.

Исследования В. П. Закутского (1963—1968) показали, что
нахождение этих организмов у поверхности моря не случайно,
а закономерно. Их появление в гипонейстоне ночью (для раз-
множения и питания) продолжается даже зимой при отрица-
тельном значении температуры воды на поверхности. С рассве-
том они возвращаются на дно.

Таким образом, жизнь взрослых особей этих видов, в связи
с циркадными вертикальными миграциями, ежесуточно прохо-
дит через приблизительно равные по продолжительности бен-
тосную и гипонейстонную фазы. Поэтому неправильно было на-
зывать эти организмы бентосными, нектобентосными, тихо-
планктонными, бентопланктонными или тихогипонейстонными.
Для них был предложен термин «бентогипонейстон», который
должен отражать их двойственный образ жизни — на дне и в
гипонейстоне.

Благодаря массовости (вспомним «роение» палоло *Eunice
viridis* в Тихом океане и аналогичное «роение» *Nereis longissi-
nia* в Черном море) (Виноградов, 1962; Закутский, 1963) бен-
тогипонейстон играет важную роль не только в жизни нейсто-
на, но и во всей шельфовой зоне морей и океанов, активно
участвуя в перераспределении и трансформации веществ от по-
верхности до глубины 100—200 м.

Аналогичный образ жизни ведет еще одна группа организ-
мов, которые днем находятся на значительном расстоянии
(иногда в сотнях метров) от поверхности моря в составе глу-

иого планктона, а ночью конце- WY ^ j J « по
6. Тоне К этой группе * 9 тм ^ % ^ с тм % s k s . C. cristatus),
f f веслоногие {Calanias m machwi. б
гип Р ииАЫ {Parathemis f p onica > и * v Ночь

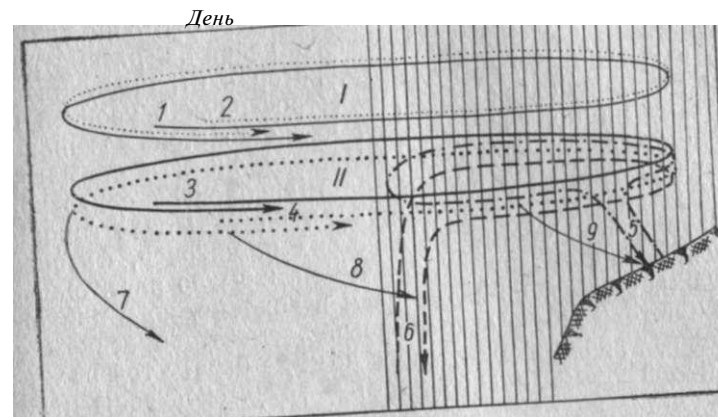


Рис. 31. Структура нейстона (схема): ^ .

нектона (7), планктона (« i ^ тм ^ развития.

зочередное П Р е б ы * * Н * и значимости для вида.

З.бражена ,,а рис,

ГЛАВА XII. СОСТАВ И ЧИСЛЕННОСТЬ ЕИИ**

Если принять во внимание, что в настоящее время нет ис-
черпывающих списков видов планктона различных морей и оке-
анов, хотя исследования в этом направлении ведутся уже давно,
понятно, почему говорить об удовлетворительной изученности
качественного состава нейстона еще преждевременно. Тем бо-
лее, что систематические работы в приповерхностном слое пе-
лагали в короткие сроки привели к описанию новых видов
для отдельных морских водоемов. В настоящей главе приведе-
ны наиболее характерные из них.

Основным критерием, по которому организмы можно отно-
"ить к нейстону, в частности к гипонейстону, принято считать
их количественное преобладание в слое 0—5 см по сравнению
с нижележащими горизонтами, отражающее средние сезонные,

годовые или многолетние данные. По тому же критерию из состава нейстона исключаются организмы, численность которые в слое 0—5 см несущественно выше, равна или ниже, чем в толще воды. В главе XIV будет показано, что нейстонные организмы обладают специальными признаками и свойствами, адекватными экологической обстановке своего биотопа.

Состав и численность морского нейстона рассматриваются здесь в той последовательности, которая отражает расположение звеньев пищевых цепей, или трофических уровней в море, поскольку на примере главной части нейстона — гипонейстона можно построить типичную пирамиду чисел и биомасс, показывающую убывание количества гидробионтов с переходом от низшего трофического уровня к высшему. После гипонейстона рассматривается состав эпинеистона и, наконец, фитонейстона, который также входит в гипонейстон. Обычно растительное звено начинает собой пищевые цепи в водоеме, но в приповерхностном биотопе моря автотрофный элемент, во всяком случае, на данном уровне знакомства с ним, не играет той роли, какую он выполняет в остальной части эвфотической зоны пелагиали.

МИКРООРГАНИЗМЫ

Если данные о микрофлоре поверхности пресных вод встречаются уже у Е. Науманна (1917) и особенно в более поздних работах Г. А. Заварзина (1955), С. М. Драчева, Л. Е. Корш и О. В. Митягиной (1957), Л. В. Богорова (1966), то сведениями о составе и численности микроорганизмов в приповерхностном слое моря наука обязана главным образом новейшим исследованиям А. В. Цыбань (1965—1969), которые с 1962 г. проводятся на Черном море. До А. В. Цыбань Л. Н. Пшенин (1964), изучавший распределение *Azotobacter* и *Clostridium* в восточной части Черного моря в августе 1956 г., установил, что количество микроколоний и клеток этих организмов в верхнем слое 3—5 см ниже, равно или чаще в 3—100 раз выше, чем на горизонте 25 м. Большой разрыв между исследованными слоями не позволил Л. Н. Пшенину доказать, с какой глубины начинается обилие бактерий, обнаруженных в приповерхностном слое. В более поздней работе (1966), он называет это скопление микробиальным гипонейстоном, а одного из его представителей, оказавшегося новым видом, описывает как *Treponema hyponeustonicum* n. sp. (Пшенин, 1965). Ссылка Л. Н. Пшенина (1966) на то, что «В. А. Водяницким было вскрыто различие между собственно нейстоном и населением приповерхностного слоя воды, которое Ю. П. Зайцев (1962) позже охарактеризовал как особый пелагический биоценоз — гипонейстон» (стр. 164), не точна не только потому, что в ней приводится неверная дата первого описания морского нейстона Ю. П. Зай-

цева, но и потому, что значительно раньше Ю. П. Зайцева биологи, работающие в пресных водоемах, доказали, что это единый приповерхностный комплекс организмов «систематических уровней от бактерий до рыб, состоящий из двух ярусов — гипонейстона и эпинеистона (см. гл. X, XI).

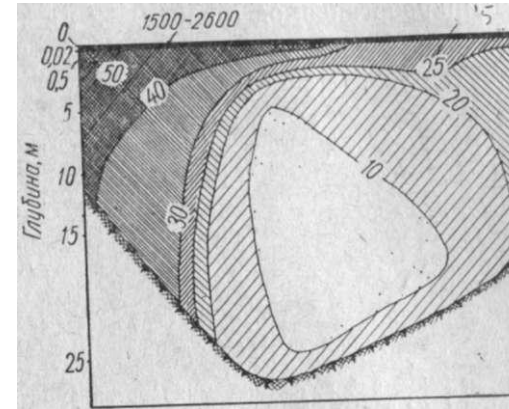


Рис 32 Вертикальное распределение микроорганизмов весной (в тыс. клеток в 1 мл воды) на 30-мильном разрезе Санжейка — Тендровская коса (Цыбань, 1966).

Работы А. В. Цыбань, проводившиеся в комплексе с другими нейстонологическими исследованиями, вскрыли следующие важные положения.

1. Высокая численность бактерий на поверхности моря соответствует слою около 0—2 см, а ниже, на стандартном «нулевом» горизонте (фактическая глубина около 0,5 м), количество их на один—три порядка меньше. Столько же бактерий и в более глубоких горизонтах, что хорошо видно на построенных вертикальных разрезах толщи воды в северо-западной части Черного моря (рис. 32, 33).

Такое положение — не частный случай. А. В. Цыбань рассчитала на ЭВЦМ «Урал-2» среднюю численность микроорганизмов на различных горизонтах для всей северо-западной части Черного моря, где на постоянных 20 станциях зимой, весной, летом и осенью 1963 и 1964 гг. проводился сбор материала. Расчеты показали, что бактерионейстон в среднем на два порядка богаче бактериопланктона (рис. 34).

2. Огромное количество бактерий обнаружено над пленкой поверхностного натяжения воды — в пене. Таким образом, существует как бактериогипонейстон, так и бактериоэпинеистон, образующие вместе бактерионейстон.

3. Установлена высокая прямая корреляция между бактерионейстом и организмами следующего трофического уровня — простейшими и мелкими многоклеточными.

4. Бактерионейстон охарактеризован как первое звено нейстонного комплекса организмов.

Согласно А. В. Цыбань, наряду с резким увеличением общей численности микроорганизмов в слое 0—2 см здесь наблю-

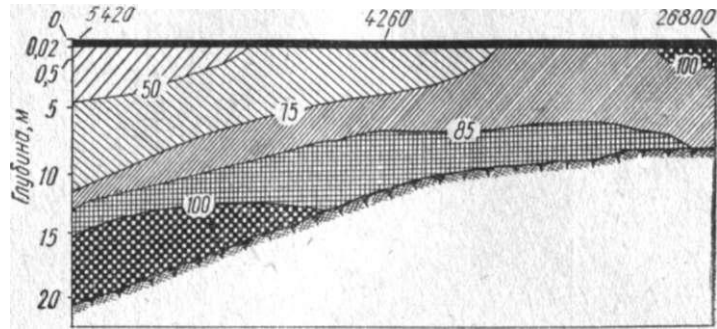


Рис. 33. Вертикальное распределение микроорганизмов летом (в тыс. клеток в 1 мл воды) на 12-мильном разрезе Сычавка—Кинбурнская коса (Цыбань, 1966а).

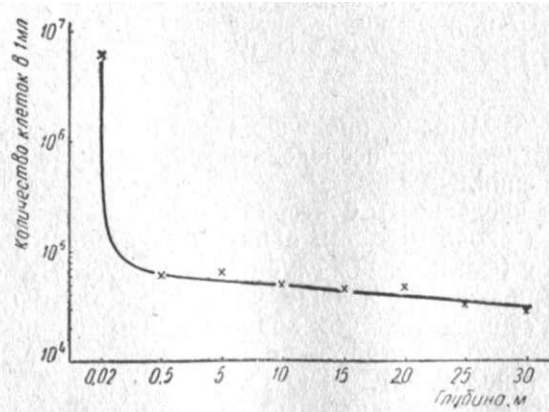


Рис. 34. Среднегодовая численность микроорганизмов на разных горизонтах водной толщи в северо-западной части Черного моря (Цыбань, 1968).

дается также большее разнообразие видов, что отмечает и Л. Н. Пшенин (1964). Так, например, в северо-западной части Черного моря такие виды, как *Chromobacterium agarlyticum*, *Chr. rubidum*, *Chr. citricum*, *Micrococcus tetragenus*, *Sarcina citrina*, *Bacillus virgatus*, были обнаружены только в бактерионейстоне (Цыбань, 1967 а).

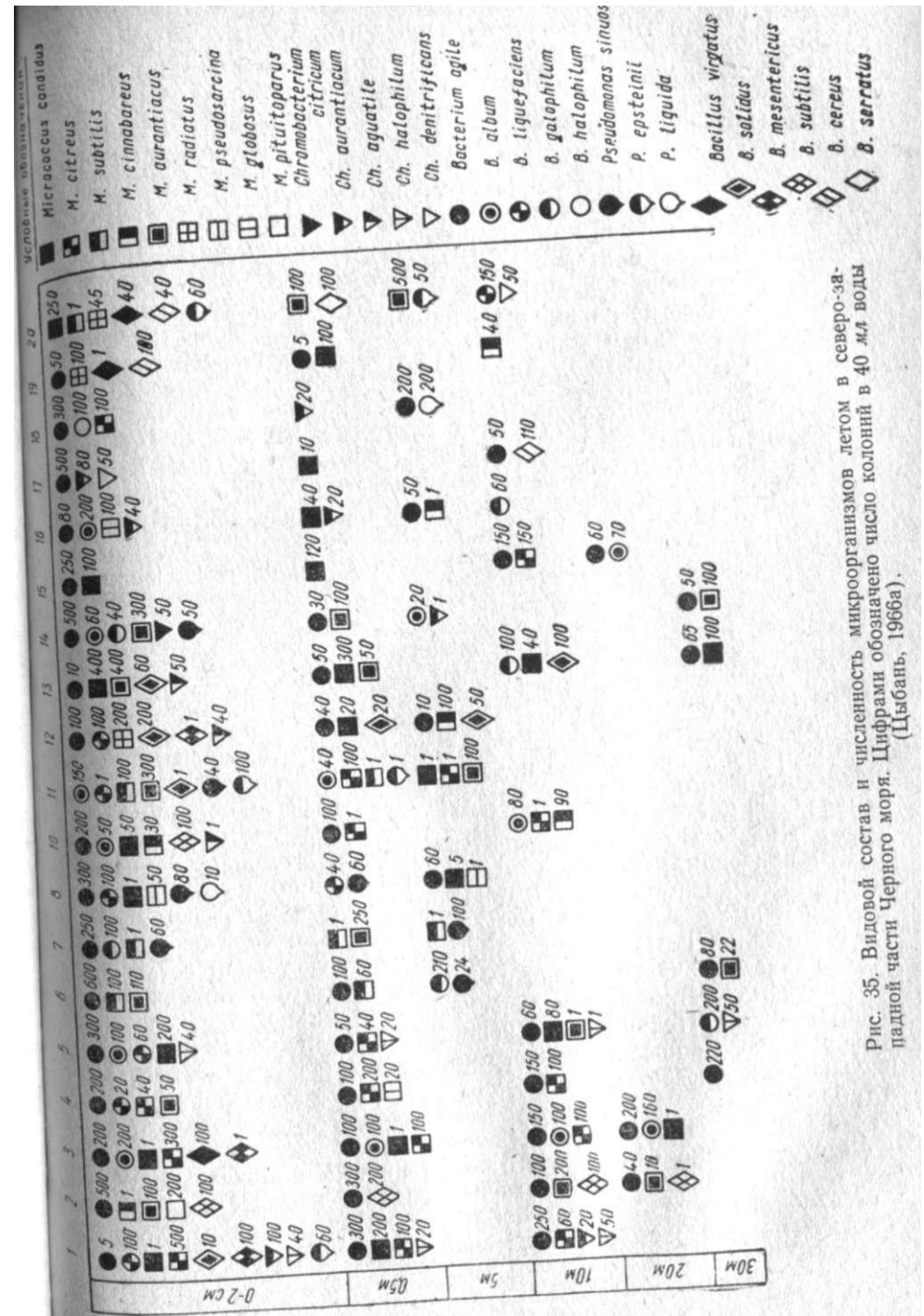


Рис. 35. Видовой состав и численность микроорганизмов летом в северо-западной части Черного моря. Цифрами обозначено число колоний в 40 мл воды (Цыбань, 1966а).

На существование качественной специфики черноморского бактерионейстона указывает также его более высокая биохимическая активность и более яркая пигментация желтого и оранжевого цвета по сравнению с бактериопланктоном толщи воды (Цыбань, 1969). А. В. Цыбань подчеркивает, что количество аммонифицирующих, денитрифицирующих и тионовокислых бактерий в слое 0—2 см на один-два порядка выше, чем в толще воды. Хотя и кажутся на первый взгляд парадоксальными, однако не вызывают сомнения находки А. В. Цыбань в составе бактерионейстона сульфатвосстанавливающих микроорганизмов, концентрация которых в микрогоризонте 0—2 см оказалась не ниже, чем в придонных слоях воды. Изменения качественного и количественного состава микроорганизмов по горизонтам на 19 станциях, охватывающих всю северо-западную часть Черного моря, показано на рис. 35. Бактерионейстон других морей еще специально не изучали. Имеется лишь упоминание Б. А. Скопинцева (1939), что в одном из образцов пены из Каспийского моря число бактерий, выросших на рыбопептонном агаре, непосредственно после взятия пробы составляло 14 000 колоний, а в морской воде — 440 колоний в 1 см³. После трехдневной инкубации число колоний возросло в пене до 2 350 000, а в воде — до 820 в 1 см³.

ПРОСТЕЙШИЕ

Следующее за бактериями звено составляют простейшие — вероятно, наиболее массовые потребители микроорганизмов. Поэтому представляло большой интерес выяснить, каким образом реагируют простейшие пелагиали на существование такого исключительного богатства бактерий, какое было обнаружено в слое 0—2 см?

Уже первые нейстонологические работы в море (Зайцев, 1960в) показали, что в слое 0—5 см наблюдается высокая численность организмов микропланктона, в частности ночесветки — *Noctiluca miliaris* (Зайцев, 1961а). То же самое подтверждает Л. Г. Коваль (1961) на основании сборов нейстонной сетью в северо-западной части Черного моря. Однако это были единичные случаи. Систематические исследования микрогипонейстона, начатые Л. Н. Полищуком (1965—1969), дали более полную информацию. Данные о средней многолетней (за 1961—1965 гг.) численности ночесветки у поверхности Черного моря приведены в табл. 12.

Как видно из таблицы, численность ночесветки в слое 0—5 см существенно отличается от численности в нижележащих слоях, а различия последних между собой — несущественны.

На обилие и видовое разнообразие тинтинн в гипонейстоне Черного моря первой обратила внимание О. И. Морозовская

Таблица 12
Средняя численность (в экз/м³) *Noctiluca miliaris* Surigay у поверхности Черного моря (по материалам Л. Н. Полищук)

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	15044,39 ± 176,54	85,21
II, 5—25	6687,80 ± 78,72	84,95
III, 25—45	5198,00 ± 1257,92	4,13
IV, 45—65	4098,00 ± 1019,34	4,02

M_{diff}				
I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
43,25	7,75	10,58	1,16	0,67

в 1966—1969), которая провела Р^{с*}™ию с и важную роль в питании многих б^е « ^ c \ % Характеризуют различные сезоны года в районе Ч^Р°*£ Пробы были получены с помощью ПНС-4, протяннутой на рассеян ^ в сопоставимы между собой.

21 марта 1966 г.

Слой 0—5 см	<i>Tintinnopsis meunieri</i>	276 экз.
	<i>T. tubulosa</i>	44 »
	<i>Stenosemella ventricosa</i>	52 »
» 5—25 см	<i>T. meunieri</i>	
	<i>T. tubulosa</i>	44 »
	<i>S. ventricosa</i>	70
	<i>Coxiella helix</i>	10
» 25—45 см	<i>S. ventricosa</i>	19
» 45—65 см		

15 июля 1966 г.

» 0—5 см	<i>T. urnula</i>	16
	<i>T. cylindrica</i>	»
	<i>T. kofoidi</i>	*4 ,
	<i>T. meunieri</i>	164 ж
5—25 см	<i>Heictismella subulata</i>	104 >
	<i>T. tubulosa</i>	g »
	<i>T. meunieri</i>	3 »
	<i>T. kofoidi</i>	.6 ,
	<i>H. subulata</i>	

» 25—45 см	<i>T. cylindrica</i>	18	»	
	<i>T. beroidea</i>	1	»	
	» 45—65 см	<i>T. cylindrica</i>	9	»
		<i>T. meunier</i>	17	»
		<i>T. tubulosa</i>	1	»
	<i>C. helix</i>	8	»	
	<i>H. subulata</i>	5	»	
5 октября 1966 г.				
» 0—5 см	<i>T. meunieri</i>	52	»	
	<i>T. beroidea</i>	28	»	
	<i>T. karajacensis</i>	8	»	
» 5—25 см	<i>C. helix</i>	102	»	
	<i>T. karajacensis</i>	28	»	
	<i>T. meunieri</i>	15	»	
» 25—45 см	<i>T. compressa</i>	1	»	
	<i>T. meunieri</i>	47	»	
	<i>T. tubulosa</i>	2	»	
» 45—65 см	<i>C. helix</i>	П	»	
	<i>T. karajacensis</i>	6	»	

Таким образом, в слое 0—5 см зарегистрирована наиболее высокая численность тинтинн и наиболее богатый их видовой состав. О. И. Морозовская (1969) отмечает, что максимальная плотность *T. kofoidi* Н а d а ($7400-7900 \text{ экз/м}^3$) была встречена в летнем гипонейстоне северо-западной части Черного моря, а *T. beroidea* Stein em. J ò r g e n s e n (12600 экз/м^3) — в весеннем гипонейстоне той же акватории. Предпочтение слою 0—5 см отдает также *T. karajacensis* В г а n d t, а *T. urnula* Меуниег обнаружена пока только в этом биотопе.

Наглядную иллюстрацию богатства тинтинн в слое 0—5 см представляют сборы шлангбатомером, полученные О. И. Морозовской в различных районах Черного моря в августе 1963 г., по сравнению со сборами сетью Джеди из сита № 61 (размеры ячеек — $0,11 \times 0,13 \text{ мм}$) в тех же точках (табл. 13-15).

Разумеется, что данные батометра и сети даже из густого сита № 61 в отношении таких мелких тинтинн, как *M. ehrenbergii*, *St. nucula*, *T. beroidea* и других не сравнимы, однако отсутствие или малочисленность в уловах сети крупных форм (*F. ehrenbergii*, *C. helix*, *H. subulata*, *T. tubulosa* и др.) можно объяснить лишь сосредоточением этих инфузорий в слое гипонейстона и малой репрезентативностью сетных вертикальных ловов.

Широкое географическое распространение видов тинтинн, обнаруженных О. И. Морозовской (1968 а) в Черном море, дают основание считать эту группу важным компонентом гипонейстона Мирового океана. Об этом же свидетельствуют данные Л. Н. Полищука для Азовского моря. Например, средняя численность *Tintinnopsis kofoidi* Н а d а по сборам ПНС-4 в августе 1962 г. была: в слое 0—5 см— 10146 экз/м^3 , в слое

Таблица 13
Численность тинтинн (экз/м^3) у поверхности Черного моря вблизи Босфора в августе 1963 г. (по материалам О. И. Морозовской)

Вид	Шлангбато-	Сеть Джеди
	метр	
	Слой 0—5 см	Слой 0—10 л
<i>Tintinnopsis karajacensis</i>	82 000	0
<i>T. beroidea</i>	4000	0
<i>T. tubulosa</i>	6000	U
<i>Helicostomella subulata</i>	22 000	52
<i>Stenosemella ventricosa</i>	8000	1/
<i>Coxiella helix</i>	34 000	65
<i>C. annulata</i>	0	1

Таблица 14
Численность тинтинн (экз/м^3) у поверхности Черного моря вблизи м. Керемпе в августе 1963 г. (по материалам О. И. Морозовской)

Вид	Шлангбато-	Сеть Джеди
	метр	
	Слой 0—5 см	Слой 0—10 ат
<i>Stenosemella ventricosa</i>	16 000	108
<i>Coxiella helix</i>	16 000	97
<i>Helicostomella subulata</i>	4000	U
<i>Favella ehrenbergii</i>	2000	0
<i>Tintinnopsis campanula</i>	12 000	0
<i>T. compressa</i>	2000	0
<i>T. meunieri</i>	0	1

5—25 см — 4073 , в слое 25—45 см — 4831 и в слое 45—65 см — 3861 экз/м^3 . Средняя численность *T. cylindrica* D a d a y по тем же микрогоризонтам в сентябре 1963 г. была соответственно 5000 , 1257 , 124 и 500 экз/м^3 . Сборы Л. Н. Полищука с помощью ПНС-2 в августе 1965 г. показали следующую среднюю численность массовых видов тинтинн в Азовском море (табл. 16).

Кроме тинтинн, максимальную численность в слое 0—5 см обнаруживают также другие виды простейших. В сборах ПНС-2 и МНТ из Мексиканского залива А. А. Стрелков обнаружил значительно более высокую численность *Spumellaria (Radiolaria)*, чем в пробах из толщи воды. Поскольку в сборах нейстона из тропической части Тихого океана (Bieri a. Newbury, 1966) эти радиоларии также были обычными, можно предположить,

Таблица 15

Численность тинтин (экз/м³) у поверхности северо-восточной глубоководной области Черного моря в августе 1963 г. (по материалам О. И. Морозовской)

Вид	Шлангбато-метр	Сеть Джели
	Слой 0—5 см	Слой 0—10 м
<i>Favella ehrenbergii</i>	26 000	119
<i>Stenosemella ventricosa</i>	44 000	50
<i>Coxiella helix</i>	50 000	32
<i>Helicostomella subulata</i>	32 000	0
<i>Stenosemella nucula</i>	10 000	0
<i>Metacyclis mereschkovskii</i>	4000	0
<i>M. ehrenbergii</i>	2000	0

Таблица 16

Средняя численность (экз/м³) массовых видов тинтин у поверхности Азовского моря в августе 1965 г. по уловам ПНС-2 (по материалам Л. Н. Полищук)

Вид	Слой 0—5 см	Слой 5—25 см
	<i>Tintinnopsis meunieri</i>	12 000
<i>T. kofoidi</i>	1325	525
<i>T. cylindrica</i>	1383	125
<i>T. rossolimo</i>	1108	16

что *Spu.mella.ria* являются распространенными представителями океанического гипонейстона. Такой же вывод можно сделать относительно фораминифер, встречавшихся в сборах Бьери и Ньюбери, а также Р. П. Виллис (1963) в районе Веллингтона. Однако протистологическое изучение морского нейстона находится в настоящее время еще в самом начале своего развития, и более подробные сведения относительно участия простейших в жизни приповерхностного микрогоризонта пелагиали будут получены в дальнейшем.

МЕЛКИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ)

Мелкие беспозвоночные, размеры тела которых в основном вписываются в размеры микропланктона (0,05—1,0 мм), образуют следующее звено пищевой цепи, так как они существуют в значительной степени за счет простейших и бактерий. Вполне понятно, что деление на трофические уровни достаточно условно и опирается на некоторые "средние показатели". Известно,

например, что бактериями и простейшими питаются непосредственно и личинки рыб, занимающие в данном перечне одно из последних мест, а сами они могут поедаться личинками баянуса, входящими в эту же группу. Даже ночесветка может поедать икру рыб (Nattogi, 1962). Таких отклонений от принятой схемы можно назвать немало, однако в своей основной массе целкие многоклеточные — это первичные консументы, а в слое гипонейстона, где живые растения не имеют такого удельного веса, как в толще воды, — потребители простейших, бактерий и детрита. А. В. Цыбань обнаружила между бактерионейстоном и мелкими многоклеточными беспозвоночными из слоя 0—5 см линейную зависимость, выражаемую высоким коэффициентом корреляции ($r=0,96$, $o_r=0,018$), что подтверждает принципиальную правильность рассмотрения организмов нейстона как ряда звеньев пищевой цепи. Систематический состав этой группы сложен и в отдельных случаях слабо разработан, тем более что сюда относятся личиночные стадии многих классов и типов гидробионтов (мерогипонейстон), изучение которых представляет особые трудности.

К наиболее массовым формам мелких многоклеточных морского гипонейстона относятся некоторые виды коловраток, личинки многих видов полихет, брюхоногих и пластинчатожаберных моллюсков, веслоногих и усконогих раков, иглокожих, некоторые виды ветвистоусых и веслоногих (во взрослом состоянии) и др.

Коловратки (Rotatoria) входят в состав гипонейстона главным образом опресненных акваторий Мирового океана и поэтому они особенно характерны для таких водоемов, как южные моря СССР — Черное, Азовское и Каспийское. Л. Н. Полищук (1966 б) сообщает, что в конце лета 1963 г. в северо-западной части Азовского моря — коловратки *Synchaets* sp. (*vorax*?) распределялись по микрогоризонтам (сборы ПНС-4) следующим образом: в слое 0—5 см — 245 000 экз/м³, в слое 5—25 см — 26 000, в слое 25—45 см — 40 000, в слое 45—65 см — 22 000 экз/м³.

Приуроченность коловраток к области пленки поверхностного натяжения в пресноводных водоемах — факт известный. Такие коловратки, как *Monommata*, *Scaidium*, *Polyarthra*, *Filinia* и другие, способны совершать прыжки (Зенкевич и Константинова, 1956), в результате которых они иногда оказываются на пленке поверхностного натяжения. Из-за своих незначительных размеров они не в состоянии прорвать пленку, чтобы уйти под воду, и под лучами солнца высыхают. Такая же участь постигает нередко дафний, ракушковых рачков и других мелких животных с несмачиваемыми покровами, выпрыгнувших из воды и оказавшихся на пленке поверхностного натяжения (Зернов, 1949). Впрочем, известна способность высохших ко-

Таблица 18

ловраток оживать в воде и, возможно, это свойство в какой-то мере компенсирует отрицательные последствия их вынужденного эпинеustonного положения.

Личинки полихет также обнаруживают четкие концентрации в слое 0—5 см, а широкое распространение в галосфере дает основание относить их к числу наиболее массовых представителей морского мерогипонейстона (табл. 17). Среди наиболее массовых личинок типа *nectochaeta* в сборах Л. Н. Полищук, по определению Г. В. Лосовской, значатся представители сем. *Spionidae*, в частности *Spio filicornis* (O. Müller), *Microspio mecznikowianus* (C l a r a g e d e), а из сем. *Magelonidae* — *Magelona rosea* Moore. Вертикальное микрораспределение нектохет указывает на отчетливое и статистически достоверное скопление их в слое 0—5 см. Ниже биотопа гипонейстона различия в численности личинок по вертикали незначительные.

Таблица 17

Средняя численность (экз/л³) личинок *Polyspaeta* у поверхности Черного и Азовского морей *

Микрогори- зонт, см	$M \pm m$	Степень на- дежности среднего t
I, 0—5	2742,55±26,92	101,87
II, 5—25	931,05±8,05	115,65
III, 25—45	1041,05±139,13	7,48
IV, 45—65	986,05±125,02	7,88
M_{diff}		
I и II	I и III	I и IV
II и III	III и IV	
64,48	12,0	13,74
	0,74	0,29

* Здесь и в табл. 18—36 данные приведены по материалам Л. Н. Полищук.

Аналогичную картину представляют личинки уег двустворчатых (табл. 18) и брюхоногих (табл. 19) моллюсков во всех южных морях СССР. Ту же закономерность обнаруживают личинки баянуса (табл. 20).

Среди ветвистоусых максимум численности в слое 0—5 см составляет *Ebaine tergestina* (табл. 21). Яйца *Sagitta* эр. продолжают этот перечень гипонейстонных организмов (табл. 22).

Отношение к слою 0—5 см у массовых и широко распространенных видов веслоногих ракообразных обоего пола ока-

Таблица 18

Микрогори- зонт, см	$M \pm m$	Степень на- дежности среднего t
I, 0—5	45907,05±1002,14	45,80
II, 3—25	25174,05±188 0	133 84
K; $4^2_5=0^5_5$ X, °ЗЙ S'.S		
M_{diff}		
I и II	I и III	I и IV
II и III	III и IV	
20,34	39,67	39,69
	71,41	0,64

Таблица 19

Микрогори- зонт, см	$M \pm m$	Степень на- дежности среднего t
I, 0—5	4703,05±189,04	24,87
II*, 5—25	2851,30±28,51	100,01
III, 25—45	2029,05±389,54	5,20
IV, 45—65	2026,05±327,18	6,19
M_{diff}		
I и II	I и III	I и IV
II и III	III и IV	
9,68	6,17	7,08
	2,26	0,005

зывается разным на отдельных стадиях развития. Так, у *Oithina minuta* копепоидитные стадии и самки отчетливо тяготеют к гипонейстону, а самцы отступают от приповерхностного слоя (табл. 23—25).

Centropages ponticus — явно гипонейстонный вид на науплиальной стадии и менее выраженный — на остальных, хо

Таблица 20

Средняя численность (экз/м³) личинок *Balanus* sp. у поверхности Черного, Азовского и Каспийского морей

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	6103,05 ± 52,68	115,85
II, 5—25	1702,05 ± 16,61	102,47
III, 25—45	1227,45 ± 188,06	6,52
IV, 45—65	977,55 ± 142,31	6,86

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
80,01	24,97	33,78	2,51	1,05

Таблица 21

Средняя численность (экз/м³) *Evadne tergestina* Claus у поверхности Черного моря

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	495,05 ± 68,46	7,23
II, 5—25	221,65 ± 31,54	7,02
III, 25—45	306,55 ± 45,71	6,70
IV, 45—65	299,90 ± 42,91	6,98

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
3,63	2,29	2,41	1,52	0,10

Таблица 22

Средняя численность (экз/м³) яиц *Sagitta* sp. у поверхности Черного моря

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	595,30 ± 82,15	7,24
II, 5—25	209,65 ± 33,28	6,29
III, 25—45	204,70 ± 36,79	5,56
IV, 45—65	361,55 ± 32,78	7,97

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
4,35	4,34	3,75	0,09	1,15

Таблица 23

Средняя численность (экз/м³) копепоидных стадий *Oithona minuta* Kric. у поверхности Черного моря

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	5997,0 ± 225,32	26,61
II, 5—25	3753,80 ± 158,28	23,71
III, 25—45	3400,05 ± 522,06	6,51
IV, 45—65	3520,05 ± 529,28	6,65

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
8,15	4,56	4,30	0,64	0,16

^ ^ № ^ £ < ? % ! £) ' — -которое пред-
 г™™™ УПЛИАЛЬНЫЕ Стадии ЛеагНа сIаи51 образуют устойчивые
 скопления в гипонейстоне. У копепоидных стадий неГмеоофаз
 вития привязанность к слою 0-5 см ослабевает, я у V Л!£1 P. На
 выражена очень отчетливо (табл 30-35)

Еще один широко распространенный в морях вид — *Pagacalanus parvus* концентрируется в гипонейстоне на науплиальной стадии, а в дальнейшем сравнительно равномерно распределяется в толще воды (табл. 36).

Приведенный большой обработанный статистическим методом материал показывает, что вслед за высокими концентрациями бактерий и простейших в слое 0—5 см здесь образуют устойчивые скопления такие массовые и широко распространен-

Таблица 24
Средняя численность (экз/м³) самок *O. minuta*
у поверхности Черного моря

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	6017,05 ± 206,11	29,19
II, 5—25	3389,55 ± 94,36	35,92
III, 25—45	3645,25 ± 518,82	7,02
IV, 45—65	4180,05 ± 576,11	7,25

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	I и III	III и IV
11,62	4,24	3,00	0,48	0,68

Таблица 25
Средняя численность (экз/м³) самцов *O. minuta*
у поверхности Черного моря

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	1312,05 ± 204,00	6,43
II, 5—25	2368,05 ± 135,39	17,49
III, 25—45	690,55 ± 121,38	5,68
IV, 45—65	764,35 ± 118,32	6,46

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
4,32	2,61	2,32	9,21	0,43

ные организмы, как личинки полихет, моллюсков, усоногих раков, науплиальные стадии многих веслоногих. Характерна выявленная на примере копепод, но присущая не только им тенденция к постепенному отходу от слоя 0—5 см по мере развития и возвращения сюда самок. Эта особенность биологии гидробионтов рассматривается в пятом разделе книги в связи с обсуждением роли нейстона в галосфере.

Четкая последовательность начальных звеньев пищевой цепи создала условия для существования в слое 0—5 см высокой концентрации хищников, образующих следующее звено.

Таблица 26
Средняя численность (экз/м³) науплиальных стадий *Centropages ponticus* Кагаваяев у поверхности Черного и Азовского морей

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	47605,05 ± 1745,08	27,27
II, 5—25	13830,47 ± 131,53	105,15
III, 25—45	14449,85 ± 2465,22	5,86
IV, 45—65	7878,95 ± 1238,38	6,36

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
19,29	10,97	18,56	0,25	3,06

Таблица 27
Средняя численность (экз/м³) IV копеподитной стадии *C. ponticus* у поверхности Черного и Азовского морей

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	3325,05 ± 688,87	4,82
II, 5—25	1001,95 ± 192,74	5,20
III, 25—45	1348,15 ± 363,91	3,70
IV, 45—65	1176,45 ± 296,14	3,87

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
3,24	2,53	2,90	0,84	0,42

КРУПНЫЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ)

Крупные беспозвоночные размером более 1 мм (чаще — от 3 до 20 мм), а иногда и до десятков сантиметров составляют звено хищников, питающихся в основном организмами предшествующего звена, а также икрой и личинками рыб. В пробах планктона толщи воды данная группа гидробионтов представлена единичными экземплярами и многие объясняют это тем,

Таблица 28
Средняя численность (экз/м³) самок *S. ropticus* у поверхности Черного и Азовского морей

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	1267,55 ± 199,60	6,35
II, 5—25	435,30 ± 72,31	6,01
III, 25—45	459,55 ± 95,77	4,79
IV, 45—65	383,55 ± 78,16	4,90

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
3,87	3,65	3,95	0,20	0,61

Таблица 29
Средняя численность (экз/м³) самцов *S. ropticus* у поверхности Черного и Азовского морей

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	945,55 ± 176,74	5,34
II, 5—25	411,45 ± 74,35	5,53
III, 25—45	333,55 ± 72,14	4,62
IV, 45—65	586,25 ± 129,48	4,52

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
2,78	3,22	1,64	0,75	1,70

Таблица 30
Средняя численность (экз/м³) науплиальных стадий *Acartia clausi* Giesbr у поверхности Черного и Азовского морей

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	31480,05 ± 275,42	114,29
II, 5—25	12991,00 ± 108,85	119,34
III, 25—45	16210,05 ± 2390,82	6,78
IV, 45—65	17175,05 ± 2575,19	6,66

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
62,44	6,34	5,52	1,76	0,30

Таблица 31
Средняя численность (экз/м³) I копепоидной стадии *A. clausi* у поверхности Черного и Азовского морей

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	8320,05 ± 1317,23	6,31
II, 5—25	2641,30 ± 423,76	6,24
III, 25—45	3650,05 ± 746,21	4,89
IV, 45—65	3480,05 ± 691,37	5,03

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
4,10	3,08	3,44	1,17	0,16

что они избегают орудия лова. В действительности причина заключается в недоучете исследователями приповерхностного горизонта пелагиали и невозможности обловить его стандартными планктонными сетями. Нейстонные сети, которые протягиваются не быстрее планктонных, обнаружили, однако, в слое 0—5 см исключительное разнообразие и обилие организмов, составляющих эту группу. Если еще недавно количество таких

организмов, как понтеллиды, в пробах планктона было настолько незначительным, что не позволяло определить их средний вес (Петипа, 1957), то в настоящее время благодаря пробам нейстона не только восполнен этот пробел (Зайцев и др., 1962), но открыта возможность массового сбора понтеллид и других крупных беспозвоночных в приповерхностном биотопе, ставших уже привычными объектами биохимических и радиоэкологических исследований.

Таблица 32

Средняя численность (экз/м³) III коцеподитной стадии *A. clausi* у поверхности Черного и Азовского морей

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	5485,05 ± 1153,84	4,75
II, 5—25	1535,05 ± 299,33	5,12
III, 25—45	2250,05 ± 595,83	3,77
IV, 45—65	1835,05 ± 482,50	3,80

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
3,31	2,49	2,91	1,07	0,54

Таблица 33

Средняя численность (экз/м³) V коцеподитной стадии *A. clausi* у поверхности Черного и Азовского морей

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	2278,05 ± 506,87	4,49
II, 5—25	1024,55 ± 245,36	4,17
III, 25—45	1422,55 ± 450,95	3,15
IV, 45—65	2032,05 ± 706,75	2,87

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
2,23	1,26	0,28	0,77	0,77

К числу характерных крупных беспозвоночных гипонейстона относятся представители всех его элементов — эвгипонейстона, мерогипонейстона, бентогипонейстона и батипланктогипонейстона.

Среди представителей эвгипонейстона на первом месте можно поставить рачков сем. **РоПиеШс**лае. По-видимому, все девять рядов этого высокоспециализированного (Бродский, 1950) се-

Таблица 34

Средняя численность (экз/м³) самок *A. clausi* у поверхности Черного и Азовского морей

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	20445,05 ± 202,67	100,87
II, 5—25	1410,05 ± 52,22	27,00
III, 25—45	1760,05 ± 298,02	5,90
IV, 45—65	2035,55 ± 321,98	6,32

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
91,07	5,19	48,39	1,15	0,62

Таблица 35

Средняя численность (экз/м³) самцов *A. clausi* у поверхности Черного и Азовского морей

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	3645,05 ± 592,91	6,14
II, 5—25	1412,05 ± 64,35	21,94
III, 25—45	2376,05 ± 493,37	4,81
IV, 45—65	2136,05 ± 420,05	5,08

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
3,74	1,64	2,07	1,93	0,39

мейства представлены эвгипонейстонными видами. Даже проникающие далеко на север в Атлантическом океане *Anomalocera patersoni* Темри, и *Epilabidocera amphitrites* (M c Murrich) из Берингового моря не утратили своего гипонейстонного характера. Что касается видов родов *Pontella*, *Labidocera* и *Pontellopsis*, то они составляют основную часть понтеллидного гипонейстона тропической и умеренной областей Мирового океана.

Широко распространенные виды семейства сравнительно крупных веслоногих ракообразных Sapphirinidae (*Sapphirina*

Таблица 36

Средняя численность (экз/м³) науплиальных стадий *Paracalanus parvus* Claus у поверхности Черного и Азовского морей

Микрогоризонт, см	$M \pm m$	Степень надежности среднего t
I, 0—5	3589,45 ± 515,78	6,95
II, 5—25	1486,05 ± 224,13	6,63
III, 25—45	1511,35 ± 289,13	5,22
IV, 45—65	1586,05 ± 295,18	5,37

M_{diff}

I и II	I и III	I и IV	II и III	III и IV
3,74	3,51	3,36	0,06	0,18

augusta Dana, *S. nigrimaculata* Claus, *S. maculosa* Giesbreg, *S. metallina* Dana др.) за пределами приповерхностного микрогоризонта практически не встречаются.

Типичны для этой группы также равноногие раки; широко распространенный вид *Idothea stephensi* Collinge (син.: *I. pelagica* Leach, *I. algerica* Lucas, *I. ostroumovi* Sovinsk, *I. metallica* Stephens.).

Среди десятиногих раков необходимо назвать пелагических крабиков родов *Planes* (*P. minutus* (L.), *P. cyaneus* Dana) и *Portunus* (*P. portunus*), особенно многочисленных в зарослях гипонейстонных саргассов.

Группу крупных гипонейстонных беспозвоночных составляют моллюски родов *Janthina* (*J. janthina*, *J. fragilis*) и *Glaucas* (*G. atlantica*, *G. lineatus*, *G. longicirris*).

Среди представителей ранних стадий онтогенеза наиболее широко распространены крупные личинки Decapoda, Euphausiacea, Stomatopoda: protozoa, zoca, metazoa, megalopa, glaucothoe, phyllosoma, alima и др.

В области шельфа важную часть гипонейстона составляют взрослые особи бентогипонейстонных беспозвоночных. В числе представителей бентогипонейстона Черного и Азовского морей В. П. Закутский называет следующие широко распространенные виды:

Polychaeta: (*Phyllodoce tuberculata* Bobretzky, *Nereis diversicolor* O. F. Müller, *N. succinea* Leucart, *N. longissima* (Johnston), *Platynereis dumerilii* Aud. et M.-Edw., *Nephtis longicornis* Perejaslavzeva).

Isopoda: *Eurydice spinigera* Hansen, *E. pontica* (Czern.), *Sphaeroma serratum* (Fabr.), *S. pulchellum* (Cosi).

Amphipoda: *Bathyporeia guilliamsoniana* Bate, *Nototropis guttatus* (Costa), *Gammarus locusta* L., *Dexamine spinosa* (Mont.), *Corophium nobile* G. O. S., *Caprella acanthifera* (Leach).

Cumacea: *Bodotria arenosa* (Cooper), *Cumopsis goodsiri* (Beneden), *Camella pygmaea* G. O. S., *Pterocuma pectinata* (Sovinsky), *P. gracilloides* (G. O. S.).

Mysidacea: (*Siriella jaltensis* Czern., *Gastrosaccus sanctus* (V. Ben.), *Mesopodopsis slaberi* v. Ben., *Pseudoparamysis pontica* Bacesco, *Mezomysis kröyeri* Czern.).

Decapoda: *Palaemon adspersus* Rathke, *P. elegans* Rathke, *Crangon crangon* (L.).

Батипланктогипонейстон, наиболее развитый в океанической области, представлен группой крупных беспозвоночных, входящих в состав гипонейстона в темное время суток. Сюда относятся: недавно обнаруженный, причем впервые для морей СССР, волосатик *Nectonema agile* subsp. *euxina* (Кириянова и Закутский, 1967), *Sagitta euxina* Molt., *Calanias finmarchicus* (Gunner), *C. tonsus* Grady, *C. cristatus* Grøyer, по-видимому, значительная часть видов гиперидов (например, *Parathemisto japonica*) и эуфаузиевых (*Thysanoessa inermis*, *Th. raschii*, *Euphausia*).

Представление о численности крупных беспозвоночных гипонейстона у поверхности пелагиали дают следующие показатели, рассчитанные автором для массовых черноморских видов и стадий развития по сборам 1960—1965 гг. (табл. 37). Эти показатели подчеркивают то обстоятельство, что основная масса перечисленных в таблице организмов находится в гипонейстоне не случайно, поэтому к началу нейстонологических исследований они лишь эпизодически попадали в планктонные сети вертикального действия и не значились в списках массовых форм планктона.

Что касается абсолютной численности этих видов, то она значительно изменяется в зависимости от различных условий. Количество понтеллид, равноногих, личинок десятиногих раков в слое 0—5 см. Черного моря в условиях, мало благоприятных для развития гипонейстона (опреснение, непосредственная близость берега и особенно в холодное время года) может исчисляться единицами в 1 м³. Иногда, например в прибрежной полосе во время сгона, они полностью отсутствуют. Чаше, однако, численность этих организмов в летний период достигает нескольких десятков или сотен в 1 л³, а в наиболее благоприятных условиях (зоны конвергенции течений, гидрофронты) исчисляется десятками и сотнями тысяч в 1 м³ воды. На расстоянии

Относительное количество крупных беспозвоночных в слое 0—5 м по сборам ПНС-5

Вид	Миллиметровый слой			
	5—25	25—45	45—65	65—85
<i>Pontella mediterranea</i>	0,01	0,008	0,005	0,001
<i>Anomalocera patersoni</i>	0,04	0,004	0,02	0,001
<i>Labidocera brunescens</i>	0,50	0,06	0,005	0,001
<i>Idothea stephenseni</i>	0,02	0,04	0,009	0,001
<i>Brachyura (zoea)</i>	0,24	0,24	0,22	0,001
<i>Brachyura (megalopa)</i>	0,03	0,06	0,0	0,001
<i>Amphipoda</i>	0,13	0,09	0,07	0,001
<i>Cumacea</i>	0,09	0,08	0,11	0,001
<i>Pulaemon adpersus</i>	0,09	0,01	0,01	0,001

в «Затоплении» — 0,01 экз/м³

более 5 см от поверхности их количество резко убывает (табл. 37).

Наиболее высокая численность организмов бентогипонейстона в Черном море наблюдается над глубинами до 20—30 м и, по подсчетам В. П. Закутского, достигает в слое 0—5 см 500—700 экз. с биомассой 2000—2500 мг в 1 м³ воды.

Количество организмов батипланктогипонейстона в слое 0—5 см, особенно в высокоширотных районах, также бывает значительным. Например, в северо-западной части Тихого океана и в Беринговом море в июне—сентябре 1962 г. (по сборам С. М. Чебанова) среднее количество крупных форм (*Calanus tonsus*, *C. cristatus*, *Eucalanus bungii*, Isopoda, Hyperiididae, Euphausiacea) в слое 0—5 см составило 529 экз/м³, а в подстилающем слое 5—25 см — 248 экз/м³. В отдельных случаях численность гиперидов в слое 0—5 см достигала 60 тыс. экз/м³, а в подстилающем слое 5—25 см — 10 тыс. экз/м³, численность же каланидов была соответственно 6 и 1 тыс. экз/м³.

Икра, личинки и мальки рыб

Если состав гипонейстона представить в виде звеньев пищевой цепи, то последнее звено составляют лишь сформированные личинки и мальки. Икру, предличинки и неоформившиеся личинки следует поместить в предыдущие звенья. Однако, принимая во внимание систематическую целостность группы, здесь можно допустить отступление от принятой схемы и икру рыб поместить вместе с личинками и мальками.

Как отмечалось, поиск икринок рыб с большой плавучестью явился одной из важных предпосылок зарождения нейстонологических исследований в море. Накопленные в дальнейшем материалы подтвердили, что под пленкой поверхностного натяжения при штиле и волнении до 3—4 баллов (т. е. во время наиболее интенсивного нереста пелагофильных рыб) образуются основные скопления икринок, удельный вес которых меньше плотности морской воды in situ. В этом случае вертикальное положение икринки определяется законом Архимеда. При волнении более 3—4 баллов приповерхностное скопление икринок в той или иной степени рассредотачивается, а после прекращения волнения икринки, оставшиеся живыми, снова собираются под пленкой поверхностного натяжения.

Наиболее высокой плавучестью отличаются икринки различных видов Engraulidae, Mugilidae, Pomatomidae, Carangidae, Mullidae, Callionymidae, Bothidae, Pleuronectidae, Soleidae и др. Богатые сборы таких икринок, полученные с помощью нейстонных сетей, позволили не только уточнить места, сроки и условия нереста, но и выявить неизвестные до этого особенности биологии размножения таких видов, как *Mugil cephalus* L., *Wfi. saliens* Risso, *M. auratus* Risso, *Mullas barbullis* L., *Engraulis encrasi cholus* (L.), и др. (Зайцев, 1960в; 1963а, 1963 б; 1964 б, Зелезинская, 1961, 1963; Кракатица, 1963; Виноградов, 1966; Савчук, 1966б, 1968; Zaitsev a. Polikarpov, 1967).

Наряду с икринками в слое 0—5 см наблюдается высокая плотность личинок и мальков пелагофильных видов рыб (Engraulidae, Mugilidae, Pomatomidae, Carangidae, Mullidae, Callionymidae, Soleidae и др.), а также выклюнувшихся из демерсальной икры фитофильных, литофильных (Крыжановский, 1949) и других видов рыб (Bellonidae, Exocoetidae, Alherinidae, Labridae, Blenniidae, Ammodytidae, Gobiidae, Balistidae, Syngnathidae и др.). Характерно, что если концентрация икринок у поверхности моря рассредотачивается при высоте волн более 1—2 м, то личинки и мальки остаются здесь при высоте волн даже до 3—4 м.

О вертикальном распределении некоторых массовых видов икры и личинок рыб у поверхности Черного моря (по микрогоризонтам) можно судить на основании рассчитанных автором показателей (табл. 38). Количество этих икринок и личинок в слое 0—5 см исчисляется обычно единицами и десятками экземпляров в 1 м³ воды, а в отдельных случаях достигает 200—300 экз/м³ и более.

Эпинеястона

Благодаря недавно опубликованной сводке Л. Геррин (Hering, 1961) видовой состав водомерок эпинеястона можно считать хорошо изученным. Эстонский натуралист И. Ф. Эшшольц (Escholtz, 1822) на основании собственных сборов, полученных

Вид	Микрогоризонт z и			
	5—25	25—45	45—65	65—85
<i>Platichthys flexus luscas</i> , OVA	0,36	0,44	0,06	0,22
" "	0,40	0,27	0,06	0,20
" "	0,29	0,22	0,06	0,02
" "	0,52	0,36	0,06	0,02
" "	0,23	0,10	0,06	0,35
" "	0,27	0,23	0,06	0,11
" "	0,15	0,19	0,06	0,14
" "	0,15	0,03	0,06	0,08

во время кругосветного плавания (1815—1818 гг.), описал род *Halobates* и три вида: *H. micans*, *H. sericeus* и, *H. flaviventris*. Позже в работах различных авторов стали появляться описания новых представителей рода и в конце 50-х годов нашего столетия их насчитывалось уже 40 видов (Chopard, 1959). Л. Геррин провел ревизию рода и установил наличие 38 видов. Через три года им был описан еще один вид (Herring, 1964). Полный список видов океанических водомерок рода *Halobates* (Herring, 1961, 1964) приведен ниже:

<i>H. micans</i> Esch- 1822	<i>H. mjobergi</i> Hale, 1925
<i>H. schollzi</i> , 1822	<i>H. robustus</i> Barber, 1925
<i>H. sericeus</i> Esch- 1822	<i>H. mariannarum</i> Esaki, 1937
<i>H. schollzi</i> , 1822	<i>H. hawaiiensis</i> U singer, 1938
<i>H. flaviventris</i> Esch- 1822	<i>H. katherinae</i> Herring, 1958
<i>H. schollzi</i> , 1822	<i>H. fijensis</i> Herring, 1958
<i>H. sobrinus</i> White, 1883	<i>H. eschscholtzi</i> Herring, 1961
<i>H. germanus</i> White, 1883	<i>H. salotae</i> Herring, 1961
<i>H. princeps</i> White, 1883	<i>H. kelleni</i> Herring, 1961
<i>H. proavus</i> White, 1883	<i>H. browni</i> Herring, 1961
<i>H. hayanus</i> White, 1883	<i>H. nereis</i> Herring, 1961
<i>H. splehdens</i> Witlac z J. I, 1886	<i>H. tethys</i> Herring, 1961
<i>H. whiteleggei</i> Skuse, 1891	<i>H. zephyrus</i> Herring, 1961
<i>H. regalis</i> Carpenter, 1892	<i>H. darwini</i> Herring, 1961
<i>H. alluaudi</i> Bergroth, 1893	<i>H. peronis</i> Herring, 1961
<i>H. kudrini</i> Nasanov, 1894	<i>H. calyptus</i> Herring, 1961
<i>H. sexualis</i> Distant, 1903	<i>H. bryani</i> Herring, 1961
<i>H. formidabilis</i> (Distant), 1910	<i>H. poseidon</i> Herring, 1961
<i>H. maculatus</i> Schadow, 1922	<i>H. galatea</i> Herring, 1961
<i>H. matsumurai</i> Esaki, 1924	<i>H. panope</i> Herring, 1961
<i>H. japonicus</i> Esaki, 1924	<i>H. tryane</i> Herring, 1964

Наблюдениям

не более одного экземпляра водомерки, но по А. И. Савилову (1967), в отдельных местах Тихого океана они встречаются большими стаями по несколько экземпляров на 1 м² поверхности воды.

Помимо *Halobates*, завоевавших буквально весь океан, в его тропической зоне существуют и другие насекомые, связанные с поверхностью моря. Это представитель того же сем. Gerridae — *Hermatobates* и сем. Veliidae — *Halovelia* (Herring, 1961), которые встречаются в лагунах, бухтах и на коралловых рифах. Вполне возможно, как полагает Геррин, что оба эти рода, хотя и исключительно галофильные, связаны с прибрежными станциями.

В Мангровых болотах на приливно-отливных отмелях, скастых берегах довольно распространены многие виды двукрылых IX, обнаруживаемые на морской поверхности у побережья, но их отношение к эпинеястону еще полностью не выяснено.

Наряду с насекомыми к морскому эпинеястону относится исключительно богатый и совсем неизученный мир низших организмов, населяющих устойчивые скопления пены. Помимо мтерий в одном из образцов пены, полученных в районе Черноморки в конце апреля 1967 г. при солёности воды на поверхности 5,5‰, Д. А. Нестерова обнаружила очень большое количество различных мелких Flagellata, протококковых (*Ankistroesmus*), синезеленых (*Microcystis aeruginosa*), створок диатомовых, а О. И. Морозовская — такое же обилие инфузорий отрядов *Holotricha* (*Holophrya simplex* Shewiakoff, *Paralaecium aurelia* Müller и др.) и *Heterotricha*, некоторых представителей саркодовых, вольвоцид и грибов.

В другой пробе пены от 5 мая 1967 г., собранной в том же айоне при солёности воды на поверхности 10‰, через две недели после сбора началось массовое развитие *Chlorella* sp. «цветение» которой продолжалось и в 1968 г.

В настоящее время в отделе гипонейстона занимаются изучением населения морской пены, играющего важную роль в (изни приповерхностного биотопа пелагиали.

ФИТОНЕЙСТОН

Термины «фитонейстон» и «зоонейстон» ввел еще Науманн (1917), поскольку в пресных водах и растительные и животные организмы принимают одинаковое участие в образовании нейстона. Иначе обстоит дело в море. В соленой воде нет эвглен, хламидомонад, хромулин и других массовых представителей пресноводного фитонейстона. Однако уже установлено, что многие массовые формы морского фитопланктона (из числа диатомовых, перидиниевых и синезеленых) в живом состоянии не от-

личаются высокой численностью под пленкой поверхностного натяжения воды (Нестерова, 1968, 1969). Возможно, как указывает Д. А. Нестерова, что в слое 0—2 см дают вспышку развития мелкие жгутиковые, подобно *Carteria*, но этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении. В этом отношении представляют интерес некоторые панцирные жгутиконосцы (*Diploflagellata*), выдерживающие высокую инсоляцию и способные к массовому развитию.

Так, 27 июня 1965 г. на банке Кампече, в 20 милях севернее п-ова Юкатан в Мексиканском заливе, наблюдалось массовое развитие *Gymnodinium brevis* — одной из основных причин «красных приливов» («red tide», «marea roja») в этом районе. Карминово-красные пятна, вытянутые по ветру, занимали в некоторых местах более половины видимой поверхности моря. При отборе проб выяснилось, что слой окрашенной воды занимает по вертикали всего несколько сантиметров, а снизу выступает вода обычного для морских мелководий сине-зеленого цвета.

Однако, если роль микрофитов в формировании морского нейстона еще требует выяснения, участие в этом макрофитов — твердо установлено. Имеются в виду саргассовые водоросли (*Sargassum natans* (L.), *S. fluitans* Borgensen), гипонейстонная природа которых доказана экспериментально и наблюдениями в море (см. гл. XI).

Донные саргассовые водоросли, в частности *S. filipendula* Agardh, *S. polyceratum* Montagne, *S. platycarpum* Montagne, при отделении от субстрата также всплывают к поверхности, но они обладают значительно большим удельным весом и соответственно меньшим запасом положительной плавучести. Это подтверждается содержанием минеральных веществ в талломе. Так, например, у *S. natans* зола составляет 17,02% (в расчете на сухой вес), у *S. polyceratum* — 23,15% (Diaz-Piferrer, 1958). По этому же автору, зола у *Viva fasciata* составляет 34, 48, у *Enteromorpha lingulata* — 39,5%. Следовательно, низкая минерализация слоевища наряду с хорошо развитыми воздушными пузырями определяет высокую плавучесть гипонейстонных саргассов, которые, образуя уникальное Саргассовое море, становятся доминантными формами в особом биоценозе, включающем как гипонейстонных животных, так и некоторых представителей других классов сообществ.

В остальных районах Мирового океана нет таких огромных скоплений саргассовых, но плавающие водоросли этого семейства встречаются во всей тропической и субтропической областях (Pérès, 1961) и поэтому можно говорить о большом значении Sargassaceae в жизни приповерхностного слоя пелагиали, в частности об их влиянии на эволюцию ряда гипонейстонных животных (см. гл. XIV).

Дать количественную оценку гипонейстонных саргассов можно только в отношении Саргассова моря, площадь которого а запасы водорослей определялись некоторыми авторами. По Д. А. Зенкевичу (1956), площадь Саргассова моря превышает 6,5 млн. км², а общее количество плавающих саргассов составляет 15—20 млн. т сырого веса./Ж. М. Перес (1961) указывает площадь 4,4 млн. км² и запасы водорослей — 4—11 млн. г. В расчете на единицу поверхности моря донные обоих исследователей близки и составляют 1,8—2,35 г/м² по Л. А. Зенкевичу и 0,9—2,5 г/м² по Ж. М. Перес. Это осредненные величины, а в действительности саргассы распределяются неравномерно, образуя более или менее компактные скопления, между которыми остается чистая поверхность воды. Большое влияние на распределение саргассовых оказывают ветровые течения. При сильных ветрах на синем фоне моря отчетливо выделяются охряно-желтые полосы водорослей в зонах конвергенции течений.

Наиболее плотные скопления *S. natans*, какие удалось наблюдать в ветреные дни во Флоридском проливе, составляют, по определениям автора, 1,5—2,5 кг под 1 м² поверхности моря.

ГЛАВА XIII. ЦИРКАДНЫЕ РИТМЫ НЕЙСТОНА

г.

На состав и численность нейстона большое влияние оказывают появление в слое 0—5 см и уход из него ночных компонентов приповерхностного комплекса организмов — бентогипонейстона и батипланктогипонейстона. Значение суточных, а точнее циркадных (Halberg, 1959, цит. по Ашофф, 1964), или околосоточных, ритмов таких распространенных и массовых организмов выходит за пределы нейстонологии, представляя значительный интерес с точки зрения радиоэкологии, проблемы «биологических часов» (Бюнниг, 1964), важного нового раздела биологии — биоритмологии и других областей знания.

Приведенные ниже примеры создают общую картину циркадных ритмов нейстона на мелководье и над большими глубинами.

Зона шельфа — это область бентогипонейстона, где большое число крупных беспозвоночных совершает циркадные вертикальные миграции между крайними точками — биотопами бентоса и гипонейстона.

Работами В. П. Закутского (1963—1969) в Черном и Азовском морях доказано, что циркадные ритмы бентогипонейстона продолжают в течение всего года, включая зимние месяцы. Более того, в зимние месяцы отмечается исключительно высокая подвижность и хищничество изопод, массовые случаи копу-

лявди гаммарид и другие признаки, говорящие о круглогодичной активности бентогипонейстонных ракообразных

Смена продолжительности светового дня изменяет во всем бентогипонейстонном сообществе ритмы активности организмов. В каждом слое 0-5 см

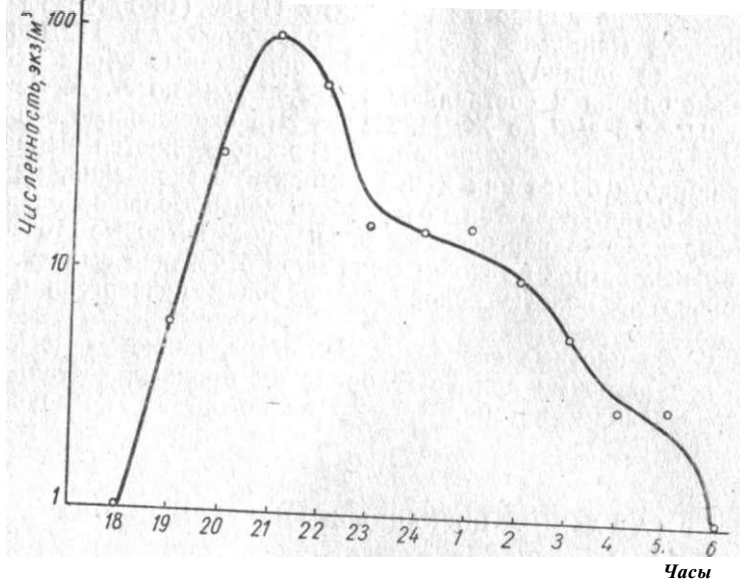


Рис. 36. Численность бентогипонейстонного вида *Gammarus locusta* в районе Черноморки в ночь с 24 на 25 февраля 1967 г. Температура воды на поверхности от $-0,8$ до $-0,1^{\circ}$ (по материалам В. П. Закутского).

в эти месяцы даже в условиях наиболее низкой температуры воды вблизи берега над глубинами 2-3 м достигает 2000 мг/м³ и более. Численность массового представителя бентогипонейстона — *Gammarus locusta* зимой

изменяется еже часно (рис. 36). В теплое время года циркадная динамика бентогипонейстона остается постоянной (рис. 37, 38).

Приведенные примеры показывают, что после захода солнца зимой и летом происходит дружный подъем донных и придонных организмов на поверхность, где они образуют отчетливый максимум в слое 0-5 см. В течение ночи в биотопе гипоней-

тона наблюдаются колебания плотности мигрантов, причины которых еще недостаточно изучены, а на рассвете все они уходят в бенталь.

Циркадные миграции организмов бентогипонейстона, приносящих в слой 0-5 см новые поколения яиц и личинок, а на своих телах — микроорганизмы и поверхностно-активные вещества и изымающие из приповерхностного биотопа пищевые

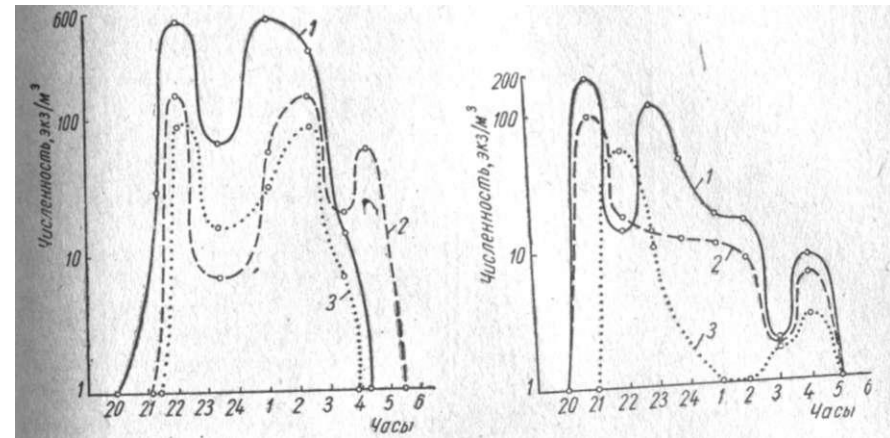


Рис. 37. Численность бентогипонейстонных изопод и мизид у поверхности Черного моря вблизи кавказского побережья в ночь с 1 на 2 августа 1965 г. Температура воды на поверхности 26° (по материалам В. П. Закутского):
№1 — слой 0-5 см, 2 — 5-25 см, 3 — 25-45 см.

Рис. 38. Численность бентогипонейстонной мизиды *Mesopropopsis aabyeni* у поверхности в Казантипском заливе Азовского моря в ночь с 10 на 11 августа 1965 г. Температура воды на поверхности 24° (по материалам В. П. Закутского). Обозначения те же, что на рис. 37.

объекты, играют важную роль в жизни нейстона и его связях с другими классами морских сообществ.

Циркадные ритмы батициклопид бентогипонейстона были изучены М. Чебановым (1963, 1965) и Зайцевым (1964 а) на примере гиперид *Parathemisto japonica* и *Calanus tonsus* в северо-западной части Тихого океана и смежных областях Берингова моря.

В южной части Берингова моря, в точке с координатами $55^{\circ} 45'$ с. ш. и $176^{\circ} 35'$ в. д. над глубиной около 3500 м (ст. 25) при высоте волн до 0,5 м, 7-8 июля 1962 г. пробы брались с помощью ПНС-2 в следующие часы: 17 час, 19 час 20 мин, 22 час 30 мин, 4 час, 2 час 10 мин, 7 час 10 мин и 10 час. Количество организмов, обнаруженное в слоях 0-5 и 5-25 см в разное время, показано на рис. 39.

Таблица 39
Время появления в слое гипонейстона и ухода в бенталь организмов бентогипонейстона в холодное время года в северо-западной части Черного моря (по материалам В. П. Закутского)

Месяц	Часы появления	Часы ухода
Декабрь	17	9
Январь	18	8
Февраль	19	7
Март	20	7

В 19 час, когда солнце только скрылось за горизонтом, в слое 0—5 см было 100, а в слое 5—25 см — 28 гиперид в 1 л. Калянус в это время был представлен несколькими экземплярами. В 9 час 30 мин численность гиперид резко возросла до 58 200 в первом ярусе и 10 200 — во втором. Количество экземпляров калянуса не превышало 10 экз/см³. В полночь (24 час)

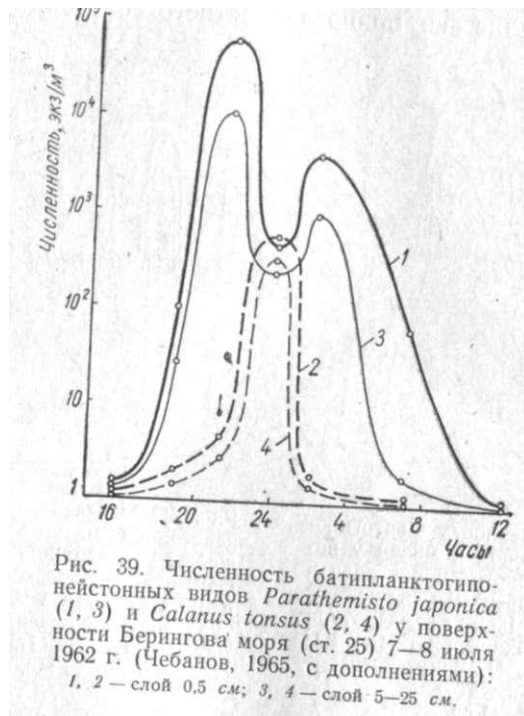


Рис. 39. Численность батипланктогипонейстонных видов *Parathemisto japonica* (1, 3) и *Calanus tonsus* (2, 4) у поверхности Берингова моря (ст. 25) 7–8 июля 1962 г. (Чебанов, 1965, с дополнениями): 1, 2 — слой 0,5 см; 3, 4 — слой 5–25 см.

количество гиперид упало до 473 и 245 экз., а количество калянуса возросло до 600 экз/м³ в первом ярусе и 380 — во втором. В 2 час 10 мин следует второй пик численности гиперид — 4001 экз. в первом ярусе и 1120 — во втором и снова 3 единицы калянуса. Наконец в 7 час гиперид было 65 экз/м³ в слое 0—5 см, один рачек — в слое 5—25 см, а калянус исчез.

Последующие уловы в дневное время показали, что эти два вида у поверхности практически не встречаются. Иногда сети приносили по несколько рачков (меньше десятка), но, по наблюдениям С. М. Чебанова (1965), в отличие от ночных они не подавали признаков жизни. Только в один из дней, когда небо заволкли тучи, а освещенность приблизилась к сумеречной, гипериды ловились в течение всего дня.

Насколько можно судить по результатам вскрытия желудков более 150 гиперид (ст. 25), их пищу составляли в основ-

вснологие, причем хорошо были различимы остатки *Calanus* /опя/ (взрослые особи и преимущественно пятая копеподитная стадия), а также других более мелких копепод. В каждом желудке находили до двух-трех десятков рачков.

У гиперид, выловленных в 22 час 30 мин, наполненные желудки составляли 80%. В 24 час их количество не превышало 25% причем степень переваренности[™] пищи была высокой. В 0 2 час наполненные желудки составляли 74%, а пища была свежепроглоченной. В 7 час 10 мин хорошо переваренные остатки каланид содержались у 50% вскрытых гиперид.

1 Таким образом, два ночных максимума численности гиперид в гипонейстоне соответствуют двум пикам кормления этих хищных амфипод. Вполне вероятно, что гипериды следуют за поднимающимся калянусом, активно пожирая его. Возможно, по этой причине взрослый калянус не скопляется в слое гипонейстона, где «хозяйничает» основная масса гиперид. Только в середине ночи, когда гипериды временно уходят с поверхности, сюда поднимается калянус, снова исчезающий во время второго максимума гиперид.

1 Этот ритмичный процесс смены гиперид и каланид у поверхности воды наблюдался в течение всего периода сбора гипонейстона — с июня по сентябрь. Происходил только сдвиг пиков во времени в связи с изменением продолжительности дня и ночи, как и в случае бентогипонейстона Черного моря.

На многочасовой ст. 11, взятой 2–3 августа 1962 г. в северо-западной части Тихого океана в точке с координатами 47° 47' с. ш. и 156° 23' в. д. над глубиной около 5500 м, картина была следующей (рис. 40). При том же соотношении организмов в первом и во втором ярусах вечерний максимум гиперид приходился на 21 час 30 мин, а утренний — на 5 час 40 мин. Возможно, в связи с расширением «окна» между двумя пиками гиперид и их меньшей абсолютной численностью в этой точке создались условия для более мощного подъема калянуса в слой 0—5 см, в то время как в начале июля, при сильно сближенных пиках численности гиперид и других количественных соотношениях хищника и жертвы, таких условий не было.

В середине августа первый максимум гиперид сдвигается в еще более раннее время, а второй — в более позднее. Например, на ст. 34 (14–15 августа) вечерний пик гиперид наблюдался в 21 час, а утренний — в 6 час.

С. М. Чебанов отмечает, что одновременно со сбором нейстона на судне проводился опытный лов лососей с помощью ставных сетей. Это позволило установить, что, питаясь утром и вечером преимущественно гиперидами (желудки кеты и горбуши были наполнены исключительно гиперидами), лососи сосредотачиваются непосредственно под поверхностью воды и обьачиваются у верхней подборы сети. При обходе сетей в су-

меречное время, указывает С. М. Чебанов, сразу же после их установки было видно, что у верхней подборы поблескивают лососи. Из этого был сделан вывод, что сети на лососей нужно ставить и выбирать в светлое время суток, а не поздно вечером, как практиковалось, и что верхняя подбора и сетное полотно должны располагаться непосредственно у поверхности воды.

Таким образом, концентрация организмов батипланктогипонейстона в приповерхностном биотопе, как и концентрация

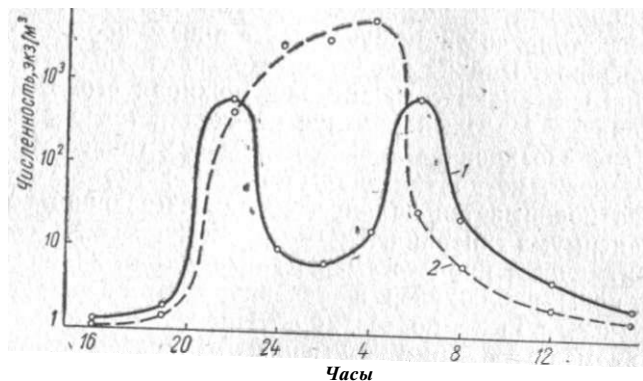


Рис. 40. Численность батипланктогипонейстонных видов *Parathemisto japonica* (1) и *Calanias tonsus* (2) в слое 0—5 см в северо-западной части Тихого океана (ст. 11) 2—3 августа 1962 г. (Чебанов, 1965).

организмов бентогипонейстона, вызывают существенные изменения не только в жизни нейстона, но и в значительной области пелагиали. Даже светящиеся анчоусы, как *Gonichthys tenuiculus* (Garm.) (Mycophidae), держащиеся дном на значительной глубине, поднимаются ночью в приповерхностный биотоп и питаются здесь нейстонными организмами Pontellidae, Janthinae, *Holobates* (Парин, 1968).

Рассмотренные примеры, а также все вышесказанное по этому поводу в предыдущих главах, во-первых, подтверждают хорошо известную истину, что многие организмы эпипелагиали совершают циркадные вертикальные миграции. Во-вторых, они показывают, что такой же образ жизни ведут многие обитатели дна, а в третьих — вносят существенные уточнения в прежние представления о верхней границе миграций и численности мигрантов. Данные нейстологии показывают, что цель подъема мигрантов — слой 0—5 см и что здесь они образуют гораздо более высокие концентрации, чем в толще воды. Из этого следует, что бентогипонейстон и батипланктогипонейстош

распространенные по всей акватории Мирового океана, играют **важную** роль в жизни нейстона. Кроме того, циркадные пульсации огромной массы организмов между поверхностью воды и **дном**, поверхностью и глубинными слоями пелагиали, составляющие одно из выражений экологических процессов (Зайцев и Поликарпов, 1967 а), являются мощным фактором круговорота веществ в галосфере и заслуживают всестороннего дальнейшего изучения.

ГЛАВА XIV. ЭКОЛОГИЯ НЕЙСТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ

Хотя сам факт существования нейстона в пресных водах доказывал принципиальную возможность развития богатой с **жизни** в области пленки поверхностного натяжения, данные биологической океанографии этого не подтверждали. Гораздо больше результатов различных экспериментов и наблюдений, свидетельствовало о непригодности или даже опасности приповерхностного биотопа пелагиали для жизни гидробионтов. Чаще всего причиной этого называли солнечный свет, реже — волнение моря, иногда — температуру и другие факторы.

Еще Р. Бертель (Bertel, 1912) писал, что число бактерий в Средиземном море в районе Монако возрастает с глубиной и (Что у поверхности они убиваются или ингибируются ярким солнечным светом, однако в течение ночи эта потеря восполняется. н1. Уэлч (Welch, 1935) подтвердил летальное действие солнечного света на бактерии, но поскольку ультрафиолетовые лучи быстро поглощаются водой, их губительный эффект очень ограничен. В это же время эксперименты у побережья Калифорнии подтвердили, что летальное действие солнечного света наблюдается на взвешенных в морской воде бактериях до глубины 20 см (ZoBell а. McEwen, 1935). Подводя итог фактическим (данным, ЗоБелл (ZoBell, 1946) пришел к выводу, что интенсивность летальной для бактерий ультрафиолетовой радиации сокращается почти наполовину после прохождения слоя морской воды толщиной всего 10 см. К. Е. ЗоБелл показал также, что летальное действие ультрафиолетовых лучей уменьшается экспоненциально уменьшению интенсивности света. Так, если данная интенсивность солнечного света достаточна для того, чтобы убить бактерию у поверхности моря за 10 сек, на глубине 40 см для этого потребуется уже 100 сек, а на глубине 70 см — 1000 сек.

К таким же выводам пришли специалисты и в отношении других групп организмов, особенно фитопланктона.

Заключение о том, что ультрафиолетовые лучи повреждают или убивают фитопланктон, в частности диатомовых (Whipple, 1927; Friedrich, 1961), согласовывалось с тем, что последние

реагируют на сильное солнечное освещение сифтофой (Moore 1958) и что у поверхности моря при ярком солнечном свете отмечается задержка фотосинтеза (Harvey, 1955). Поэтому зона максимума фотосинтеза морского фитопланктона расположена не на поверхности, а в толще воды, притом тем глубже, чем больше света проникает в воду (Steemann, 1954). Так, в Черном море максимум фотосинтетической активности микрофитов соответствует глубине 5—20 м (Сорокин, 1962), в тропической зоне океана — около 10 м (Steeman Nielsen, 1952), а в прозрачном Саргассовом море — 80 м (Clarke, 1936).

Экспериментальные исследования показали, что животные организмы, как и растения, страдают от яркого солнечного света и ультрафиолетовых лучей. При ярком освещении у *Mysis* происходит сильное расстройство дыхания (Merker, 1926), а у *Calanus jimmarchicus* почти вдвое уменьшается частота сердцебиения (Harvey, 1929) и увеличивается частота дыхания (Marshall, Nicholls and Orr, 1935). Очевидно, поэтому калянуе проявляет отрицательный фототаксис и днем находится в глубоких слоях воды, как и многие другие виды гидробионтов (Rüssel, 1925, 1928).

Ультрафиолетовая радиация очень сильно действует на животное население моря, убивая ракообразных и мальков рыб (Klugh, 1929, 1930). Например, личинки угрей погибают от коротковолновой радиации солнца за 18—24 час, а амфиподы — за 2—4 дня. Особенно губительны ультрафиолетовые лучи для глубоководных животных, которые только ночью поднимаются на поверхность моря (Klugh, 1930). Не случайно, что из числа видов зоопланктона, населяющих верхние 300 м воды в районе Бермудских островов, 75% проводят солнечные дни на глубине более 80 м, а 50% — на глубине более 100 м (Moore, 1949).

На основании опытов и наблюдений А. С. Ленинская (1954) пришла к заключению о летальном действии солнечных лучей на развивающуюся икру азовской хамсы, а Р. М. Павловская (1955) подтвердила это на черноморской хамсе.

Все это обилие фактов, большинство из которых было неопровержимо, создавало совершенно определенное мнение об условиях жизни на поверхности моря и в категорической форме высказывалось на страницах многих сводок, монографий и учебников.

Так, в «Морской экологии» Х. Мура (Moore, 1958) говорится об «актиническом повреждении» (actinic damage), которое коротковолновая радиация солнца причиняет населению приповерхностного (the extreme surface) слоя моря. Этот слой рассматривается обычно в качестве своеобразного фильтра, который ценою гибели своих обитателей защищает население остальной части пелагиали от солнца. С. Н. Скадовский отмечает, что «наиболее вредные ультрафиолетовые лучи поглоща-

ются очень сильно. Вода, содержащая органические вещества и продукты обмена водных организмов, является превосходным экраном, защищающим водное население от губительного действия ультрафиолетовых лучей» (Скадовский, 1955, с. 189—190). В книге Ж.—М. Перес (Péregès, 1963, стр. 11—12) «Жизнь пелагиали» по этому поводу говорится, что еще недавно некоторые экологи объясняли относительную бедность жизни у поверхности летальным действием ультрафиолетовых лучей. Однако измерения показали, что наиболее опасные лучи, длиной волны 210—296 мкм (особенно 250—280 мкм), после прохождения через 10-сантиметровый слой воды поглощаются на $K > 0\%$ и, следовательно, глубже 1 м влияние их равно нулю.

Таким образом, прямо или косвенно поверхность моря отождествлялась с какой-то пустыней, где жизнь буквально «выжжена» солнцем. Яркий синий цвет воды — это цвет «океанических пустынь», бедных жизнью (Березина, 1963). И то, что в этой «пустыне» был обнаружен нейстон — самый богатый комплекс организмов пелагиали, — показалось вначале парадоксом. Однако подтверждение этого факта на разных систематических уровнях в разных районах Мирового океана с привлечением данных смежных наук вынудило признать его реальностью и уже с этих позиций еще раз оценить возможности развития богатой жизни на рубеже моря и атмосферы. В процессе этой работы выяснились новые или малоизвестные факты, например, что: а) наряду с бактериями, избегающими сильного солнечного света, в море существуют и другие, которые не угнетаются им;

б) хотя яркий солнечный свет ингибирует фотосинтез, самая высокая биомасса пелагических водорослей в Мировом океане произрастает у поверхности признанного самым бедным Саргассового моря;

в) несмотря на то, что ультрафиолетовое излучение солнца поражает многих животных планктона, существует большое число видов, круглогодично обитающих под пленкой поверхностного натяжения воды.

приспособления нейстонтов к удержанию в области пленки поверхностного натяжения воды

Опасение, что положение нейстона у поверхности моря очень неустойчиво из-за волнения, обычно априорно преувеличивают. Многолетние сборы с помощью сетей ПНС показывают, что при высоте волн до 2,5 м в слое 0—5 см остаются его массовые обитатели и сохраняется высокая плотность населения по сравнению с нижележащим горизонтом.

Для количественного выражения зависимости между плотностью организмов в слое 0—5 см и высотой волн было взято

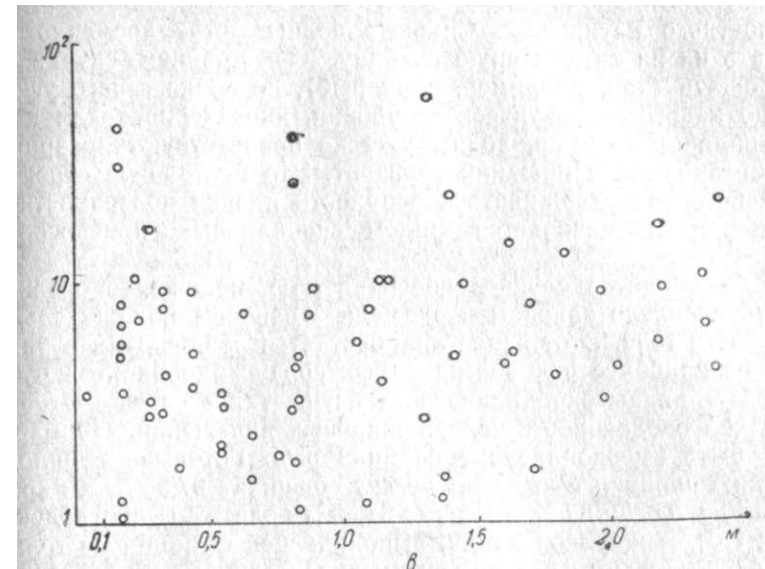
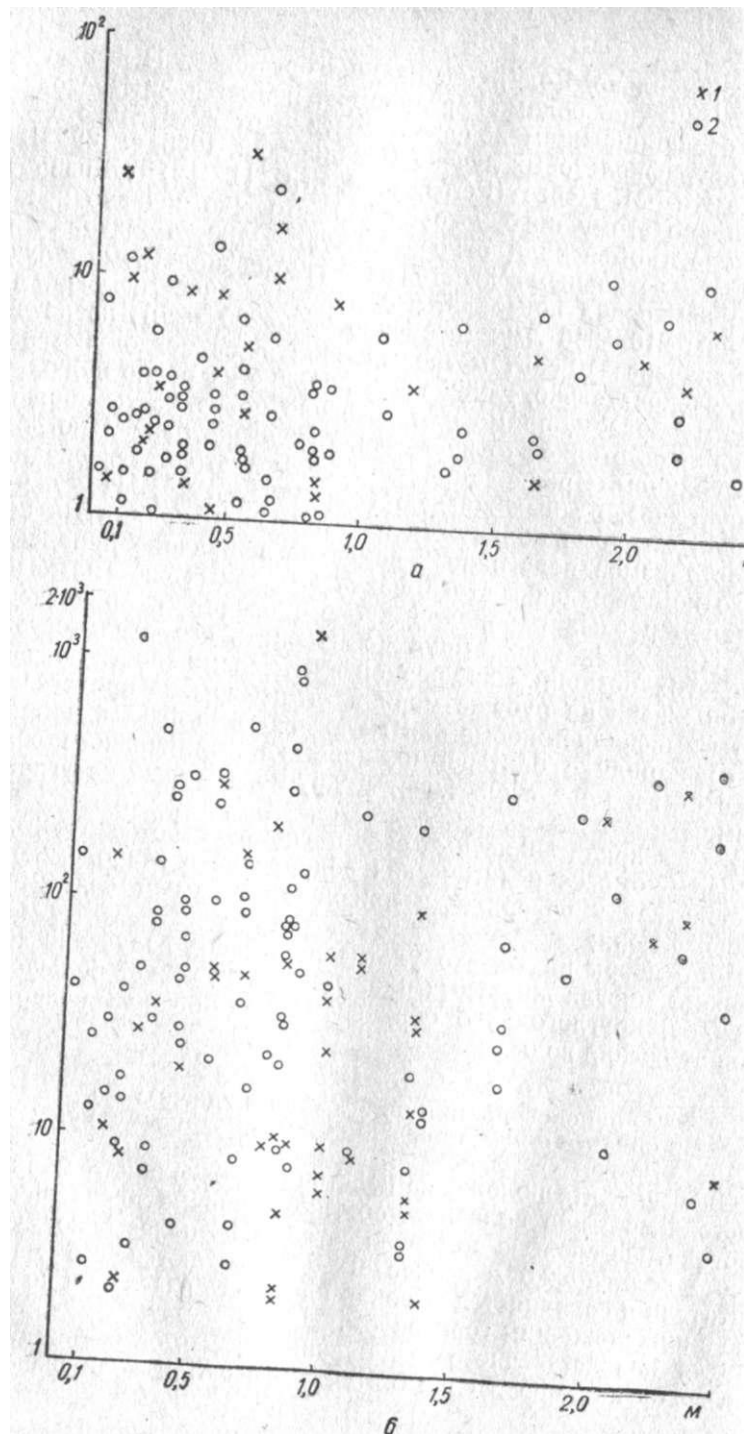


Рис. 41. Относительная численность (отношение количества особей в равных объемах воды в слоях 0—5 и 5—25 см) и высота волн (м):

а) пассивные нейстонты: 1 — икра *Eptasia* *epiceras* *leho* *lu5* *pon* *Исив*, 2 — икра *Gastropus* *mes* *Шегганез* *pon* *Исив*; б) активные нейстонты — беспозвоночные; в) активные нейстонты — личинки *E. epiceras* *сно* *Шз* *pon* *Исив*. Графики указывают на отсутствие зависимости между рассматриваемыми величинами.

(Отношение числа особей данного вида в I ярусе ПНС (слой 0—5 см) к числу особей того же вида во II ярусе ПНС (слой 5—25 см). При равномерном вертикальном распределении организмов у поверхности моря число особей в I и II ярусах в единице объема воды будет равным и их отношение составит 1. При неравномерном вертикальном распределении организмов, когда большинство из них сосредоточены в слое 0—5 см, это отношение будет > 1. Создается впечатление, что при волнении разница между плотностью организмов в I и II ярусах должна сглаживаться, а их отношение — стремиться к единице. Построенные графики этого не подтверждают (рис. 41, а, б, в).

Различные по своей подвижности представители гипонейсто- [На (от пассивных икринок хамсы до быстрых понтеллид) в Пределах волнения до 5—6 баллов не обнаруживают отчетливой тенденции к рассредоточению с выходом за пределы слоя 0—5 см. Поскольку такое состояние поверхности моря может сохраняться длительное время, а с точки зрения продолжительности жизни многих гидробионтов и отдельных фаз их развития — непрерывно, можно сделать вывод, что организмы морского нейстона находятся, как правило, в области пленки по-

верхностного натяжения. Сильные волны могут временно погружать их на ту или иную глубину, а в крайнем случае — и уничтожать (как, например, икру рыб), но после своего угасания до какого-то критического уровня, характерного для каждого вида организмов, волны уже не препятствуют возвращению организмов в прежний горизонт. Это постоянное стремление нейстонтов удерживаться в области пленки поверхностного натяжения обеспечивается рядом специальных приспособлений.

В большинстве случаев поверхностное положение организмов обусловлено законом Архимеда — запасом положительной плавучести тела. Этот запас приобретает различными путями. Один из наиболее распространенных среди гидробионтов путей приобретения высокой плавучести осуществляется за счет значительной оводненности тела и жировых включений. Примером могут быть высокоплавучие икринки рыб. Готовые к оплодотворению икринки *Scorpaena porcus* содержат 97,85%, а икринки *Mullus barbatus ponticus* — 94,69% влаги (Виноградская, 1954). Объем жировой капли, выполняющей функции не только запаса питательных веществ, но и гидростатического аппарата, у черноморских видов рыб составляет, по нашим данным (Зайцев, 1960 а), в среднем следующую часть объема (в %) всей икринки:

<i>Scophthalmus macoticus tnaoticus</i>	0,36
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	0,83
<i>Mullus barbatus ponticus</i>	1,76
<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	2,33
<i>Mugil cephalus</i>	6,10
<i>M. saliens</i>	7,00
<i>M. auratus</i>	7,05

Высокое содержание влаги и наличие жира способствуют тому, что икринки обладают малым удельным весом и большим запасом положительной плавучести. Удельный вес икринок таких рыб Черного моря, как *Engraulis encrasicolus ponticus*, *Callionymus belenus*, *Soles lascaris nasuta*, *Mugil cephalus*, *M. saliens*, *M. auratus*, *Mullus barbatus ponticus*, *Trachurus mediterraneus ponticus*, *Pomatomus saltatrix*, *Sarda sarda* и некоторых других, колеблется в пределах 1,007—1,010 в начале развития и 1,008—1,001 — перед выходом предличинки. Благодаря этому икринки перечисленных видов в воде нормальной для Черного моря плотности, составляющей на поверхности в среднем для августа (месяца минимального значения плотности воды) 1,0106—1,0109 (Леонов, 1960), в своей основной массе выталкиваются к пленке поверхностного натяжения и как бы «подвешиваются» к ней. По мере развития эмбриона удельный вес икринки увеличивается, однако в пределах, не вызывающих отрыва икринки от пленки. Этот отрыв может быть вызван толь-

ко процессами турбулентного перемешивания или вследствие значительного увеличения удельного веса (например, из-за изменения проницаемости покровов) и тогда дальнейшее развитие зародыша, если оно вообще продолжается, происходит в условиях существенно иных, чем у поверхности.

Запас плавучести икры многих видов рыб в других морских водоемах того же порядка, что и в Черном море, и это объясняет причину их концентрации в слое 0—5 см. Так, удельный вес икринок рыб, встречающихся в сборах гипонейстона Мексиканского залива, составляет 1,019—1,022, а плотность

ВОДЫ на поверхности в летние месяцы колеблется здесь в пределах 1,023—1,025.

Если икринки рыб, лишенные каких бы то ни было органов Активного передвижения, представляют собой биологическую Модель гидростата, то ночесветка *Noctiluca miliaris*, также • пареобразное тело, по диаметру близкое к икринке, обладает Ижгутиком и способна изменять свое положение гидродинамическим путем. Однако и в этом случае гидростатические приспособления не теряют своего значения: в протоплазме ночесветки имеются капельки жира, а клеточный сок содержит вещества с низким удельным весом (Denton, 1963).

Интересные приспособления к сохранению своего положения в слое 0—5 см недавно обнаружены и изучены А. К. Виноградовым (1969) у предличинок рыб. Используя подъемную силу желточного мешка и жировой капли, а также особенности внешнего строения тела, гипонейстонные предличинки удерживаются в приповерхностном биотопе гидростатическим и гидродинамическим способами.

Эффективным средством приобретения высокой плавучести являются газовые включения в теле гидробионтов. Такие приспособления широко распространены среди организмов нейстона. По данным А. К. Виноградова, почти все личинки рыб, развивающиеся в гипонейстоне, имеют плавательный пузырь. Вдаже в том случае, если во взрослом состоянии он утрачивается. Сложная система воздушных камер пронизывает диск *Porpita*, которая буквально повисает на пленке поверхностного натяжения и в растворе формалина может оставаться в том же положении в течение нескольких лет (рис. 42). Воздушные пузыри обеспечивают гипонейстонное положение саргассовых водорослей (рис. 43). Пузырьки газа имеются и в полости кишечника голожаберных моллюсков рода *Glaucus*.

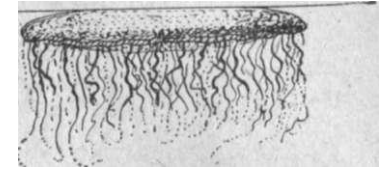
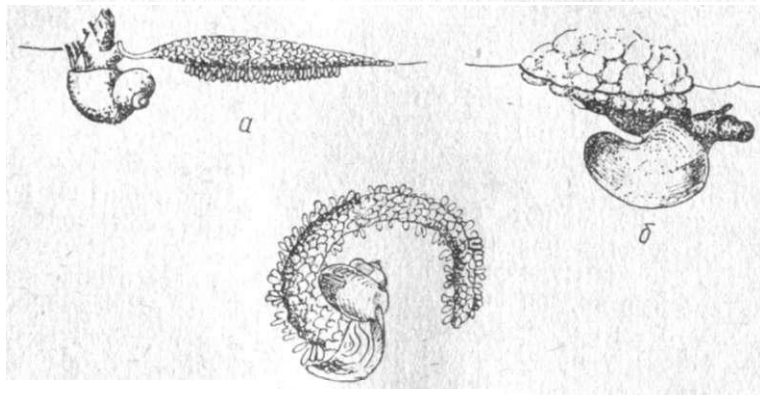


рис. 42. Положение *Porpita* sp. под пленкой поверхностного натяжения.

Р
ного в середине ноги состоящёт
н ш , унРУГУЮ оболочку



Рис. 43. Воздушные пузыри, поддерживающие слоевище *Sargassum natans* в гипонейстонном положении.



а - вытянутая, б - спиральная, в - спиральная, г - спиральная, д - спиральная, е - спиральная, ж - спиральная, з - спиральная, и - спиральная, к - спиральная, л - спиральная, м - спиральная, н - спиральная, о - спиральная, п - спиральная, р - спиральная, с - спиральная, т - спиральная, у - спиральная, ф - спиральная, х - спиральная, ц - спиральная, ч - спиральная, ш - спиральная, щ - спиральная, ы - спиральная, э - спиральная, ю - спиральная, я - спиральная

«-спиральная (вид с Ц ^ j v ^ ^ f ^ ^ ^ v i d , 1965b),

моллюски рода *Janthina* сооружают для себя специальный плотик из слизистой массы с пузырьками воздуха. Плотик сооружается со скоростью один пузырек в минуту (Denton, 1964) и может иметь вытянутую, округлую или спиральную форму (рис. 44). Другой моллюск — *Hydrobia ulvae* обеспечивает себе гипонейстонное положение, в котором он, в отличие от *Glaucus* и *Janthina*, удерживается не постоянно, а временно, с помощью плотика из слизи (рис. 45). Этот плотик служит гидробии одновременно для ловли пищи (Newell, 1962). Таким же образом прикрепляется к пленке другой вид гидробии — *H. totteni* (*H. minuta*) (Davis, 1966).

Некоторые нейстонты во взрослом состоянии или отдельные стадии их развития используют в качестве поплавок посторонние предметы, плавающие на поверхности моря, а также других животных и растения с большим запасом плавучести. Например, *Halobates* прикрепляют свои яйца к всевозможному плавнику. Различные исследователи обнаруживали их на кусочках дерева и перьях птиц, водорослях и угле, скелетных пластинках пневматофоров порпит и парусников, раковинах кальмаров и *Spirula*, комочках мазута и даже на хвостовых перьях живой



Рис. 45. Положение *Hydrobia ulvae* под пленкой поверхностного натяжения (С. Е. Newell a. R. С. Newell, 1966).

Крочки *Anous STOLiaus* (Herring, 1961; David, 1965b; Савилов, 1967). В 1952 г., вскоре после сильного извержения вулкана вблизи Сан-Бенедикто (о-ва Ревилья—Хихе-Щр, Тихий океан) экспедиция Скриппсовского Института нашла десятки плавающих кусков пемзы с яйцами *H. sobrinus* (Herring, 1961). При отсутствии плавника самки океанических водомонок прикрепляют яйца к своему брюшку (Chopard, 1959; Савилов, 1967).

Яйца *Glaucus*, согласно одним авторам, откладываются непосредственно в воду (David, 1965b), согласно другим — на опорные пластинки парусника, которого моллюск перед этим съедает (Tregouboff et Rose, 1957; Бошко, Монченко, 1960). Различным плавником как поплавком временно пользуются гипонейстонные крабики, равноногие раки, некоторые личинки десятиногих, а сидячие то в взрослом состоянии формы, как *Lepas fascicularis*, *L. ansifera*, *L. pectinata*, *Spirorbis*, *Membranipora*, *Diplosoma* и другие, обитают на нем постоянно. Имеются сведения, что морские утки, обитающие на плавнике, могут сооружать себе плотики из пузырьков газа (David, 1965b).

Для пресноводных нейстонтов очень характерна несмачиваемость покровов, благодаря чему эти организмы могут использовать энергию поверхностного натяжения воды. Этот способ удержания в нейстоне более эффективен в небольших водоемах со спокойной поверхностью, и поэтому такие формы, повисающие на пленке пресноводного гипонейстона, как, например, дышащие атмосферным воздухом личинки кровососущих комаров, не могут существовать в открытых частях озер и водохранилищ, где волнение в состоянии оторвать их от поверхности. Однако у морских нейстонтов также встречаются несмачиваемые покровы, но у них этот признак существует как вспомогательный -к высокой плавучести тела. Так, высокоплавучие икринки кефалей имеют несмачиваемую оболочку (Зайцев, 1964 а), благо-

даря чему они крепко удерживаются пленкой поверхностного натяжения (рис. 46). Это свойство сохраняется и у фиксированных формалином икринок. Несмачиваемых оболочек у пелагических икринок других морских рыб пока не описано.

Как показали визуальные наблюдения (Зайцев, 1964 а), несмачиваемые шипы личинок зоэа десятиногих раков служат для

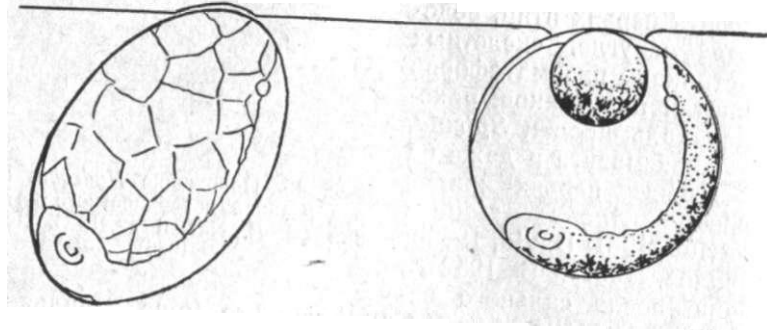


Рис. 46. Положение гипонейстной икры рыб у поверхности

— хамса (смачиваемая оболочке - кефаль (несмачиваемая оболочка))

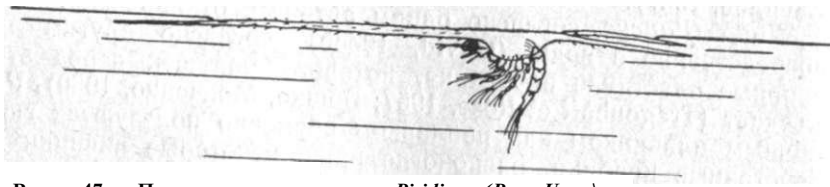


Рис. 47. Положение метазоэа *Pisidia* (*PorceUana*) пленкой поверхностного натяжения

прикрепления животного к поверхностной пленке воды (рис. 47).

Океанические водомерки, как и их пресноводные родичи, бегают по поверхности моря благодаря наличию несмачиваемых волосков на лапках. Такие же волоски покрывают тело *Haloba* (ез, что позволяет им уносить под воду во время ныряния запас воздуха для дыхания и одновременно облегчать возвращение в эпинеustonное положение.

Интересные приспособления были обнаружены у гипонейстных мальков кефалей (Зайцев, 1964 а). Спинка мальков длиной до 15—20 мм в области плавников не смачивается и здесь во время движения рыбок образуется воздушный мешок (рис. 48). В тихую погоду стайки мальков лобана, остроноса и сингиля видны сверху, как скопления серебристых пузырьков воздуха на синем фоне моря. Эти приспособления облегчают

миграции мальков из центральных районов Черного моря, где они выклеваются из икры в прибрежные мелководья на нагул. Кроме того, эти пузырьки выполняют и защитную функцию. Пузырьки воздуха несут на своих спинках также мальки кефали *Mugil vaigiensis* в Тихом океане и мальки *Atherina* в районе Панамского канала (Randall a. Randall, 1960). Возмож-



Рис. 48. Положение воздушного пузыря на спинной стороне тела гипонейстного малька кефали (Зайцев, 1964а).

но, что это окажется общим признаком мальков всех кефалеобразных.

Еще один путь, ведущий в нейстон, связан с доставкой яйценосными самками в приповерхностный слой своих яиц и личинок. Так, пелагическая креветка *Lucifer*, несущая развивающиеся яйца, к моменту выхода из них личинок поднимается (на поверхность и науплиусы выклеваются в слое гипонейстона, где они в дальнейшем развиваются (Woodmansee, 1966).

Самки *Sagitta setosa*, как показали круглосуточные наблюдения в районе Вильфранш (Средиземное море), откладывают свои плавающие яйца перед рассветом, находясь в гипонейстоне (Dallot, 1967).

Хотя механизмы плавучести морских нейстонтов изучены еще недостаточно, приведенные примеры показывают, что в природе существует много действенных способов завоевания организмами поверхности раздела море — атмосфера. Животные и растения в процессе эволюции овладели ими и стали компонентами гипонейстона или эпинеustonна, заселив как раз ту область пелагиали, где основную опасность для жизни прежде усматривали в солнечной радиации. Каково их отношение к этому важнейшему экологическому фактору?

приспособления нейстонтов к солнечной радиации

Большое число организмов, круглосуточно пребывающих в составе морского нейстона, свидетельствует о том, что актиническая радиация и другие опасности, связанные с интенсивным солнечным излучением, не препятствуют, в принципе, мощному развитию жизни на рубеже моря и атмосферы. Гораздо труднее на данном уровне изученности нейстона объяснить пути и

механизмы этой адаптации, но некоторые стороны этого вопроса уже освещены. В частности, это относится к ихтионейстону.

По данным А. С. Лещинской (1954), в поддержку которых высказывается и Р. М. Павловская (1955), действие интенсивной солнечной радиации на икринки азовского и черноморского подвидов хамсы летально. Этот вывод, по существу, утверждает, что эволюция хамсы как пелагофильного вида шла биологически нецелесообразным путем. Обеспечив своей икре высокую плавучесть, выталкивающую ее на поверхность в самую освещенную область пелагиали, вид фактически ускоряет свою гибель. Поскольку столь серьезных «просчетов» естественный отбор обычно не допускает, а хамса, вопреки плавучести икры, относится к числу наиболее процветающих видов рыб Понто-Азова (р-н интенсивного промысла), потребовалось еще раз проверить опыт А. С. Лещинской. Для этой цели с помощью специального прибора, исключающего перегрев воды в сосуде экспонированном на солнце (см. гл. VIII), была проведена серия экспериментов (Зайцев, 1959 б, 1964 а). В результате было установлено, что высокоплавучие икринки черноморских рыб (хамсы, барабули, ставриды и морского языка) одинаково успешно развиваются под прямыми лучами солнца и в темноте (табл. 40). Одновременно к такому же заключению в отношении икры ставриды пришел Е. А. Пора с сотрудниками (Pora et al., 1959), а Н. И. Ревина (1961) подтвердила это же на примере крупной ставриды.

Таблица 40
Выклев нормальных предличинок черноморских рыб (в %)
из икры, развивавшейся под прямым воздействием солнечных лучей и в тени (Зайцев, 1959б)

Условия развития	Хамса	Барабуля	Ставрида	Морской язык
На свету	64—100	69—93	71—96	82—100
В тени	67—100	59—96	70—94	82—98

Из сказанного следует, что икра, развивающаяся в гипонейстонном положении, эврифотна. Такое свойство совершенно необходимо для гипонейстонного объекта, не совершающего вертикальных миграций. В течение своего развития икра испытывает на себе как периодические (суточные), так и непериодические (зависящие от облачности) колебания интенсивности солнечной радиации. Хотя, как это показано Т. В. Дехник (1959, 1961), существует четкая циркадная ритмика процесса нереста, отдельные этапы эмбриогенеза, особенно поздние, в связи с изменениями температуры воды и скорости развития могут протекать в разное время суток. В этих условиях только

эврифотность эмбриона, его толерантность к изменению интенсивности солнечной радиации может обеспечить нормальное развитие под пленкой поверхностного натяжения.

Для выяснения отношения эмбрионов хамсы к коротковолновой радиации икринки облучались в эксперименте в течение 3—5 час пучком ультрафиолетовых лучей мощностью 365 ммк. При этом видимых изменений в ходе развития зародыша и проценте выклюнувшихся предличинок не обнаружено. Вероятно, повышенный отход икры в освещенных сосудах (из опытов А. С. Лещинской) объясняется перегревом воды и сопутствующими ему явлениями (изменением газового режима, рН и т. д.), в то время как в затененных сосудах эти процессы протекают в более умеренной форме. Что касается обнаружения Р. М. Павловской (1955) в пробах с глубины 5 м несколько меньшего количества мертвых икринок хамсы, чем в поверхностных пробах (на основании этого сделан вывод о губительном действии солнца), нужно иметь в виду, что сборы икорной сетью на ходу судна, приводящие к механическому повреждению улова, не дают объективных критериев для суждения о соотношении живых и мертвых икринок в природе.

Очевидно, приспособленность эмбриона к солнечной радиации имеет различные физико-химические и физиологические основания. Так, широко распространенные в живой природе средства защиты от солнца — пигментные образования — показывают (на примере ихтионейстона) большую вариабильность. Например, икринки хамсы совершенно лишены пигмента, и в этом заключается один из путей защиты от излучения солнца. Как и любое стекловидно-прозрачное тело, икринки хамсы пропускают Солнечные лучи с минимальным поглощением. Очень лабое развитие пигментации характерно для гипонейстонных икринок *aenolabgus gurezlgz*. По мнению Ч. Бредер (Bredler, 1962), слабая пигментация или апигментация характерны для сей икры, развивающейся в верхних слоях моря, что обеспечивает свободное прохождение солнечных лучей через структуры эмбриона. Это утверждение не следует абсолютизировать» ак как в гипонейстоне встречаются и интенсивно пигментированные икринки, например у кефалей. В этом случае пигмент, очевидно, в состоянии экранировать солнечный свет.

Представляет интерес высказывание И. Сикама (ЭНсата, 1961) о том, что жировая капля, всегда находящаяся в самой верхней точке взвешенной в воде икринки, помимо гидростатической и трофической функций выполняет роль собирающей линзы, которая фокусирует падающие лучи солнца. Интенсивность пучка лучей, направленных в сторону эмбриона, по мнению И. Сикама, регулируют пигментные клетки, расположенные под жировой каплей и образующие своего рода диафрагму, возможно, это справедливо, поскольку замечено, что подка-

пельная сеть меланофоров особенно развита у икринок с крупными жировыми каплями, в частности у кефалей.

По мнению Т. С. Расса (1937), пигментные клетки защищают нервную систему эмбрионов и личинок рыб от чрезмерного освещения и потому они наблюдаются у видов, развивающихся у поверхности моря, и отсутствуют у глубинных. Действительно, в составе ихтионейстона встречается больше пигментированных форм, чем в ихтиопланктоне той же воды. Однако существуют и обратные примеры, как уже упоминавшиеся икринки хамсы и губана, с одной стороны, и икринки пикши и шпрота, с другой, которые, хотя и развиваются в летнее время глубоко в толще воды, пигментированы более интенсивно, чем первые два вида. Установлено также, что часть промежуточного и среднего мозга (эпифиз и *tori longitudinales*) у личинок и взрослых особей хамсы вовсе не прикрыты пигментом (Вшшкова, 1965). Все это свидетельствует о том, что среди ихтионейстона нет единого пути приспособления к световому режиму биотопа, но разные формы адаптации привели к единому результату — способности нормально развиваться в слое 0—5 см.

Беспозвоночные, обитающие в слое 0—5 см круглые сутки, в эксперименте ведут себя как ярко выраженные фотофилы. Например, если *Calañas finmarchicus* проявляет положительную реакцию на солнечный свет при температуре воды не выше 10—13°, то *Centropages hamatus* сохраняет это свойство при температуре 25° и более (Rüssel, 1928), причем передвигается в сторону источника света со средней скоростью 82 м/час (Welsh, 1933). Замечено, что самки ряда ракообразных проявляют более выраженную тенденцию к приповерхностному слою, чем самцы.

Экспериментально установлено, что такие массовые обитатели слоя 0—5 см Черного моря, как личинки полихет, пластинчатожабрных и брюхоногих моллюсков, науплии усонюгих и веслоногих раков, копепоидные стадии *Acartia clausi*, *Oithona minuta*, *Centropages ponticus*, *Anomalocera patersoni*, взрослые особи *A. patersoni*, *Ponteila mediterranea*, *C. ponticus*, *O. minuta*, *O. similis*, *A. clausi* (?) *Podon*, *Evadne*, *Idothea stephenseni* и другие, при температуре воды до 28° резко положительно реагируют на свет и не отдают видимого предпочтения лучам какой-то определенной части спектра, включая ультрафиолетовые лучи 365 мкм (Зайцев, 1962 б). В отдельных случаях опыты длились до двух недель и за это время беспозвоночные неоднократно подвергались в течение часа и дольше солнечному облучению. Взрослые особи *A. patersoni*, *C. ponticus*, *O. minuta*, *I. stephenseni* каждый раз проявляли положительную реакцию и не обнаруживали видимых изменений в поведении. Личинки вели себя по-другому. Так, личинки полихеты *Microspio tecznicowianus* длиной 1—1,5 мм очень активно устремлялись

к источнику видимых ультрафиолетовых лучей. Когда же через несколько дней (в многодневном опыте) они достигали длины порядка 2 мм , их отношение к свету резко менялось. Личинки оседали на дно и, избегая освещения, сосредотачивались в затененных участках сосуда. По-видимому, в период перехода личинок к донному образу жизни биологическая целесообразность фотофобии имеет свое объяснение.

Не давая исчерпывающих ответов на многие вопросы, касающиеся фотопреферендума нейстонтов, эти опыты подтверждают приспособленность круглосуточных обитателей слоя 0—5 см к оптическому режиму биотопа. Несомненно, что и здесь важная роль принадлежит пигментным образованиям. Так, у зоэа *Carcinus maenas* существует хорошо выраженная суточная ритмика состояния хроматофоров, которые регулируют поступление солнечных лучей в организм (Pautsch, 1961).

Характерно также, что в гипонейстоне встречается гораздо больше пигментированных беспозвоночных, чем в толще воды: сем. Pontellidae и Sapphirinidae, *Idothea stephenseni*, *Portunus portunus*, моллюски *Glaucus* и *Janthina* и другие — все это интенсивно пигментированные животные и можно допустить, что помимо криптического значения богатая пигментация связана с защитой от солнечной радиации. П. Дж. Геррин (Herring, 1965, 1967) допускает, что синий пигмент нейстонных рачков тропических вод защищает их от солнечной радиации. Возможно, что эта точка зрения подкрепляется тем, что именно интенсивно окрашенные формы гипонейстона не совершают циркадных вертикальных миграций, а слабо пигментированные, такие как мизиды, калянус и другие, появляются в слое 0—5 см только в темное время суток.

Выяснение путей приспособления морского бактерионейстона к солнечной радиации представляет особый интерес, и эта задача будущего. На данном этапе можно констатировать только то, что бактерии смогли дать наиболее мощную вспышку развития как раз в единственной части пелагиали — где присутствует «бактерицидная» радиация солнца. Это лишнее говорит об исключительной пластичности микроорганизмов ВД об условности границ действия всевозможных витацидных факторов. Обращает на себя внимание отмеченная А. В. Цыбань (1967а) интенсивная пигментация колоний бактерионейстона.

Отношение пелагических водорослей к солнечной радиации, характерной для слоя 0—5 см, в большинстве случаев, по-видимому, отрицательное. Хорошо приспособились к этим условиям только гипонейстонные макрофиты — саргассы. Что касается микрофитов, многое еще предстоит выяснить. Отмечавшееся ранее обилие диатомовых и синезеленых водорослей в слое 0—5 см (Зайцев, 1960 в; 1962, 1968) оказалось скоплением пре-

имущественно мертвых и отмирающих клеток (Нестерова 1968).

Отдельные виды микрофитов по-разному относятся к суммарной солнечной радиации. Так, если для диатомовой *Bid. dulphia mobiliensis* оптимум фотосинтеза соответствует освещенности 1000 лк, то для зеленой жгутиковой *Carteria* — это 3200 лк (Schreiebr, 1927). А. Линдквист (Lindquist, 1965) указывает, что зеленые микрофиты способны фотосинтезировать при максимальной освещенности 5000—7000 лк, диатомовые — при 10 000—20 000 лк, а динофлагелляты — при 25 000—30 000 лк.

Г. Хасле (Hasle, 1950), проводившая круглосуточные наблюдения в Осло-фьорде, установила, что динофлагелляты *Gonyaulax polyedra* и *Prorocentrum micans* днем поднимаются к поверхности воды, а ночью погружаются на глубину. Способность динофлагеллят активно передвигаться на солнечный свет отмечается и другими авторами (Pomeroу et al., 1956; Moore, 1958). Характерно, что именно эти микрофиты, в частности *Gonyaulax polyedra*, *Prorocentrum micans*, *Gumnodinium brevis*, и другие причастны к явлению «красных приливов», затрагивающих самые верхние слои пелагиали. Поэтому, хотя и установлено, что большинство массовых видов фитопланктона не находит в слое 0—5 см благоприятных условий для интенсивного развития, трудно не допускать того, что в море наряду с гипонейстонными макрофитами могут оказаться гипонейстонные микрофиты из числа, например, таких светлюбивых видов, какие встречаются среди панцирных жгутиконосцев.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ НЕЙСТОНТОВ К ДРУГИМ АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

В тесной связи с солнечной радиацией находится температура воды. Тепловые лучи солнечного спектра (инфракрасные) поглощаются в верхних сантиметрах, а дальние (инфракрасные) — в верхних миллиметрах водной толщи. Однако в результате конвективного перемешивания тепло, полученное от солнца, распределяется до значительных глубин пелагиали. Вследствие этого температурный режим слоя 0—5 см в целом не отличается от температурного режима нижележащего слоя в такой степени, как оптический. То же касается и солености воды (см. гл. I). Поэтому приспособления нейстонтов к термohалинным условиям своего биотопа в обычных случаях, вероятно, не отличаются особой специфичностью. Они могут проявляться в экстремальных случаях, когда поверхностный слой воды временно оказывается более прогретым, чем толща, или когда происходит образование пагона, но по этому поводу еще нет достоверных данных. Как показывают материалы отдела

гипонейстона и наблюдение А. Борисенко (1937), сделанное им в Одесском заливе 7 февраля 1937 г., в составе пагона из северо-западной части Черного моря не удалось обнаружить массовых представителей нейстона, которые к этому времени года завершают гипонейстонную фазу своего жизненного цикла либо остаются на зимовке в южных районах моря.

Более специфичный фактор, к которому нейстонты должны были искать пути приспособления, — это волнение. Колебательные движения частиц воды затрагивают мощную толщу и волнение как физическое явление нельзя назвать особенностью слоя 0—5 см. Однако по своим биологическим последствиям оно является специфическим условием, с которым сталкивается население приповерхностного микрогоризонта. Наиболее простой способ избежать волнения — удаление от поверхности моря — для нейстонтов сопряжен с резкой сменой окружающей среды. Если судить, например, по освещенности, то погружение какого-либо планктона с глубины 1 м на глубину 10 м связано с менее резкой сменой режима, чем погружение на глубину всего 1 м. Кроме того, в составе нейстона насчитывается значительно больше неподвижных (яйца) или малоподвижных (бактерии, простейшие, личинки) форм, чем в планктоне, и для них уход в глубину вообще невозможен или затруднен. Выше было показано, что даже относительно подвижные нейстонты не покидают своего биотопа. Поэтому приспособление к волнению составляет одно из обязательных условий существования ней-Ибгона в море. Насколько можно судить по имеющимся данным, Существует несколько путей адаптации нейстонтов к этому фактору.

Наиболее резистентные формы, такие как мальки рыб или крупные беспозвоночные, видны на поверхности моря при значительном волнении и, судя по всему, переносят его без больших потерь. Бактерионейстон в таких случаях частично рассредотачивается, но благодаря быстрому темпу деления клеток восстанавливается через несколько часов после прекращения [,'критического волнения (Цыбань, 1967 а).

Наибольшие опасения вызывает икра рыб, как очень непрочный и пассивно парящий компонент гипонейстона, для которого губительно волнение уже в 4 балла (Зайцев, 1958 б, 1959 а). Одно из эффективных приспособлений к защите икры к волнению заключается в том, что в штормовую погоду такие рыбы, как хамса, не нерестятся либо откладывают икру в защищенных от ветра местах (Водяницкий, 1930; Смирнов, 1948). Другим действенным приспособлением является сокращение сроков эмбриогенеза у видов с икрой, развивающейся преимущественно в гипонейстоне. Если продолжительность эмбриональной фазы у демерсальной икры черноморских бычков, атерин, саргана и других рыб длится до нескольких недель, у пела-

гической икры шпрота и мерланга, развивающейся в толщ^а воды в течение 4—8 суток, то у скопляющейся под пленкой поверхностного натяжения икры хамсы, кефалей, ставриды, барабули и других она длится 30—40 час, а при температуре воды 23—25° даже меньше. Благодаря таким темпам развития гипонейстонные икринки успевают завершить эмбриогенез с наименьшим риском подвергнуться критическому волнению. Кроме того, избежать волнения способствует откладывание икры в ночное время (Малытский, 1940; Дехник, 1959, 1961), когда поверхность воды, как правило, более спокойна, чем днем, а также приуроченность нерестового периода большинства видов к летнему сезону, когда число штормовых дней в году минимальное.

Таким образом, можно считать, что снижение потерь гипонейстонной икры от волнения достигается ускоренным темпом эмбриогенеза и особенностями суточной и сезонной динамики нереста соответствующих пелагофильных видов рыб.

С волнением и ветром связана также опасность выноса на берег. Как будет показано дальше, нейстон развивается, главным образом, на определенном расстоянии от берега. Для рыб с гипонейстонной Икрой характерны выраженные в той или иной степени катадромные нерестовые миграции в пределах моря, в результате которых основная масса икры откладывается вне прибрежной полосы, где существует реальная опасность выноса на сушу. Например, кефали, икра, личинки и ранние мальки которых ведут гипонейстонный образ жизни в течение нескольких месяцев, уходят на нерест на расстояние 40—50 миль и более от берега.

Одну из основных особенностей приповерхностного биотопа пелагиали составляет обилие в нем неживого органического вещества (см. гл. 11). Этот фактор относится к числу наиболее существенных экологических предпосылок возникновения нейстона в море и приспособлением к нему нужно рассматривать обилие редуцентов в составе приповерхностного комплекса организмов. Бактерионейстон, состоящий преимущественно из гетеротрофно питающихся микроорганизмов, представляет основной способ утилизации косного органического вещества в процессе формирования приповерхностной биологической структуры моря. Роль продуцентов оказалась при этом значительно более скромной, чем в нижележащей толще моря. Впрочем, выше отмечалось, что в этом вопросе не все еще выяснено. Динофлагелляты, отличающиеся светлостью и бурными вспышками развития на самой поверхности моря, оказались весьма чувствительными и к органическим удобрениям. Так, после внесения азотистых и фосфорных удобрений в шотландскую бухту Лок Крейглин в 1942 и 1943 г. уже через один — три дня наблюдалась мощная вспышка развития динофлагел-

лат (до 8 млн. кл/л), тогда как диатомовые не реагировали на удобрения, а увеличение их численности (до 7 тыс. кл/л) не было коррелятивно связано с внесением удобрений (АйБег!, 1965; \Vimpenny, 1966). Возможно, что и вспышки «красных приливов», вызываемых этими водорослями, также находятся в связи с колебаниями интенсивности поступления неживого органического вещества в приповерхностный биотоп моря.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ НЕЙСТОНОВ К БИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

В главе IV говорилось, в частности, о том, что своеобразие Ииотической среды и особенно двойной пресс хищников (ВОД-ПЫХ и воздушных) оказывает соответствующее влияние на Иглиение приповерхностного биотопа пелагиали. Действительно, [рассматривая морской нейстон в таком аспекте, в этом легко *] убедиться.

Большинство нейстонтов — жертва более крупных животных из других биотопов моря и наземной среды, что наложило заметный отпечаток на их внешний вид и поведение. В качестве Иишитного приспособления в природе широко распространена Вркровительственная окраска. Различают маскирующую, или риптическую, окраску (криптизм и мимезия) и предупреждающую, или апосематическую, частным случаем которой служит гмимикрия (Наумов, 1963; Ковалев и Ошанин, 1966).

Криптизм — покровительственная окраска под общий фон {окружающей среды, когда животное «сливается» с фоном своего привычного места обитания. Мимезия — подражание отдельным элементам фона, безразличным для хищника, например Ирухим веточкам, листьям и т. д. Животные, хотя и выделяются кна общем фоне, но своей маскировкой под несъедобный предмет вводят хищника в заблуждение. Мимикрия — также подражанием элементам фона, но уже намеренно избегаемым хищниками из-за их ядовитости или опасности другого рода.

Все эти формы приспособительных окрасок не гарантируют (..абсолютной безопасности жертвы. Движения могут выдать даже идеальное камуфлированное животное. Поэтому маскирующая окраска сочетается обычно с усиливающим ее эффектом поведением (Наумов, 1963).

У компонентов морского нейстопа встречаются различные И виды маскировки и поведения, направленные на защиту как от И водных врагов, так и от воздушных.

Криптизм. Цвет фона, на котором нейстонты хорошо заметны животным из другого биотопа, зависит от положения данного животного. Для гидробионтов — это серебристо-белый отблеск водного «потолка», а для аэробиионтов — различных оттенков синева морской поверхности. В соответствии с отпм в

процессе эволюции создавалась критическая окраска нейстонтов, защита от водных и воздушных врагов. Значительное распространение получила полная, или высокая, прозрачность тела, позволяющая животному «слиться» с фоном любого цвета, причем не только на поверхности моря, но и в толще воды. Почти прозрачными, при длине тела 30—35 мм, остаются личинки анчоуса, а при длине 20—25 мм — личинки морских собачек, морского дракона, личинки рпуноэота *РаИ/гигив*, личинки аНта *Б^та^ройа*, молодые крабики *Масгор^риэ (РогЫниь) nobШиз*, многие мегалопы и другие личинки десятиногих раков.* Редко расположенные и тонко ветвящиеся хроматофоры не снижают прозрачности этих массовых представителей гипонейстона. Только пигментный слой глаза (т.арег.ит) во всех случаях интенсивно пигментированный, демаскирует таких «невидимок».

На спокойной поверхности моря можно наблюдать, например, такую картину. В верхнем слое 3—5 мм воды мчится пара черных точек, за ней — вторая пара таких же точек или покрупнее. Оба бегущих предмета оставляют за собой отчетливые водяные «усы», свидетельствующие о их размерах, но самих животных не видно. С помощью сачка выясняется, что личинка хамсы длиной около 30 мм гналась за личинкой собачки длиной 15 мм. Интересно, что даже преследуемая хищником жертва не покидает приповерхностного слоя. Эта черта — приверженность своему биотопу при любых обстоятельствах — характерна для организмов гипонейстона.

Прозрачны в целом также икринки рыб, при наблюдении через смотровое стекло маски они трудно различимы в воде. Впрочем, это только для глаза человека. О том, что рыбы их все же находят, говорит факт обнаружения большого числа абсолютно прозрачных икринок хамсы в желудках гипонейстонных мальков барабули, выловленных в открытых водах моря. Например, в желудке каждого из 24 мальков барабули, пойманных в августе 1962 г. на одной из станций, расположенной в центре Черного моря, наряду с другой пищей найдено 16—249 икринок хамсы. При плотности икры хамсы (в слое 0—5 см) на этой станции 243 экз/м³ и, принимая во внимание то, что мальки барабули не покидают этого слоя, можно сделать вывод, что каждая рыбка «очистила» от икры хамсы до 20 м² приповерхностного микрогоризонта моря. Этот факт лишь подчеркивает общебиологическое положение о том, что различные защитные устройства не гарантируют полной безопасности, хотя и, бесспорно, снижают поражаемость вида хищниками (Наумов, 1963).

Другую, более распространенную разновидность криптизма представляют организмы, окрашенные в синие тона. Химический состав синего пигмента нейстонтов еще окончательно не

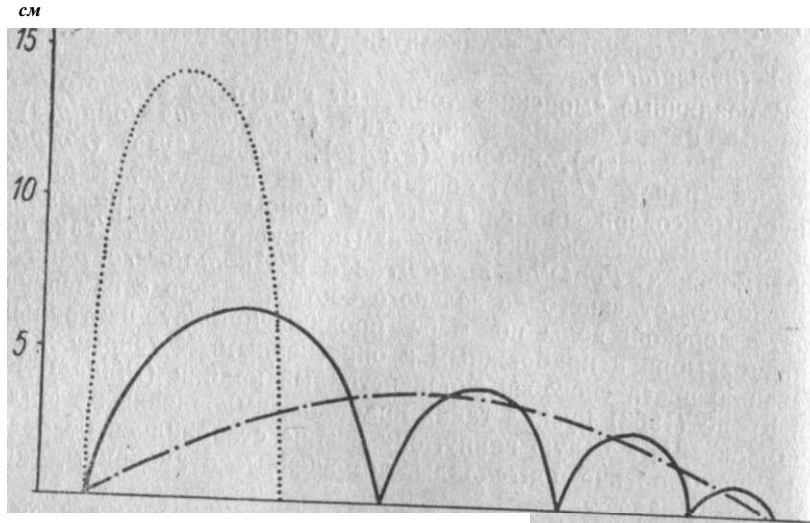
выяснен. Одни авторы называют его цианокристаллином, отмечая, что под воздействием некоторых фиксаторов он переходит в красный пигмент — крустацеорубин (Бродский, 1950). Например, понтеллиды, помещенные в раствор спирта, немедленно краснеют. П. Дж. Геррин (1965) говорит о хромопротеиновом комплексе каротиноида с белком, обнаруживающем широкую полосу абсорбции с максимумом около 640 мкм (у *Pontella ferra*), а Д. Фокс и Г. Кроузье (Fox, Crozier, 1967) — о хромопротеиде, содержащем астаксантин (у ракообразных *Velella* и *Lepas fascicularis*).

В различные «морские» тона — от синего до зеленого — окрашены виды Pontellidae, креветки (*Parapeneus longipes*) и *Wetapenopsis* sp.), крабик (*Planes*), гидромедуза (*Porpita*), усоногий рачок (*Lepas*), обитающий на плавнике, и др. Эти животные совершенно сливаются с фоном благодаря их способности к физиологическому изменению окраски. Так, цвет черноморских *Pontella mediterranea* и *Anomalocera patersoni* изменяется от синего до зеленого соответственно с изменением цвета морской воды по мере продвижения от центральных районов моря к прибрежным и опресненным. К такому же изменению цвета способен гипонейстонный крабик (*Planes*). Когда Крепе (1963) пускал таких крабиков, выловленных в Индийском океане, в белую ванну, они вскоре становились беловатыми. Черноморские понтеллиды, помещенные в аквариум, также быстро бледнеют.

От врагов глубинных обитатели приповерхностного слоя пелагиали защищены различными способами. У усоногих, прикрепленных к плавнику, по-видимому, имеется немного водных врагов и они довольно отчетливо выделяются на фоне серебристого «потолка». К тому же они выглядят, как продолжение субстрата, к которому прикреплены саргассовые водоросли, плавник или плейстонные сифонофоры. Порпита надежно защищена снизу пучком дактилозоидов. Несколько иначе обстоит дело у понтеллид. Они не связаны с каким-либо субстратом, не имеют снизу органов со стрекательными клетками и отчетливо выделяются темными силуэтами на серебристом «потолке» пелагиали. Этот недостаток, с точки зрения маскировки, компенсируется способностью понтеллид совершать прыжки из воды, за что их давно уже прозвали «летающими» копеподами (fleigenden Copepoden, Steuer, 1910). Визуальные наблюдения, проведенные на уровне воды, показали, что прыжки черноморских понтеллид достигают высоты 15 и длины 15—20 см и могут быть как одиночными, так и многократными (рис. 49). Рачки прыгают без видимой причины, но их прыжки резко учащаются, когда из глубины приближается какой-то предмет, например рука наблюдателя. Как защитная реакция прыжки понтеллид аналогичны полету летучих рыб, но осуществляются по дру-

тому физическому принципу. Их результат — уход **ОТ ВОДНЫ** врагов — должен, по-видимому, в какой-то степени нейтрализовать демаскирующий эффект хорошо заметной из подводного положения пигментации.

Возможно, что у понтеллид имеется еще одно защитное приспособление. На дорсальной стороне второго — четвертого сегментов головогруды у многих видов этого семейства имеется



серебристое пятно, напоминающее гуаниновую пигментацию рыб. По аналогии с другими организмами можно предположить, что его назначение — скрадывание противотени, но в этом случае нужно допустить, что понтеллиды держатся у пленки поверхностного натяжения спиной вниз. Зафиксировать такое положение рачков в природе пока не удалось.

При выработке защитной окраски организмы гипонейстона широко использовали «принцип противотени» (Котт, 1950), согласно которому сторона тела, обращенная к солнцу, должна быть более интенсивно пигментированной, чем противоположная. В результате объемность животного как бы исчезает и это облегчает его маскировку. Скрадывание противотени у нейстонтов достигается синей пигментацией стороны тела, обращенной вверх, и серебристой — нижней, причем, первая не обязательно должна быть спинной стороной тела. У гипонейстонных моллюсков *Glaucus* и *Janthina*, которые «висят» на пленке поверхностного натяжения, брюшная сторона синяя, а спинная —

«серебристая» (Mertens, 1962). Такая же пигментация у сомиков *Synodonis batensoda* (R ü p r e l l) (Суворов, 1948) и *S. schal* (Bloch e. Sneider) (Никольский, 1954), плавающих у поверхности воды брюхом вверх. Гораздо чаще, однако, в темный цвет пигментирована дорсальная сторона тела, а в серебристый — вентральная. Такая пигментация характерна для личинок и Цйальков *Mugilidae* (при длине тела от 4—5 мм), личинок и мальков *Gaidropsariis mediterraneus*, *Mutins barbatus* и других видов рыб. Характерно, что взрослые особи морского налима и Иварабули, ведущие придонный образ жизни, имеют пигментацию, соответствующую дну, а их молодь окрашена в тон,适应ные условиям жизни в гипонейстоне. Молодые налимы встречаются в приповерхностном биотопе Черного моря с длиной тела 50—54 мм (Виноградов, 1931; Виноградова, 1950), а Иварабули — до 60 мм.

Помимо окраски эти рыбки обладают и другими криптическими свойствами. Так, мальки кефалей способны рефлекторно менять цвет. Во время волнения в центре Черного моря летом осенью можно встретить мальков сингиля и остроноса с серебристыми спинками. Эти непривычные для глаза, светлые со всех сторон рыбки успешно маскируются под хлопья пены, плавающие на поверхности моря, и прячутся под ними при виде закнессенного сачка. Вообще замечено, что гипонейстонные мальки* рыб очень быстро реагируют на появление какого-либо предмета сверху. Может быть, существует определенная связь между Р«окном» в пигментном покрове головы мальков многих рыб и Щ находящимися в этом «окне» *tori longitudinales*. Эти части среднего мозга, будучи непосредственно связанными со зрительными нервами и с *válvula cerebelli*, служат центрами для таких зрительных восприятий, которые должны вызвать быстрый рефлекс (Суворов, 1948).

Выловленные и помещенные в сосуд с забортной водой мальки кефалей через 5—7 мин приобретают обычную зеленоватую или синеватую окраску спинки (Зайцев, 1961а, 1964а). Согласно Х. Котт (1950), способность к быстрым изменениям окраски характерна для многих тропических рыб. Например, у Бермудских островов таким свойством обладают около 28 видов рыб. Изменение окраски вызывается причинами эмоционального характера (гнев, страх, нападение врага), но чаще связано с подражанием фону.

Еще одно защитное свойство мальков, имеющих окраску, «скрадывающую противотень», связано с формой поперечного сечения их тела. Так, если взрослые особи барабули имеют форму поперечного сечения, близкую к равнобедренной трапеции (Алеев, 1963), гипонейстонные амальки сплюснены с боков и имеют более или менее выраженный брюшной киль (Кракатица, 1963). Криптическое значение такого строения тела, как объяс-

няет Ю. Г. Алеев (1960), сводится к ликвидации демаскирующей тени под туловищем рыбы. Этот признак весьма полезен для обитателей освещенной области пелагиали, и, вероятно, поэтому молодёжь барабули и морского налима в гипонейстонный период жизни, в отличие от взрослых особей, имеет сплющенное латерально и заостренное книзу тело. Это не столь выраженный брюшной киль, как у тюльки или чехони, но любая приостренность нижнего края тела, считает Ю. Г. Алеев, выполняет криптическую функцию.

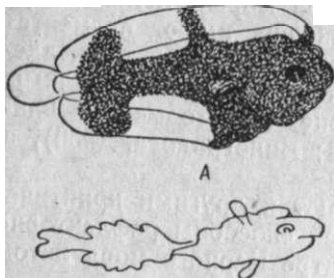


Рис. 50. Расчленяющая окраска личинки *Solea lascaris nasuta* (A) и внешние очертания той же личинки в случае опасности (B) (Зайцев, 1964а)

Эту точку зрения подтверждает явление мимезии (см. дальше) у тех гипонейстонных рыб, тело которых не сплющено с боков, и, следовательно, оставляет в воде демаскирующую тень.

Еще один вид криптизма составляет так называемая расчленяющая окраска, когда чередование интенсивно пигментированных и апигментированных участков на-

рушает представление о контурах тела и затрудняет опознавание животного. Расчленяющая окраска характерна для личинок морского языка (*bolea nasuta lascarte* (рис. 50), которые, будучи хорошо

заметными на поверхности моря, представляются неживыми объектами, совершенно теряясь среди плавника. Это также переход к мимезии. Кроме изменения окраски личинки *Solea* прибегают к защитным формам поведения. Если к личинке прикоснуться, она мгновенно застывает в неестественной позе (рис. 50) и начинает погружаться. Ни одна пелагическая рыба не трогает таких оцепеневших личинок. Однажды удалось наблюдать такой случай. Личинку *Solea* преследовала колюшка, которая в Черном море встречается даже в халистатических областях (Ильин, 1933). Как только хищник коснулся добычи, она мгновенно застыла. Это возымело нужный эффект: колюшка отвернулась и удалилась, а оцепеневшая личинка пошла ко дну. Однако стоило ей приблизиться на расстояние 5—7 см от дна (наблюдения проводились вблизи берега на глубине около 2,5 м), как вдруг откуда-то появился мелкий бычок *Pomatoschistus* и ухватил добычу. Жертва встрепенулась, вырвалась из рта бычка и устремилась в слой гипонейстона, где продолжила прерванный образ жизни. Очевидно, отношение к подобным «мертвецам» у пелагических и донных хищников разное.

Много примеров более совершенной, чем у *Solea*, расчленяющей окраски можно встретить среди гипонейстонных мальков рыб в тропических морях.

Криптизм, хотя и не исключает полностью опасности со стороны хищников-нейстофагов, безусловно, уменьшает интенсивность выедания. Однако защитную роль криптической окраски не следует преувеличивать. Специалист-нейстонолог видит сейчас даже невооруженным глазом на поверхности моря многое из того, чего не заметили до него специалисты-планктонологи и дело здесь не в остроте зрения, а в знании того, где, что и как нужно искать. Но зрение пернатых хищников-нейстофагов намного острее, чем у человека, и опыта в отыскании и ловле нейстона у них значительно больше, чем у нейстонолога. Кроме того, птицы и млекопитающие-нейстофаги на охоте пользуются не одним лишь зрением.

Мимезия. Более совершенную форму маскировки, чем криптизм, представляет мимезия, или уподобление потенциальной жертвы безразличным для хищника предметам из данного биотопа. Хотя выбор таких предметов у нейстонтов более ограничен, чем у обитателей дна, мимезия широко распространена в мире нейстона. Объектами подражания служат самые обычные несъедобные элементы приповерхностного биотопа: пузырьки воздуха, хлопья пены, всевозможный плавник и плавающие водоросли.

В этой главе уже говорилось о том, что мальки кефалей пользуются дополнительным гидростатическим приспособлением в виде пузырька воздуха, который образуется над несмачиваемым участком спины, и что этот признак выполняет также защитные функции. Сверху малек кефали виден только как пузырек воздуха, а его блестящее основание — иризирующая спинка малька, подобно рефлектору лампы, отвлекает хищника от ассоциаций, связанных с добычей. Кстати, оценивая эффективность мимезии как защитного приспособления от птиц, можно (с известными поправками) пользоваться нашими зрительными ощущениями, поскольку зрение человека близко к зрению птиц.

Мальки *Mugil vaigiensis* у о-ва Таити в Тихом океане также подражают пузырькам воздуха, но мимезия у них еще более совершенна, чем у черноморских кефалей. В случае опасности мальки *M. vaigiensis* изгибают заднюю часть тела и застывают в неподвижности. В результате первоначально продолговатый пузырек воздуха округляется, приближаясь к своему естественному прототипу (Randall a. Randall, 1960).

Мортенсен (Mortensen, 1917, цит. по Randall a. Randall, 1960) наблюдал в районе Панамского канала мальков *Atherina* sp., также имитирующих внешний вид пузырьков воздуха или капелек воды, бегущих по поверхностной пленке моря. Пузырькам воздуха подражают и другие рыбы.

С борта НИС «Миклухо-Маклай» вблизи Босфора в октябре 1960 г. была замечена стайка из 25—30 серебристых мальков длиной тела около 20 мм, поймать и определить которых не уда-

лось. Вспугнутая брошенным в воду предметом стайка застыла словно по команде — каждый малек в вертикальном положении головой вверх и в таком виде была отнесена от судна течением. Сверху стайка напоминала рой пузырьков воздуха. Мальки барабули при виде опасности сверху (занесенный сачок) также оцепеневают, причем, изогнув тело дугой, напоминают птичье перо. Как видно, одни и те же мальки используют для защиты криптизм и мимезию.

Если некоторые мальки рыб имитируют пузырьки воздуха, а их стайки — скопления пузырьков, то *Porpila umbella* подражает комочкам пены. В отличие от синих порпит из Индийского океана, приведенных на цветных фотографиях Дэвид (19566), атлантические порпиты, собранные в прикубинских водах, сверху серебристо-белого цвета с синей каймой по окружности. Просвечивающиеся воздушные камеры усиливают сходство с комочком пены. Очень хорошо имитируют комочки пены белые плотки *Janthina*.

Другой объект массового подражания нейстонтов — мелкий плавник аллохтонного происхождения: обломки дерева, коры, семена, кусочки пемзы, шлака и прочие предметы, безразличные для хищников. Все эти долгоплавающие инородные тела покрываются налетом бактерий и водорослей и приобретают бурый, коричневый, зеленоватый тона. Многие организмы гипонейстона своим внешним видом имитируют плавник, за что их иногда называют «фауной плавника» (Беседнов, 1960; Парин, 1968). Нужно иметь в виду, однако, что они встречаются и вне скоплений плавника, особенно формы, происходящие из свободно плавающих яиц, но в отдельных районах моря, где плавник обычно сосредотачивается (например, в зонах конвергенции течений), под влиянием тех же факторов сосредотачиваются и нейстонты, причем не только маскирующиеся под плавник, но и остальные виды.

Мальки широко распространенного вида барракуды *Sphyraena barracuda* (Walbaum) длиной 18—22 мм, наблюдавшиеся в Тихом океане (О-ва Общества), Атлантическом (Багамские о-ва) и в других местах, окраской и формой тела подражают обломкам прямой ветки, прутикам (Randall a. Randall, 1960). Эти «прутики» дрейфуют в вертикальном положении или под углом около 45° к поверхности, причем голова рыбки касается пленки поверхностного натяжения.

Большое сходство с тонкими веточками обнаруживают темно-коричневые личинки *Strongylura* sp. у Гавайских о-вов (Randall a. Randall, 1960).

Среди беспозвоночных нейстонтов плавнику подражают *Idothea stephenseni*. Их тело темно-коричневого цвета, часто с синеватым металлическим отливом, напоминает плавник, покрытый обрастаниями или пленкой нефти. Идотеи часто садятся на ку-

сочки плавника и благодаря сплюсненному в дорсо-вентральном направлении телу целиком сливаются с имитируемым предметом (Зайцев, 1963в). Впрочем, несмотря на отличную маскировку, этот вид в Черном море успешно поедается дельфинами. Клейненберг (1936, 1937, 1940) находил *I. stephenseni* (син. *algirica*) у *Delphinus delphis ponticus* и *Phocaena relicta* и сообщает о случаях, когда желудки дельфинов наполнены исключительно идотеей. Может быть, здесь сказывается высокая психика дельфинов, о которой так много говорят в последнее время, позволяющая им без цедильного устройства наполнять свои желудки сравнительно некрупным и подвижным компонентом нейстона. Несколько смущает в данном случае отсутствие избирательности у дельфинов, на что обращает внимание С. Е. Клейненберг, часто находивший в их желудках посторонние предметы — пароходный шлак, кусочки дерева, птичьи перья и даже бумажный кулек с косточками черешни. Перечень этих Илавающих предметов служит, между тем, Веским аргументом в пользу того, что дель-



рис 5. Гипонейстонная „30п<wa, застылая при виде опасности (Зайцев, 1964а).

фины интенсивно питаются в слое гипонейстона и относятся, следовательно, к активным нейстофагам. Наряду с идотеей в желудках черноморских дельфинов С. Е. Клейненберг встречал в большом количестве эвгипонейстонный вид морской иглы (*Syngnathus schmidti*).

Если против хищников, вроде дельфинов, защитные приспособления *I. stephenseni*, возможно, мало эффективны, в отношении других животных они оказываются более действенными и этот вид не значится в списках массовых объектов питания черноморских рыб. Некоторые повадки идотей также имеют защитную направленность. Если рачка в море преследует какое-то животное (или, например, рука наблюдателя), он, часто еще до прикосновения, оцепеневает с неестественно выгнутым телом и растопыренными конечностями (рис. 51) и начинает погружаться в воду. Тонущему рачку приходится попадать иногда в плотные стаи рыб, например атерины, но они не трогают этих «колючек». Однажды вспугнутая в слое гипонейстона изопода *Eurydice* sp. (как правило, они появляются в приповерхностном биотопе в темное время суток) пошла ко дну, свернувшись в клубочек: первая же атерина проглотила ее.

Большое сходство с плавником проявляют сравнительно крупные веслоногие рачки сем. Sapphirinidae, окрашенные сверху в темно-коричневые тона с металлическим отливом. Снизу тело этих рачков беловатого оттенка. Оно сплющено в дорсо-вентральном направлении и имеет листовидную форму. Возможно, листовидная форма тела также относится к числу присно-

соблений, адекватных ламинарному слою гипонейстона. Такое же тело и у прозрачных личинок-листотелок *Pullosoma*.

В качестве объектов подражания нейстонты широко используют также плавник автохтонного происхождения и, прежде всего, обрывки донных водорослей и водных цветковых растений. Известно, что многие бентические макрофиты имеют в своем слоевище или в листьях различные воздухоносные полости, поддерживающие эти прикрепленные растения в воде своей плавучестью. Однако в случае отрыва растений от субстрата под влиянием волнения или других причин они всплывают на поверхность в слой гипонейстона, где продолжают еще длительное время вегетировать. Способность к вегетации водорослей, оторвавшихся от дна, рассматривается в качестве одного из способов распространения макрофитов (Возжинская, 1964). Части донных растений довольно обычны на поверхности моря в области шельфа, а также и на значительном расстоянии от берегов. Например, листья *Zostera* образуют иногда огромные скопления в галистатических областях Черного моря. В западной части Тихого океана на поверхности воды обнаружено 75 видов донных водорослей. Особенно многочисленны были различные саргассовые и фукусовые.

Будучи безразличными предметами для хищников и представляя некоторое укрытие, плавающие донные растения стали объектами подражания многих нейстонных животных. Характерно, что этого нельзя сказать ни об одном из представителей планктона, поскольку в толще воды плавающие макрофиты не задерживаются. Они могут быть или только в прикрепленном состоянии на дне, где встречается много рыб и беспозвоночных, имитирующих своей внешностью макрофиты, или в неприкрепленном — в слое гипонейстона, где обитает многочисленная группа животных, обладающих внешним сходством с растениями.

Тело черноморских личинок и мальков *Callionymus belenus* длиной 4—6 мм покрыто густой сетью темно-коричневых меланофоров, придающих им большое, сходство с обрывками бурой саргассовой водоросли *Cystoseira barbata* (рис. 52).

Еще большее сходство с цистозирой имеют личинки саргана (*Belone belone euxini*) длиной 10—15 мм. Их продолговатое тело густо покрыто коричневыми и бурыми меланофорами. Кроме того, на теле равномерно распределены светлые пятна, образованные скоплением гуаноцитов, которые создают впечатление чередующихся расширений (воздухоносные пузыри) и сужений на веточках этой водоросли. Подражание настолько совершенно, что отличить личинки саргана от фрагментов цистозеры крайне трудно не только в море, но и в небольшом сосуде, куда помещали свежий улов нейстонной сети (рис. 52). Подрастая, мальки саргана утрачивают коричневую пигментацию и становятся серебристыми с зеленоватой спинкой. Не покидая слоя гипоней-

стона, они сохраняют свойство маскироваться под плавающие обрывки донных растений. Теперь объектом их подражания становятся листья зостеры: вначале *Zostera nana*, а затем *Z. marina* (Зайцев, 1963в). С борта судна в центральных водах Черного моря приходилось наблюдать, как молодь саргана длиной до Ю—15 см неизменно держится вблизи листьев зостеры. Рыбка становится строго параллельно листу и, прекратив движения или повторяя легкие колыхания листа на морской поверхности,

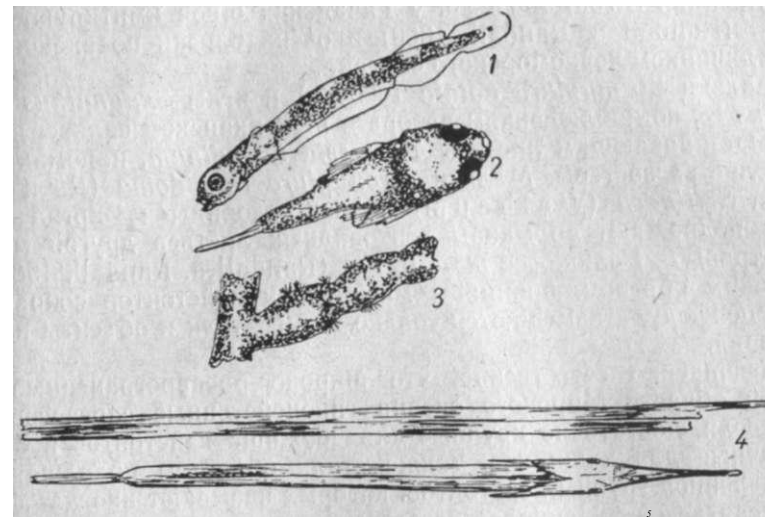


Рис. 52. Примеры мимезии среди нейстонтов:
1 — личинка *Belone belone euxini*, 2 — личинка *Callionymus belenus*, 3 — фрагмент, таллома *Cystoseira barbata*, 4 — фрагмент листа *Zostera marina*, 5 — малек *Belone belone euxini* (Зайцев, 1963в).

сама походит на лист зостеры (рис. 52). Пробыв некоторое время в этом положении, малек делает стремительный бросок к соседнему листу и пристраивается параллельно к нему. В желудках таких мальков встречается по 100—200 взрослых понтеллид, много личинок рыб, десятиногих раков и других нейстонтов, а также наземных насекомых с морской поверхности. Вероятно, мимезия молодых сарганов не только оберегает их от крупных хищников, но одновременно облегчает охоту на подвижных и прыгающих понтеллид, мальков рыб и других организмов гипонейстона, которые, питаясь обрастаниями листьев зостеры, неосторожно приближаются к «листу» (саргану).

Выше говорилось о том, что рыбы, лишённые брюшного киля или суженного к низу тела, оставляют с брюшной стороны демаскирующую тень. Таковы, в частности, мальки саргана с их округлой формой поперечного сечения тела. По-видимому, подражание неподвижному листу зостеры, оставляющему под собой

такую же тень, в какой-то степени нейтрализует этот недостаток (с точки зрения маскировки) во внешнем строении рыбы. Подобно малькам саргана, листьям зостеры подражает строением тела, пигментацией и повадками пелагическая игла (*Syngnathus schmidti*), распространенная преимущественно в открытых водах Черного и Азовского морей. Характерно, что в других районах Мирового океана представители сем. *Belonidae* и *Syngnathidae* маскируются аналогичным образом. Темно-коричневые личинки *Strongylura* sp. у Гавайских о-вов имитируют веточки (Randall a. Randall, 1960) и очень близки по внешнему виду личинкам черноморского саргана.

Мальки *Strongylura notata* (Рое у) и иглы *Syngnathus palagicus* L., по наблюдениям автора в Мексиканском заливе, подражают плавающим листьям *Thalassia testudinum*, напоминающим листья зостеры. Мальки *Strongylura raphidoma* (Ranzani) и *S. timicu* (Walbaum) вблизи Флориды и Виргинских о-вов подражают обрывкам лентовидных листьев другой морской травы — *Cymodocea manatarum* (Randall a. Randall, 1960).

Таким образом, принципы маскировки нейстонтов сохраняются повсюду, а изменяются только их носители и объекты подражания.

Совершенно естественно, что широко распространенные в теплой области Мирового океана гипонейстонные саргассовые водоросли, достаточно крупные для убежища нейстонтов и безразличные для хищников, также стали объектом подражания определенной группы нейстонтов, которых называют иногда «фауной саргассов». Наиболее известные представители этой группы — рыбы *Histrio histrio* (Antennariidae) и *Cyphosus sectatrix* (Cyphosidae), крабик *Portunus portunus*, креветка *Leander tenuirostris*, изопода *Janira minuta* и другие исключительно точно подражают саргассам окраской и общими очертаниями. На теле этих рыб и ракообразных разбросаны коричневые, охряные и белые пятна, очень верно передающие внешний вид водорослей, а *Я. histrio* своими выростами и листовидными придатками не только отлично маскируется в слоевище, но и цепко держится в его разветвлениях. Если извлеченный из моря куст *Я. natans* хорошо встряхнуть, из него выпадает притаившийся там *Я. histrio*.

Как справедливо отмечает Ж.-М. Перес (1961), совершенство всех названных приспособлений свидетельствует о древности гипонейстонной фауны Саргассова моря. Он считает, что в настоящее время новые донные виды уже не мигрируют в Саргассово море, аргументируя это тем, что наиболее богатая фауна как в видовом, так и в количественном отношении встречается в центральной и восточной частях этого моря, т. е. в районах, наиболее удаленных от возможных источников проникновения бентических организмов.

I Среди гипонейстонных саргассов, плавающих в прибрежных водах, например Багамского шельфа или Мексиканского залива, наряду с перечисленными животными встречаются также многие другие виды, маскирующиеся под плавник,— мальки представителей сем. *Balistidae*, *Exocoetidae*, *Carangidae*, *Syngnathidae* и т. д.

Мимикрия. Мимикрия (in sensu stricto), т. е. подражание незащищенных организмов другим, избегаемым хищниками, не получила столь широкого распространения в нейстоне, как преобладающие виды маскировки, возможно, потому, что в приповерхностном биотопе число видов, отпугивающих хищников, очень невелико. К таким можно отнести, вероятно, лишь плейстонных сифонофор *Physulina* и *Veleva*. Хотя существуют указания, что в эти организмы поедаются морскими черепахами и заведомо уничтожаются гипонейстонными моллюсками *Glaucus*, а также щальмарами, все же большинство животных их избегают. На колониях плейстонных сифонофор, особенно на паруснике, сидят многие организмы гипонейстона, показывающие гомохромию с субстратом. Например, усонogie рачки *Lepas* даже «привстают» к паруснику и окрашены в такой же синий цвет, как *Veleva*. Однако исследования Фокс и Кроузе (Fox, Crozier, 1967) показали, что это не хроматическая адаптация к субстрату, так как наличие голубого пигмента в теле *Lepas fascicularis* не зависит от того, «растет» ли этот рачек на паруснике или на плавнике любого другого цвета. Так как химическая природа голубого пигмента *L. fascicularis* та же, что и у многих ракообразных (Fox, Crozier, 1967), ясно, что это не мимикрия, а случай криптизма, широко распространенного среди нейстонтов.

Мимикрией, по-видимому, можно назвать защитные приспособления гипонейстонных мальков *Mupus maculatus* (*Schedophilus maculatus* Gunth.), которые, по словам П. М. Дэвид (David, 1956b), питаются животными, удерживаемыми пленкой поверхностного натяжения, как форель поденками, упавшими в воду. Эти мальки прячутся среди шупалец физалий и имеют на боках тела синие вертикальные полосы, напоминающие дактилозоиды физалий (Рассе, личное сообщение, Крепе, 1963).

Широкою известность завоевала небольшая рыбка *Nomeus albus* (Meusch.) (Nomeidae), которая в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах встречается среди дактилозоидов физалий, за что получила английское название Portuguese man-of-war-fish*. Однако части колонии физалий уходят более чем на 20 м в толщу воды и за отсутствием точных сведений не ясно, является ли *N. albus* гипонейстонным видом, как, вероятно, *Schedophilus maculatus*, или относится к числу более глубоководных видов ихтиофауны эпипелагиали?

• Рыба португальского кораблика (физалий).

Примеры, приведенные в данной главе, свидетельствуют о том, что нейстонты приобрели многие признаки и свойства, адекватные экологической обстановке своего биотопа. Все указанные черты их организации и особенности поведения — положительная плавучесть тела, вспомогательные поплавки в виде плотиков или пузырьков воздуха, несмачиваемость покровов, способность развития на ярком солнечном свете и в ультрафиолетовых лучах, синяя пигментация, выпрыгивание из воды, подражание пузырькам воздуха, пене, плавнику, саргассам и т. д.— биологически целесообразны только в области пленки поверхностного натяжения. Уже на расстоянии нескольких сантиметров от нее они теряют свое приспособительное значение, так как там нужна нейтральная, а не положительная плавучесть, бесполезна несмачиваемость покровов, нет такого светового режима, как на поверхности, демаскирует яркая синяя пигментация, невозможны воздушные прыжки, нет пены и плавника — объекта подражания организмов и т. п. Поэтому из анализа примеров адаптации цейстонтов к среде и степени их совершенства логически вытекает вывод, который уже делался на основании других данных: морской нейстон представляет собой не случайный и эфемерный конгломерат организмов, не «сгущенный» планктон из толщи воды, а новое качество, эволюционно возникшую биологическую структуру, приспособленную к жизни в специфических условиях приповерхностного биотопа пелагиали.

РАДИОЭКОЛОГИЯ НЕЙСТОНА

Радиоэкология нейстона — раздел радиоэкологии водных организмов, науки, изучающей закономерности взаимодействия между гидробионтами и радиоактивной средой. Принимая во внимание особое, по сравнению с другими классами водных сообществ, положение нейстона по отношению к радиоэкологическому фактору, в этой главе, посвященной экологии, дается также краткий перечень современных представлений в данной области.

Разработка вопросов радиоэкологии нейстона начата автором несколько лет назад в содружестве с Г. Г. Поликарповым, который, формулируя основы новых океанографических дисциплин— радиоэкологии (Поликарпов, 1964; РоПкагроу, 1966) и химической экологии (Поликарпов, 1967а,в), обосновал необходимость, важность и перспективность всестороннего изучения в этих аспектах морского нейстона.

Основные положения радиоэкологии нейстона, изложенные ниже, содержатся в опубликованных в последние годы в отечественных и зарубежных изданиях работ Г. Г. Поликарпова и его сотрудников, а также в работах автора книги.

Поверхность морей и океанов представляет собой более эффективный коллектор радиоактивных аэрозолей, чем поверх-

ность суши. По данным В. П. Шведова и соавторов (цит. по Г. Г. Поликарпову, 1964), удельная плотность выпадения радиоактивных продуктов над Черным морем в 1,5—2 раза превышает такую же над побережьем. С учетом этой разницы на долю гидросферы только до 1961 г. пришлось 5,3 *Мкюри*, а на долю суши — 1,7 *Мкюри* стронция-90 (Доклад научного комитета ООН по действию атомной радиации, II, Документ ООН, А/5216, 1962).

Радиоактивные аэрозоли, попадая на поверхность воды, очевидно, создают в самом верхнем тонком слое гораздо большие активности радионуклидов, чем в нижележащей толще. Так, в пене водохранилищ в 1957 г. концентрация радиоактивных веществ доходила до $Ю^{-8}$ *кюри/л*, тогда как в воде она составляла 5- $Ю^{-12}$ *кюри/л* (Драчев и Былинкина, 1960). Даже на глубине 0,4 м активность стронция-90 в морской воде у берегов Японии в 1956 г. была в 13 и 40 раз выше, чем на глубине, — соответственно 5 и 15 ж (Шуата а. кпккаша, цит. по Г. Г. Поликарпову, 1964). Таким образом, у поверхности морей и океанов концентрация радиоактивных веществ намного превышает их концентрацию в толще пелагиали. Поэтому в общем комплексе морских радиоэкологических исследований особого внимания заслуживают обитатели приповерхностного микрогоризонта пелагиали — нейстон и, прежде всего, его главная часть — гипонейстон (Зайцев и Поликарпов, 1964, 1965; Поликарпов, 1964; РоНкагроу, 1966; Поликарпов, 1967а; Зайцев, 1967а; 2аИ-Шяеу, 1968).

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МЕЖДУ РАДИОАКТИВНОЙ СРЕДОЙ И ГИПОНЕЙСТОНОМ

а) *Накопление радиоактивных веществ.* Для характеристики способности морских гипонейстонных форм или родственных им в систематическом отношении гидробионтов в табл. 41 приведены (по материалам ряда авторов) коэффициенты накопления осколочных и наведенных нейтронами радионуклидов. Под коэффициентом накопления понимается отношение концентраций химического элемента, в частности, его радиоактивные и стабильные изотопы, в организме (на сырой вес) и в водной среде. В тех случаях, когда отсутствовали данные по радионуклидам, в таблицу вносили имеющиеся сведения о стабильных изотопах того же элемента. В условиях равновесного состояния аккумуляции (при прочих равных условиях) коэффициенты накопления радиоактивных и стабильных изотопов одинаковы. Предельные величины коэффициентов накопления большинства осколочных радионуклидов в морских организмах достигаются весьма быстро — в течение нескольких суток (Поликарпов, 1961).

Таблица 41
Коэффициенты накопления осколочных продуктов деления в морских Тип "Гибнейстонных или систематически близких видах (Зайцев и Поликарпов, 1965; Polikarpov et al. 1967)

Организм	Коэффициент накопления				
	Cs ¹³⁷	Sr ⁹⁰	у ^{90,91}	Ce ¹⁴⁴	
Одноклеточные водоросли	1-3	4-17	—	340-4500	—
Гибнейстонные макрофиты					
<i>Sargassum natans</i>	10	41	—	1040	366
<i>S. fluitans</i>	12	35	—	200	310
Простейшие	—	110*	—	—	—
Гибнейстонные ракообразные					
Pontellidae	6	8	—	51	32
Amphipoda	4	2	—	119	—
Isopoda	5	2	—	37	7
Mysidacea	11	7	—	15	7
<i>Planes minutus, megalopa</i>	5	2	—	58	4
<i>P. minutus, megalopa, панцирь</i>	1	23	—	320	320
<i>P. minutus, juv.</i>	8	10	—	43	22
Рыбы					
Гибнейстонная икра					
<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i>	9	0,8	100-223	—	12
<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	—	0,9	191-196	495	—
<i>Mullus barbatus ponticus</i>	—	0,8	83	—	—
<i>Scophthalmus maeoticus maeoticus</i>	8,8	1,6	57,1	308	—
Гибнейстонные предличинки					
<i>E. encrasicolus ponticus</i>	26,1	—	250	—	26,2
<i>T. mediterraneus ponticus</i>	—	0,8	11-92	538	—
<i>AI barbatus ponticus</i>	—	2,1	114	—	—
<i>S. maeoticus maeoticus</i>	14,1	4,3	91,4	611	—

Коэффициент накопления стабильного изотопа.

На основании материала, представленного в табл. 41, можно прийти к следующему заключению. Прежде всего, обращает на себя внимание недостаточность данных по большинству осколочных радионуклидов. Коэффициенты накопления цезия-137 в одноклеточных водорослях близки к единице. Гибнейстонные саргассы, икра и предличинки рыб, а также мышцы взрослых рыб концентрируют этот нуклид до 10 раз больше по сравнению с его содержанием в морской воде. Стронций-90 хорошо накапливается микрофитами (*Carteria* sp.), представители которых являются хорошими накопителями, а также гибнейстонными саргассами. Концентрация стабильного стронция в простейших *Acantilaria* в 100, а в их целестиновых скелетах — в 60 000 раз выше, чем в морской воде (Polikarpov, 1966). Пелагическая икра и личинки рыб индифферентны к накоплению радиостронция, однако взрослые рыбы, особенно их скелет, обладают ярко выраженной способностью концентрировать стронций-90 из мор-

ской воды. Скрытая опасность стронция-90 выявляется при рассмотрении коэффициентов накопления радиоизотопов редкоземельных элементов. Дело в том, что стронций-90 непрерывно генерирует дочерний радиоизотоп иттрий-90, характеризующийся высокими коэффициентами накопления в различных морских организмах (Поликарпов, 1960, 1961, 1964) и в том числе в гибнейстонной икре и предличинках рыб (Поликарпов и Иванов, 1961, 1962а, б; Иванов, 1965). По данным Г. Г. Поликарпова и В. И. Иванова (1962а), коэффициент накопления иттрия-90 в оболочке пелагической икринки рыб достигает 10 000.

Сотнями и тысячами единиц измеряются величины коэффициентов накопления другого представителя редкоземельных элементов — церия-144. Высоки также коэффициенты накопления рутения-106.

Мертвые гидробионты имеют более высокие коэффициенты накопления, чем живые особи (табл. 42). Это обстоятельство приобретает серьезное значение для радиоэкологии нейстонтов в связи с существованием «антидождя» неживого органического вещества, приводящего к концентрации мертвых животных и растений и их остатков в приповерхностном микрогоризонте пелагиали и в пене. А. Я. Зесенко (1967) указывает, что иттрий-91, шерий-144, цирконий-95, ниобий-95, рутений-106 находятся в шорской воде на частицах органического вещества и в коллоидной форме, что предопределяет их повышенную концентрацию в области пленки поверхностного натяжения и, в частности, в пеле.

Таблица 42
Коэффициенты накопления (на сырой вес) радионуклидов организмами гибнейстона, погибшими в процессе эксперимента (Polikarpov et al., 1967)

Физиологическое состояние	<i>Macrura, larvae</i>			<i>Planes minutus, juv.</i>
	Cs ¹³⁷	Sr ⁹⁰	Ce ¹⁴⁴	Ru ¹⁰⁶
Мертвые	3	7	36	1400

Концентрируя радиоактивные вещества, нейстонты тем самым во-первых, создают в себе инкорпорированные источники повышенных доз ионизирующих излучений, во-вторых, сами становятся исходными звеньями миграции радионуклидов как в море так и на сушу. Еще не известно значение для человека аккумуляции стронция-90 морскими рыбами (кефалью, барабу-

лей, сарганом и др.) во время гипонейстонной фазы их жизненного цикла, когда они, находясь в приповерхностном биотопе, могут накапливать соответственно большее, количество радионуклидов, чем обитатели водной толщи (Зайцев и Поликарпов 1964).

б) Действие радиоактивных веществ на пелагическую икру рыб.

Наименее радиочувствительными организмами являются бактерии и одноклеточные водоросли, а самыми радиочувствительными — позвоночные, в том числе рыбы, особенно на эмбриональных стадиях развития. Учитывая космический фон на уровне моря и мощность дозы, обеспечиваемой калием-40 в морской воде и гидробионтах, можно ожидать проявления биологического действия бета-частиц стронция-90 — иттрия-90 из раствора за счет внешнего облучения на развитие пелагической икры рыб и других радиочувствительных гидробионтов при активности 10^8 кюри/л и более. При такой концентрации будет обеспечена мощность дозы в 10 раз выше космического фона, во столько же раз выше мощности дозы излучения калия-40 в организмах и в 100 раз выше фона за счет излучения калия-40 в морской воде. Однако, если учитывать также высокие коэффициенты накопления иттрия-90, то концентрация стронция-90 — иттрия-90, способная оказать лучевое воздействие на пелагическую икру рыб, соответственно снизится. Кроме того, как это особенно подчеркивает акад. В. И. Спицын (цит. по Г. Г. Поликарпову, 1964), инкорпорированные в химических и биологических системах радионуклиды более эффективны, чем облученные той же дозой, но за счет внешних источников.

Определение и количественная оценка всех видов лучевого поражения эмбрионов и личинок рыб, а также проявления радиационного последствия в процессе перехода рыб во взрослое состояние — важнейшая задача радиоэкологии ближайшего будущего (Зайцев и Поликарпов, 1964). Проведенные в этом направлении исследования А. Я.-Зесенко, В. Н. Иванова (1966) и В. Г. Цыцугиной (1967) убедительно доказывают ее актуальность и значение.

**ОБ ОПАСНОСТИ СОКРАЩЕНИЯ ЗАПАСОВ ПРОМЫСЛОВЫХ
ВИДОВ РЫБ В РЕЗУЛЬТАТЕ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ
ПОВЕРХНОСТИ МИРОВОГО ОКЕАНА**

В общем виде последствия изменения нейстонного комплекса организмов под действием лучевого фактора могут быть двоякого рода: с одной стороны, угнетение и вырождение целого ряда рыб и других радиочувствительных нейстонтов, с другой — бурное развитие и вспышка бактерий, микрофитов и макрофитов и радиорезистентных форм беспозвоночных.

Мы еще не знаем величин предельно допустимых концентраций радионуклидов в морской воде для нормальной жизнедеятельности и воспроизводства морских организмов и, в первую очередь, рыб в природных условиях. Еще отсутствуют данные о спектре лучевого поражения рыб, т. е. о количественном соотношении между отмирающей икрой, погибающими личинками и мальками, а также выживающими до взрослого состояния рыбами (стерильными и способными к размножению), о характере и темпах радиогенетического изменения и вырождения морских рыб. Однако имеющийся материал свидетельствует о высокой радиочувствительности развивающейся икры морских рыб и о крайней близости концентраций стронция-90—иттрия-90, увеличивающих частоту появления уродливых личинок рыб и концентраций того же радионуклида в отдельных районах Тихого и Атлантического океанов (Поликарпов, 1964; РоНкагроу, 11366). Это обстоятельство заставило сделать первый шаг на пути выяснения вероятных последствий лучевого поражения ихтионейстона (Зайцев и Поликарпов, 1964).

Разумеется, необходимым условием сокращения запасов рыб, при прочих равных условиях, является наличие хронически действующего поражающего фактора, распределенного по всему морю или большим акваториям океана, т. е. практически по всей гидросфере. Этим требованиям отвечают глобальные радиоактивные загрязнения.

Закономерность сокращения запасов рыб одного и того же вида во времени под действием такого фактора на икру в слое 0—5 см, очевидно, может быть выражена в первом приближении экспоненциальной функцией (Зайцев и Поликарпов, 1964):

$$NI = N^0 e^{-0,693 \frac{t}{T}}$$

где N^0 — исходная численность рыб, NI — численность рыб через t лет, T — период сокращения запасов рыб наполовину (в

годах). Для величин $e^{-0,693 \frac{t}{T}}$ имеются таблицы И. Н. Верховской (1954). При изображении номограмм сокращения запасов рыб удобно пользоваться полулогарифмическим масштабом. Результаты расчетов T для некоторых видов рыб в зависимости от доли икры, подвергшейся лучевому поражению (5—100%), приведены в табл. 43. При этом допускается, что вся икра данного вида, находящаяся на расстоянии более 5 см от поверхности моря, остается непораженной и что процент нормальных выклюнувшихся предличинок не зависит от горизонта, на котором происходило развитие эмбриона.

Описанные закономерности возможны лишь в условиях хронического лучевого воздействия одной и той же интенсивности. Изменения в содержании радиоактивных веществ в морской

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
НЕЙСТОНА В МОРЕ

воде должны повлечь за собой и изменения доли пораженной гипонейстонной икры. Иными словами, на обычные колебания численности рыб могут накладываться колебания их запасов, определяемые изменяющимся по интенсивности радиоэкологическим фактором.

Из всего сказанного следует, что нейстон не только самый обширный по площади комплекс организмов, но и, весьма вероятно, самый чувствительный на земном шаре к действию радиоактивных загрязнений.

Таблица 43
Зависимость величин периодов сокращения рыбных запасов доли пораженной икры в Т о Т гипоней

Пораженность, %	Т, годы		
	Кефаль	Ставрида	Хамса
5	63,0	71,0	100,0
10	30,0	35,0	50,0
20	14,0	17,0	24,0
30	9,0	11,0	16,0
40	6,6	8,2	12,0
50	5,1	6,5	9,6
60	4,2	5,4	7,9
70	3,5	4,6	6,8
80	3,0	4,0	5,9
90	2,7	3,6	5,3
100	2,4	3,2	4,7

Поэтому совершенно недопустимо продолжение или возобновление испытаний ядерного оружия без риска подорвать морские и океанические запасы рыб и других организмов. Большую опасность в этом отношении представляет также удаление радиоактивных отходов в морскую среду и аварии атомных судов или самолетов, приводящие к радиоактивному загрязнению моря.

В результате стечения определенных экологических условий, благоприятствующих

развитию жизни, поверхность раздела море — атмосфера стала ареной весьма важных экологических процессов (Зайцев и Поликарпов, 1967), происходящих в га-лосфере, а нейстонная фаза — их ответственным этапом. В ядерный век в приповерхностный биотоп вторгся радиоэкологический фактор антропогенной природы, превосходящий по своему биологическому действию все естественные экологические факторы. Пространственное совпадение области важнейшего «инкубатора» моря с его высокой радиочувствительностью и области повышенной радиоактивности, а также прочные связи нейстона с другими классами сообществ гидробионтов и аэроб-ионтов свидетельствует об исключительной важности и безот-лагательности всесторонних исследований по радиоэкологии нейстона.

ГЛАВА XV. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ
И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НЕЙСТОНА В МОРЕ

Вт'

4

На основании накопленных сведений о структуре и составе нейстона, его экологии и встречаемости в этой главе рассматриваются некоторые общие черты пространственного размещения приповерхностного комплекса организмов в море. Из-за недостаточности сведений для многих районов Мирового океана в настоящее время еще трудно формулировать положения био-географии нейстона как некоторой результирующей его экологи-и, распространения, распределения и происхождения, но воз-можен анализ ряда условий среды, оказывающих существенное влияние на эту сторону жизни нейстонтов. Среди них: расстоя-ние до берега и глубина, температура и соленость воды, тече-ния, сгонно-нагонные явления и некоторые другие факторы.

РАССТОЯНИЕ ДО БЕРЕГА И ГЛУБИНА

На распределение обитателей приповерхностного биотопа пе-лагиали большое влияние оказывают ветровые течения. Для нейстонтов этот фактор связан с двумя альтернативами: выбро-сом на сушу или угоном в открытое море. Поскольку первый вариант сопряжен с летальным исходом, вполне допустимо, что «берегобоязнь» может быть одной из отличительных особен-ностей горизонтального распределения компонентов нейстона в море. Это рассматривается на следующем примере. Станции, на которых проводились сборы гипонейстона в Черном море в 1960—1963 гг., были разбиты в зависимости от расстояния до ближайшей береговой точки на шесть классов, и для каждого класса рассчитывалась средняя плотность организмов данного вида (в экз/м³) в слое 0—5 см (рис. 53). Как видно из рисунка, численность понтеллы заметно возрастает по мере удаления от берега. В данном примере не принимались во внимание те слу-чайи, когда количество этого рачка вблизи побережья сильно увеличивается в результате нагона или влияния речного стока, что будет особо рассматриваться дальше. В целом понтелла в

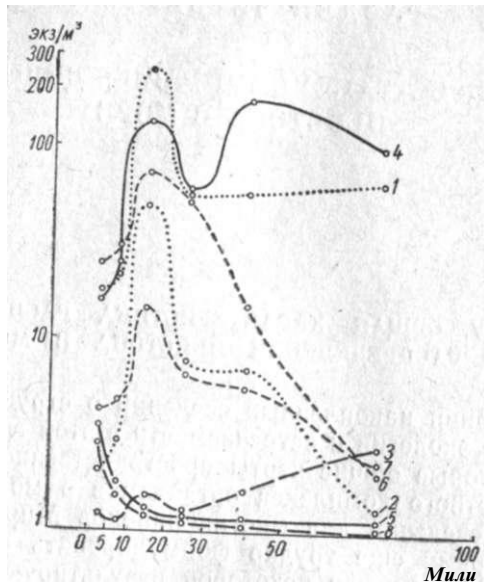


Рис 53. Количество организмов в слое 0—5 см Черного моря в зависимости от расстояния до берега (в милях) —

1 — *Amphipoda*, 2 — *Brachyura*, 3 — *Decapoda*, 4 — *zoea*, 5 — *Labidocera*, 6 — *Pontella*, 7 — *megalopa*, 8 — *Trocharas*, 9 — *Amphipoda*, 10 — *Amphipoda*, 11 — *Amphipoda*, 12 — *Amphipoda*, 13 — *Amphipoda*, 14 — *Amphipoda*, 15 — *Amphipoda*, 16 — *Amphipoda*, 17 — *Amphipoda*, 18 — *Amphipoda*, 19 — *Amphipoda*, 20 — *Amphipoda*, 21 — *Amphipoda*, 22 — *Amphipoda*, 23 — *Amphipoda*, 24 — *Amphipoda*, 25 — *Amphipoda*, 26 — *Amphipoda*, 27 — *Amphipoda*, 28 — *Amphipoda*, 29 — *Amphipoda*, 30 — *Amphipoda*, 31 — *Amphipoda*, 32 — *Amphipoda*, 33 — *Amphipoda*, 34 — *Amphipoda*, 35 — *Amphipoda*, 36 — *Amphipoda*, 37 — *Amphipoda*, 38 — *Amphipoda*, 39 — *Amphipoda*, 40 — *Amphipoda*, 41 — *Amphipoda*, 42 — *Amphipoda*, 43 — *Amphipoda*, 44 — *Amphipoda*, 45 — *Amphipoda*, 46 — *Amphipoda*, 47 — *Amphipoda*, 48 — *Amphipoda*, 49 — *Amphipoda*, 50 — *Amphipoda*, 51 — *Amphipoda*, 52 — *Amphipoda*, 53 — *Amphipoda*, 54 — *Amphipoda*, 55 — *Amphipoda*, 56 — *Amphipoda*, 57 — *Amphipoda*, 58 — *Amphipoda*, 59 — *Amphipoda*, 60 — *Amphipoda*, 61 — *Amphipoda*, 62 — *Amphipoda*, 63 — *Amphipoda*, 64 — *Amphipoda*, 65 — *Amphipoda*, 66 — *Amphipoda*, 67 — *Amphipoda*, 68 — *Amphipoda*, 69 — *Amphipoda*, 70 — *Amphipoda*, 71 — *Amphipoda*, 72 — *Amphipoda*, 73 — *Amphipoda*, 74 — *Amphipoda*, 75 — *Amphipoda*, 76 — *Amphipoda*, 77 — *Amphipoda*, 78 — *Amphipoda*, 79 — *Amphipoda*, 80 — *Amphipoda*, 81 — *Amphipoda*, 82 — *Amphipoda*, 83 — *Amphipoda*, 84 — *Amphipoda*, 85 — *Amphipoda*, 86 — *Amphipoda*, 87 — *Amphipoda*, 88 — *Amphipoda*, 89 — *Amphipoda*, 90 — *Amphipoda*, 91 — *Amphipoda*, 92 — *Amphipoda*, 93 — *Amphipoda*, 94 — *Amphipoda*, 95 — *Amphipoda*, 96 — *Amphipoda*, 97 — *Amphipoda*, 98 — *Amphipoda*, 99 — *Amphipoda*, 100 — *Amphipoda*.

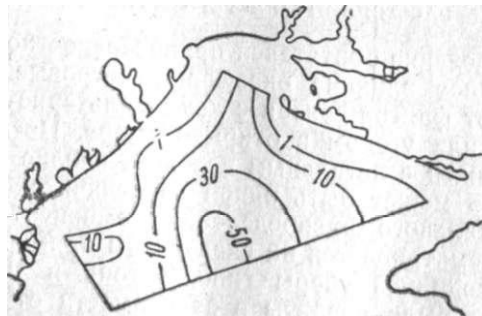


Рис. 54. Численность *Pontella mediterranea* в северо-западной части Черного моря в июле 1960 г. в зависимости от расстояния до берега и глубины. Сплошными изолиниями показано количество рачков в экз/м³ (Зайцев, 1964а)

Черном море, как и в других водоемах, ведет себя как океанический вид, численность которого в общем увеличивается в направлении от побережья в открытое море и от мелководья в глубоководные районы. Это видно, например, из карты распределения понтеллы в северо-западной части Черного моря в июле 1960 г. (рис. 54). Аналогично ведет себя *Anomalocera рШегзот*.

Третий представитель черноморских понтеллид — *Б. БгунезсенБ* отличается в этом отношении от двух предыдущих (рис. 53). Во-первых, обращает на себя внимание низкая абсолютная численность вида: лабидоцера — наименее распространенный представитель понтеллид в открытой части Черного моря. Во-вторых, четко наблюдается убывание количества рачков % направлении от берега в открытое море. Ряд данных свидетельствует о том, что *Б. Бгунезсенз* относится к числу прибрежных понтеллид, приспособившихся к жизни в различных мелководных заливах, лагунах и лиманах. В соответствии с этим лабидоцера в меньшей степени, чем понтелла или аномалоцера, привязана к слою 0—5 см, хотя еще отдает ему явное предпочтение (табл. 38). Такая особенность вертикального распределения, по-видимому, полезна в условиях прибрежных вод и близости берега. В результате *Б. Бгунезсенз* является единственным представителем семейства, завоевавшим приповерхностный биотоп Азовского моря (где ее численность доходит до нескольких сот экземпляров в 1 м³) и ряд соленых причерноморских лиманов. Это подтверждается также эвритермностью вида.

Средняя абсолютная численность */. злержензл* (рис. 53) также невелика, но в отдельных случаях, которые здесь не учтены, достигает 3—500 экз/м³ в слое 0—5 см. Характер кривой показывает, что более высокая численность идотеи соответствует открытым водам. Еще Б. С. Ильин (1933) отнес ее к «галистатическому биоценозу», а С. Е. Клейнберг, как уже отмечалось, сообщил о желудках дельфинов, заполненных этим рачком.

Личинки *Бесаросла* при довольно высокой численности вдали от побережья составляют максимум плотности в 10—30 милях от него, после чего их количество резко убывает. Такая картина согласуется в общем с размещением родительских особей, ведущих донный образ жизни. В целом личинки *Оесарооа* находятся несколько мористее по сравнению с положением основных бентических биоценозов, в которых взрослые десятиногие рачки достаточно многочисленны (Никитин, 1964). При анализе глубин, над которыми встречаются личинки черноморских *Оесаросла*, оказалось, что численно они резко преобладают над глубинами 20—50 м. Над глубинами более 100 м их плотность снижается до 2—2,5% той, которая соответствует глубинам 20—50 м. Тем не менее, в связи с преобладанием в Черном море больших глубин, абсолютное количество личинок десятиногих в слое гипонейстона над сероводородной областью весьма значи-

тельно. Так, если в Черном море площадь, занятая бентосом составляет около 23% площади всего водоема (Зенкевич, 1963), то отношение общего абсолютного количества личинок декапод в слое гипонейстона над этой областью к тому, которое находится над большими глубинами, выражается приблизительно как 1,1 : 1.

Массовый вынос личинок донных десятиногих ракообразных за пределы акватории шельфа сказывается, очевидно, как на их численности, так и на продолжительности гипонейстонной фазы развития. По мнению М. А. Долгопольской (устное сообщение), молодые особи краба-плавунца (*Macgor Ipriv /го/хагв*) из сборов нейстона, полученных в галистатических областях Черного моря, — это «переростки», оседание которых задержалось в результате выноса в биологически «бездонные» районы моря. Чем заканчивается жизнь таких переростков, если они не попадают снова на мелководье, не ясно. Возможно, они погибают или выедаются. Вполне вероятно, что крабик *Nautilograpsus mmШиз E a* \У*. Из «галистатического биоценоза» Черного моря, которого приводит Б. С. Ильин (1933), ссылаясь на более раннее определение И. Маркузена и высказывая при этом сомнение в его точности, также был «переростком», как и *M. noblablz*. Позднее этот тепловодный океанический вид никем больше в Черном море не был обнаружен и не значится в новейшей сводке М. Бэческу (В&сеэси, 1967), производящего полную систематическую ревизию Оесаро<1а Черного моря.

То обстоятельство, что IT^a несколько больше расселяются в сторону открытого моря, чем гоёа, можно объяснить их более продолжительным пребыванием в слое 0—5 см. В целом, однако, максимум плотности мегалопа также соответствует области шельфа.

Хорошо выраженный прибрежный характер представляет распределение амфипод (рис. 53). Эти ракообразные, живущие в гипонейстоне только ночью, менее подвержены расселению течениями, чем личинки десятиногих, круглосуточно пребывающие под пленкой поверхностного натяжения. Поэтому горизонтальное распределение амфипод в слое 0—5 см отражает в основном положение мест обитания этих ракообразных в дневное время, хотя и их можно встретить над сероводородной областью.

Икра хамсы — самый массовый компонент летнего ихтионейстона Черного моря — встречается на всей его акватории. Однако наиболее высокая плотность икринок соответствует районам, расположенным в 10—20 милях от побережья (рис. 53). По одну и другую стороны от этой полосы количество икринок заметно меньше, но в центральных водах их все же в среднем в три раза больше, чем в десятимильной прибрежной зоне. По данным авиационной рыбной разведки, большинство скоплений взрослой хамсы летом в Черном море отмечается приблизительно в

30 км (около 16 миль) от берега (Кротов, 1938), что согласуется в общем с областью максимальной численности ее икры в гипонейстоне. В той же области намечается наибольшая плотность икры ставриды (рис. 53), а при удалении на 30—50 миль *Шг* берегов ее количество продолжает оставаться в несколько раз более высоким, чем у побережья.

Хорошо выраженную тенденцию к увеличению численности с удалением от берега и глубиной проявляют кефали на ранних стадиях онтогенеза. Половозрелые особи этих рыб перед наступлением нереста мигрируют *Шв* открытое море и откладывают икру на расстоянии десятков миль от побережья. Единственный случай нереста массового количества (сотни экземпляров) лобана был отмечен в Мексиканском заливе в 50 милях от берега над глубиной около 1400 м {Arnold a. Thompson, 1958).

I В Черном море нерестящиеся кефали ведут себя так же, о чем можно судить по распределению их икры и личинок (рис. 55).

I Из рисунка видно, что икра встречается в основном в галистатической области, а личинки и мальки по мере роста приближаются к берегам, причем длина тела мальков тем больше, чем ближе они к побережью. На рис. 55 не показаны размеры мальков, выловленных у самого побережья, поскольку данная экспедиция не обследовала территориальные воды всех черноморских государств. Однако из многочисленных литературных источников (Замбриборщ, 1949, 1962; Савчук, 1965—1968) известно, что длина мальков остроноса, вылавливаемых в августе—сентябре в зоне заплеска в западной половине Черного моря, составляет 15—25 мм.

Таким образом, в связи с гипонейстонным характером икры, личинок и мальков кефали перед нерестом проявляют хорошо выраженную «берегобоязнь», а точнее — совершают в пределах моря катадромные нерестовые миграции. Этим объясняется и то обстоятельство, что в небольших замкнутых водоемах — лагунах, лиманах и т. п., а также при искусственном содержании кефали не размножаются (Зайцев, 1960а, 1964а,



Рис. 55. Распределение икры (1), личинок, мальков *Mugil salines* длиной до 10 мм (2) и длиной более 10 мм (3) в западной половине Черного моря в июле—августе 1961 г. (Зайцев, 1964б).

19646) даже в том случае, когда им делают инъекции гормона гипофиза (Кротов и Старушенко, 1963). В этом проявляется закрепленное естественным отбором свойство взрослых кефалей откладывать гипонейстонную икру на таком удалении от берега, которое гарантирует ее от выброса волнами на сушу, что неизбежно угрожало бы в случае нереста в небольших водоемах. О том, что основным условием для размножения кефалей нужно считать расстояние от берега, а не глубину, свидетельствует обнаружение икры остроноса и лобана в центральной области мелководного Азовского моря (Зайцев, 1964а). Создается впечатление, что добиться нереста кефалей в искусственных условиях (очень желательного для целей кефалеводства) можно лишь в результате существенной селекционной переделки природы этих рыб.

Из рассмотренных на рис. 53 примеров видно, что нейстонные виды или стадии их развития, как правило, избегают прибрежную 5—10-мильную полосу, достигая максимальной плотности в водах, лежащих за пределами этой полосы. Максимум плотности может находиться в области шельфа, если речь идет о мерогипонейстоне, связанном с биоценозами шельфа, или в океанической области, если иметь в виду эвгипонейстон и нектогенный мерогипонейстон, но в любом случае в водах более или менее отдаленных от суши. Исключение составляет лабидоцера, дающая высокую численность в прибрежных водах и бентогипонейстон, возможности горизонтального распространения которого, благодаря кратковременности пребывания в приповерхностном биотопе, относительно ограничены.

Такова схема, отражающая осредненные данные. Для каждого конкретного случая возможны те или другие отклонения от этой схемы, имеющие свои причины. Вот несколько примеров.

Станции 729—733 (табл. 44) относятся к одному разрезу — Днестровский лиман — море и выполнены днем 13 июля 1960 г. при устоявшейся погоде. Состав и численность различных организмов на трех станциях отражают в основном общие закономерности, о которых говорилось выше, но под влиянием ряда местных условий наблюдаются и некоторые отклонения от схемы. В рассматриваемом случае лабидоцера действительно встречается ближе к берегу, но ее численность на самой мелководной точке не является наибольшей потому, что станция 729 взята в непосредственной близости от устья Днестровского лимана, где соленость воды на поверхности составляла всего 8,22‰.

Распределение аномалоцеры и понтеллы хорошо соответствует схеме. Личинки десятиногих раков показали максимум на самой прибрежной станции потому, что рядом пролегал гидрофронт с характерным для него скоплением гипонейстона. Вероятно, по той же причине наблюдалось увеличение численности личинок хамсы на станции 729.

Таблица 44
Состав и численность (экз/м²) организмов гипонейстона в слое 0—5 см в зависимости от расстояния до берега и глубины (Зайцев, 1964 а).

Номер станции	729	730	733
Расстояние до берега, мили	1	8	31
Глубина, м	9,5	16	28
<i>Labidocera brunescens</i>	0,6	1,4	—
<i>Anomalocera patersoni</i>	—	1,74	19,65
<i>Pontella mediterranea</i>	—	—	30,30
Decapoda, larvae	884,5	2,17	0,41
<i>Engraulis encrasicolus</i>	0,6	4,20	18,45
<i>ponticus</i> , ova	—	—	42,70
<i>Trachurus mediterraneus</i>	0,38	0,14	—
<i>ponticus</i> , ova	—	—	—
<i>E. encrasicolus ponticus</i> , larvae	41,20	0,29	—

Таким образом, местные гидрологические условия заметно влияют на распределение организмов гипонейстона, но его общие закономерности прослеживаются вполне отчетливо даже в том случае, когда разница в солености между начальной и конечной точками разреза превышала 9‰.

Другой пример относится к району Черного моря с относительно устойчивым солевым режимом. Это разрез м. Анапский — м. Инеболу протяженностью 270 миль, выполненный в течение 59 час в середине августа 1962 г. Погода была устойчивой, волнение не превышало 2 баллов. Первая станция находилась в 3 милях от м. Анапского, последняя — в 20 милях от м. Инеболу. Всего в этом разрезе было выполнено 11 нейстонологических станций при температуре воды на поверхности 23,4—25,1° и солености 18,01—18,40‰.

Три массовых представителя гипонейстона — понтелла, икра хамсы и личинки барабули, не покидающие слой 0—5 см круглые сутки, обнаружены на всех или на большинстве станций разреза, причем количество их, как показано на рис. 56, возрастает от берега в сторону открытого моря. По поводу данного, транспонтического разреза нужно сказать, что и циркадная ритмика численности икры хамсы, вызванная ночным нерестом вида, не сглаживает общей закономерности распределения организмов нейстона в зависимости от фактора «расстояние до берега» и связанного с ним фактора «глубина».

Известны отдельные случаи более резкого отклонения от нормы. Над глубинами более 1500 м в слое 0—5 см, по подсче-

там автора, встречаются около $0,002 \text{ экз/м}^3$ амфипод и $0,04 \text{ экз/м}^3$ кумовых. Над глубиной около 2200 м в 52 милях от ближайшего берега встречен морской конек *Hippocampus gutturalis microstephanus*, а над глубиной 2240 м в 63 милях от берега Л. Н. Полищук обнаружил сравнительно много *Calanipeda aquae-dulcis* — обитателя опресненных мелководных участков моря. Эти находки нейстонных и ненейстонных организмов, представляющие известный зоогеографический интерес, хотя и

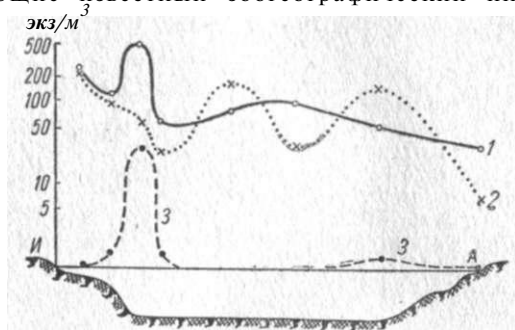


Рис. 56. Численность (экз/м^3) *Pontella mediterranea* (1), икры *Engraulis encrasicolus ponticus* (2) и личинок *Mullus barbatus ponticus* (3) в слое 0—5 см на разрезе м. Анапский (А) — м. Инеболу (И) в августе 1962 г. (Зайцев, 1964а)

говорят о существенном влиянии течений на распространение гидробионтов, редки и не могут скрыть общих закономерностей связи нейстона к глубинной. Это означает приуроченность бентогипонейстона к мелководной, прибрежной зоне, меньшую, но все еще явную связь с шельфом бентогенного мерогипонейстона и связь с большими глубинами эвгипонейстона, а также с теми личиночными формами, которые по завершению гипонейстонной фазы переходят в состав планктона толщи воды или нектона. От соотношения участков дна той или иной глубины в данном водоеме зависит состав его нейстона. Чем больше будут преобладать значительные глубины, тем больший удельный вес приобретут эвгипонейстон, планктогенная и нектогенная части мерогипонейстона и батипланктогипонейстон. С уменьшением глубин возрастает значение бентогипонейстона и остальной (бентогенной) части мерогипонейстона.

Примером водоема с преобладанием бентогипонейстона и бентогенного мерогипонейстона может быть Азовское море, а с преобладанием эвгипонейстона, батипланктогипонейстона и планкто-нектогенного мерогипонейстона — глубоководная часть Черного моря и в еще большей степени — глубоководная часть открытых морей и океанов.

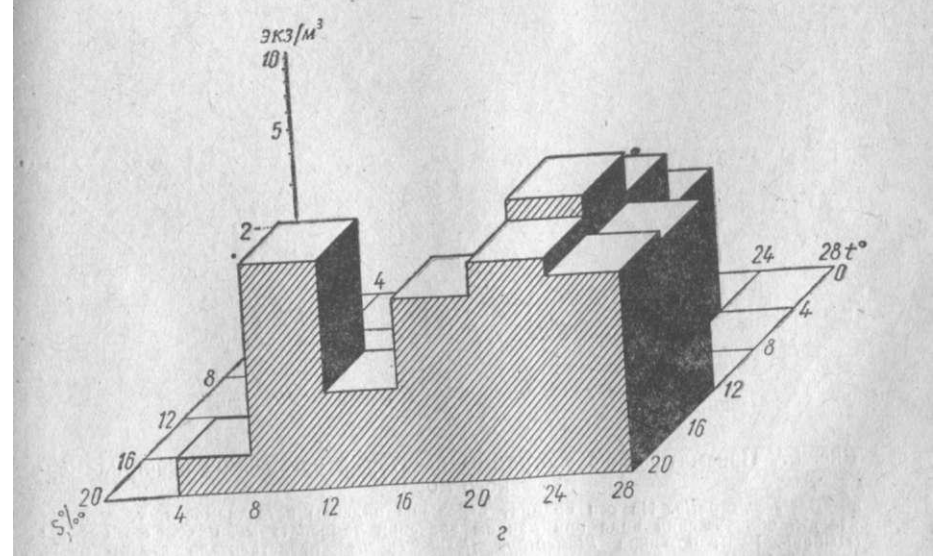
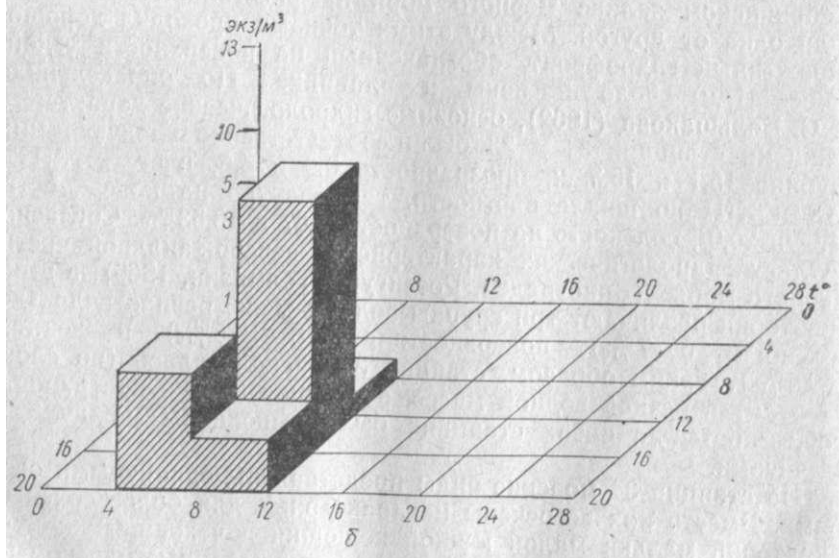
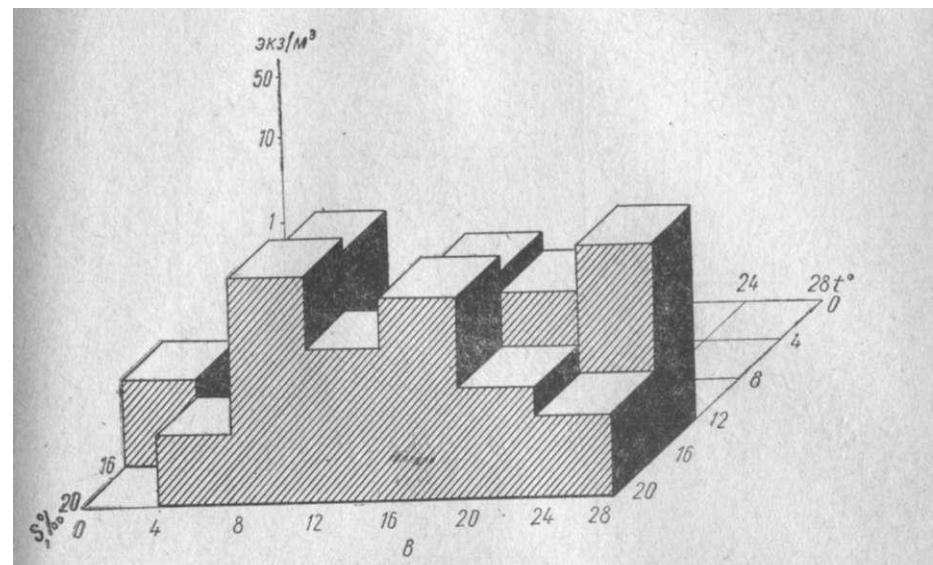
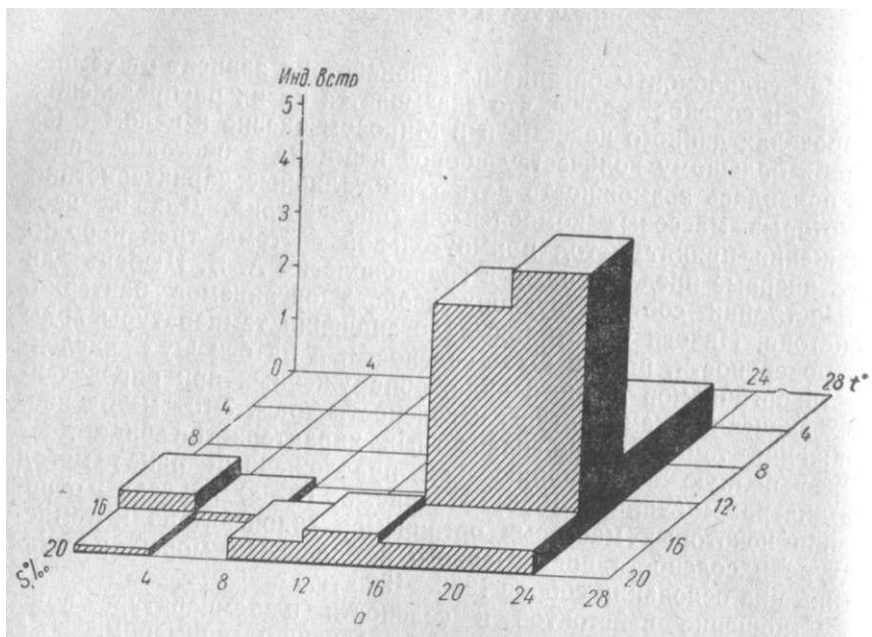
ТЕМПЕРАТУРА И СОЛЕНОСТЬ ВОДЫ

Как гидробионты организмы гипонейстона зависят от температуры и солености воды, что сказывается на их распределении в пределах данного водоема и в Мировом океане в целом. Благодаря большому количеству сборов нейстона в настоящее время появилась возможность дать термогалинные характеристики некоторых массовых компонентов гипонейстона. Для их изображения принят метод прямоугольной системы трех координат, впервые предложенный в гидробиологии А. В. Цыбань для иллюстрации соответствующих свойств организмов бактерионейстона. На оси Ох откладывали значения температуры воды Кна поверхности, на оси Om. — солености, а на оси Oy — численность организмов данного вида, обнаруженных при определенных значениях температуры и солености воды. Этот метод изображения температурно-соленостных характеристик вида дает более полную информацию, чем предложенный ранее метод ТБ-диаграмм (Зайцев, 1956). На рис. 58 (а—е) показаны отношения некоторых массовых организмов гипонейстона к температуре и солености воды Черного и Азовского морей, рассчитанные на основании сборов 1960—1965 гг.

Отношение нейстонтов к солености и температуре воды можно проиллюстрировать также следующим примером.

Станции 33 и 34 (табл. 45) были взяты 20 июля 1961 г. в Жибриянском заливе Черного моря на расстоянии менее 0,5 мили одна от другой. Между этими точками проходил хорошо выраженный гидрофронт, обозначенный на поверхности узкой (менее 1 м) полосой пены и плавника. По определению И. В. С. Большакова (1962), основные гидрологические характеристики на станциях 34 и 33 были соответственно следующими: | глубина 15,1 и 15,3 м, прозрачность 0,9 и 4,6, цвет — XVII — XIX и XIII по шкале цветности, температура на поверхности в 21,6° и 20,0°, соленость на поверхности 6,87 и 13,53‰. Согласно Ц; «Атласу гидрологических характеристик северо-западной части Черного моря» (Виноградов, Розенгурт, Толмазин, 1966), в этой Ц акватории различают три группы водных масс: речная вода (до солености 6—7‰), поверхностная (10—18,5‰) и донная (19,5‰). Таким образом, станция 34 располагалась (по слою 0—5 см) в речной водной массе, а станция 33 — в поверхностной. Работы на обеих станциях были выполнены между 8 и 11 часами.

На станции 34 морские виды представлены единичными особями. Вместо них встречены нехарактерные для более соленых акваторий мальки малой южной колюшки и чехони. В желудках этих мальков обнаружены в основном наземные насекомые, свидетельствующие об их продолжительном пребывании и питании в слое 0—5 см. На станции 33 колюшка и чехонь исчезают,



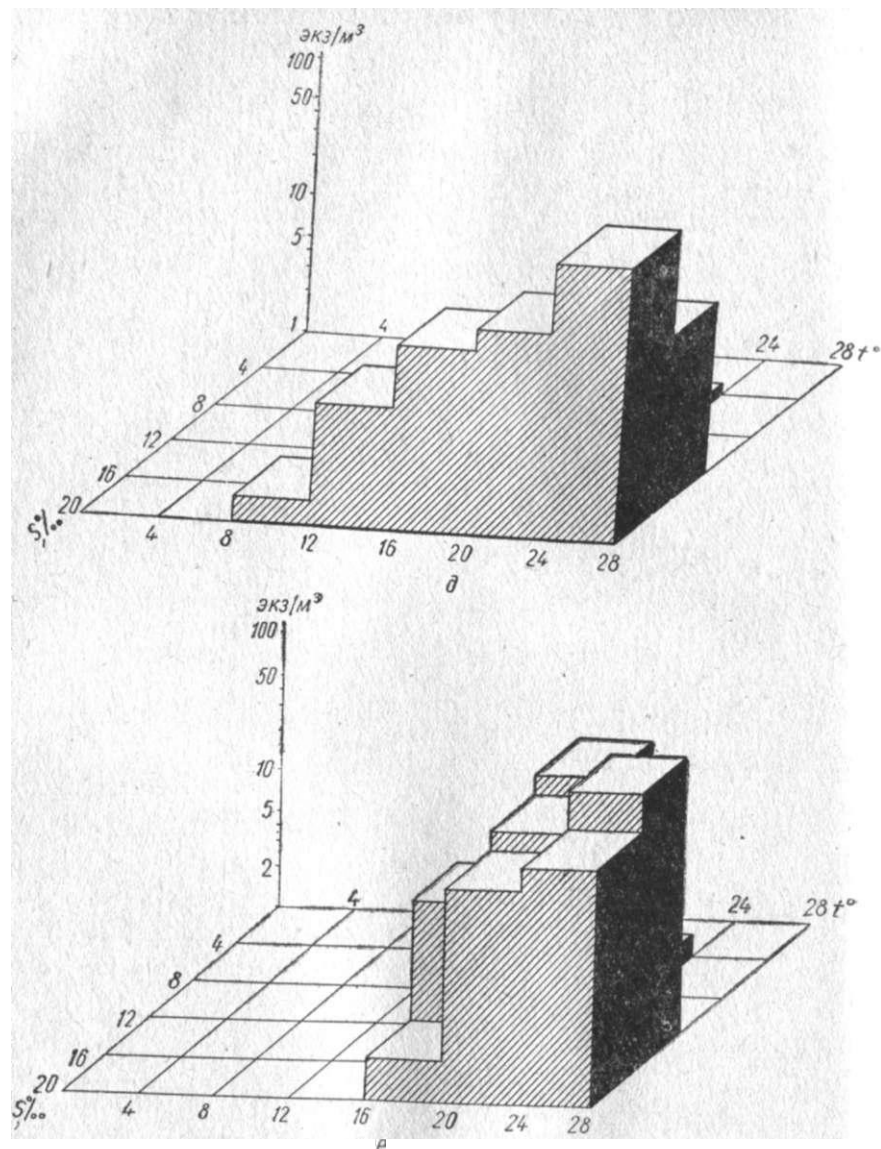


Таблица 45
 Состав и численность (экз/м³) организмов в слое
 0—5 см на двух близкорасположенных станциях,
 соответствующих различным водным массам (Зай-
 цев, 1964)

Организм	Номер станции	
	33	34
Decapoda, zoea	6,30	49,6
Brachyura, megalopa	1,0	17,0
<i>Pontella mediterranea</i>	0	0,5
Amphipoda	2,0	15,0
<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> , ova	8,9	29,1
<i>E. encrasicolus ponticus</i> , lar- vae	0,18	0,9
<i>Trachurus mediterraneus pon-</i> <i>ticus</i> , larvae	0	1,0
Blenniidae g. sp., larvae	1,48	5,8
Gobiidae g. sp., larvae	1,0	4,0
<i>Mugil saliens</i> , juv.	0	1,0
<i>Syngnathus</i> sp., juv.	0	1,0
<i>Hippocampus guttulatus micro-</i> <i>stephanus</i> , juv.	0	2,0
<i>Pungitius platygaster plat y gas-</i> <i>ter</i> , juv.	0	1,0
<i>Pelecus cultratus</i> , juv.	1,0	0
	3,0	0

Но появляются морской конек, морские иглы, кефаль, ставрида, понтелла и резко возрастает численность других морских видов.

В рассмотренном случае основная причина различий в составе населения слоя 0—5 см в двух близкорасположенных точках заключается, вероятно, в солёности воды, так как разность температуры составляла всего 1,6°. В других случаях эти же виды показывают хорошо выраженную тенденцию к определенным температурным условиям (рис. 57). Наглядный пример влияния температуры воды на видовой состав гипонейстона дают представители семейства Pontellidae. Так, для северной (тропической) области Индийского океана описано 23 вида понтеллид (Воронина, 1962). Для Средиземного моря известно 10 видов и подвидов (Tregouboff, Rose, 1957; Crisafi, 1960), для Черного—3 вида, а для Азовского—1. Переход от Средиземного моря к Понто-Азову сопряжен не только с понижением зимней температуры от 17—13° до 10—0° и ниже, но также с понижением солёности более, чем вдвое. Отсев эвгипонейстных видов мог осуществляться под влиянием совокупного действия этих факторов. В отношении солёности воды разница

между северной частью Индийского океана и Средиземным морем невелика и составляет 2–3‰, а разница зимних температур превышает 10°, так как на поверхности северной части Индийского океана температура воды не опускается ниже 25°. Таким образом, одну из существенных причин резкого снижения числа видов понтеллид в Средиземном море по сравнению с Индийским океаном можно видеть в температурном факторе, точнее в лимитирующем влиянии зимнего температурного минимума на видовой состав тепловодных эвгипонейстонных рачков.

В тропической и субтропической областях Тихого океана, по данным ряда авторов (Бродский, 1950; Sherman, 1963; Гейнрих, 1960, 1964; Воронина, 1964), насчитывается 23 вида понтеллид. В заливе Посыет Японского моря обнаружено 4 вида (Бродский, 1957), а в Берингово море поднимается только один вид — *Epilabidocera amphitrites* (Бродский, 1957; Зайцев, 1964а). Следовательно, при близких величинах солености число видов понтеллид резко убывает в меридиональном направлении по мере снижения температуры приповерхностного слоя пелагиали.

В целом морской нейстон в своей водной части состоит главным образом из теплолюбивых и соленолубивых видов и поэтому наибольшего разнообразия достигает в тропической области, а в умеренной — в теплое время года и в акваториях, мало подверженных опреснению. Видовая бедность гипонейстона опресненных районов моря хорошо прослеживается на примере Таганрогского залива Азовского моря, Одесского залива Черного моря и некоторых других районов. То же зарегистрировал и Спекки (Specchi, 1966), изучая гипонейстон Триестского залива Адриатического моря. Исследовав четыре пробы, взятых в мае 1966 г., Спекки не встретил ни Pontellidae, ни Sapphirinidae, ни Isopoda, ни других массовых представителей гипонейстона Адриатики, и только обилие зоэа и метазоэа десятиногих раков резко выделяло приповерхностный слой от нижележащих. Этот случай напоминает уже рассмотренные примеры (см. табл. 44 и 47), где личинки высших раков давали большую численность в приповерхностном слое морской акватории с низкой соленостью.

Бедность нейстона в прибрежной зоне моря может быть вызвана также сгонными явлениями, но случай из Триестского залива, находящегося в опресненном северном углу Адриатического моря, скорее всего, отражает отношение нейстонтов к низкой солености воды. Сборы нейстона Адриатического моря, проведенные в октябре — ноябре 1967 г. Л. Г. Кулебакиной и обработанные Л. М. Зеленской, свидетельствуют о заметном обеднении видового состава и численности понтеллид и других видов севернее параллели 45° с. ш. по сравнению с центральными и южными районами (рис. 58).

Большое влияние на распределение нейстона оказывают поверхностные течения и непосредственно ветер, способный перемещать эпинеястонные формы по водному зеркалу. Благодаря своей топографии пленка нейстонных организмов может разрываться течениями и угоняться в другое место, образуя там высокую концентрацию нейстонтов. По своей лабильности нейстон

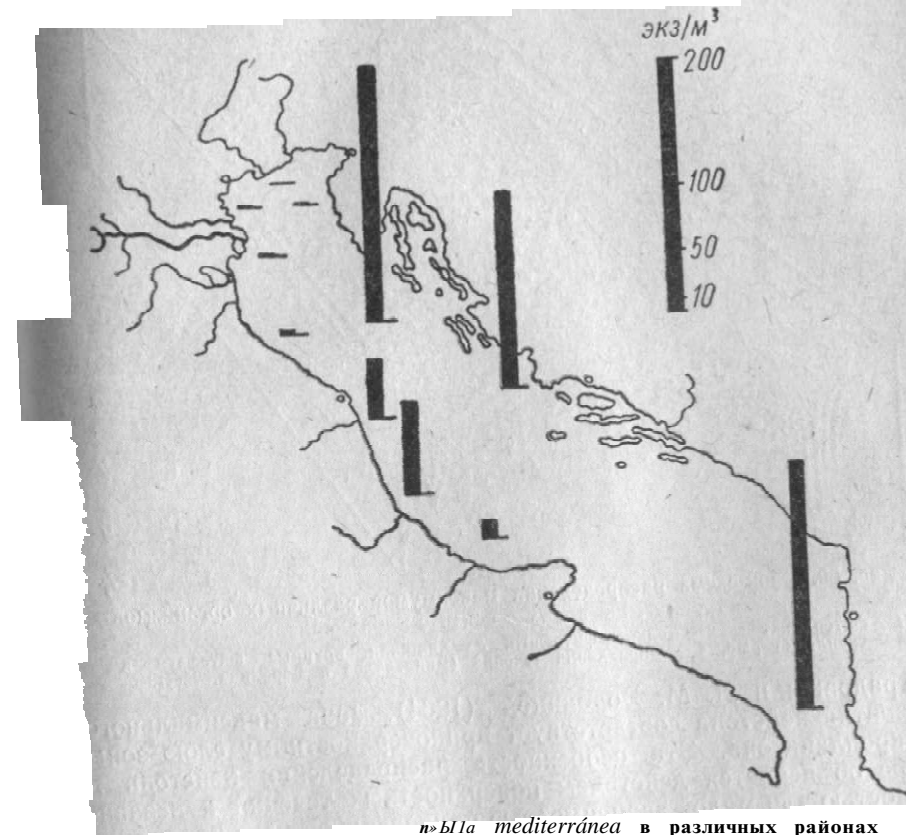


Рис. 58. Численность *B11a mediterranea* в различных районах Адриатического моря в октябре и ноябре 1967 г.

занимает промежуточное положение между плейстоном и планктоном толщи воды. От плейстона (по данному критерию) он отличается тем, что распределяется, главным образом, под влиянием течений, а не ветров, а от планктона тем, что может целиком уноситься поверхностными течениями из данного района моря.

Если поверхность моря представить в виде пар зон циклонической и антициклонической циркуляции, дивергенции и кон-

вергенции, подъема и опускания вод и т. д., то в качестве общей правила распределения нейстона нужно отметить, что области его максимального развития соответствуют второй половине каждой пары зон, т. е. районам антициклонической циркуляции, конвергенции и опускания вод. Эти воды, называемые В. Г. Богоровым (1967) «старыми», отличаются низкой продуктивностью фитопланктона. На блок-схеме (рис. 59), построенной М. Е. Ви

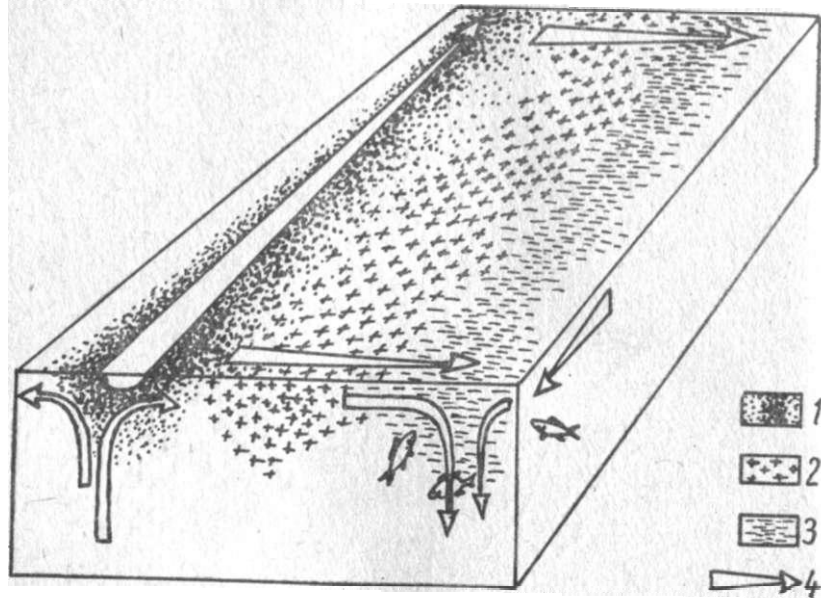


Рис. 59. Блок-схема распределения максимумов различных организмов в тропических водах в связи с циркуляцией — фитопланктон, 2 — мелкие (БитоЛаги I „ „ „ скопления рыв. * - на „ р а 0 л! „ Н и Г ^

ноградом и Н. М. Ворониной (1964), зона максимального развития нейстона соответствует приповерхностному слою зоны макропланктона. Эта особенность распределения нейстона в море объясняется действием поверхностных течений и независимостью или малой зависимостью приповерхностного комплекса организмов непосредственно от продуцентов.

Механизм сосредоточения нейстонтов в зонах конвергенции принципиально идентичен механизму образования скоплений растительного, растительной и хищного планктона, приведенному в работах М. Е. Виноградова и Н. М. Ворониной (1964), В. Г. Богорова и Н. М. Ворониной (1967), В. Г. Богорова (1967). В упрощенном виде его можно представить следующим образом.

В зонах дивергенций происходит подъем глубинных вод, богатых питательными веществами, и развивается обильный

фитопланктон. По мере растекания эти воды «стареют», их растительное население беднеет и возрастает количество растительных организмов, а затем и животных беспозвоночных и рыб. В зонах конвергенции, где окончательно «состарившиеся» воды опускаются на глубину, происходит сосредоточение животного населения, а также различного автохтонного и йллохтонного плавника. В дальнейшем судьба гидробионтов,

Рис. 60. Схема образования концентраций нейстона в зонах конвергенции течений: /-подъем глубинных вод, богатых биогенными веществами; 2^зш вергенции, обилия фитопланктона и бедности нейстона, ^-перенос^од в стоону зон конвергенции, постепенное обогащение нейстона, «-зон конвергенции обилия нейстона, бедности фитопланктона, скопления пены и плавника 5-”пускание вод, содержащих преимущественно макрозоопланктон.

доставленных течениями к зонам опускания вод, складывается по-разному, причем важную роль в этом разделении судеб играет удельный вес тела организмов, или их плавучесть. Организмы с нейтральной плавучестью или с незначительным запасом положительной плавучести (планктонты) довольно легко увлекаются нисходящими потоками и погружаются в толщу воды. Организмы с большим запасом положительной плавучести (нейстонты) легко сопротивляются уносу в глубину и остаются в приповерхностном биотопе, к которому они приспособлены всем комплексом морфо-физиологических признаков и особенностями поведения (рис. 60).

Благодаря непрерывности этого процесса в зонах конвергенции образуются высокие концентрации нейстона, плавника и устойчивых комков пены. Обилие неживого органического вещества в виде пены служит предпосылкой для развития богатого бактерионейстона, а на его основе — и последующих звеньев нейстонного комплекса организмов. В результате вода, «состарившаяся» для продуцентов, оказывается «молодой» для редуцентов и консументов, а зоны неблагоприятные с точки зрения фитопланктона и растительного зоопланктона оказываются наиболее благоприятными для существования всех звеньев нейстона — от бактерий до рыб. Вот почему, например, в высокопродуктивной экваториальной области Тихого океана (Богоров, 1967) гораздо меньше видов гипонейстонных понтеллид, чем на 10—20° севернее или южнее (Гейнрих, 1960; Воронина, 1964). Резкий минимум приповерхностных видов на экваторе Н. М. Воронина объясняет экваториальной дивергенцией и ее следствием — действием меридиональных составляющих течений,

уносящих понтеллид и других обитателей приповерхностного биотопа в стороны от экватора. Поэтому распределение биомассы в слое 0—5 см обратно пропорционально тому, которое дают вертикальные ловы, фактически не учитывающие нейстон. Однако абсолютная биомасса нейстона по сравнению с биомассой планктона всей толщи воды настолько мала, что общая картина распределения последней в масштабах океанов, когда речь идет об оценке органических ресурсов галосферы и их размещении, как это делается в работах В. Г. Богорова (1967), В. Г. Богорова и Л. А. Зенкевича (1966) и их соавторов, остается без изменений. По величине вторичной продукции нейстон благодаря высокой численности бактерий и ранних стадий развития гидробионтов должен находиться выше планктона толщи воды, но основное его значение в водоеме измеряется не показателями биомассы и продукции, а той ролью, какую он играет в развитии экологических процессов и круговороте веществ в Мировом океане.

В связи с тем что положение зон дивергенций и конвергенции течений накладывают существенный отпечаток на распределение приповерхностного комплекса организмов, для нейтонологических целей необходимо построение специальных карт, опирающихся на динамическую поверхность океана. Первые опыты в этом направлении, проведенные на Черном море, показали, что в наиболее выраженных и устойчивых зонах конвергенции, например к югу от м. Калиакра и Сарыч, из года в год встречаются высокие концентрации гипонейстона, плавника, а также пены. Интересно, что зоны конвергенции течений на поверхности океана привлекают все более пристальное внимание гидробиологов и ихтиологов (Огаша а. Малзшке, 1966; Огаша а. Блакагтшга, 1966). Нельзя, естественно, утверждать, что нейстон развивается только в зонах конвергенции. Его компоненты с наиболее высокими темпами развития — бактерии и простейшие — встречаются и в зонах дивергенции, но по мере приближения к области опускания вод состав нейстона постепенно «взрослеет» и самые старшие гипонейстонные стадии личинок беспозвоночных и мальков рыб наиболее обычны среди скоплений плавника, характерных, как правило, для зон конвергенции. Это — схема образования долгосрочных скоплений нейстона. Однако в природе существуют и краткосрочные зоны сходимости течений, жизнь которых измеряется часами или днями. Здесь также образуются высокие концентрации нейстонтов, которые рассредотачиваются как только перестают действовать силы, собравшие их воедино. Такими временными зонами конвергенции и опускания вод являются полосы схождения, или штормовые полосы. При ветре более 5—6 м/сек вместе с развитием ветрового течения возникают полосы схождения, вытянутые параллельными рядами вдоль направления ветра (Озмидов, 1960).

расстояние между полосами пропорционально глубине и уменьшается на мелководье. В полосах схождения происходят те же явления, что и в других зонах конвергенции, только в этом случае скопления нейстона представляют собой узкие (менее 1 м), длинные полосы, вытянутые по ветру. Они хорошо заметны невооруженным глазом, прежде всего, благодаря пене и плавнику, выстроившимся длинными параллельными рядами. Особенно эффектны на синем фоне поверхности океана полосы, образованные скоплениями контрастно окрашенных нейстонтов, например карминно-красных (*Gymnodinium breve*) или охряных (*Sargassum*). Специальные исследования показали, что благодаря высокой плавучести гипонейстонные саргассы легко держатся на поверхности, образуя в штормовую погоду характерные ряды. Только сильные ветры в состоянии увлечь с поверхности вниз наименее плавучие слоевища саргассов, оказавшиеся в полосе схождения (Woodcock, 1950; Faller a. Woodcock, 1964).

Организмы планктона, плавучесть которых нейтральна, увлекаются вниз легко и в этом заключается одна из важных причин обилия макрозоопланктона в нисходящем потоке зон конвергенции. К. В. Беклемишев (1958) наблюдал в южной части Атлантического океана при ветре 5—6 баллов полосы схождения длиной до 30 м и шириной более 1 м, в которых доминировали сальпы (*Thalia longicaudata*) в количестве не менее 2500 экз. в 1 м³ воды. Сальпы располагались не только у поверхности, как это характерно для нейстонтов, но и на глубине, по крайней мере, 6 м, причем в таком количестве, которое вызвало закупорку решеток машинных фильтров, хотя водозаборные кингстоны находились на расстоянии 5—5,6 м от поверхности воды. После прекращения ветра штормовые полосы размываются и организмы нейстона перераспределяются в соответствии с новой конфигурацией поверхностных течений.

Небольшие по масштабам зоны конвергенции на поверхности моря могут возникать и в штиль в результате термогалинной циркуляции. Оуэн (Owen, 1967) наблюдал в Тихом океане полосы, образованные преимущественно *Oikopleura longicaudata*. Ширина этих полос составляла 2—8 см, длина — до 30 см. По вертикали скопление организмов отмечалось до глубины 5 см. Такие же полосы, образованные некоторыми организмами гипонейстона, можно наблюдать в штиль и на поверхности Черного моря.

Еще один вид краткосрочных и маломасштабных концентраций нейстонтов возникает под влиянием вихревых течений наподобие тех, которые образуются на поверхности реки за устьями моста. Об одном таком случае у с. Рыбачье в Крыму сообщает А. Н. Булавинов (1963). В 60 м от берега в этом месте находится одиночная скала, возвышающаяся над водой. Между скалой и берегом проходило сильное восточное течение. Минуя

скалу, правая ветвь течения отклонялась и образовывала завихрение (рис. 61), в центре которого находилось округлое «пятно» нейстона площадью 3—4 м². В 1 дм² водной поверхности в этом месте насчитывалось 10—12 понтеллид. Т. С. Расе сообщил автору, что в Тихом океане с подветренной стороны буев, выставившихся с борта «Витязя», в приповерхностном

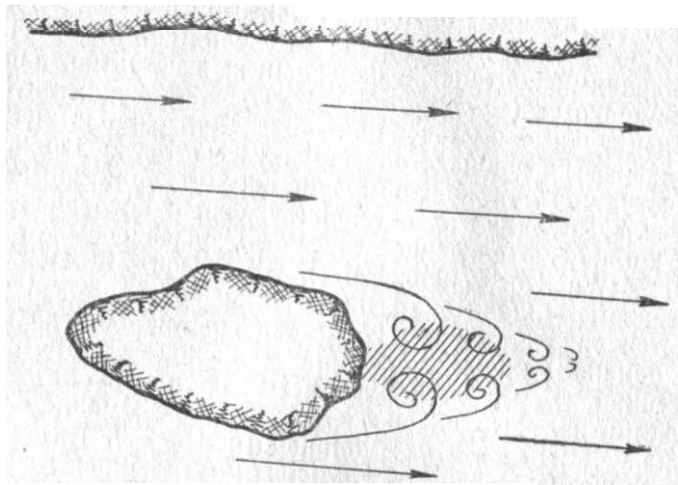


Рис. 61. Пример образования «пятна» нейстона (заштриховано) в зоне завихрения в тыловой части скалы (схема) (Зайцев, 1964а).

слое скапливалось такое количество организмов, что на них охотились альбатросы.

Приведенные примеры показывают, что нейстон чувствительно реагирует на постоянные и временные, крупномасштабные и мелкомасштабные поверхностные течения, распределяясь и перераспределяясь под влиянием господствующего в данном месте и в данное время поступательного перемещения водных масс в море. У побережья эта зависимость усложняется под влиянием сгонно-нагонных явлений.

сгонно-нагонные явления

Чисто ветровые поверхностные течения могут наблюдаться только в открытом море вдали от берегов. В прибрежной полосе ветровые течения неизменно приводят либо к понижению, либо к повышению уровня моря, вызывая сгоны или нагоны вод (Жуковский, 1953). Сгоны и нагоны как гидрологические явления имеют свои градации, отражающие скорость уноса от берега или нагнетания в прибрежную зону поверхностной воды, вызывают соответствующей силы биологические последствия в

виде изменений состава населения в зоне своего действия (Коваль, Розенгурт, Толмазин, 1968). Наиболее чувствительным биологическим индикатором сгонно-нагонных явлений, как и поверхностных течений в открытом море, служит нейстон. Нейстон первым среди пелагических комплексов организмов уносится в открытое море сгонными течениями и тогда поверхность моря у побережья оказывается лишенной нейстона. В таких случаях на поверхность поднимается глубинная вода, богатая биогенными элементами («молодая» вода) и в ней развиваются пелагические микрофиты, но нейстон не образуется, так как происходит непрерывный угон поверхностных слоев от берега. В зависимости от силы сгона первые признаки нейстона могут обнаруживаться в подобных ситуациях в 10 и более милях от побережья. Циркадные миграции бентогипонейстона продолжают-ся и в случае сгона, но, по-видимому, мигранты в это время не находят в приповерхностном биотопе той пищи и других условий, которые наблюдаются при наличии нейстона. Этот вопрос еще требует специальных исследований, но установлено, в частности, что размножение бентосных и бентогипонейстонных организмов в случае продолжительных сгонов, особенно в летнее время, задерживается, а после прекращения сгона сразу же начинается дружное откладывание яиц и выклев личинок, что жак бы компенсирует вынужденную задержку этого процесса в период сгона.

Причину прекращения и возобновления размножения нужно видеть не только в угоне или пригоне нейстона с его кормовыми возможностями и биологически активной пеной, но и в других факторах, характеризующих ту или другую водную массу, в частности температуру воды. Размножение многих организмов, особенно беспозвоночных, продолжается в теплое и холодное время года, но сгон, который в рассматриваемом здесь аспекте означает унос нейстона, неизменно вызывает его торможение или задержку как зимой, так и летом. Что же касается распределения нейстона, то даже самый слабый, начинающийся сгон, который не привел еще к изменению температуры воды на поверхности и смене водных масс, в состоянии угнать от берега нейстон, как и плавник, пену, пленки нефти и другие плавающие тела.

Нагон влияет на распределение нейстона в противоположном направлении. Если его сила небольшая и волнение незначительно, в прибрежной полосе отмечается увеличение количества нейстона и появление форм, характерных для открытых вод, например понтеллид, икры кефалей и др. Особенно заметно нагон нейстона происходит в заливах и бухтах, куда он «нагнетается» из соседних акваторий, расположенных мористее.

Если нагонный ветер усиливается, волнение увеличивается, пригнанный нейстон перемешивается, гибнет и в большом ко-

личестве выбрасывается на берег. В это время интенсифицируется процесс пенообразования, обусловленный увеличением поступления в воду органического вещества (как следствие повреждения и гибели организмов) и обилием пузырьков воздуха, порождаемых волнами.

Таким образом, сгонно-нагонные явления существенно влияют на распределение нейстона вблизи побережья, что необходимо принимать во внимание при его изучении в этой зоне моря.

НЕЙСТОН В «КОНТАКТНЫХ» ЗОНАХ МОРЯ

Представление о «контактных» зонах моря, изложенное в последних работах К. А. Виноградова (1966—1968), обобщает большой и разносторонний фактический материал, свидетельствующий о необходимости более глубокого и специального изучения естественных границ моря, к которым К. А. Виноградов относит системы «море — атмосфера», «море — берег», «море — дно» и пограничные области различных водных масс внутри пелагиали. Достаточно вспомнить об обилии жизни в районе полярных и гидрологических фронтов, зонах разрыва плотности воды, приповерхностном биотопе пелагиали, на шельфе и т. д., чтобы убедиться в правильности концепции К. А. Виноградова о существовании специфических контактных зон моря и в перспективности биологических исследований в этих пограничных биотопах водной толщи и материков. Масштабы контактных зон моря можно определять по-разному, в зависимости от принятого критерия. Например, в сферу зоны «океаны — континенты» К. А. Виноградов относит и непосредственно приурезовую область супралиторали, литорали и верхней sublиторали, лагуны, или лиманы, а также обширные акватории морей средиземноморского типа. Если же границы между контактными зонами рассматривать в масштабах, соизмеримых с масштабами биотопа нейстона, легко убедиться, что эти области играют важную роль в биологии и распределении нейстонтов и других, связанных с нейстоном классов сообществ.

Выделить контактные зоны «море — дно», «море — берег» или «море — река» в такие же четкие границы, как зону «море — атмосфера», невозможно. Это наиболее определенная и контрастная поверхность моря, и не случайно, что ее переходят только немногие плейстонные виды, да и то одной, приспособленной для этого частью своего тела. Другие границы «нарушаются» свободно, а часто эти переходы и не могут быть квалифицированы как «нарушения», поскольку они составляют части биологических циклов и экологических процессов, протекающих в нескольких биотопах и средах. Например, проходные рыбы легко преодолевают границу моря и реки и проникают далеко вверх по течению, организмы" инфауны бентоса разрывают-

ся глубоко в грунт, другие поселяются на скалах, над уровнем воды, довольствуясь лишь периодическим смачиванием и т. д. Все это свидетельствует о той Или иной степени условности границ контактных зон. Тем не менее, если проследить за распространением и распределением нейстона по линии этих зон, можно сделать заключение, что данные нейстонологии составляют убедительный аргумент в пользу концепции, развиваемой К. А. Виноградовым.

Основное место пребывания нейстона — контактная зона моря и атмосферы, но подверженный действию течений, он легко разносится по водоему и в результате «наталкивается» на области других контактных зон. Последствия таких «столкновений» отражаются как на нейстоне, так и на жизни той биологической структуры, с которой он пришел в контакт. Это вид насильственных принудительных связей нейстона, когда он оказывается в других контактных зонах по независящим от него обстоятельствам. Кроме того, многие нейстонты сами стремятся в различные контактные зоны, участвуя в соответствующих экологических процессах. Наконец, существуют ситуации, когда трудно разграничить действие принудительных и непринудительных факторов и объяснить, какие из них в большей степени ответственны за создание этой ситуации. Именно так обстоит дело с суперконцентрациями нейстона на гидрофронтах рек.

Область соприкосновения речной и морской воды называют речным гидрологическим фронтом. Речные гидрофронты отличаются резко очерченной цветовой границей соприкасающихся водных масс, сулом и конвергенцией течений (Большаков, 1967, 1968). Как и другие зоны конвергенции, речной гидрофронт обозначен сверху скоплением устойчивой пены, плавника и обилием нейстона. Ширина гидрофронта, по измерениям, проведенным на Черном море, бывает очень малой — около 1 м (Большаков, 1962), а иногда и около 0,5 м (Зайцев, 1964а). При этом, чем меньше ширина гидрофронта, тем выше в ней плотность организмов гипонейстона. Визуальные подводные наблюдения в районах гидрофронтов дают ценные сведения о гипонейстоне и, в частности, о его распределении. Один из таких сеансов наблюдений был проведен автором в августе 1963 г. в районе Одесского залива, куда доходят дальние ответвления днепровского гидрофронта. Метрах в 200 от берега полоса пены шириной 30—60 см как бы проводила грань между сравнительно мутной водой, расположенной мористее, и прозрачной — в сторону берега. Поверхность воды под пеной и в просветах между ее хлопьями буквально кишела гипонейстоном. Между обрывками водорослей и пустых раковин пресноводных брюхоногих моллюсков, кусочков дерева и наземных насекомых, семян и всевозможного мусора, плавали мальки остронаса и морской мышки, личинки морских собачек, морского языка, хамсы,

зою десятиногих раков и мегалопы крабов, изоподы и понтеллиды, а также множество более мелких существ, не различимых невооруженным глазом. Больше всех резвились понтеллиды. Они непрерывно прыгали и падали, иногда погружались в воду на 1—2 см и, поднявшись на поверхность, снова выскакивали из воды. Возможно, термин «резвились» для данного случая мало подходит, так как прыжки заметно учащались, когда к поверхности приближалась рука наблюдателя с белым целлулоидным блокнотом. Несмотря на высокую концентрацию организмы, находившиеся в полосе гидрофронта, занимали по вертикали слой воды толщиной не более 3—5 мм и только отдельные всплески волн временно отдаляли их на 2—3 см от поверхности. С одной стороны, от полосы сулоя (в мутной воде) гипонейстона не наблюдалось, с другой (в прозрачной воде) — единичные понтеллиды и изоподы только подчеркивали скопление, образовавшееся на гидрофронте.

Замечено, что на большом-расстоянии от реки, где в зоне гидрофронта соприкасаются водные массы менее разнящиеся между собой, чем ближе к устью, численность нейстонтов в полосе сулоя также меньше. Это справедливо, в частности, в отношении района Черноморки, где проходят границы днепровского гидрофронта в его экстремальном положении весной и летом (Виноградов и др., 1966). Здесь во время прохождения описанного выше гидрофронта в августе 1963 г. в полосе сулоя было зарегистрировано около 8—10 экз. понтеллид на 1 $дм^2$ поверхности моря.

Другой случай относится к июлю 1961 г. Наблюдения и измерения проводились у пирса Черноморки. В 11 $час$ количество понтеллид не превышало здесь 1 экз. на 5—6 $м^2$ морской поверхности. К 12 $час$ южное течение подогнало к пирсу более светлую воду, впереди которой двигалась полоса пены шириной не многим более полуметра. Нейстонная сеть, протянутая в самой полосе, принесла богатый улов. Расчет показал, что на каждый квадратный дециметр поверхности моря приходится до 15 аномалоцер. Еще через 1 $час$ (в 13 $час$)' полоса гидрофронта была уже далеко, а во взятой пробе оказался тот же улов, что и в 11 $час$.

Четкие скопления нейстона образуются на гидрофронтах рек Кавказа, таких, как Кодори, Ингури, Риони и др. По наблюдениям В. П. Закутского, гидрофронт вблизи устья реки Кодори 13 августа 1963 г. имел ширину около 0,5 м. Вдоль него длинной шеренгой расположились птицы — буревестники, чайки, крачки, склевывавшие гипонейстон и наземных насекомых. Пробы, полученные на этой станции (к сожалению, сеть удалось протянуть лишь под углом к полосе сулоя), показали, что здесь скопилось очень много понтеллид, личинок кефалей, хамсы, декапод и других нейстонтов.

Другое наблюдение и определение В. П. Закутский провел 2 сентября 1963 г. на дунайском гидрофронте. Ширина полосы пены занимала около 25 см. Сделав два метровых взмаха полупогруженным сачком с диаметром кольца 25 см, В. П. Закутский обловил участок гидрофронта длиной 2 м. При лабораторной обработке в этой пробе было обнаружено 2 малька лобана, 61 малек остроноса, 3 морских иглы, 117 760 понтелл, 36 изопод, 39 личинок креветок и 4 мегалопы крабов. Не трудно рассчитать, что в данном случае на 1 $дм^2$ поверхности моря приходилось более 2000 крупных нейстонтов.

Поскольку речные гидрофронты в Черном море занимают протяженность в сотни километров, понятно, что они играют существенную роль в распределении нейстона в водоеме. Они стали также местами массового сбора нейстона для различных лабораторных целей.

Факт концентрации нейстона на речных гидрофронтах можно доказать даже визуальным методом, а объяснить причины этого явления значительно сложнее. Нет сомнения, что одной из причин является конвергенция течений, механизм которой рассматривался выше. Однако этого явно мало для образования таких высоких концентраций организмов, тем более что потоками воды, приносящими нейстон в зону гидрофронта, могут быть только морские, а не те, которые идут со стороны реки. Другим фактором, приводящим к концентрации нейстонтов, может быть наступающая речная водная масса. Будучи более легкой, речная вода, попавшая в море, растекается по поверхности, морской воды, и перед ее фронтом происходит постепенное отступление подвижных организмов нейстона, которые, таким образом, создают на гидрофронте повышенную численность. Оба эти фактора принудительные, действующие без участия нейстонтов, но нельзя не считаться и с самими организмами. Совершенно очевидно, что такие быстрые животные, как мальки рыб, изоподы и понтеллиды, сравнительно легко могли бы избежать непосредственной близости речных вод и остановиться на более безопасном расстоянии от гидрофронта. Однако они этого не делают и даже в штилевую погоду держатся непосредственно в зоне сулоя. Вероятно, здесь их что-то привлекает. Таким фактором может быть обилие пищи. В зоне сулоя, благодаря высокой концентрации неживого органического вещества в виде пены и трупов гидробионтов (Зелезинская, 1966в), развивается богатейший бактерионейстон (Цыбань, 1966) и другие начальные звенья нейстона, служащие пищей крупным беспозвоночным и рыбам. По-видимому, трофический фактор является одним из важных условий, ради которых представители -нейстона не торопятся уходить из зоны гидрофронта.

В настоящее время прямые доказательства обилия жизни в контактной зоне моря и реки в обусловленных выше масштабах

дают лишь данные нейстонологии. Однако поскольку граница между речной и морской водой пролегает не только на поверхности, но и в толще, можно надеяться, что аналогичные визуальные и инструментальные наблюдения за планктоном дадут не менее интересные сведения. Данные нейстонологии свидетельствуют также о прямом отношении нейстона к контактной зоне моря и суши.

Во-первых, существует естественное стремление к зоне заплеска таких нейстонтов, как мальки кефалей, которые во всех морях тропического и умеренного поясов после завершения гипонейстонной фазы своей жизни (она может длиться до 7—8 месяцев) переходят на нагул в самые мелководные прибрежные заливы, бухты, лагуны, лиманы и эстуарии. Здесь зона «море — берег» как бы принимает своеобразную «эстафету» от зоны «море — атмосфера» и ведет ее дальше. Но существует и насильственная встреча нейстона с границей моря и суши. Это происходит во время нагона, когда волны разбивают и выбрасывают на берег вместе с массами воды содержащуюся в ней взвесь, большую часть которой составляют гидробионты и среди них в первую очередь нейстонты, как наиболее подверженные действию волн и выкосу на сушу. В настоящее время нет данных о количественной стороне этого явления. Несомненно, однако, что на сушу выбрасывается огромное количество нейстонтов и в пене, которая в это время смачивает скалы и пропитывает рыхлые грунты, важную часть составляют трупы форм приповерхностного комплекса организмов и их фрагменты. Здесь уже можно говорить о передаче «эстафеты» другого рода, чем в предыдущем случае: из контактной зоны «море — атмосфера» в зону «море — берег» переходят не живые организмы, которые должны продолжать здесь развитие, а вещество и энергия, содержащиеся в мертвых нейстонтах, которые подвергаются здесь дальнейшей трансформации. Имеются основания утверждать, что обогащение побережья пеной, богатой органическими веществами, находится в прямой связи с развитием фауны среднелиторальной зоны, поражающей своим обилием на казалось бы безжизненных, промытых волнами песчаных пляжах. Например, на пересыпи лимана Донузлав в Крыму на глубине до 7 см О. Б. Мокиевский (1949) насчитал до 3100 экз/м² моллюска *Mesodesma corneum* (Poli).

В среднелиторальной зоне румынского побережья Черного моря — узкой полосе шириной в несколько метров, очерченной границами набегающих и отступающих волн, М. Бэческу и соавторы (Băcescu et al., 1966) насчитали под 1 м² более 2000 экз. *M. corneum*, до 5000 экз. полихеты *Ophelia bicornis* Savigny и около 35 000 экз. амфиподы *Pontogammarus maeoticus* (Sov.). В той же полосе, в Дунайско-Днестровском междуречье, В. А. Сальский (1959) под 1 м² на глубине до

60 см обнаружил 776 экз. *M. corneum*. Понятно, что такое обилие крупных организмов может развиваться лишь в условиях хорошего обеспечения пищей. Действительно, интерстициальная фауна включает такие различные систематические группы, как Protozoa, Coelenterata, Turbellaria, Nematoda, Archianellida, polychaeta, Oligochaeta, Copepoda, Isopoda, Gastrotricha, Kinorhyncha и др. (Govindankuttu a. Balakrishnan, 1966), причем, как это убедительно показал на примере полихет известный специалист Л. Лобье (Laubier, 1967), интерстициальные виды обладают особыми приспособлениями для жизни и питания в своей специфической среде. То обстоятельство, что установлена зависимость между количеством органического вещества и микрофауны в песчаных пляжах, особенно бактерий и ресничных инфузорий (Fenchel, Jansson, 1966), еще раз подтверждает наше предположение о существовании связи между нейстоном и псаммоном в контактной зоне «море — берег».

Контактная зона «море — дно» имеет также прямое отношение к распределению нейстона. Это видно, прежде всего, на примере существования большой группы организмов бентогипонейстона, жизнь которых разделена поровну между двумя контактными зонами: «море — дно» и «море — атмосфера». Следовательно, от расположения первой из них зависит и распределение бентогипонейстона в море. Кроме того, пограничная зона моря и дна принимает ту часть мерогипонейстона, которая после завершения нейстонной фазы своей жизни становится бентосом (бентогенный мерогипонейстон). Это еще один вид естественной «эстафеты», проходящей из зоны в зону, из биотопа в биотоп по «трассе» экологических процессов. В контактной зоне моря и дна завершается и путь погибших нейстонтов, вошедших в состав «дождя» трупов. «Дождь» трупов, который в мелководных районах океана угасает, не достигнув дна (Богоров, 1967), на мелководье представляет собой объективную реальность (Зелезинская, 1966а), играющую, вероятно, не последнюю роль в трансформации и обмене энергии и веществ в этой части моря.

Таким образом, с одной стороны, учет контактных, или пограничных зон моря раскрывает существенные черты распределения нейстона и выдвигает ряд новых вопросов, представляющих интерес для нейстонологии и смежных с ней областей. С другой стороны, данные нейстонологии указывают на плодотворность исследований в контактных зонах и на очевидную перспективность изучения в них организмов планктона, бентоса, нектона и интерстициальной фауны.

После краткого знакомства с некоторыми общими чертами распространения и распределения нейстона в море рассмотрим состав, численность и размещение организмов приповерхностного комплекса в отдельных типах морских водоемов. В качестве

ве основных примеров взяты акватории относительно наиболее изученные с помощью единой методики. Ими оказались во первых южные моря СССР, в меньшей степени — дальневосточные и Американское Средиземное море.

ГЛАВА XVI. ОСОБЕННОСТИ НЕЙСТОНА УМЕРЕННЫХ ОБЛАСТЕЙ МИРОВОГО ОКЕАНА НА ПРИМЕРЕ ЮЖНЫХ МОРЕЙ СССР

Если учесть структуру и состав нейстона, его экологию и особенности распределения, станет понятно, что умеренные области Мирового океана должны отличаться, прежде всего, качественно более бедным приповерхностным комплексом организмов. Это неизбежно в связи с выпадением целого ряда теплолюбивых видов за счет снижения температурного минимума воды, сокращения продолжительности теплого периода года и образования льда (в холодное время). В предыдущих главах отмечалось, что наиболее чувствительно на температурный фактор реагирует эпинейстон и эвгипонейстон. Последнее иллюстрировалось на примере понтеллид. Если же данная акватория умеренной области океана подвержена еще и опреснению, в результате которого соленость воды снижается вдвое против нормальной океанической, тогда виды нейстона будут выпадать и по признаку отношения к солевому режиму. В результате, больше шансов выпасть из состава нейстона получают стеногалинные галофильные виды, а остаться — эвригалинные. Это и будет общей характеристикой того положения, которое по составу нейстона, а также и других классов сообществ, занимают южные моря СССР — опресненные водоемы умеренной области Мирового океана.

По топографическим, гидрологическим и биологическим показателям Черное море ближе к океану, тогда как другие моря этой группы — Азовское и Каспийское представляют собою примеры дальнейших этапов опреснения и изоляции от океана, что хорошо подтверждается составом их нейстона.

О геологическом прошлом и современных физико-географических особенностях Черного и других южных морей СССР имеется обширная литература, в том числе, такие капитальные произведения, как «Геологическое строение и история развития Черного моря» А. Д. Архангельского и Н. М. Страхова (1938), соответствующие разделы «Региональной океанографии» А. К. Леонова (1960), «Биологии морей СССР» Л. А. Зенкевича (1963) и другие, поэтому нет необходимости еще раз подробно излагать тот экологический фон, на котором развивается жизнь указанных морских водоемов. Для понимания ряда особенностей нейстона этих морей необходимо вспомнить лишь не-

которые периоды их прошлого и черты настоящего, в частности то, что новейшая фаза истории Понто-Азова началась вслед за последним опусканием земной коры в районе проливов, которое, как это подчеркивают биологи, произошло уже в историческое время (Пузанов, 1953).

Большинство исследователей считают, что в полупресном новоэвксинском озере-море морская фауна предшествовавшего соленого Карангатского моря вымерла и сейчас вновь поступают организмы из Мраморного, Эгейского и Средиземного морей, оттесняя реликтовую фауну в устья рек и лиманы (Зенкевич, 1963). В последние годы этот процесс усилился, что дало основание И. И. Пузанову (1967а, 1967б) прийти к заключению о постепенной «медитерранизации» Черного и Азовского морей. На изолированное Каспийское море этот естественный процесс не распространяется, но там в последнее время сильно сказывается антропогенный фактор. Каспий стал объектом крупных по своим масштабам и успешным по результатам экспериментов по переделке живой природы морских бассейнов, и это ошутимо сказалось на его нейстоне.

ЧЕРНОЕ МОРЕ

Структура и состав нейстона Черного моря несут на себе отпечаток его физико-географических особенностей. Здесь нет эпинейстонных океанических водомерок, ближайшие границы ареала которых проходят через Красное море (Benko, цит. по Валло, 1948), а на западе — в Атлантическом океане, у побережья Марокко (Herring, 1961). На продвижение водомерок в более северные воды большое влияние оказывает температура воды, и в морях СССР они не встречаются. Их ближайшие родичи — *Gerris*, *Hydrometra* и другие, входящие в состав эпинейстона пресных вод, встречаются гораздо севернее. Это объясняется тем, что они ведут эпинейстонный образ жизни только в течение теплого времени года, а зиму проводят на берегу, под листвой, камнями и в других укрытиях. Океанические же водомерки остаются в эпинейстоне круглый год, в результате чего резко сокращается площадь их ареала в Мировом океане. Другую группу организмов эпинейстона, находящуюся в Черном море и, вероятно, намного дальше от экватора, составляет население устойчивых образований пены, но о ней в настоящее время имеются только некоторые сведения, приведенные в главе XII.

Гипонейстон Черного моря достаточно богат и включает представителей большинства классов животных, образующих водную часть приповерхностного комплекса. В его составе относительно наиболее бедным является эвгипонейстон: три вида понтеллид, один — идотей и один — морской иглы. Эти виды

или близкородственные им формы широко распространены в тропической и умеренной областях и не избегают значительно опресненных акваторий.

Мерогипонейстон Черного моря гораздо богаче эвгипонейстона. Численное превосходство его характерно для всех морских водоемов, особенно же возрастает оно в умеренных и высокоширотных областях. Такое соотношение объясняется тем, что мерогипонейстон развивается в течение одного, чаще всего теплого сезона года и во времени вполне может уложиться в границы лета отдаленных от экватора областей. Бентогипонейстон совершает свои циркадные вертикальные миграции на протяжении всего года, и его развитие в Черном море зависит, главным образом, от площади шельфа. Поэтому наибольшей численности бентогипонейстон достигает в северо-западном мелководье. Батипланктогипонейстон Черного моря в видовом отношении беден потому, что в связи с существованием сероводородной области, поднимающейся в центральных водах на расстоянии до 150 м от поверхности, и низкой соленостью здесь отсутствуют многие виды глубоководного планктона, которые в ночное время ведут гипонейстонный образ жизни. Недавно В. П. Закутским (Кириянова и Закутский, 1967) показано, что к этой группе относится, вероятно, и морской волосатик (*Nectonerna agile*). Ежечасные сборы, проведенные в середине августа 1965 г. у побережья Кавказа, показали, что волосатики появляются в слое 0—5 см в начале ночи и затем исчезают. Эти организмы наблюдались только один раз (хотя и в большом количестве), и поскольку это был первый случай для морей СССР, окончательное суждение об их отношении к нейстону можно будет вынести по мере дальнейших исследований. Живой червь длиной около 50 мм по внешнему виду очень близко напоминающий *Nectonerna* был выловлен автором (Зайцев, 1964а) в августе 1962 г. вблизи Анапы в дневное время. А. Р. Прендель предположительно отнес его к роду *Gordius*.

Другие массовые представители черноморского батипланктона — *Calanus helgolandicus* и *Sagitta euxina* еще недостаточно изучены в нейстонологическом отношении, а случаи их высокой концентрации, зарегистрированные ночью в слое 0—5 см, пока немногочисленны. Поэтому циркадные ритмы нейстона в Черном море обусловлены в основном существованием довольно многочисленной группы бентогипонейстонных видов и ночным нерестом массовых пелагофильных рыб. Как водоему умеренной области Черному морю присущи сезонные изменения состава и численности нейстона. Широкая амплитуда колебаний температуры поверхностного слоя воды — от $-1,4^{\circ}$ в случае замерзания и до 29° летом (Зенкевич, 1963) — придает развитию жизни в слое 0—5 см хорошо выраженную сезонную ритмику. Сроки начала и завершения каждого биологического се-

зона не постоянны и зависят от гидро-метеорологических условий данного года, однако, если оперировать некоторыми средними показателями, эту картину можно представить следующим образом.

Наиболее отчетливо сезонные изменения состава нейстона выражены у побережья, где амплитуда колебаний температуры воды достигает наибольшего значения. Поэтому их лучше показать на примере северо-западной части Черного моря, откуда получено наибольшее число нейстонологических сборов. Так, для весны (март — апрель) в слое 0—5 см указанной части моря характерно преобладание холодноводных и небольшого числа эвритермных видов (табл. 46). Сведения по калянусу, кумовым и креветке даны для ночных станций.

Таблица 46

Состав и средняя численность (экз/м³) организмов УТМ¹ТМ*ТМ*ТМ*ТМ*² западной части Черного моря в апреле 1960 г. (Зайцев, 19620)

Организм	Микрогоризонт, СМ				
	0—5	5—25	25—45	45—65	65—85
<i>Anomalocera patersoni</i>	0,41	0	0	0	0,08
<i>Calanus helgolandicus</i>	2,93	1,62	1,70	1,70	1,60
<i>Idothea</i> sp. sp.	0,62	0,01	0,02	0	0
<i>Cumacea</i> g. sp.	0,13	0,07	0,07	0,01	0
<i>Parapionis</i> ^{ausdpsus}	7,84	0,73	0,16	0,16	0,08
<i>Uca</i> sp.	1,74	0,41	0,55	0,71	0,52
<i>Uca</i> sp.	0,72	0,37	0,49	0,71	0,56
<i>Uca</i> sp.	11,40	4,10	5,20	3,80	2,50
<i>Platichthys flesus</i> ^{larvae} , ova	15,0	6,10	4,10	5,20	3,10
<i>Platichthys flesus</i> ^{larvae} , ova	16,40	4,80	3,70	3,70	0,40.
<i>Squilla</i> ^{maeoticus} ova					7,10
<i>Squilla sprattus phalericus</i> , ova	13,80	9,10	7,40	6,50	7,10

Из таблицы видно, что в апреле слой гипонейстона населен преимущественно холодноводными представителями беспозвоночных и рыб, которые обычны в Черном море осенью, зимой и весной, а летом отсутствуют (например, икра глоссы) или погружаются в глубокие слои пелагиали (икра шпрота). В апреле они еще встречаются у поверхности и даже образуют более или менее четкие скопления в слое 0—5 см. Кроме организмов, приведенных в таблице, в весеннем гипонейстоне здесь встречаются также икра и личинки *Gaidropsarus mediterraneus*, *Odontogadus merlangus* и многие другие мелкие многоклеточные, простейшие и бактерии. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что космополитический холодноводный вид гребневика *Pleurogasteria pleu*, как и многие гидромедузы, не скапливается в слое 0—5 см.

Таблица 48

Состав и средняя численность (экз/м³) организмов у поверхности северо-западной части Черного моря в сентябре — октябре 1960 г. (Зайцев, 1962б)

Организм	Микрогоризонт см				
	0—5	5—25	25—45	45—65	65—85
<i>Anomalocera patersoni</i>	20,94	0,74	0,09	0	0
<i>Pontella mediterranea</i>	4,23	0,07	0,02	0	0
<i>Labidocera brunescens</i>	0,34	0	0	0	0
Decapoda, zoea	4,15	4,31	1,40	0,70	0,65
Brachyura, megalopa	6,61	0,25	0,19	0,П	0
<i>Gaidropsarus mediterraneas</i> ,	0,43	0,17	0,14	0,10	0,11
ova					
<i>Sprattus sprattus phalericus</i> ,	0	0,10	0	0	0
ova					
<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> , larvae	0,60	0,06	0,20	0,05	0,05
<i>Blennius</i> sp. larvae	2,34	0,60	0,10	0	0,02

кой — вблизи Сычавки и наиболее южной — у Босфора (рис. 62). Обработка материалов показала, что самые богатые сборы понтеллид, изопод, личинок десятиногих раков, сингиля, были сделаны на станциях 15—21, т. е. в юго-западном районе моря. Например, личинки и ранние (гипонейстонные) мальки сингиля были встречены только на станциях 4, 10 и 15—21, причем их численность на станциях 15—21 почти в 7 раз выше, чем на станциях 4 и 10.

Переход к биологической зиме происходит постепенно и также в разных районах в разные сроки. Там, где температура воды на поверхности зимой не опускается обычно ниже 10—8° (например, в юго-западном и юго-восточном глубоководных районах), состав и численность нейстонтов в холодное время года немногим отличается от состава и численности, наблюдаемых осенью.

В северо-западной части моря, где температура воды в зимние месяцы может опускаться до нуля (иногда и ниже), а поверхность покрывается льдом, картина резко меняется. На основании зимних сборов в районе Черноморки можно сделать вывод, что в период с декабря по март в нейстоне наиболее мелководных районов северо-западной части отсутствует тепловодный элемент. В нем нет понтеллы, личинок десятиногих раков, большинства видов икры и личинок рыб, очень мало численна идотей и т. д. В декабре в районе Черноморки еще можно встретить икру шпрота и морского налима, но в январе и феврале нерест этих рыб на мелководье прекращается и продолжается в более глубоководных местах. В конце февраля или в марте снова появляется икра шпрота и нового вида —

глоссы, которая в теплые зимы начинает размножаться уже в конце января (табл. 49, 50).

Сборы зимнего нейстона в районе Черноморки проводились при температуре воды на поверхности 1,2—2,6°. 28 марта 1962 г. в районе Днестровской банки в 7—8 милях от берега при температуре воды 3,05° в уловах ПНС-3 и МНТ оказались только сагитта, гидромедузы, гребневники, несколько экземпляров каланюса, икра глоссы и мерланга. Следовательно, даже в конце марта состав населения слоя 0—5 см типичен для зимнего периода года.

Интересно, что *P. mediterranea*, как отмечал еще В. Н. Никитин (1926), оказывается значительно более теплолюбивой, чем *A. patersoni*, которую правильнее считать эвритермной. В зимние месяцы в районе Черноморки понтелла вообще не встречалась, аномалоцера попадала в сети очень редко. Так, 16 февраля 1961 г. в 1 км от берега при температуре воды у поверхности 1,2°, в слое 0—5 см встречены единичные особи данного вида. Это были крупные самки с длиной головогруды 2,7—3 мм и весом до 1,4 мг. Эвритермность аномалоцеры проявляется и в ее географическом распределении, в продвижении далеко на север. Ч. В. Вильсон (Wilson, 1942) встречал аномалоцера вблизи Исландии, в точке с координатами 62°45' с. ш. и 25°52' з. д.

Что касается понтеллы, то как явный термофил она чувствительно реагирует на понижение температуры воды. Это хорошо наблюдается в Черном море. Если в зимние месяцы в северо-западном мелководье понтелла отсутствует, в районе Новороссийской бухты она встречается круглый год. Даже в суровую зиму 1962—1963 гг. понтелла обнаруживалась в Новороссийской бухте 1 и 27 февраля, т. е. в месяц наибольшего охлаждения воды в Черном море*. Количество рачков исчислялось единицами и по сравнению с летним обилием здесь также хорошо заметны сезонные изменения нейстона. Однако,

* Автор выражает благодарность научному сотруднику Новороссийской биологической станции Э. Г. Крыштын, в течение ряда лет проводившей сборы нейстона в Новороссийской бухте и смежных водах.

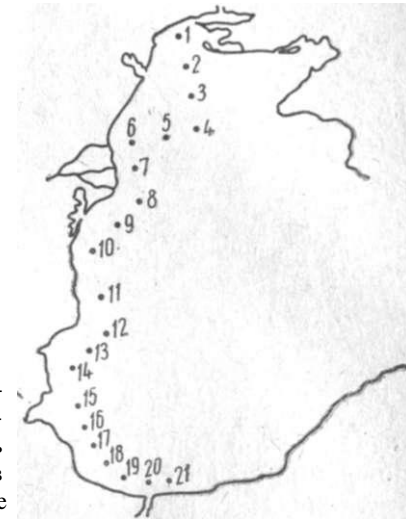


Рис. 62. Положение нейстологических станций (1—21) во время рейса НИС «Миклухо-Маклай» в западной половине Черного моря с 29.IX по 7.X 1960 г.

Таблица 49

Состав и средняя численность (экз/м³) организмов у поверхности северо-западной части Черного моря в феврале — марте 1961 г.

Организм	Микрогоризонт, СМ		
	0-5	5-25	25-45
<i>Pleurobrachia puleus</i>	7,10	1,80	16,20
<i>Sagitta</i> sp.	0	1,10	0
<i>Calanias helgolandicus</i>	0	0,10	0
<i>Acartia clausi</i>	52,60	12,80	32,0
<i>Batanas nauplii</i>	4,30	0	0
<i>Platichthys flesus luscus, ova</i>	26,70	9,10	7,80
<i>P. flesus tuscus, larvae</i>	4,0	3,10	0

благодаря тому, что в зимние месяцы температура воды не опускается ниже 6—7°, в районе Новороссийской бухты не происходит полного выпадения тепловодного элемента, как у Одессы. По-видимому, по состоянию зимнего нейстона Новороссийская бухта занимает промежуточное положение между северо-западным и северо-восточным мелководьями, с одной стороны, и наиболее теплыми юго-восточным и юго-западным районами моря — с другой. В этих последних акваториях зимует основная часть тепловодных (средиземноморских) видов, составляющих ядро летнего нейстона Черного моря.

Используя ихтиологические критерии для обозначения начала того или другого сезона года в нейстоне, можно сделать вывод, что приход биологической весны совпадает с появлением в слое 0—5 см икры камбалы-калкана. В районе Филлофорного поля Зернова это наблюдается в конце марта — начале апреля, а в Одесском заливе — не раньше середины апреля. Весенний нейстон появляется в северо-западной части моря с теплыми водами, вторгающимися в это время на акваторию самого обширного мелководья моря.

Понимая всю сложность количественной оценки населения пелагиали, лишь немногие исследователи со многими допущениями и существенными оговорками дают ориентировочные цифры запасов планктона того или другого моря. Черное море не составляет исключения в этом отношении. По В. Н. Никитину (1950), общая биомасса планктона Черного моря, исключая наннопланктон и часть микропланктона, составляет около 7 млн. т. Из этого количества на верхний слой 0—25 м приходится около 2,160 млн. т. По В. А. Водяницкому (1941), общая

Таблица 50

Средний вес (мг) икринок *Euphausia* раз-ной величины

Большой диаметр, мм	Начало развития зародыша	Конец развития зародыша
1,1	0,3374120	0,3380720
1,2	0,4048944	0,4056984
1,3	0,5066216	0,5076276
1,4	0,6395720	0,6408420
1,5	0,7906520	0,7922220
1,6	0,9497896	0,9516756

биомасса планктона Черного моря колеблется в пределах 12—18 млн. т.

Оценить общую биомассу нейстона Черного моря в настоящее время трудно по двум причинам: во-первых, в связи с малой продолжительностью количественных нейстонологических исследований, во-вторых, в связи с тем, что многие нейстонты, особенно личиночные стадии, не имеют еще своих рассчитанных средних весов. Для расчета последних были произведены соответствующие определения в отношении двух видов понтеллид (Зайцев и соавт., 1961), икринок хамсы, морской мышки, морского языка, барабули, ставриды, морского налима, глоссы, шпрота, кефалей, личинок и мальков барабули и кефалей (Зайцев, 1964а).

До последнего времени пелагическую икру и личинки рыб не включали в биомассу зоопланктона соответствующих горизонтов. Их рассматривали обычно как потенциальное пополнение рыбного стада, как исходный материал для составления промысловых прогнозов, как будущий нектон и т. д., но не как пищу других организмов. Так считали несмотря на то, что факт массового потребления икры и личинок рыб различными беспозвоночными и позвоночными хищниками не вызывал сомнений, как не вызывало сомнения и то, что от этого в большой степени зависит величина выживаемости каждой генерации.

Давно известно, что личинок рыб в большом количестве поедают *A. paersoni*, личинки десятиногих раков, гидромедузы *Obelia* и *Rathkea*, сцифомедуза *Aurelia aurita*, гребневик *Pleurobrachia puleus*, *Sagitta* (iLebour, 1925). В Черном море большой вред личинкам рыб приносят личинки баянуса (Долгопольская, 1946). Наибольшим врагом личинок азовской хамсы Т. Ф. Дементьева (1954) считает взрослую хамсу, а Р. М. Павловская (1958) находила личинок хамсы длиной 4—5 мм в желудках личинок пелагиды длиной 6,2 мм.

При разборе проб гипонейстона икринки и личинки рыб встречались внутри гидромедуз, гребневиков, сагитт и других беспозвоночных.

Все эти примеры указывают на то, что икру и личинок рыб нужно рассматривать не только как потенциальное промысловое стадо, но и как пищу многих морских беспозвоночных рыб, а также некоторых аэробиионтов. В связи с этим и был произведен расчет средних весов наиболее массовых икринок черноморских видов рыб.

Для определения объема икринок хамсы использовалась формула объема ближайшей по очертаниям геометрической фигуры — эллипсоида:

$$V = \frac{1}{4} \pi a^2 b,$$

где a и b являются соответственно большой и малой полуосями.

Объем шарообразных икринок всех оспальных видов определялся по формуле объема шара-

$$V = \frac{4}{3} \pi r^3$$

Полученный объем (эллипсоида или шара) умножали на величину удельного веса соответствующего вида и стадии развития (Зайцев, 1954, 1955, 1959 в) (табл. 51).

Таблица 51

Средний вес (мг) икринок различных видов рыб (Зайцев, 1964а)

Диаметр икринок, мм	Начало развития зародыша •	Конец развития зародыша	Диаметр икринок, мм	Начало развития зародыша	Конец развития зародыша
<i>CaShonutuz</i>		<i>Beienm</i>		<i>TcasnizuB</i>	
<i>n' Ш</i>	<i>Я', 11392563</i>	<i>0. П4231</i>	<i>0,90</i>	<i>0,385056</i>	<i>0,38582</i>
<i>0>65</i>	<i>0,14484901</i>	<i>0,145137</i>	<i>0,95</i>	<i>0,452592</i>	<i>0,45349</i>
<i>0,70</i>	<i>0,18081035</i>	<i>0,81295</i>	<i>1,0</i>	<i>0,528192</i>	<i>0,52924</i>
<i>0,75</i>	<i>0,21213738</i>	<i>0,212706</i>	<i>йайгорвагив теййеичанеив</i>		
<i>пи</i>	<i>0,995640</i>	<i>0,270680</i>	<i>0,70</i>	<i>0,18156425</i>	<i>0,18192325</i>
<i>0,85</i>	<i>0,32435060</i>	<i>0,325220</i>	<i>0,75</i>	<i>0,2130219</i>	<i>0,2134431</i>
<i>Boiea</i>		<i>Iazcagiv</i>		<i>пазиа</i>	
<i>1,0</i>	<i>0,5289256</i>	<i>0,5299736</i>	<i>0,80</i>	<i>0,271082</i>	<i>0,271614</i>
<i>1,05</i>	<i>0,6116964</i>	<i>0,6129084</i>	<i>0,85</i>	<i>0,325703</i>	<i>0,326345</i>
<i>1,10</i>	<i>0,7045612</i>	<i>0,7059571</i>	<i>Platich.th.us /7e.я< /икги</i>		
<i>1,15</i>	<i>0,8034824</i>	<i>0,8050744</i>	<i>1,05</i>	<i>0,6130296</i>	<i>0,6143628</i>
<i>1,20</i>	<i>0,9135070</i>	<i>0,9153170</i>	<i>1,10</i>	<i>0,7060868</i>	<i>0,7076324</i>
<i>1,25</i>	<i>1,0326162</i>	<i>1,0346622</i>	<i>1,15</i>	<i>0,8052336</i>	<i>0,8069848</i>
<i>1,30</i>	<i>1,16081</i>	<i>1,16311</i>	<i>1,20</i>	<i>0,915498</i>	<i>0,917489</i>
<i>1,35</i>	<i>1,302126</i>	<i>1,304706</i>	<i>1,25</i>	<i>1,0348668</i>	<i>1,0371174</i>
<i>Miiiuz</i>		<i>BagBaiuv</i>		<i>ponicuz</i>	
<i>0,65</i>	<i>0,145137</i>	<i>0,14545314</i>	<i>БргайШил зргайив ргйШелсуэ</i>		
<i>0,70</i>	<i>0,181295</i>	<i>0,1816899</i>	<i>1,0</i>	<i>0,53028</i>	<i>0,531598</i>
<i>0,75</i>	<i>0,212706</i>	<i>0,2136932</i>	<i>1,05</i>	<i>0,613279</i>	<i>0,614598</i>
<i>п яп</i>	<i>0,27068</i>	<i>0,2712696</i>	<i>1,10</i>	<i>0,7060868</i>	<i>0,7076324</i>
<i>и, он</i>	<i>0,32522</i>	<i>0,3259284</i>	<i>1,15</i>	<i>0,8052336</i>	<i>0,8069848</i>
<i>TcasBieuz</i>		<i>rn.editeran.eus</i>		<i>ponHcus</i>	
<i>0,75</i>	<i>0,2122848</i>	<i>0,212706</i>	<i>Мицйй аугаБиз и М.</i>		
<i>0,80</i>	<i>0,270144</i>	<i>0,27068</i>	<i>0,75</i>	<i>0,2120749</i>	<i>0,2120749</i>
<i>и, оо</i>	<i>0,324576</i>	<i>0,32522</i>	<i>0,80</i>	<i>0,270144</i>	<i>0,270144</i>
			<i>0,85</i>	<i>0,324576</i>	<i>0,324576</i>
			<i>0,90</i>	<i>0,384674</i>	<i>0,385056</i>

ка (1965). С помощью средних весов планктеров, определенных Т. С. Петипа (1957), можно рассчитать биомассу некоторых других компонентов черноморского нейстона, но значительная их часть остается пока еще без весовых характеристик. Поэто-

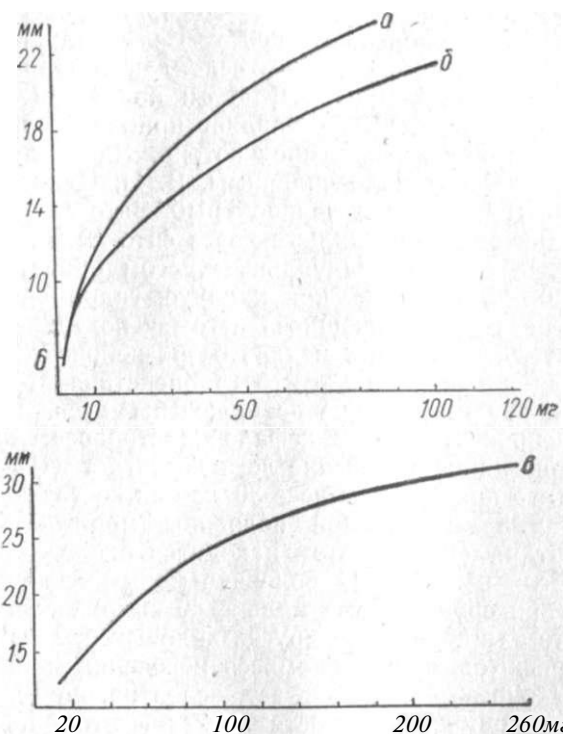


Рис. 63. Соотношение длины (мм) и веса тела (мг) личинок и мальков барабули (а), сингиля (б) и остроноса (в) из гипонейстона открытых вод Черного моря (Зайцев, 1964а).

му первую попытку расчета общей биомассы летнего гипонейстона Черного моря автор построил с учетом сырого веса проб, полученных нейстонными сетями из сита № 23, которое пропускает простейших, а также яйца и личиночные стадии многих беспозвоночных. Биомасса летнего гипонейстона Черного моря по этапам пробам колеблется в пределах 50—3500 мг/м³. Средняя биомасса летнего гипонейстона в северо-западной части моря составляет около 610 мг/м³, а во всем море — около 320 мг/м³. Принимая поверхность Черного моря равной 423 000 км² (Степанов, 1961), можно подсчитать, что объем верхнего пятисантиметрового слоя составит:

$$423\ 000 \times 0,00005 = 21,15 \text{ км}^3, \text{ или } 21,15 \cdot 10^9 \text{ м}^3.$$

* - — » » - р ь " Г д „ Н / Д б³ыл % ~ 1 7 % :

В таком случае общая биомасса летнего гипонейстона Черного моря (по уловам сети из сита № 23) составит $21,15 \cdot 10^3 - 320 = 6768 \cdot 10^3$ мг, или 6768 г.

Интересно следующее сопоставление. Общая биомасса черноморского планктона из слоя 0—25 м, по В. Н. Никитину (1950), составляет около 2 161 000 т. Если допустить, что во всем 25-метровом горизонте биомасса планктона распределяется равномерно, на долю слоя 0—5 см придется 1/500 часть, или 4320 г планктона, что составляет приблизительно 2/3 рассчитанной выше биомассы гипонейстона. Здесь нужно оговорить, что эти данные мало сравнимы. В. Н. Никитин, по-видимому, не учитывал икру и личинок рыб. Зато им учтена часть микрозоопланктона, проходящего через сито № 23, а также обладающие высоким индивидуальным весом обитатели нижней части слоя 0—25 м, такие, как калянус, гидромедузы, гребневки и другие, не встречающиеся летом у поверхности. Можно предположить, что с учетом мелких беспозвоночных и бактерионейстона общая биомасса летнего гипонейстона достигнет 10—12 тыс. т. В эту цифру еще не включены мальки рыб. Если общая численность мальков кефалей (остроноса, лобана, сингиля) в Черном море в течение лета достигает 2-Ю экз. (Зайцев, 1963 а), то при среднем весе 30 мг они составят 60 т.

В слое 0—5 см западной половины моря, по подсчетам В. В. Кракатица (1963), летом находится около 5-Ю⁸ мальков барабули. Если в восточной половине моря их численность такая же, то при среднем весе малька 40 мг они составят около 40 т. С учетом мальков всех других видов рыб, а также живых клеток микрофитов, общая биомасса населения микрогоризонта 0—5 см в Черном море возрастает, вероятно, до 15—25 тыс. т.

При всей приблизительности этих расчетов не вызывают сомнений, по крайней мере, два обстоятельства: первое — в слое 0—5 см сосредоточена самая высокая во всей пелагиали плотность организмов и второе — биомасса тотального нейстона составляет незначительную долю биомассы тотального планктона водоема. Если последнюю принять равной 7 млн. г, биомасса населения слоя 0—5 см составит лишь около 0,3% первой. В связи с этими цифрами нужно еще раз подчеркнуть, что показатели биомассы не отражают количественных характеристик нейстона, для которого характерна высокая «текучесть» компонентов, связанная с особенностями размножения беспозвоночных и рыб. Каждые сутки в слой 0—5 см вливается новая генерация мерогипонейстона и так же часто из него уходят в другие биотопы организмы, завершившие свою нейстонную фазу. Для нейстона, состоящего преимущественно из личинок и молоди, характерен высокий темп прироста биомассы. Все эти особенности должны получить отражение в величине продукции нейстона, которая не только изменит в большую сторону количе-

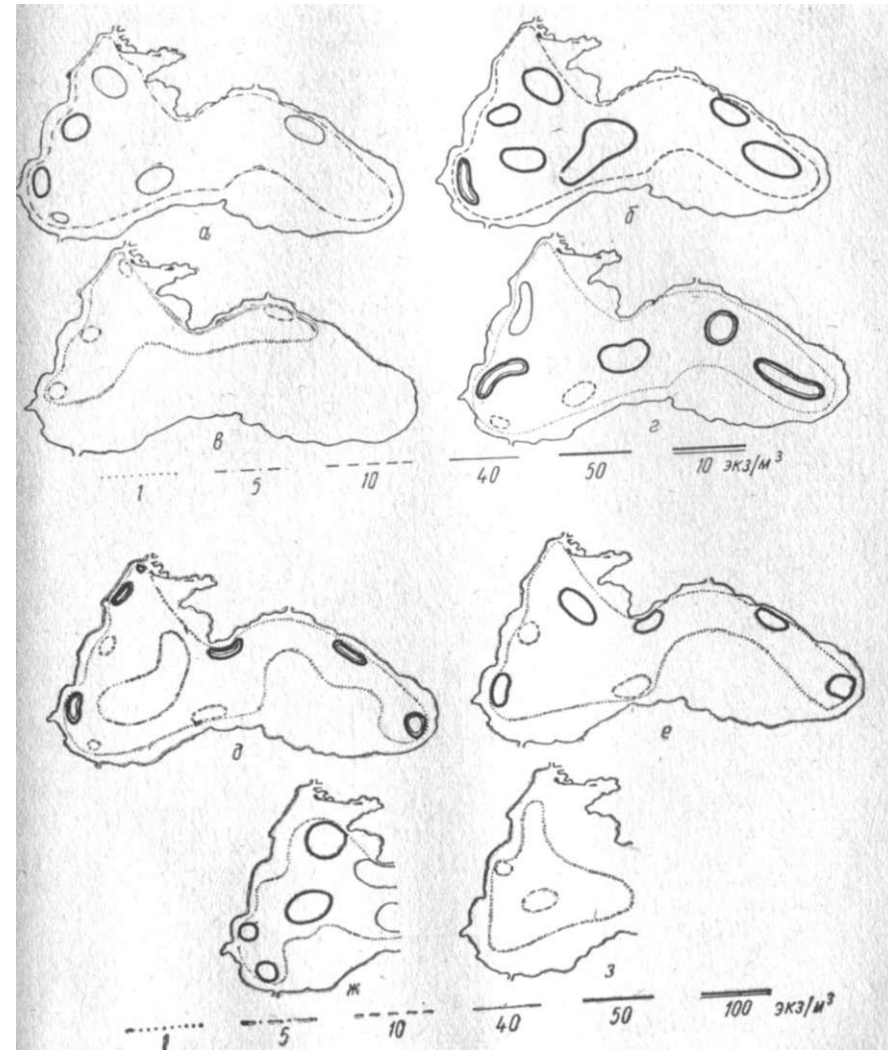


Рис. 1. Распределение плотности гипонейстона в Черном море летом 1961 г. а — *Amphidocera patersoni*, б — *Pontella jarrana*, в — *Labidocera brunescens*, г — *Amphidocera patersoni*, д — *Pontella jarrana*, е — *Amphidocera patersoni*, ж — *Amphidocera patersoni*, з — *Amphidocera patersoni*.

ственные показатели нейстона по сравнению со статическими характеристиками биомассы, но и полнее вскроет его роль в жизни моря. Однако это дело будущего, а в настоящее время приходится довольствоваться приблизительными величинами биомассы.

В заключение приводятся некоторые карты, иллюстрирующие количественное распределение организмов нейстона в Черном море (рис. 64). Интересно отметить, что наиболее высокие концентрации нейстонтов приурочены к одним и тем же районам, совпадающим с положением зон конвергенции течений.

АЗОВСКОЕ МОРЕ

В Азовском море далее развиваются те черты нейстона, которые характеризуют опресненные акватории умеренных областей Мирового океана (Зайцев, 1964а, 1964в).

Материалы нейстоналогической съемки, проведенной со 2 по 9 августа 1962 г. по всей акватории Азовского моря в слое 0—5 см, приведены в табл. 52. За время сбора высота волн колебалась в пределах 0,2—1,5 м, температура воды на поверхности составляла 22—24,8°, соленость — 10,93—12,83%.

Таблица 52
Состав и средняя численность поверхности Азовского «

Организм	Микропланктон		
	0-5	5-25	25-45
<i>Labidocera brunescens</i>	94,20	4	2,66
<i>Mysidaceae</i> larvae	87,82	20	16,15
<i>brachyura, megalopa</i>	126,50	48	35,80
<i>cngrauhs encrasicholus</i>	38,80	4	0,70
<i>Mugil sahenis, larvae</i>	1,22	1,47	0,98
ионае g. sp. sp., larvae	0,32	0	0
	2,90	1,20	1,50

Как видно, отличие от Черного моря Довольно существенное, хотя эти два водоема связаны Керченским проливом шириной 2,2—7 миль и длиной около 23 миль (Степанов, 1961).

Еще до лабораторной обработки сборов обращает на себя внимание то, что вместо характерных проб гипонейстона синезеленого цвета, которые обычны для Черного и других морей, в Азовском море полупогруженная сеть приносит осадок бледно-желтого цвета. Это объясняется отсутствием в Азовском мо-

ре интенсивно пигментированных *P. mediterranea* и *A. pater-Soni*. Они не значатся в списке свободноживущих беспозвоночных Азова, составленном Ф. Д. Мордухай-Болтавским (1960) на основании опубликованных ранее материалов. Нет их и в сборах планктона (в количестве 171 пробы), полученных в июне — ноябре 1931 г. (Долгопольская и Паули, 1964). Такое отличие состава нейстона двух сообщаемых морей тем более удивительно, если принять во внимание, что при сходных условиях температуры и солености воды в северо-западной части Черного моря понтелла и аномалоцера вполне обычны. Они не образуют здесь больших концентраций, но относятся к числу нередких форм гипонейстона опресненных районов Черного моря.

Пробы нейстона, полученные в сентябре — октябре 1963 г. и в мае 1968 г., также не содержали этих двух видов, что, по всей вероятности, не связано с химическими особенностями состава воды, тем более что в Азовском море наблюдается массовое развитие фито-, зоо- и ихтиопланктона. Из табл. 52 видно, что в слое 0—5 см Азовского моря, наряду с другими видами, многочисленна лабидоцера — представитель того же семейства.

Из сказанного следует, что только непроницаемостью поверхностных черноморских вод через Керченский пролив можно объяснить, почему на расстоянии 23 миль друг от друга находятся две разные по составу гипонейстона области: с юга — область понтеллы, аномалоцеры и в меньшей степени лабидоцеры, с севера — лабидоцеры, достигающей здесь численности нескольких сот экземпляров в 1 ж в слое 0—5 см. Расцвету лабидоцеры в Азовском море благоприятствует ее эвритермность. Аномалоцера и особенно понтелла гораздо более теплолюбивые виды, и их круглогодичное пребывание в Азовском море было бы невозможным из-за низкой температуры воды зимой и ледяного покрова. В теплые сезоны года их существование здесь теоретически вполне возможно и только особенности водообмена через пролив препятствуют его осуществлению. Не исключено, впрочем, что в отдельных случаях при сильных ветрах южных румбов поверхностная черноморская вода вместе с понтеллидами может заноситься в предпроливный участок Азова, но следующее за этим течение обратного направления выносит ее назад в Черное море. Наблюдения за сменой состава и численности понтеллид в этом районе могут, очевидно, представить непосредственный интерес при изучении характера водообмена через Керченский пролив.

Очень богат количественно меро-гипонейстон Азовского моря. Из беспозвоночных здесь особенно многочисленны зоо-десятиногих раков, в частности крабов *Rhitropanopeus harrisii tridentatus* (M a i l l a n d) и *Brachynotus sexdentatus* R i s s o (sin.:

V. lucasi Н. М. Ес!АУ а г а э). 5 августа 1962 г. на одной из станций, расположенных в центре моря, в 1 м³ воды в слое 0—5 см было обнаружено 18603 экз. личинок крабов, принадлежавших, по определению О. Г. Резниченко *, преимущественно *V. zehjien/a^мя*. Этих крупных личинок было так много (улов повторен дважды с интервалом 2 час и получен одинаковый результат), что они беспокоили купающихся. В слое 5—25 см находилось всего 63,3 экз/м³ личинок двух указанных видов крабов, а в слое 25—45 см — 30,4 экз/м³. Следовательно, из всех зооэо крабов, встреченных при высоте волн до 1 м в слое 0—45 см, около 99,5% находилось в слое 0—5 см. Показательно, что сборы планктона, полученные одновременно на той же станции с помощью вертикальных ловов сетью Джеди, не содержали ни одной личинки краба. Это еще одно доказательство того, что орудия вертикального действия, приемлемые для сбора планктона в толще воды, не пригодны для сбора нейстона и, как в данном случае, могут проходить мимо крупных гидробиологических явлений, не регистрируя их. В Черном море подобных концентраций гипонейстонных личинок крабов не встречалось.

Не менее интересными и новыми для биологии Азовского моря оказались нейстонологические материалы, свидетельствующие о размножении кефалей. До первой нейстонологической съемки (август 1962 г.) в литературе не было приведено убедительных данных о нересте здесь сингиля, остроноса или лобана. Только у С. К. Троицкого (1957) встречаем ссылку на неопубликованные материалы В. П. Корниловой, обнаружившей в июле 1953 г. 13 икринок *Mugil* ер. и несколько мальков длиной 12—14 мм, которые, как полагает С. К. Троицкий, не могли прийти сюда из Черного моря. Последующего подтверждения эти сведения не получили, и встречавшиеся в Азовском море мальки кефалей рассматривались как пришельцы из Черного моря, тем более, что проход многочисленных стаяк через Керченский пролив на север наблюдался неоднократно.

В течение августовского рейса 1962 г. в центральной области моря, на площади около 12 тыс. км² в слое 0—5 см была встречена икра, личинки и мальки остроноса и лобана. Численность икринок была невысокой и составляла в среднем 0,15 экз/м³, а гипонейстонных мальков, принадлежавших в основном к виду *M. zehjien*, на этой площади было около 75 млн. экземпляров. Факт нереста остроноса и лобана не вызывал сомнения. Это доказывается, во-первых, тем, что поверхностные черноморские воды, где скопляется икра, личинки и мальки кефалей, в Азов-

ское море не проникают. Иначе сюда проникли бы понтелла и аномалоцера — постоянные спутники ранних стадий онтогенеза кефалей. Во-вторых, икра и личинки этих рыб обнаружены в центральных водах Азовского моря, а не вблизи Керченского пролива. Отмеченная выше «берегобоязнь» производителей кефалей в период размножения стала основной причиной разрыва нерестового ареала остроноса и лобана Понто-Азова в районе Керченского пролива и образования в центре Азовского моря отдельного нерестилища. Еще не известно, размножается ли здесь какая-то обособленная популяция, но условия для ее возникновения, по-видимому, имеются.

Таким образом, среди изученных морских водоемов, Азовское море занимает, вероятно, последнее по площади место в ряду тех, где происходит массовый нерест кефалей.

Нерест сингиля (*M. aequalis*) в Азовском море еще не отмечен. Из нейстонологических материалов, полученных в Черном море (Зайцев, 1963а, 1964а, 1964б; Бабаян и Зайцев, 1964), известно, что основные нерестилища сингиля, вида с осенним размножением, расположены в южной части водоема, где имеются условия для нормальной зимовки мальков. Азовское море, как и северо-западная часть Черного, расположено далеко на север от этих вод, и размножение здесь сингиля означало бы для мальков резкое уменьшение шансов достичь мест зимовки до наступления холодов. Поэтому вероятность обнаружения личинок и мальков сингиля в Азовском море осенью кажется незначительной.

Массовыми компонентами гипонейстона Азовского моря можно считать мальков саргана и взрослых особей трехиглой колюшки. В Черном море эта колюшка встречается в основном в прибрежных водах, а в Азовском — на большинстве станций, в том числе в центре моря, в 35 милях от берега. В августе 1962 г. встречалась также икра хамсы. Это был конец нереста, и количество икринок не превышало 6,4 экз/м³. Характерно, что за весь рейс в слое 0—5 см мы почти не наблюдали скоплений икринок хамсы. Приблизительно на 7г станций они сосредотачиваются в приповерхностном слое, но превышение плотности икры над нижележащим слоем настолько незначительно, что осредненные данные его не выявляют. Одной из причин этого следует считать, вероятно, низкую плотность воды Азовского моря, недостаточную для выталкивания икринок к пленке поверхностного натяжения. Искринки кефалей, как более плавучие и с несмачиваемой оболочкой, могут всплывать к пленке поверхностного натяжения и удерживаться там, а икринки других рыб к этому не способны. Имеются серьезные основания считать, что именно низкая плотность воды Азовского моря составляет основную преграду на пути нереста здесь таких черноморских рыб, икра которых развивается преимущественно

* Автор выражает свою признательность О. Г. Резниченко за помощь в определении личинок крабов. Работа выполнена в лаборатории гидробиологии Черноморского государственного университета им. В. И. Вернадского.

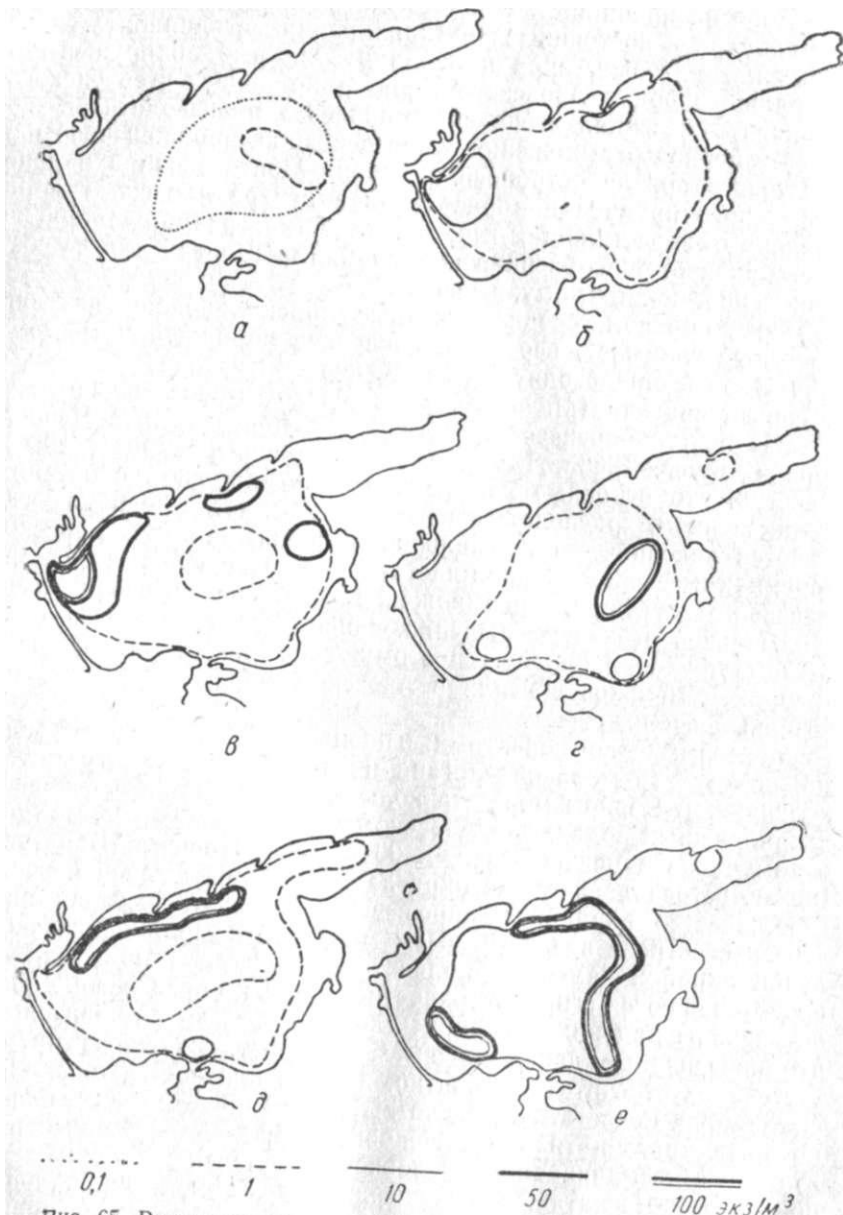


Рис. 65. Распределение некоторых организмов типонейстона в Азовском море в августе 1962 г. (Зайцев, 1964а):
 а — *Mugil saliens*, ova, б — *Engraulis encrasicolus maeoticus*, ova, в — *Labidocera brunescens*, г — *Brachyura*, larvae, д — *Palaemon* sp., larvae, е — *Mysidacea*.

в гипонейстоне. Поэтому ихтионейстон Азовского моря гораздо беднее черноморского (рис. 65), а последний — средиземноморского.

КАСПИЙСКОЕ МОРЕ

Нейстониологическая съемка Каспийского моря проведена в период с 5 по 23 июля 1962 г. Материал собран на 40 станциях, расположенных в северной, средней и южной частях водоема. В местах сбора высота волн колебалась в пределах 0,2–3 м, соленость воды на поверхности — от 6,96 до 13,10‰, а температура воды — от 17,4 до 29,0°. Отношение различных гидробионтов к приповерхностному слою воды показано на табл. 53. Мальки остроноса, которых ловили в основном МНТ, не могут быть включены в эту таблицу, но по визуальным наблюдениям они так же, как и в Черном и Азовском морях, бороздят поверхность воды спинными плавниками.

Таблица 53
 Состав и средняя численность (экз/м³) организмов у поверхности Каспийского моря в июле 1962 г. (Зайцев, 1964а)

Организм	Микрогоризонт, см		
	0–5	5–25	25–45
<i>Palaemon</i> sp. larvae	7,60	1,14	1,12
Cumacea	3,90	0,40	1,10
Amphipoda	1,68	0,06	0,03
<i>Mugil saliens</i> , ova	0,48	0,12	0,10
<i>Atherina mochon pontica</i>	0,30	0,08	0,12
<i>n. caspia</i> , larvae			
<i>Syngnathus nigrolineatus caspius</i> , juv.	0,24	0	0
<i>Clupeonella</i> sp., ova		0,21	0,22
		4,11	

Из таблицы видно, что в слое 0–5 см концентрируются организмы уже знакомые по нейстону Черного и Азовского морей — личинки креветок, кумовые, амфиподы, икра остроноса. Каспийская морская игла *S. nigrolineatus caspius* ведет себя так же, как черноморская *S. schmidti*. В то же время нейстону Каспия свойственны специфические черты.

Обращает внимание отсутствие широко распространенных компонентов эвгипонейстона. В Каспийском море нет понтеллид и *I. stephensi*. Что касается местных изопод, то ни одного экземпляра в 233 пробах (из отдельных микрогоризонтов слоя 0–80 см) обнаружено не было. В составе мерогипонейстона Каспийского моря значатся личинки креветок, появившихся в этом водоеме в 30-х годах. Еще более поздний вселенец —

голландский крабик (Небольсина, 1959) также обнаружен в гипонейстоне района авандельты Волги. Это говорит о том, что в Каспии условия для размножения и заселения крабика столь же благоприятны, по-видимому, как в Черном и Азовском морях.

Науплиусы баянуса, также новейшего вселенца в Каспий (Зевина, 1959; Логвиненко, 1959), встречены в северной и средней части моря, где они, по данным Л. Н. Полищук (1966), полученным в том же рейсе с помощью ПНС=4, образуют отчетливое скопление в слое гипонейстона (рис. 66). Скопление кумовых и амфипод в слое 0—5 см Каспийского моря ночью происходит с такой же регулярностью, как и в Понто-Азове, тем более что значительная часть видов организмов бентогипонейстона южных морей СССР общая (Зенкевич, 1963).

Икринки кильки составляют одну из отличительных черт каспийского меро- и бентогипонейстона. В сборах этого рейса преобладала икра анчоусовидной кильки *Clupeoneula engraulis*. Личинки кильки встречались единично и в основном на расстоянии более 5 см от поверхности моря.

Характерно широкое распространение личинок каспийской атерины, которые обнаруживались как в прибрежных, так и в глубоководных районах моря, явно преобладая в слое 0—5 см. Личинки черноморской атерины *A. tосноп ропИса* встречаются только в узкой прибрежной полосе и изобилуют в мелководных заливах, бухтах и соленых лиманах. Возможно, что «пелагизация» личинок каспийской атерины — это следствие бедности гипонейстона Каспийского моря, открывающей неритическим организмам возможность занять свободную нишу в приповерхностном биотопе открытой области пелагиали. В Черном море слой 0—5 см, занятый понтеллидами, личинками декапод, изоподами и другими хищниками >— пожирателями молоди рыб, был заселен наиболее адаптированными личинками рыб. В этом отношении интересно, что личинки атерины, которые по типу маскировки ближе всего стоят к группе прозрачных форм, далеко не столь «стекловидны», как личинки хамсы (рис. 67). У первых заметны крупные темные пятна, демаскирующие их на поверхности чистой воды. Может быть, поэтому в Черном море они оказались прижатыми в своем распределении к берегам, где обилие плавающих предметов и других укрытий облегчает маскировку. В Каспии же число хищников в слое гипонейстона меньше, буревестник также сюда не залетает и личинки атерины выходят из прибрежных районов в открытые воды, используя кормовые ресурсы слоя 0—5 см.

Высказанное предположение нуждается в проверке. В частности, нужно выяснить, каким образом личинки (длиной менее 10 мм), выклюнувшиеся из демерсальной икры у побережья, достигают центральных районов, расположенных в 70—80 милях

от берега? Какие течения осуществляют этот дальний транспорт личинок атерины?

Таким образом, меро- и бентогипонейстон Каспийского моря состоит в основном из черноморских (средиземноморских) организмов с тем или иным каспийским «стажем». Можно говорить о том, что гипонейстон Каспия был создан и продолжает созда-

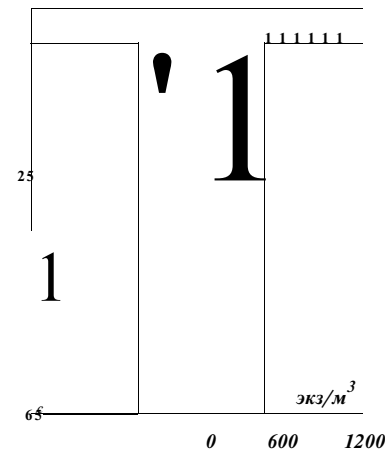


Рис. 66. Вертикальное микро-распределение личинок баянуса у поверхности Каспийского моря (Полищук, 1966).

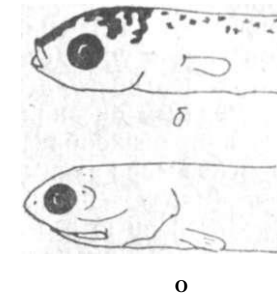


Рис. 67. Пигментация дорсальной стороны голловного отдела тела личинок черноморской хамсы (а) и атерины (б) (Зайцев, 1964а).

ваться человеком, акклиматизировавшим здесь новые виды беспозвоночных и рыб и создающим условия для их дальнейшего проникновения из Понто-Азова (Волго-Донской судоходный канал). Если исключить этих новейших вселенцев (креветки, баянус, голландский крабик, сингиль, остронос и др.), сетной гипонейстон предстанет в предельно обедненном виде, да и то с участием древнечерноморских форм, вроде атерины и морской иглы.

Весьма характерно также, что массовые формы зоопланктона Каспийского моря, как церкопагиды, каланипеда, лимнокалянус, мизиды, не образуют скоплений в слое 0—5 см, хотя многие из них совершают хорошо выраженные вертикальные миграции, подробно описанные В. А. Яшновым (1938), В. Г. Богоровым (1939), Л. А. Зенкевичем (1963), Ф. Г. Бадаловым (1963) и другими авторами. Однако, поднимаясь ночью в верхние слои пелагиали, организмы не устремляются к слою 0—5 см, как к конечной цели, а более или менее равномерно распределяются в многометровой толще. Как выяснил В. Г. Богоров (1939), *Eug^etoga grimmi*, поднимаясь в 20—24 час из глубинных слоев, образует наибольшие скопления не в слое

0—10 м, а глубже — в слое 10—25 м. Делать какие-либо окончательные выводы еще преждевременно, но кажется, что эти особенности важны для понимания генезиса морского нейстона вообще и каспийского в частности.

Автохтоны Каспия — генеративно пресноводные и солоноватоводные организмы — не относятся к тому исходному биологическому материалу, из которого формировался океанический комплекс организмов нейстона. Для обитателей солоноватых или пресных вод, населяющих сравнительно большие акватории (крупные озера, реки, эстуарии), концентрация у пленки поверхностного натяжения связана с опасностью выноса на сушу. Эта опасность убывает либо в предельно малых и защищенных от ветра континентальных водоемах, либо в крупных бассейнах — морях и океанах. В одном и другом случаях существует богатый и разнообразный комплекс нейстонных организмов. Каспийское море занимает, в этом смысле, промежуточное положение: «море» — по площади и объему и «озеро» — по солености. Заселенный в основном выходцами из пресных и солоноватых вод Каспий не получил того набора видов, из которых формируется морской нейстон, и только последующее вмешательство человека привело к образованию приповерхностного комплекса организмов, впрочем, весьма своеобразного и лишенного такой важной составной части, как эвгипонейстон. Что касается массовых представителей автохтонной фауны — веслоногих, церкопагид и других, то несмотря на большую поверхность моря, допускающую образование концентраций в приповерхностном биотопе, они ведут себя так же, как в неглубоких пресноводных и солоноватоводных водоемах, в которых нейстон, если он существует, не получает такого развития и значения, как в море или луже. Специальное изучение нейстона Каспия и крупных пресноводных водоемов на таком уровне, как в морях, позволит лучше осветить этот вопрос, но на данном этапе можно предложить лишь приведенное выше объяснение происхождения и структуры его нейстона. Возможность его дальнейшего обогащения за счет черноморских и азовских форм, в том числе, и эвгипонейстонных, кажется вполне реальной.

В заключение нескольких данных об икре и мальках кефалей, дополняющих характеристику нейстона Каспийского моря. Как видно из табл. 53, икринки остроноса, скопясь в слое 0—5 см, довольно многочисленны и в нижележащем слое, в то время как в Черном море их припленочное скопление более вырало; епо (Зайцев, 1964а). Это объясняется тем, что плотность воды в Каспии в результате значительного опреснения и высоких летних температур в полтора раза меньше, чем в Черном море. Поэтому икринки кефалей в Каспийском море достаточно часты и в толще воды, и более многочисленные поэтому в уловах полностью погруженных сетей горизонтального действия.

Вот почему сборы ихтиопланктона в Каспийском море всегда приносили больше икры кефалей, чем в Черном, а описавшие их авторы, сопоставив уловы из разных районов водоема, пришли к заключению о преимущественном нересте остроноса и сингиля в открытом море (Перцева-Остроумова, 1951; Пробег о в , 1955; Бабаян, 1957). Подобное заключение и аналогичные



Рис. 68. Распределение некоторых организмов гипонейстона в Каспийском море в июле 1962 г. (Зайцев, 1964а):

а — *Mugil saliens*, larvae, б — *Atherina mochon pontica n. caspia*, larvae, в — *Palaemon* sp., larvae, г — Amphipoda.

выводы некоторых зарубежных специалистов не получили вначале **общего** признания, поскольку не было объяснения **такой** особенности биологии размножения. Теперь, благодаря выяснению гипонейстонного характера ранних стадий развития кефалей, становятся понятными причины катадромных нерестовых миграций указанных рыб, а также и то, почему к выводу об их размножении вдали от берегов, основанному на сборах икры, первыми пришли авторы, раньше работавшие на **Каспии**, а не на Черном или Средиземном морях.

Гипонейстонные личинки и мальки остроноса длиной 4,0—19,3 мм были встречены на большой акватории — от самых южных станций до авандельты Волги, но средняя длина их тела увеличивалась с юга на север. Если на уровне о-ва Огурчинского средняя длина мальков составляет 6,61 мм, на широте Кара-Богаз-Гола — 9,24, то севернее параллели 44° она достигает 13,61 мм. Такое положение может объясняться как **более** ранним началом нереста в Северном Каспии, так и перемещением мальков по мере роста с юга на **север**.

Общая численность мальков остроноса в слое 0—5 см на площади около 120 тыс. км² составляла около 190 млн. экз.

Нерест сингиля в период рейса еще не начинался. Распределение некоторых представителей нейстона в Каспийском море показано на рис. 68.

ГЛАВА XVII. ОСОБЕННОСТИ НЕЙСТОНА ВЫСОКОШИРОТНЫХ ОБЛАСТЕЙ МИРОВОГО ОКЕАНА

Количество фактических данных, характеризующих нейстон высокоширотных областей Мирового океана, в настоящее время значительно меньше, чем по южным морям СССР. Имеются сбо-

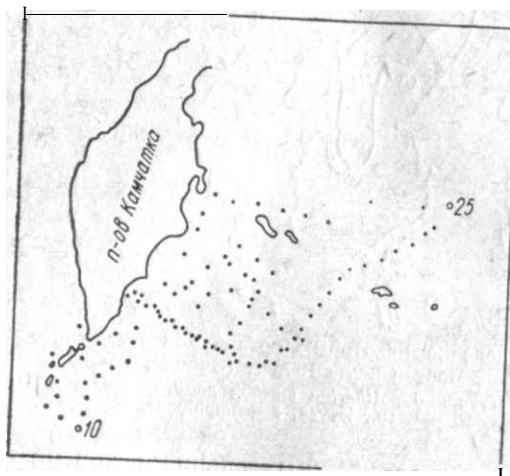


Рис. 69. Расположение нейтонологических станций, выполненных в северо-западной части Тихого океана в период с 24 июня по 18 августа 1962 г. Кружками выделены станции, материалы которых показаны на рис. 39 и 40 (Зайцев, 1964а).

ры, полученные в водах, расположенных к востоку и юго-востоку от Камчатки, и из Южного океана, полученные в 1962—1963 гг. Более репрезентативны тихоокеанские материалы и, исходя из результатов обработки этих проб, здесь дается предварительная характеристика нейстона акваторий, расположенных в районе пятидесятих градусов широты.

В период с 24 июня по 4 сентября 1962 г. в южной части Берингова моря и в сопредельных водах Тихого океана (рис. 69) пробы нейстона с помощью ПНС-2 с борта СРТР-4347, принадлежащего ТИНРО и МРС «Грибанов», принадлежащего Камчатскому отделению ТИНРО, собирал С. М. Чебанов (1965).

Акватория, охваченная сеткой станций, составляет около 1 800 000 км². Станции распределены следующим образом: Бе-

рингово море — 17 станций, северо-западная часть Тихого океана — 79, Охотское море — 2 станции. Кроме того, в прибрежной зоне (Авачинский залив, район о-ва Уташуд) было взято еще 12 станций. На каждой станции одну пробу брали с помощью ПНС-2, а на некоторых — пробы брали круглые сутки с интервалом в 1,2 или 3 час.

Всего на ПО станциях было получено 346 проб. Для характеристики планктона толщи воды на разных горизонтах было взято 42 пробы тралом Кидда и 81 сетью Джеди с замыкателем.

Температура воды на поверхности во время сборов не превышала 10—11° и только в Авачинском заливе доходила до 14°. Однако видовой состав организмов в сборах ПНС-2 по сравнению с летними сборами в южных морях был значительно богаче. В этом сказывается океанический облик данного района, где опреснение никогда не достигает пределов, задерживающих распространение стеногаллиных видов. Наиболее многочисленными в уловах были различные представители щетинкочелюстных, крылоногих моллюсков, веслоногих, гипериид и эуфаузиевых. Остальные, в том числе кишечнополостные, полихеты, молодь кальмаров, мегалопы крабов и личинки других десятиногих, личинки и мальки рыб встречены в значительно меньшем количестве, понтеллид обнаружено еще меньше (табл. 54). Цифровые данные таблицы вычислены на основании всех случаев обнару-

Таблица 54
Состав и средняя численность (экз/ж³) организмов у поверхности Берингова моря и смежных вод Тихого океана в июне — августе 1962 г. (Зайцев, 1964а).

Организм	Микрогоризонт, сж	
	0—5	5—25
<i>Chaetognatha</i>	7,90	9,20
<i>Pteropoda</i>	3,71	4,57
<i>Cephalopoda, juv.</i>	0,39	0,15
<i>Calanais tonsus</i>	77,30	123,20
<i>C. cristatus</i>	13,90	19,10
<i>Eucalanus bungii</i>	4,50	6,90
<i>Epilabidocera amphitrites</i>	4,80	0,12
<i>Decapoda, zoëa</i>	2,80	8,20
<i>Brachyura, megalopa</i>	5,60	1,10
<i>Cumacea</i>	9,10	1,20
<i>Amphipoda, без Hyperiidæ</i>	18,60	1,60
<i>Hyperiidæ</i>	362,40	140,50
<i>Isopoda</i>	3,10	0,60
<i>Euphausiacea</i>	3,30	2,10
<i>Pisces, larvae</i>	7,60	1,40

жения тех или иных организмов в дневное и ночное время. Во время сбора материала спокойное состояние поверхности моря наблюдалось редко. Обычно высота волн была в пределах 1—2 м, а отдельные пробы получены при высоте волны до 5 м. Это дало возможность проверить надежность устройства системы ПНС и одновременно — изучить отношение нейстонтов к гидрометеорологическим условиям, типичным для данного района.

Как видно из таблицы, щетинкочелюстные (в особенности, *Sagitta elegans*) не сосредотачиваются в слое 0—5 см и, возможно, в известной степени избегают его. Только на 17% всех станций, где встречались эти организмы, плотность сагитт в верхнем микрогоризонте была выше, чем в нижнем. В основном это станции, взятые в темное время суток, но среди остальных 83% станций, где большая плотность оказалась во втором ярусе, было также немало ночных сборов. В целом, на основании этих материалов можно сделать вывод о том, что щетинкочелюстные в данном районе, хотя и совершают циркадные вертикальные миграции к поверхности, не образуют таких существенных скоплений, как в Черном море (табл. 48).

То же можно сказать и о крылоногих моллюсках, среди которых особенно часто встречались *Clione Umacina* и *Limacina helicina*. Лишь в 12% случаев эти массовые организмы планктона дальневосточных морей обнаружили незначительное преобладание в верхнем ярусе.

Молодь кальмаров, преимущественно *Ommatostrephes sloanei pacificus* длиной 15—20 мм ведет себя иначе, чем щетинкочелюстные и крылоногие, явно преобладавая в слое гипонейстона. По визуальным наблюдениям С. М. Чебанова, эти хищные головоногие бороздят воду у самой поверхности. В желудках нескольких вскрытых особей были обнаружены личинки рыб и остатки ракообразных. В 1965 г. аналогичное вертикальное распределение молоди кальмаров автор наблюдал в Мексиканском заливе, а П. М. Дэвид (1965) называет молодых кальмаров *Teleoteuthis*, покровы которых отливают синим цветом, в числе компонентов океанического гипонейстона.

Один из наиболее массовых видов веслоногих рачков наших дальневосточных морей — *Caianus tonsus* (по осредненным данным) не обнаруживает тяготения к слою 0—5 см. Вероятно, в этом сказывается влияние дневных сборов, когда численность рачков у поверхности минимальна. Ночные сборы, составившие 38% всех проб, дали в слое 0—5 см 134,1 экз/м³, а в слое 5—25 см — 74,2 экз/м³. Циркадные вертикальные миграции *C. tonsus* прослеживаются вполне отчетливо, а его скопление в ночное время в слое гипонейстона доказано большим числом наблюдений. Здесь он вступает в контакт с поднявшимися из глубин гиперидами, о чем свидетельствуют два конкретных случая такого рода, рассматриваемые в гл. XIII.

В других бассейнах, например в Японском море, по данным К. А. Бродского (1950), *C. tonsus* с прогревом воды опускается в глубокие слои. Отношение вида к нейстону следует рассматривать с учетом его термопреферендума. Возможно, что летняя температура воды на поверхности Японского моря выше оптимальной (как в Черном море для *C. helgotandicus*), а в более высоких широтах этот фактор не препятствует подъему рачка на поверхность и сосредоточению в слое гипонейстона. Другой массовый вид — *Caianus cristatus* ведет себя сходным образом, составляя ночью в слое 0—5 см скопления до 1700 экз/м³. Летом этот рачек погружается днем на глубину ниже 500 м (Бродский, 1950), и, следовательно, он также совершает значительные по амплитуде вертикальные миграции. Еще один веслоногий рачек — *Eucalanus bungii* появляется на поверхности воды лишь в холодное время года (Бродский, 1950). В летних уловах ПНС-2 он встречался в количестве до 352 экз/м³, с незначительным преобладанием в слое 0—5 см в темное время суток.

Далее в табл. 54 следует *Epilabidocera amphitrites* — самый северный представитель семейства понтеллид, распространенный до Чукотского моря (Бродский, 1950). В сборах ПНС-2 эпилабидоцера встречена только на трех станциях в 10—20 милях к югу от м. Лопатка. Подобно другим представителям этого семейства, эпилабидоцера ведет себя как типично гипонейстонный вид.

Личинки зоеа десятиногих раков преобладали в слое 0—5 см только в 20% случаев. Возможно, здесь сказывается недостаточное число наблюдений (зоеа встречены только на 10 станциях), поскольку во всех других морях эти личинки ведут гипонейстонный образ жизни. Зато численность стадий мегалопа крабов во всех без исключения случаях в слое 0—5 см была в 20 и более раз выше, чем в глубжележащем слое. Мегалора были встречены на всей исследованной акватории, включая станции, расположенные в 3000 и более милях от берега над глубинами 4000—5000 м. В 1964—1966 гг. С. М. Чебанов, изучавший камчатского краба, обнаружил основную концентрацию личинок этого вида в слое 0—5 см. Подобно другим типичным представителям гипонейстона они имели синеватую окраску.

Представители амфипод, кумовых и изопод встречены в основном в Авачинском заливе. Среди них такие массовые амфиподы, как *Anonyx* sp., *Parhyale zibellina* и *Nototrophis guttatus*, численно резко преобладали в гипонейстоне залива, как и в Черном море.

Очень многочисленными в ночных сборах ПНС-2 оказались гипериды, особенно *Parathemisto japonica*, образующие четкие скопления в гипонейстоне, главным образом, глубоководных районов. Циркадные миграции этих характерных представителей батипланктогипонейстона рассматривались в гл. XIII.

Эуфаузиевые (в пробах встречались чаще всего *Ткузапоеззи in.erm.is* и *T. gazsnu*) в темное время суток также ведут гипонейстонный образ жизни, но, в отличие от гипериид, с одним максимумом численности. Впрочем, эти данные нуждаются в уточнении, поскольку сеть системы ПНС дает заниженные сведения о численности таких подвижных форм, как крупные эуфаузииды. Не претендуя на правильное отражение абсолютного количества эуфаузиид, данные ПНС-2 показывают, что эти крупные рачки, подобно гипериидам, сосредотачиваются в слое 0—5 см. В ночное время их количество в слое 0—5 см составляло в среднем 4,9 экз/м³, а в слое 5—25 см — 2,3 экз. в 1 м.

Последнее место в таблице занимают личинки рыб. Это в основном личинки сайры *ColoIabiz zuga* (В ге V.) и в значительно меньшей степени — минтая и других видов. Личинки сайры — гипонейстонные организмы. Их численность в слое 0—5 см в 20—30 раз выше, чем в слое 5—25 см. В этом они сходны со своими родичами — личинками саргановых. В желудках личинок сайры длиной более 20 мм были встречены преимущественно остатки гипериид, что, как и пигментация тела (синеватая спинка и светлое брюшко), также подтверждает их гипонейстонный характер. С гипонейстоном связаны и взрослые особи сайры. Так, в желудках трех из пяти экземпляров сайры длиной 22—27 см, выловленных на станции 11 2-го августа 1962 г., было обнаружено соответственно 4, 2 и 20 личинок сайры длиной 60 мм. Желудки двух остальных рыб были наполнены исключительно гипериидами. Следовательно, взрослая сайра питается в слое гипонейстона, потребляя наиболее типичных нейстонтов, в том числе собственную молодь.

Таким образом, сборы нейстона вскрывают существенные особенности вертикально-микрораспределения личинок и мальков сайры и уточняют данные об их распределении в северо-западной части Тихого океана. По литературным сведениям, сайра не образует промысловых скоплений севернее 44° с. ш., в чем проявляется ее относительная теплолюбивость. Что касается личинок сайры, то их относят к тропическим видам (Беклемишев и Парин, 1960), а ее икру В. А. Мухачева (1960) встречала южнее параллели 40°.

Наиболее северная находка личинок сайры по сборам ПНС относится к широте 53°. Икринок сайры (они прикрепляются к плавнику и саргассовым водорослям) в пробах гипонейстона не оказалось, возможно, они были занесены из более южных широт, но характер главных течений в этом районе и наличие здесь взрослых особей позволяют предположить, что нерест происходил на месте. Более точный ответ дадут последующие работы, но сам факт обнаружения личинок на 11—13° выше северной границы репродуктивной части ареала вида в этих водах (Парин, 1968) заслуживает внимания, так как свиде-

тельствует о значительной эвритермности сайры на ранних стадиях развития.

Таким образом, нейстонологические исследования показывают, что в водах северо-западной части Тихого океана, включая смежные акватории Берингова и Охотского морей, слой 0—5 см очень богат населен. Однако особенности температурного режима и другие условия сказываются на структуре и составе гипонейстона этого района. Из всех понтеллид здесь встречается только один вид, причем его находки приурочены к прибрежной зоне, где температура воды на поверхности на 2—3° выше, чем вдали от побережья. Следовательно, изучавшаяся акватория составляет один из аванпостов ареала понтеллид, представленных здесь одним неритическим видом. Неизвестно еще, относятся ли к эвгипонейстону встреченные в пробах ПНС изоподы, обнаруженные только в зоне шельфа.

Значительное понижение среднегодовой температуры воды и суровый режим продолжительного холодного времени года мало благоприятствуют круглогодичному существованию нейстона в этих местах. По той же причине максимум развития приповерхностного комплекса организмов относится к летним месяцам, что, как было показано, хорошо заметно уже на примере Черного моря.

Мерогипонейстон, судя по полученным сборам, представлен личинками крабов, молодью кальмаров, личинками сайры. Возможно, сюда относятся и личинки других высших ракообразных, но имеющиеся данные этого не подтверждают.

Бентогипонейстон, как и в южных морях, включает представителей кумовых и амфипод, а такой общий с Черным морем бентогипонейстонный вид, как *Nototrophis guttatus* (Costa), подчеркивает это принципиальное сходство.

Наибольшее значение в жизни слоя 0—5 см изучавшегося района имеют батипланктогипонейстонные виды гипериид, эуфаузиевых и каланид. Масштабы суточных вертикальных миграций пелагических организмов в северо-западной части Тихого океана поистине грандиозны и охватывают огромную толщу воды (Виноградов, 1954, 1955 и др.). Сборы ПНС показывают, что эти явления непосредственно касаются нейстона. Слой 0—5 см — верхний конечный пункт миграционных путей указанных видов, которые, задерживаясь и скапливаясь под пленкой поверхностного натяжения, значительно влияют на жизнь приповерхностного биотипа. Последующее изучение более мелких форм нейстона позволит полнее осветить трофические связи различных обитателей этого важнейшего микрогоризонта пелагиали.

Можно отметить попутно, что в вертикальных миграциях участвуют и настоящие глубоководные рыбы. Так, в точке с координатами 53° 45' с. ш. и 172° 00' в. д. ночью на глубине

всего 35 м тралом Кидда С. М. Чебанов выловил два экземпляра *Stauhoiuz tascouit*. Т. С. Расе, определивший рыбу, считает, что это одна из наименьших глубин обнаружения данного вида.

Общий облик нейстона, характерный для северо-западной части Тихого океана, повторяется с небольшими изменениями в Южном океане. Здесь, в районах промысла отечественных китобойных флотилий качественные сборы НС проводились с ноября 1962 г. по март 1963 г. А. И. Иванов, изучавший фитопланктон атлантического, индийского и тихоокеанского секторов Антарктики. Как явствует из наблюдений А. И. Иванова и из просмотра переданных им автору проб, гипонейстон Южного океана в видовом отношении беднее, чем в северо-западной части Тихого океана, что объясняется температурными условиями. Здесь отсутствуют понтеллиды и эвгипонейстон, мерогипонейстон и бентогипонейстон выглядят также очень бедно: несколько личинок десятиногих раков и амфипод. Основную массу населения слоя 0—5 см составляет батипланктогипонейстон — те же гиперииды и эуфаузиевые, совершающие столь же четкие циркадные вертикальные миграции, как и в северо-западной части Тихого океана, причем, как сообщил А. И. Иванов, концентрация их очень высока.

Следовательно, нейстон высоких широт отличается четко выраженной циркадной ритмикой состава и численности за счет вертикальных миграций таких массовых и крупных ракообразных, как гиперииды и эуфаузииды. Из имеющихся данных следует, что чем ниже температура воды в том или ином районе Мирового океана, тем меньший удельный вес приходится на долю эвгипонейстона, тем больше возрастает значение батипланктогипонейстона. Именно в высоких широтах, где батипланктогипонейстон достигает наибольшего количественного развития, сосредоточены основные места нагула главных потребителей эуфаузиид, гипериид и крупных каланид — усатых китов. Совершенно очевидно, что в силу различий масштабов между потребителями и слоем 0—5 см нельзя говорить о поедании китами только обитателей слоя гипонейстона. Нахождение в их желудке целого набора плавучих предметов — пемзы, шлака, дерева и т. д. (Слепцов, 1952, 1955) показывает, однако, что усатые киты часто заглатывают пищу на самой поверхности океана, включая слой гипонейстона.

С повышением температуры воды состав океанического нейстона резко меняется. Шесть качественных проб ПНС-3 были взяты Г. Н. Нефедовым (АзЧерНИРО) 10 сентября 1961 г. в 7—8 милях от берега в районе Уолфиш-Бея при температуре воды на поверхности 16°. По географической широте точки станций находятся на тропинке Козерога, но по температурным условиям, благодаря прохождению здесь холодного Бенгель-

ского течения, соответствуют умеренной зоне. Однако, несмотря на сдерживающее влияние температурного фактора, структура нейстона в районе Уолфиш-Бея намного отличается от той, которая характерна для высоких широт. В пробах было обнаружено большое разнообразие организмов и, что особенно заметно, тепловодные формы, главным образом, эвгипонейстона и мерогипонейстона. Появились понтеллиды. Их было всего несколько экземпляров (*Pontellina* sp.), но то обстоятельство, что они оказались в этих малочисленных сборах, свидетельствует об их распространении.

Мерогипонейстон был представлен многочисленными личинками десятиногих раков, в том числе мегалопа крабов, икринками *Engraulis*, *Sardinella*, *Callionymus*. Бентогипонейстон представляли амфиподы, а батипланктогипонейстон — *Rhincalanus nasutus* и пелагические полихеты сем. Tomopteridae. Гипериид и эуфаузиевых, обычных представителей этих вод, в пробах ПНС не обнаружено. Возможно, что температура воды на поверхности в данном районе выше оптимальной и, поднимаясь в ночное время, они останавливаются на каком-то расстоянии от уреза воды. С другой стороны, возможно, что круглосуточное присутствие в слое 0—5 см богатого мерогипонейстона и эвгипонейстона, а также появление здесь в ночное время организмов бентогипонейстона, усиливают конкурентную борьбу за пищу и делают биологически малоцелесообразной концентрацию в этом же биотопе большого числа гипериид и эуфаузиевых. Нечто аналогичное наблюдалось в районе Авачинского залива на Камчатке. Там в слое 0—5 см встречались эпилабидоцера, амфиподы, кумовые, но не гиперииды или эуфаузиевые. В открытых водах, где бентогипонейстона и эвгипонейстона было во много раз меньше, число гипериид и эуфаузиид в слое 0—5 см резко возросло.

Поскольку одним из решающих условий, определяющих концентрацию хех или иных организмов в таком тонком слое воды, как 0—5 см, является трофический фактор, можно предположить, что массовое скопление в нем гипериид и эуфаузиид имеет биологический смысл только там, где мало других потребителей нейстона. Такие условия формируются над большими глубинами и в высоких широтах, причем именно там батипланктогипонейстон, включая эуфаузиид и гипериид, достигает наибольшего расцвета. Наоборот, чем выше температура воды, тем больше удельный вес круглосуточных компонентов нейстона из числа беспозвоночных и рыб, тем меньше значение батипланктогипонейстона в данном районе.

ГЛАВА XVIII. ОСОБЕННОСТИ НЕЙСТОНА ТРОПИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ МИРОВОГО ОКЕАНА

Наиболее полно все структурные элементы морского нейстона представлены в тропической области. Об этом позволяют судить сборы В. В. Кракатица, полученные с помощью НС и НТ-3 в Индийском океане с борта СРТР-9036 в августе — сентябре 1962 г., и сборы автора, полученные с помощью ПНС-3 и МНТ в Мексиканском заливе, Флоридском проливе и Старо-Багамском канале в апреле—августе 1965 г. Кроме того, в отделе гипонейстона имеются отдельные пробы из других районов, что в общей сложности составляет более 200 нейстологических проб. На основании этих сборов, лабораторных опытов, а также многочисленных визуальных наблюдений (надводных и подводных) автора в прикубинских водах можно составить исходное представление об особенностях нейстона тропиков.

Наряду с собственными данными, построенными на единой методической основе, для общей характеристики тропического нейстона использованы некоторые литературные источники, например, сводка Геррина по океаническим водомеркам, а также данные сборов плейстонного трала ПТ (по другим авторам — ПС) конструкции А. И. Савилова (1963), полученные с борта «Витязя» в тропических областях Тихого и Индийского океанов. Это орудие лова по своему устройству идентично пирамидальной нейстонной сети (Зайцев, 1959 г.), но отличается от последней некоторыми особенностями.

Ориентированный на сбор плейстонных организмов ПТ погружается в воду на глубину до 25—30 см. Поскольку собственно плейстонные животные не отрываются от поверхности воды, ПТ не имеет второго и последующих ярусов, как многоярусное устройство ПНС. Это лишает возможности судить о том, какой слой воды занимают организмы, оказавшиеся в улове, т. е. встречаются ли они дальше, чем на 25—30 см от поверхности, и в каком количестве, или сосредоточены в еще более тонком слое, чем 0—30 см? Поскольку собственно плейстонные организмы пассивны, ПТ рассчитан на работу во время дрейфа судна. При этом скорость буксировки зависит от скорости дрейфа, но в большинстве случаев, она мала для сбора тех подвижных организмов, для которых применяется МНТ, работающий на ходу судна. Таким образом, как вполне адекватное орудие сбора плейстона ПТ, в силу особенностей его конструкции и принципа работы, не удовлетворяет требованиям методики сбора и учета нейстона. Однако, так как ПТ облавливают и слой 0—5 см, в его пробах оказывается немалое количество нейстонных организмов. Уловы ПТ позволили А. К. Гейнрих (1960, 1964) и Н. М. Ворониной (1962) составить списки понтеллид

тропической области Тихого и Индийского океанов, а А. И. Савилову (1967) — состав океанических водомерок Тихого океана. Эти данные частично уже использовались в предыдущих главах книги для иллюстрации тех или других положений. Можно назвать еще несколько опубликованных работ, материалы которых можно использовать для характеристики нейстона тропической

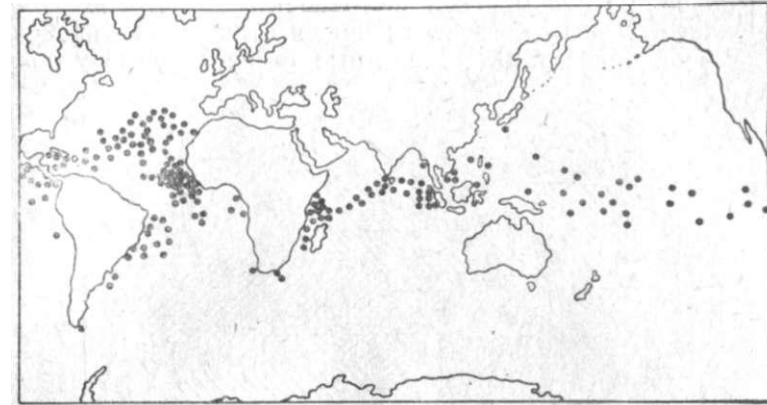


Рис 70 Места обнаружения *Halobates micans* в Мировом океане (Herring, 1961).

области Мирового океана, но фактических данных по этому вопросу еще мало.

Одну из важнейших особенностей структуры тропического нейстона составляет эпинеистон. Если в других климатических зонах эпинеистон представлен фактически совсем не изученным миром микроорганизмов пены⁴ в тропиках он включает также сравнительно крупных океанических водомерок рода Яа/обагя, наиболее типичные виды которого не имеют никакой связи с сушей, лишены крыльев и привязаны только к воздушной стороне пленки поверхностного натяжения пелагиали. Этим объясняется и приуроченность океанических водомерок к наиболее тепловодной области Мирового океана. Сильные ветры, по-видимому, способны заносить часть этих насекомых в умеренную зону, но общий характер их распределения — циркумтропический, а у таких видов, как Я. вепсеих — циркумтропический с выходом в бореальную и нотальную области (рис. 70).

Карта наглядно иллюстрирует сказанное. В сборах нейстона из Аравийского моря и Мексиканского залива также имеются представители Я. *тгеат*, но это только дополняет его характеристику как циркумтропического эпинеистонного вида. Другой массовый вид — Я. *зегкеиэ*, по данным А. И. Савилова (1967) для Тихого океана, населяет северный и южный субтропические круговороты течений, включая галистатические области их

центральных районов и продвигаясь на север и юг до параллели 40° (рис. 71). Следующие пять видов водомерок из сборов А. И. Савилова в Тихом океане — *Я. princeps*, *Я. flaviventris*, *Я. germanus*, *Я. splendens* и *Я. sobrinus* распространяются за пределы тропиков. В некоторых местах водомерки, по наблюдениям А. И. Савилова, образуют целые скопления из нескольких экземпляров на 1 м² морской поверхности.

Исключительным богатством видов отличается гипонейстон тропической области. Благоприятные температурные условия в

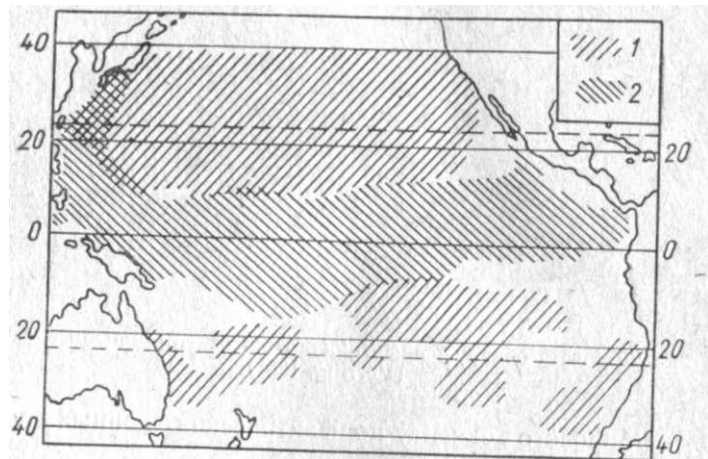


Рис. 71. Распространение *Halobates sericeus* (1) и *H. mi-cans* (2) в Тихом океане (Савилов, 1967).

течение всего года обеспечивают развитие здесь наиболее богатой в видовом отношении фауны эвгипонейстона. В самой тепловодной области Мирового океана достигают подлинного расцвета такие организмы, как моллюски родов *Glaucus* и *Janthina*, креветки *Parapeneus longipes* и *Leander tenuicornis*, крабики *Planes* и *Poríunus portunus*, десятки видов сем. Pontellidae.

В центральной и северо-восточной части Тихого океана А. К. Гейнрих (1960, 1964) обнаружила следующие виды понтеллид, не проникающие в этом бассейне севернее параллели 40°: *Labidocera* (*L. detruncata* (Dana), *L. acutifrons* (Dana), *L. trispinosa* Esterly, *L. acula*); *Ponteila* (*P. tenuiremis* Giesbrecht, *P. princeps* Dana, *P. securifer* Brady, *P. fera* Dana, *P. agassizi* Giesbrecht, *P. danae* Giesbrecht, *P. diagonalis* Wilson, *P. spinipes* Giesbrecht, *P. willeleggei*, *P. chierchiaie*); *Pontellopsis* (*P. villosa* Brady, *P. strenua* (Dana), *P. armata* (Giesbrecht), *P. occidentalis* Esterly, *P. regalis* (Dana)); *Pontellina* (*P. plumata* Dana).

К этому списку Н. М. Воронина (1964) добавляет *Labidoce-*

ra minuta Giesbrecht, а К. Шермен (Sherman, 1963) — *L. madurae*. К. А. Бродский (1950) называет еще один тропический вид, встречающийся в Тихом и Индийском океанах, — *Labidocera pavo* Giesbrecht. Итого, 23 вида понтеллид, из которых только один — *Pontellina plumata* днем держится на глубине до 50—100 м и более, а ночью поднимается к поверхности (Wilson, 1942; Воронина, 1964). Этим объясняется его обилие в «молодой» воде на экваториальной дивергенции (Виноградов и Воронина, 1964). До глубины 100 м встречаются отдельные особи *Pontella tenuiremis* (Wilson, 1942), но максимум этого вида четко приурочен к приповерхностному слою (Воронина, 1964). Остальные виды понтеллид ведут типично гипонейстонный образ жизни, наглядно иллюстрируя утверждение о качественном богатстве эвгипонейстона в наиболее теплых водах Тихого океана. В пределах этих вод зона экваториальной дивергенции отличается сравнительно бедным нейстоном (причины этого рассматривались в главе XV), а к северу и югу от нее находятся области тропиков с наиболее богатым составом нейстона.

Для 139 станций, расположенных в тропической области Индийского океана, Н. М. Воронина (1964) приводит 22 вида понтеллид: *Labidocera* (*L. acutifrons*, *L. detruncata*, *L. minuta*, *L. acuta*, *L. króyeri*, *L. nerii*, *L. sp. (nova?)*); *Pontella* (*P. princeps*, *P. spinipes*, *P. securifer*, *P. danae*, *P. fera*, *P. novae-zelandiae*, *P. atlántica* (?), *P. denticaudata*, *sp. (nova?)*); *Pontellopsis* (*P. regalis*, *P. strenua*, *P. armata*, *P. villosa*, *P. macronyx*, *P. sp.*); *Pontellina* (*P. plumata*).

Для сравнения можно привести список понтеллид Средиземного моря, где температура воды в центральных районах понижается зимой до 17—13° (Raymont, 1967). По данным Г. Трегубова и М. Роз (Trégouboff et Rose, 1957), здесь насчитывается 9 видов понтеллид: *Anomalocera* (*A. patersoni* Tempi.); *Labidocera* (*L. wollastoni* Lubbock, *L. brunescens* Czern.); *Pontella* (*P. mediterránea* Claus, *P. atlántica* Dana, *P. Lo Biancoi* Canu); *Pontellopsis* (*P. regalis* Dana, *P. villosa* Brady); *Pontellina* (*P. plumata* Dana); *Parapontella* (*P. brevicornis* Lubbock).

Как видно, число видов понтеллид в Средиземном море резко сокращается по сравнению с тропической частью Тихого и Индийского океанов, а появившиеся два новых рода *Anomalocera* и *Parapontella* обычные для бореальной области.

Еще одну группу организмов, характерных для эвгипонейстона тропической области океана, составляют саргассовые водоросли. Они распространены очень широко, но только в Атлантическом океане образуют огромное скопление, открытое еще Колумбом 16 сентября 1492 г. Этот район называется сейчас Саргассовым морем. Расположенное между 20 и 35° с. ш. и 40 и

75° з. д. Саргассово море географически выходит за пределы собственно тропической области, но климатически оно составляет ее неотъемлемую часть. Благодаря влиянию Гольфстрима температура воды на поверхности Саргассова моря в феврале не опускается ниже 20—25°, а в августе колеблется в пределах 25—28° (Перес, 1961). Саргассовые водоросли, образующие это море (*S. natans* L. и *S. fluitans* Borgensen), размножаются только вегетативным путем и постоянно находятся в гипонейстонном положении. Их филлоиды, воздухоносные пузыри и другие участки таллома стали в процессе эволюции объектом подражания ряда нейстонтов — беспозвоночных и рыб, личиночных стадий и взрослых особей, составляющих своеобразную «фауну саргассов», одну из характерных групп тропического гипонейстона. Обилие живых существ в приповерхностном слое Саргассова моря и пищи, необходимой для многочисленных рыб и крупных беспозвоночных гипонейстонной «фауны саргассов», не согласуется с довольно многочисленными утверждениями о бедности этой обширной акватории. Так, В. Я. Яшнов (1962) считает Саргассово море примером ультраолиготрофного района Мирового океана. По всей вероятности, здесь мы снова сталкиваемся со случаем, когда вертикальные ловы планктонными сетями не дают объективной оценки жизни в приповерхностном слое моря.

Мерогипонейстон тропической области представлен теми же группами гидробионтов, что и в умеренной зоне, но гораздо большим числом видов, чем в умеренных или высокоширотных водах. В сборах нейстона из Мексиканского залива встречены еще не определенные личинки полихет, пластинчатожаберных и брюхоногих моллюсков, молодь кальмаров, личинки *Baianus* и *Lepadidae* (zoëa, megalopa, alima, phyllosoma), кишечнодышащих (tornaria), ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*), икра, личинки и мальки рыб и многие др. Численность мерогипонейстона в Мексиканском заливе, как и в остальных морях, резко возрастает над областью шельфа.

Также с мелководной областью связан и бентогипонейстон.

В Мексиканском заливе он представлен многими видами взрослых полихет, амфипод, кумовых, изопод и креветок. 21 июня 1965 г. в 23—24 час в Старом Багамском проливе над глубиной около 30 м ловился очень богатый бентогипонейстон, состоящий в основном из изопод (*Eurydice*) и амфипод. Биомасса всего населения слоя 0—5 см составляла 2400 мг/м³. Это, по-видимому, редкий случай, обычно же биомасса гипонейстона ночью в этих водах составляет 300—800 мг/м³.

Вероятно, одним из наиболее ярких и в то же время своеобразных примеров богатого бентогипонейстона в тропической области являются крупные полихеты «палоло» (*Eunice viridis*). Например, в районе о-вов Фиджи и Самоа в течение двух или

трех ночей, начиная с первых суток последней четверти луны в октябре — ноябре месяцах, гетеронеридные формы этих червей вызывают «кипение» спокойной поверхности моря. Это происходит во второй половине ночи и на рассвете, а днем черви исчезают из поверхностного биотопа. К сожалению, автору неизвестно, как ведут себя эти черви в другие месяцы, но, судя по аналогии с родственными видами полихет из других морей, можно сделать вывод о том, что они постоянно совершают циркадные вертикальные миграции, которые резко интенсифицируются в период размножения.

О значении батипланктогипонейстона в жизни приповерхностного микрогоризонта пелагиали тропической области океана известно очень немного, но его удельный вес явно меньше здесь, чем в высоких широтах и, вероятно, чем в умеренных областях. Возможно, это обстоятельство связано с высоким развитием круглосуточных компонентов гипонейстона, крупные формы которого могут серьезно конкурировать с ночными пришельцами из-за пищи. Тем не менее, этот элемент гипонейстона в тропической области существует, и состоит из шетинкочелюстных веслоногих, эуфаузиевых, гиперид и представителей других систематических групп.

О количественных характеристиках нейстона тропической области известно также крайне мало. Общей чертой является то, что здесь численность особей отдельных видов обычно не бывает такой высокой, как в умеренных и особенно в холодных водах. Имеются лишь некоторые исключения, например, немногочисленные случаи очень высокой численности *Eunice viridis* или *Gymnodinium brevis* во время вспышки «красного прилива». Чаше видовое разнообразие сочетается с количественной малочисленностью. Например, К-Шермен (1963) в качестве случая высокой численности неритического вида *Labidocera madurag* вблизи о-ва Некер (Гавайские о-ва) называет цифру 10 экз/м³. В Мексиканском заливе численность наиболее массовых понтеллид (*Labidocera acutifrons*, *L. aestiva*, *Pontellopsis regalis*, *Pontellina plumata*) в сборах автора не превышала 20—30 экз/м³. По сравнению с сотнями экземпляров понтеллид в 1 ж³ в Черном и Азовском морях эти цифры далеко не внушительны. Однако биомасса тотального нейстона в Мексиканском заливе и Черном море величины настолько близкие, что на данном этапе изучения трудно отдать явное предпочтение черноморским пробам. В зонах подъема вод в Мексиканском заливе, например на банке Кампече (Богданов, 1965), нейстон беден и его биомасса не превышает 100—200 мг/м³, а в зонах опускания вод — севернее банки Кампече — в середине залива она достигает 410 мг/м³ (уловы сети из сита № 23), что выше средней биомассы сетного нейстона Черного моря (см. гл. XVI). Создается впечатление, что дальнейшее специальное изучение

нейстона различных районов Мирового океана внесет изменения в распространенное сейчас представление о чрезвычайной бедности жизни в верхней части пелагиали тропических вод по сравнению с умеренной областью.

Наглядное представление об обилии гипонейстона в районе Флоридского пролива дали многочисленные сеансы визуальных наблюдений, проведенных автором вблизи северо-западного побережья о-ва Куба. Очень красочное описание богатства жизни в приповерхностном слое воды вблизи о-ва Большой Инагуа (Багамские о-ва) дал американский любитель-натуралист Дж. Клинджел (1963). Не будучи специалистом, Клинджел допускает ряд неточностей и ошибок, но общая картина описана им удивительно верно. Вот небольшой фрагмент из его описания подводной природы района, о котором здесь идет речь, увиденной через стекло водолазной маски.

«Для многих живых существ поверхность воды — такой же непроницаемый барьер, как и металл, а ведь это — пропускающая свет, хотя и непрозрачная, какой она кажется снизу, пленка. С верхней стороны она была покрыта слоем желтой пылицы, принесенной с прибрежных кустов, и крылатыми семенами. Помимо того, я обнаружил на поверхности мертвых жуков, обрывки крыльев бабочек и надкрылья насекомых. Для обитателей суши поверхность океана — смерть и гибель. Однако чуть ниже картина совершенно меняется. Здесь как бы питомник для океанического молодняка, ибо с нижней стороны к этому блестящему потолку налипла целая орда только что появившихся на свет существ: крохотные рыбки не более четверти дюйма длиной, прозрачные, как стекло, и беспомощные, как увлекаемый течением планктон; микроскопические ракообразные, отсвечивающие всеми цветами радуги; сферические шары яиц пелагических организмов с длинными нитями и темными пятнами ядер; пульсирующие, студенистые ктенофоры величиной с каплю, только что оторвавшиеся от своих похожих на цветок родителей; мириады других существ, слишком маленьких, чтобы разглядеть их невооруженным глазом; об их присутствии говорили точечные вспышки отраженного солнечного света. Этот последний ярд перед поверхностью в самом деле представлял собой детские ясли для обитателей океана» (стр. 259—260).

Дж. Клинджел не знал об особенностях жизни на рубеже моря и атмосферы и о нейстоне, но как внимательный и объективный наблюдатель он описал то, что видел, а в результате получилась полная картина морского нейстона — условий его существования (пыльца и насекомые на поверхности воды), высокой численности организмов, «налипших» к блестящему «потолку», и обилия личиночных стадий в этих «яслях» океана.

О высокой численности и биомассе нейстона наиболее тепловодной области Мирового океана свидетельствуют случаи его

массового потребления такими крупными рыбами, как тунцы. Например, *Neothunnus albacora* в экваториальной области Атлантического океана питается иногда исключительно или преимущественно гипонейстонными личинками крабов сем. Portunidae, Dromiidae, ротоногих (*Squilla*, *Lysiosquilla*, *Gonodactylus*), личинками phyllosoma Scyllaridae и др. (Marchai, 1959). Мегалопа крабов составляли, отмечает Е. Маршал, основную часть содержимого желудков 300 альбакоров, выловленных напротив побережья Гвинеи, над глубинами 200—1000 м. Среди рыб, обнаруженных в желудках, представлены гипонейстонные виды — *Antennarius scaber* и *Histrio histrio*.

Косвенным свидетельством обилия нейстона в неритической зоне тропической области является присутствие здесь таких специализированных нейстофагов, как птицы-водорезы (Rhynchopidae) и летучие мыши-рыболовы (Noctilionidae).

ЗНАЧЕНИЕ НЕЙСТОНА В ЖИЗНИ МОРЯ
И ПЕРСПЕКТИВЫ МОРСКОЙ НЕЙСТОНОЛОГИИ

ГЛАВА XIX. ЗНАЧЕНИЕ НЕЙСТОНА В ЖИЗНИ МОРЯ

Фактический материал, характеризующий приповерхностный комплекс организмов в различных его аспектах, вскрывает, по крайней мере, две важных стороны жизни моря, в которых нейстону принадлежит особая роль: размножения гидробионтов и биогенного круговорота веществ в море и смежных биоциклах.

НЕЙСТОН И РАЗМНОЖЕНИЕ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ

В предыдущих главах неоднократно подчеркивалось и иллюстрировалось примерами положение о том, что нейстон состоит преимущественно из ранних стадий развития беспозвоночных и рыб. По среднему возрасту своих компонентов — это самый молодой комплекс организмов в море. Молодые особи имеются в составе всех биоценозов пелагиали и бентали, но там они «разбавляются» значительным числом родительских форм. В нейстоне же целые семейства и отряды представлены только яйцами, личинками или молодью, но не взрослыми особями. Это значительно уменьшает средний возраст населения приповерхностного биотопа, что составляет одну из его важных отличительных черт.

В табл. 55 приведены некоторые из наиболее распространенных и массовых родов беспозвоночных и рыб морского нейстона и указаны фазы индивидуального развития, которыми они представлены. Из 63 родов нейстонтов 32 представлены только ранними фазами онтогенеза (яйцами, личинками, молодью), 26 — как ранними фазами развития, так и взрослыми особями и только 4 рода — исключительно взрослыми формами. Из 26 родов второй группы у 12 родов взрослые особи появляются в нейстоне только в темное время суток, как и у всех 4 родов первой группы. Данную таблицу можно дополнить, уточнить, но смысл ее останется тем же: нейстон — это царство молодежи, которое проявляется тем очевиднее, чем выше подниматься по систематической лестнице.

Таким образом, важнейшая роль нейстона в море связана с размножением беспозвоночных и рыб, с эмбриональным и

Таблица 55
Возрастной состав беспозвоночных и рыб морского нейстона

Род	Взрос- лые особи	Взрос- лые осо- би и ранние фазы их разви- тия	Ран- ние фазы разви- тия	Род	Взрос- лые особи	Взрос- лые осо- би и ранние фазы их разви- тия	Ран- ние фазы разви- тия
<i>Membranipora</i>	—	—	—	<i>Palinurus</i>	—	—	+
<i>Nectonema</i>	+	?	—	<i>Diogenes</i>	—	—	+
<i>Microspio</i>	—	+	—	<i>Pagurus</i>	—	—	—
<i>Nereis</i>	+	?	—	<i>Planes</i>	—	+	—
<i>Eunice</i>	—	+	—	<i>Portunus</i>	—	+	—
<i>Janthina</i>	—	+	—	<i>Brachinotus</i>	—	—	+
<i>Glaucus</i>	—	+	—	<i>Rhitropanopeus</i>	—	—	+
<i>Mytilus</i>	—	—	+	<i>Carcinus</i>	—	—	+
<i>Ostrea</i>	—	—	+	<i>Pachigrapsus</i>	—	—	+
<i>Balanus</i>	—	—	+	<i>Eriphia</i>	—	—	+
<i>Acartia</i>	—	+	—	<i>Paralithodes</i>	—	—	+
<i>Anomalocera</i>	—	+	—	<i>Oikopleura</i>	—	+	—
<i>Calanus</i>	—	+	—	<i>Sprattus</i>	—	—	+
<i>Centropages</i>	—	+	—	<i>Engraulis</i>	—	—	+
<i>Labidocera</i>	—	+	—	<i>Belone</i>	—	—	+
<i>Oithona</i>	—	+	—	<i>Trachurus</i>	—	—	+
<i>Pontella</i>	—	+	—	<i>Pomatomus</i>	—	—	+
<i>Gastrosaccus</i>	—	+	—	<i>Mullus</i>	—	—	+
<i>Mesopodopsis</i>	—	+	—	<i>Trachinus</i>	—	—	+
<i>Bathyporeia</i>	—	+	—	<i>Blennius</i>	—	—	+
<i>Gammarus</i>	—	+	—	<i>Xiphias</i>	—	—	+
<i>Dexamine</i>	—	+	—	<i>Gobius</i>	—	—	+
<i>Idothea</i>	—	+	—	<i>Scophthalmus</i>	—	—	+
<i>Eurydice</i>	+	—	—	<i>Platichthys</i>	—	—	+
<i>Sphaeroma</i>	+	—	—	<i>Solea</i>	—	+	—
<i>Squilla</i>	—	—	+	<i>Syngnathus</i>	—	—	+
<i>Thysanoessa</i>	—	+	—	<i>Mugil</i>	—	—	+
<i>Palaemon</i>	—	+	—	<i>Sphiraena</i>	—	—	+
<i>Peneus</i>	—	+	—	<i>Atherina</i>	—	—	+
<i>Crangon</i>	—	+	—	<i>Antennarius</i>	—	+	—
<i>Upogebia</i>	—	—	+	<i>Balistes</i>	—	—	+
<i>Callinassa</i>	—	—	+				

Примечание. (+) — присутствие в нейстоне указанных форм; (—) — их отсутствие; (?) — непроверенные данные.

постэмбриональным развитием представителей планктона, nekтона и бентоса. В нейстоне встречаются ранние стадии развития большого числа, иногда весьма отдаленных в систематическом отношении животных, образуя здесь концентрации, существенно отличающиеся от плотности тех же видов и стадий в толще воды. Вероятные причины столь явного предпочтения приповерхностного биотопа пелагиали молодью гидробионтов обсуждались в предыдущих главах. Это, прежде всего, обилие мелкой

пищи — бактерий, простейших, мелких многоклеточных, развивающихся на той питательной среде из неживого органического вещества, которое образуется в области пленки поверхностного натяжения; биологически активные свойства морской пены, способной стимулировать процессы развития и роста гидробионтов, и, наконец, оптический режим и особенно наличие средних и дальних ультрафиолетовых и инфракрасных лучей, также оказывающих стимулирующее действие на ранние стадии развития организмов. Биотоп с таким сочетанием благоприятных экологических факторов не мог оставаться незаполненным. Коротковолновая радиация солнца, которой ряд авторов приписывали главную вину в предполагаемом истреблении и изгнании живых существ из приповерхностного слоя моря, в действительности оказалась далеко не столь губительным фактором. В этом убеждают, прежде всего, бактерии, дающие в нейстоне такую вспышку развития, какой не бывает в толще воды, лишенной «бактерицидной» радиации. От бактерий не отстали и другие группы организмов и в результате здесь образовалось богатейшее скопление живых существ.

Для одних видов, преимущественно низших беспозвоночных, слой 0—5 см стал биотопом, в котором обитают как молодь, так и взрослые особи, для других — местом развития только яиц и молоди. Чтобы обеспечить ранним стадиям онтогенеза возможность успешно развиваться на рубеже моря и атмосферы, беспозвоночные и рыбы претерпели в ходе эволюции серьезные изменения, в результате которых их яйца, личинки и молодь приобрели высокую степень морфологической и физиологической «пригнанности» к специфическим условиям биотопа-питомника. В некоторых случаях эта «подгонка» под условия биотопа изменила до неузнаваемости внешний облик мерогипонейстонных форм в сравнении с их родительскими особями, что представляет еще один аргумент в пользу огромной роли морского нейстона в размножении гидробионтов. Как средоточие молоди, нейстон выступает в качестве важного узлового звена в регуляции сложного комплекса биологических процессов, ответственных за естественное воспроизводство большого числа морских организмов, величину и качество того пополнения, которое ежегодно вливается в каждую популяцию, стадо, вид.

НЕЙСТОН И КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ В ПРИРОДЕ

Топография (положение на рубеже моря и атмосферы), возрастной состав (преобладание ранних стадий онтогенеза), количество (высокая численность и биомасса организмов) и масштабы (поверхность Мирового океана) нейстона обуславливают его широкие и прочные связи с другими классами сообществ в море и на суше. Эти связи осуществляются благодаря личинкам,

уходящим после определенного периода жизни в составе нейстона в другие биотопы, где они обитают как взрослые особи, а также приходу в приповерхностный биотоп взрослых особей для размножения и питания.

Связи нейстона с биоценозами бентали осуществляются по трем каналам: оседание личинок на дно, подъем взрослых особей на нерест (например, палоло и другие полихеты) и питание организмов бентогипонейстона на поверхности моря в ночное время.

Связи нейстона с планктоном толщи воды происходят по тем же каналам. Гипонейстонные личинки многих видов беспозвоночных переходят в нижележащие горизонты, превращаясь в компоненты планктона. В приповерхностный биотоп Из глубинных слоев пелагиали поднимаются самки, доставляющие сюда свои яйца или личинку (*Lucifer*, *Sagitta*, *Calanus*, *Euphausiacea* и др.), а также представители батипланктогипонейстона (гипериды, каланиды и др.).

Характер связей нейстона с nekтоном тот же, что и в предыдущих случаях. Икра, личинки и мальки многих видов рыб развиваются в составе гипонейстона. Взрослые рыбы иногда поднимаются в приповерхностный биотоп для откладывания икры. Такие случаи зарегистрированы у кефалей, морского языка и некоторых других видов. Однако подъем нерестящихся рыб в слой гипонейстона не обязателен, так как их икра, обладающая высокой плавучестью, в любом случае поднимается на поверхность (в соответствии с законом Архимеда) и скопляется под пленкой поверхностного натяжения. Имеются данные, указывающие на то, что способность икры подниматься к поверхности обеспечивает виду максимальный процент оплодотворения кладки. Ю. Г. Алеев (1952) сообщает, что траление у берегов Кавказа в июне 1951 г. обнаружило послойное распределение производителей разного пола ставриды на нерестилище. В слое 0—10 м преобладали текучие самцы (75—100% улова), а в слое 10—17 м — текучие самки (78—86% улова). Биологическое значение этого явления Ю. Г. Алеев видит в том, что икра, поднимаясь вверх, проходит через всю толщу молока и оплодотворяется. Такое приспособление при нересте, по мнению Алеева, свойственно многим, а может быть, и большинству рыб с пелагической икрой.

Многие организмы nekтона способны потреблять гипонейстон в большом количестве. А. К. Макаров (1938) наблюдал в желудках скумбрии *Pomella mediterranea* личинок креветок и крабов. Выше указывалось о потреблении гипонейстона тунцами, о желудках дельфинов, наполненных *Idothea stephensi* и о питании усатых китов у поверхности моря.

Связи нейстона с псаммоном — интерстициальной фауной песчаных пляжей — специально не изучались, но, вероятно, они

осуществляются через развитие личинок псаммобионтов в нейстоне и через поступление мертвых нейстонтов в биотоп псаммона при нагонных явлениях.

Взаимодействие нейстона с анабиоценозом пагона также еще не изучено. В Черном море большинство высокоорганизованных форм нейстона зимуют в южных районах и не попадают в зоны образования плавучего льда. Тем не менее, поскольку лед образуется на поверхности моря, наибольшие шансы оказаться в составе пагона имеет нейстон и, насколько можно судить по предварительным данным, его низшие формы — бактерии, простейшие и другие, которые, как правило, вмораживаются в лед.

Контакты нейстона с аэриобионтами составляют одну из важных и специфических особенностей комплекса организмов, расположенного на границе моря с атмосферой. Эти контакты осуществляются, с одной стороны, через поедание нейстонками аэриобионтов, оказавшихся на морской поверхности, а с другой — через поедание нейстонтов аэриобионтами. В гл. IV приводились примеры организмов-нейстофагов из числа птиц и млекопитающих, у которых имеются специальные приспособления на клюве, когтях, в пищеварительном тракте и т. д., облегчающие лов нейстонтов, их накопление и доставку на пищу птенцам. В результате, часть организмов нейстона изымается из своего биотопа и из моря, транспортируется воздушным путем на сушу и после переваривания в организмах нейстофагов откладывается в составе гуано птиц и летучих мышей. Птицы не только потребляют, но и способствуют распространению нейстонтов. На лапках и перьях птиц переносятся яйца артемии, океанических водомерок и другие организмы.

Таким образом, морской нейстон благодаря целому ряду объективных обстоятельств стал настоящим «узлом связи» между различными элементами биосферы (Зайцев, 1964а, 1967а; Зайцев и Поликарпов, 1967а). Через него проходят потоки веществ и энергии, направленные в самые различные биотопы, расположенные снизу, в море или сверху, на суше. Такая важная связующая роль нейстона в природе не случайна. Она является следствием поступления в приповерхностный биотоп пелагиали потоков веществ и энергии из других биотопов. Если океан рассматривать как арену грандиозных процессов трансформации, обмена веществ и энергии (Богоров, 1967), перечисленные выше связи отражают собой тот механизм, который, восстанавливая равновесие, создает предпосылки для продолжения циркуляции материи. Например, поступление на поверхность моря неживого органического вещества снизу, через пенообразование, «антидождь» трупов, флотацию и т. д. уравновешивается оттоком живого органического вещества в виде покидающих приповерхностный биотоп личинок планктона, нектона и бентоса, а также в виде уходящих в свои дневные биотопы ор-

ганизмов бентогипонейстона и батипланктона. Мощные потоки восходящего неживого органического вещества наблюдаемые в области шельфа, связаны с более сильными

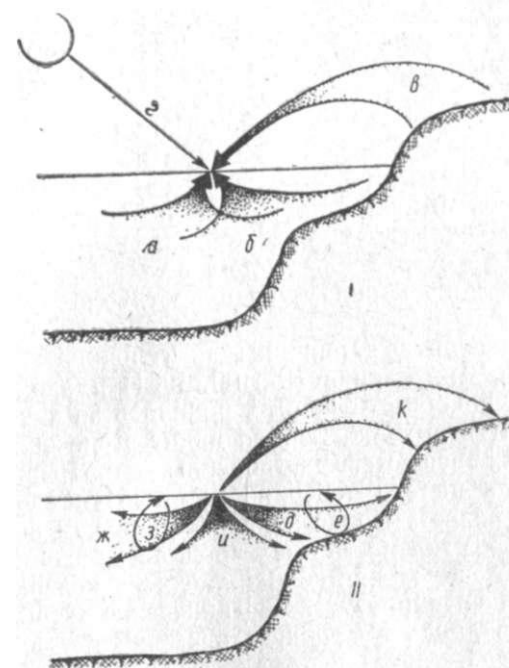


Рис. 72. Каналы связей нейстона с другими элементами биосферы (схема). I. Приток органического вещества и энергии в приповерхностный микрогоризонт пелагиали:

а — пенообразование, *б* — «антидождь» трупов гидробионтов, *в* — эоловые наносы, *г* — солнечная радиация.

II. Отток органического вещества и энергии из приповерхностного микрогоризонта пелагиали:

д — оседание бентогенного мерогипонейстона, *е* — циркулярные миграции бентогипонейстона, *ж* — переход планктонного мерогипонейстона в состав планктона толщи воды, *з* — циркулярные миграции батипланктонного мерогипонейстона, *и* — переход нектогенного мерогипонейстона в состав нектона, *к* — потребление нейстона и вынос его на сушу нейстоноядными птицами и млекопитающими.

токами нисходящего живого органического вещества в этой же / области моря, где оседает основная масса бентогенного мерогипонейстона и существует бентогипонейстон.

С суши на поверхность моря органическое вещество попадает в составе эоловых наносов. Параллельно приносящему по-

току существует другой поток, по которому организмы нейстона уносятся на сушу, причем этот «экспорт» нейстона осуществляется преимущественно в прибрежной зоне, т. е. там, где приповерхностный биотоп моря получает с суши наибольшую дозу органических осадков. Все эти прямые и обратные связи на данном этапе еще не подкреплены соответствующими расчетами потоков веществ и энергии, а представляют собой вскрытые и обоснованные методами нейстонологии реальные контакты объектов ее изучения с представителями населения других биотопов и биоциклов. Если схематично, не соблюдая масштабности, изобразить потоки поступления неживого органического вещества на поверхность моря (рис. 72, I), то потоки живого органического вещества, заключенного в телах нейстонтов, будут проходить по тем же каналам, но в противоположном направлении (рис. 72, II).

Анализируя вероятные причины и условия возникновения жизни на Земле, Дж. Бернал (Bernal, 1961) приходит к заключению, что она «подобно Афродите, родилась из пены морской». Главную причину этого Дж. Бернал видит в способности поверхностно-активных веществ, растворенных в Древнем океане, аккумулироваться на его поверхности, образуя здесь в сотню или тысячу раз более высокие концентрации, чем в массе воды (Бернал, 1969). Жизнь на Земле зародилась, эволюционировала, а породившие ее условия сохранились: на поверхности моря продолжают концентрироваться органические вещества. Этот процесс резко усилился с течением времени, по мере увеличения массы живых организмов в галосфере. Какой выход получает теперь, когда жизнь не может уже возникнуть *de novo*, тот ступок веществ и энергии, который постоянно существует на рубеже моря и атмосферы? Как можно судить, на основании всей совокупности полученных новых данных, этим выходом является нейстон с его важной и управляющей ролью в развитии экологических процессов, протекающих в море (Зайцев, 1967а; Зайцев и Поликарпов, 1967а). Это узловое положение морского нейстона в природе привлекает к нему все возрастающее внимание ученых других областей знания и открывает новые перспективы плодотворных комплексных исследований единой в своей основе природы.

ГЛАВА XX. ПЕРСПЕКТИВЫ МОРСКОЙ НЕЙСТОНОЛОГИИ

Очередные задачи морской нейстонологии заключаются в дальнейшем развитии всесторонних и комплексных исследований нейстона и его роли в природе. Особое значение и актуальность представляет выяснение характера и эффективности различных форм искусственного воздействия на нейстон и, в ча-

стности, дальнейшей его судьбы, при возрастающем влиянии антропогенного фактора на моря и океаны. Стоящие перед морской нейстонологией задачи можно разделить на три группы. Первую группу составляют проблемы, связанные с исследованием специфических физических, химических, радиоэкологических и других условий жизни нейстона в море. В этом аспекте нейстонология выступает в основном как заказчик у ряда других наук, располагающих этими сведениями. Вторую группу задач составляют исследования населения приповерхностного биотопа, т. е. самого нейстона. Это центральный круг вопросов, решение которых должно всесторонне осветить нейстон и его роль в природе. Третья группа задач касается областей, в которых соприкасаются интересы нейстонологии и смежных разделов науки о море. Насколько можно судить по уже выполненным исследованиям, результаты таких работ представляют большой интерес для обеих сторон. Получить же их можно только совместными усилиями специалистов в одной и другой областях. Наконец, существуют различные разделы практической деятельности человека, где (и это сейчас не вызывает сомнений) обойтись без данных нейстонологии невозможно. Основные, из этих общих для нескольких наук областей, исследования — следующие.

При изучении жизни моря как единого экологического процесса, представляющего собой закономерную смену экологических состояний, или фаз, гидробионтов (Зайцев и Поликарпов, 1967а), нейстон обращает на себя внимание как экологическая фаза (или состояние), через которую проходит огромное число видов. Последнее очень важно для изучения экологических процессов, фаз (фазоэкология) и факторов, которые их обуславливают.

В свете основных положений радиационной и химической экологии, разработанных и сформулированных Г. Г. Поликарповым (1964, 1966, 1967а), большое значение приобретает дальнейшее развитие работ в области радиоэкологии нейстона. Это определяется как особой чувствительностью нейстона (гипонейстона) по отношению к радиоэкологическому фактору в ядерный век, так и тем узловым положением, которое нейстон занимает в осуществлении связей между различными классами сообществ гидробионтов и аэробинтов, в развитии экологических процессов в галосфере.

Исследования 3. А. Виноградовой и ее сотрудников по экологической биохимии морских организмов (Виноградова, 1967а, 1967б; Костылев, 1964—1968, и др.), касающиеся в основном организмов гипонейстона, раскрывают их биохимическую природу, в частности, пути и формы биохимической адаптации нейстонтов к условиям своего биотопа. 3. А. Виноградова (1967а) обнаружила, например, что у гипонейстонных понтел-

лид, в отличие от планктонных веслоногих, нет свободных жировых включений, а жироподобные соединения в виде, вероятно, липопротеидов, локализованы тонким сплошным слоем под хитиновым скелетом, образуя как бы непромокаемую пленку. Автор рассматривает эту особенность как приспособление рачков к жизни на границе моря и атмосферы. Дальнейшее развитие исследований в этой области обещает быть весьма плодотворным и полезным как для экологической биохимии морских организмов, так и для нейстонологии.

Сферы интересов биохимии моря, изучающей взаимодействие водных организмов через посредство внешних метаболитов (Лукас, 1961; Хайлов, 1965), и нейстонологии соприкасаются в области исследования приповерхностного микрогоризонта пелагиали, как биотопа с очень высокой концентрацией витальных и постмортальных экскретов гидробионтов и трупов организмов. Важное экологическое значение морской пены как стутка внешних метаболитов доказано экспериментально на гидробионтах, и расширение с одновременным углублением работ по этому вопросу представляется совершенно необходимым. Пена может влиять не только на гидробионты. Она стимулирует развитие и рост наземных растений, вызывает эритему на коже человека, оказывает другие виды воздействия на наземные организмы. Все это дает основание видеть в некоторой перспективе возможности применения препаратов из морской пены в различных практических целях.

Отчетливо наблюдаются общие интересы нейстонологии и продукционной гидробиологии в целях углубленного изучения биологической продуктивности своеобразного приповерхностного биотопа, ставшего ареной столь интенсивных и важных для всего моря трансформаций. Данные нейстонологии необходимы для правильной оценки биологического действия загрязнителей поверхности моря (область санитарной гидробиологии) и повышения эффективности службы обеспечения морского рыболовного промысла.

Совершенно очевидно, что развивающаяся и перспективная отрасль рыбного хозяйства — морское рыбоводство, задача которого состоит в разработке биотехники воспроизводства запасов ценных промысловых рыб в искусственных условиях, не может обойтись без глубокого знания условий, в которых развиваются эти виды в природе.

Перечисленные в предыдущих главах основные достижения и названные здесь некоторые перспективы не оставляют сомнения в том, что дальнейшее развитие морской нейстонологии в состоянии заполнить многие пробелы в наших знаниях о жизни моря и сделать еще более эффективными практические меры, направленные на сохранение, увеличение и рациональное использование его богатств.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поверхность моря издавна привлекала к себе внимание человека. С нею связано немало древних мифов и легенд, удивляющих подчас своей близостью к тем явлениям, которые удалось объяснить только сейчас.

Наука обратила внимание на жизнь у поверхности моря в XIX веке, но это делалось попутно с другими исследованиями и методом визуальных наблюдений. Так, стало известно о прыжках понтеллид, синем цвете некоторых организмов, обитающих под пленкой поверхностного натяжения, существовании океанических водомерок.

Специальные биологические работы на поверхности раздела моря и атмосферы начались только в 50-е годы XX века. Изучение морского нейстона не явилось развитием исследований этого рода в пресных водах, начатых в 1917 г. Здесь были свои предпосылки и конкретные причины, но после обнаружения богатства жизни на рубеже моря и атмосферы стало ясно, что это явление присуще всем водам — пресным и соленым, малым и большим и в основе его лежат общие экологические принципы, действующие в зоне соприкосновения жидкой и газообразной оболочек Земли.

Подробное выяснение всех физических и химических причин вспышки жизни в приповерхностном биотипе пелагиали — дело будущего. Сейчас об этом известно не много. Зато достаточно много известно о жизни самого верхнего микрогоризонта водной толщи. Установлено, что жизнь там богата и разнообразна, организмы адаптированы к условиям своего биотопа и что нейстон — это биологическая структура, эволюционно возникшая как результат приспособления большой группы организмов к специфическим условиям пограничной с атмосферой зоны пелагиали. Проникновение в эту зону посредством специальной (адекватной) методики позволило раскрыть и количественно оценить важность и значение нейстона в жизни моря, в большой степени способствующего естественному воспроизводству морских организмов, развитию экологических процессов, круговороту веществ в природе.

Комплексный подход к изучению морского нейстона, давший обильную и разностороннюю научную информацию, показал, что морская нейстонология — область гидробиологии, изучающая нейстон Мирового океана, относится к числу важных и перспективных разделов биологической океанографии. Об этом свидетельствуют вопросы, которые удалось по-новому осветить и объяснить с позиций нейстонологии и которые сейчас разрабатываются ею самостоятельно или в комплексе со смежными областями науки и практики.

Несмотря на то что дифференциация областей знания стала одной из характерных черт развития современной науки и всему значительному из современных достижений мы обязаны, в первую очередь, возникновению новых разделов и областей в недрах существовавших наук (с их методами и подходами к решению возникших новых проблем), вполне может возникнуть вопрос, насколько обосновано и необходимо выделение нейстонологии? Может быть, жизнь приповерхностного слоя пелагиали в состоянии изучать или уже изучают существующие разделы гидробиологии, в частности планктонология, тем более, что в литературе население из приповерхностного слоя пелагиали, полученное полупогруженными орудиями лова, иногда называют «приповерхностным планктоном» (Киселев, 1969). Действительно, если нейстон — часть планктона, которая отличается от остального планктона только тем, что находится на поверхности воды, тогда в вычленении нейстонологии нет объективной необходимости. Решить этот принципиальный вопрос можно только разобравшись в его существе. Один из путей решения имеет, в известной степени, формальный характер. Согласно всем учебникам гидробиологии (Зернов, 1934, 1949; Березина, 1953, 1963; Константинов, 1967), планктон и нейстон — различные группы населения водоемов, различные классы сообществ. Следовательно, нейстон — не приповерхностный планктон, а новое качество. Поэтому необходимость нейстонологии, призванной изучать это новое качество, вытекает уже из учебных истин. Однако изложенный в монографии материал говорит сам за себя.

Нейстон был обнаружен в море, в сущности, благодаря отступлению от методов классической планктонологии, рассматривающей толщу воды как однородный на большом протяжении биотоп, изучаемый путем вертикальных ловов. Посредством специальных методических приемов в верхнем микрогоризонте, к которому не проявлялось какого-либо особого внимания и для изучения которого не существовало раньше специальных приборов, было обнаружено то новое качество, прослеженное от бактерий до рыб и названное нейстоном, которое не могло оказаться в поле зрения планктонологии. Что касается «приповерхностного планктона», то это тоже нейстон, полученный полупогруженными орудиями лова, но с большой примесью планкто-

на из толщи воды и плейстонных сифонофор, как следствие конструкции применяемых орудий лова. Это обстоятельство, впрочем, не скрадывает нового качества таких проб и А. К- Гейнрих (1964) не без основания отделяет «приповерхностный планктон» от «поверхностного», населяющего в Тихом океане слой 0—200 м.

В книге показано, что качественная специфика населения приповерхностного микрогоризонта моря настолько отчетлива, что эти организмы не могут нормально существовать в биотопе планктона, т. е. в толще воды. Одни из них не могут там оказаться в силу своей высокой плавучести, другие утрачивают в толще воды свои приспособительные признаки и свойства, третьи проходят через толщу воды, стремясь к поверхности, где задерживаются и т. д. Поэтому сведение нейстона к разряду планктона, пусть даже «приповерхностного», методологически неправильно, так как этим сводятся на нет те специфические черты населения морских и пресноводных водоемов, которые возникли, как результат адаптации организмов именно к поверхности раздела вода — воздух.

Морская нейстонология в ряду других разделов биологической океанографии и в комплексе с ними за первые 10 лет своего существования оказалась весьма плодотворной областью исследования. Дав возможность посмотреть на некоторые установившиеся понятия с новых позиций и обнаружив в них новые стороны, а также выдвинув ряд новых проблем, морская нейстонология заняла свое место в широких рядах наступления науки на тайны моря. Как любое новое дело нейстонология сталкивается со многими трудностями, вызванными причинами объективного и субъективного характера. Поэтому необходимо было подвести итоги большой исследовательской работе, обратив внимание на самую верхнюю область толщи вод Мирового океана как на арену весьма перспективного поиска. С этой целью была задумана и написана настоящая книга и если читатель, ознакомившись с ней, откроет для себя что-то новое, которое увлечет его, автор будет считать свою задачу на данном этапе выполненной.

ЛИТЕРАТУРА

- Ал е е в Ю. Г. К экологии размножения черноморской ставриды (*Trachurus trachurus* L.) — ДАН СССР, 83, 5, 1952, 753.
- Ал е е в Ю. Г. О функциональном значении брюшного киля у рыб.— Тр. Севастоп. биол. ст., 13, 1960, 155.
- Ал е е в Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. Изд-во АН СССР, М., 1963.
- Андреев Н. Н. Справочник по орудиям лова, сетеснастным материалам и промысловому снаряжению. Пищепромиздат, М., 1962.
- Андрусов Н. И. Некоторые результаты экспедиции «Черноморца». К вопросу о происхождении сероводорода в водах Черного моря.— Изв. русск. географ. об-ва, 28, 4, 1892, 370.
- Архангельский А. Д. и Страхов Н. М. Геологическое строение и история развития Черного моря. Изд-во АН СССР, М., 1938, 201.
- Ашофф Ю. Экзогенные и эндогенные компоненты циркадных ритмов. Биологические часы. «Мир», М., 1964, 27.
- Бабаян К. Е. Каспийская кефаль.— Зоол. журн., 36, 10, 1957, 1505.
- Бабаян К. Е. и Зайцев Ю. П. Новые данные по биологии кефалей и перспективы развития кефалеводства в СССР.— Зоол. журн., 43, 9, 1964, 1342.
- Бабков А. И. О причинах возникновения сглаженных полос и пятен на поверхности моря.— Океанология, 5, 2, 1965, 322.
- Бадалов Ф. Г. Некоторые данные о суточных вертикальных миграциях зоопланктона в Каспийском море.— Изв. АН АзербССР, сер. биол. и мед. наук, 6, 1963, 67.
- Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. «Высшая школа», М., 1966.
- Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара. Медгиз, М., 1944.
- Беклемишев В. Н. (Ред.) Учебник медицинской энтомологии. Медгиз, М., 1949.
- Беклемишев К. В. Планктон останавливает корабль.— Природа, 11, 1958, 105.
- Беклемишев К. В. и Париш Н. В. Биогеографические границы в пелагиали северной части Тихого океана зимой 1958/1959 г.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 41, 1960, 257.
- Белопольский Л. О. Кормовые биотопы и состав пищи морских колониальных птиц Баренцова моря.— Тр. Арктич. н.-н. ин-та, 205, 1957а, 19.
- Белопольский Л. О. Экология морских колониальных птиц Баренцова моря. Изд-во АН СССР, М., 1957б.
- Береговой П. М., Білокін І. П., Лавітська З. Г., Липа О. Л., Поліщук Л. К., Топачевський О. В. Словник-довідник з ботаніки. «Радянська школа», К., 1965.
- Березина Н. А. Гидробиология. «Сов. наука», М., 1953.
- Березина Н. А. Гидробиология. «Высшая школа», М., 1963.
- Бернал Дж. Возникновение жизни. Перевод с английского под редакцией и с предисловием акад. А. И. Опарина. «Мир», М., 1969.
- Беседнов Л. Н. Некоторые данные по ихтиофауне тихоокеанского плавника— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 41, 1960, 192.
- Богданов Д. В. Некоторые черты океанографии Мексиканского залива и Карибского моря. Советско-Кубинские рыбохозяйственные исследования. «Пищевая промышленность», М., 1965, 23.
- Богорад В. Б., Нехлюдова А. С. Краткий словарь биологических терминов. Учпедгиз, М., 1963.
- Богоров В. Г. Суточная вертикальная миграция *Eurytemora eimmi* в Каспийском море.— Сб., посвящ. научной деятельности Н. М. Книповича. Пищепромиздат, М., 1939, 383.
- Богоров В. Г. Количественная оценка животного и растительного населения океана — ДАН СССР, 162, 5, 1965, 1181.
- Богоров В. Г. Биологическая трансформация и обмен веществ в океане.— Океанология, 7, 5, 1967, 839.
- Богоров В. Г., Воронина Н. М. Распределение биомассы планктона в продуктивном слое Индийского океана.— В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. «Наука», М., 1967, 68.
- Богоров В. Г., Зенкевич Л. А. Биологическая структура океана.— В кн.: Экология водных организмов. «Наука», М., 1966, 3.
- Богоров Л. В. К методике изучения количественного распределения микроорганизмов в поверхностном слое водоема.— Булл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 71, 6, 1966, 75.
- Богуславский С. Г. Поглощение солнечной радиации в море и его непосредственное влияние на изменение температуры моря.— Тр. морск. гидрофизич. ин-та, 8, 1956, 80.
- Большаков В. С. Заметка о структуре дунайского гидрологического фронта.— Океанология, 2, 4, 1962, 640.
- Большаков В. С. До вивчення гідрології верхнього метричного шару води Чорного моря.— Наук. зап. Одеськ. біол. ст. АН УРСР, 5, 1963, 63.
- Большаков В. С. Распространение речных вод в бесприливном море.— В кн.: Вопросы биоокеанографии. «Наукова думка», К., 1967, 8.
- Большаков В. С. Сравнительная гидрологическая характеристика Черного, Азовского и Каспийского морей.— В кн.: Экологическая биогеография контактных зон моря. «Наукова думка», К., 1968.
- Большаков В. С., Розенгурт М. Ш., Балинская Н. С., Толмазин Д. М. Характеристика водных масс північно-західної частини Чорного моря.— Наук. зап. Одеськ. біол. ст. АН УРСР, 5, 1963, 81.
- Борисенко А. О вмерзании в лед планктонных организмов в Одесском заливе.— Природа, 8, 1937.
- Борисов П. Г., Богданов А. С. Сырьевая база рыбной промышленности СССР. Часть II. Пищепромиздат, М., 1955.
- Бошко Г. В., Монченко В. І. До фауни безхребетних північно-західної частини Тихого океану.— ДАН УРСР, 12, 1960, 1648.
- Бродский К. А. Веслоногие рачки *Caiaipocia* дальневосточных морей СССР и Полярного бассейна. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1950.
- Бродский К. А. Фауна веслоногих рачков (*Caiaipocia*) и зоогеографическое районирование северной части Тихого океана. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1957.
- Булавинов А. Н. Журнал наблюдений за гипонейстоном у побережья южного Крыма в июле—августе 1963. Фонды Одесского отделения ИнБЮМ, 1963.
- Бюнинг Э. Биологические часы.— В кн.: Биологические часы «Мир» М., 1964, 11.
- Валло К. Общая география морей. Учпедгиз, М.—Л., 1948, 1.
- Верховская И. Н. Универсальный метод расчета поправки на радиоактивный распад. Медгиз, М., 1954.
- Викторов Д. П. Краткий словарь ботанических терминов. «Наука», М., 1964.
- Вітнікова М. А. Деякі нові дані про розвиток чорноморського анчоуса. 16*

- Тези доп. наук. конф. біол. ф-ту, присвяч. сторіччю Одеськ. держ. ун-ту, Одеса, 1965, 9.
- Виноградов А. К. К биологии гипонейстона северо-западной части Черного моря.— Гидробиол. журн., 11, 6, 1966, 57.
- Виноградов А. К. Изучение эколого-морфологических адаптации ихтионейстона.— В кн.: Биологические проблемы океанографии южных морей. «Наукова думка». К., 1969, 119.
- Виноградов А. К. К методике визуальных наблюдений в слое гипонейстона.— Гидробиол. журн., 5, 2, 1969, 80.
- Виноградов К. А. Материалы по ихтиофауне района Карадагской биологической станции (Черное море).— Тр. Карадагск. биол. ст., 4, 1931, 137.
- Виноградов К. О. Чорноморські експедиції 1960—1961 рр. на сейнері «Міклухо-Маклай» Одеської біологічної станції Інституту гідробіології АН УРСР — ДАН УРСР, 2, 1962, 267.
- Виноградов К. А. Вопросы изучения «контактных» зон моря.— Тез. докл. Четвертой межвузовск. зоогеограф. конф., Одесса, 1966, 43.
- Виноградов К. А. Контактные зоны южных морей и некоторые аспекты их эколого-географического изучения.— В кн.: Вопросы биоокеанографии. «Наукова думка», К., 1967, 154.
- Виноградов К. А. Введение.— В кн.: Экологическая биогеография контактных зон моря. «Наукова думка», К., 1968, 3.
- Виноградов К. А., Розенгурт М. Ш., Толмазин Д. М. Атлас гидрологических характеристик северо-западной части Черного моря (в рыбопромысловых целях). «Наукова думка», К., 1966.
- Виноградов М. Е. Суточные вертикальные миграции зоопланктона дальневосточных морей.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 8, 1954, 164.
- Виноградов М. Е. Вертикальные миграции зоопланктона и их роль в питании глубоководной пелагической фауны.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 8, 1955, 71.
- Виноградов М. Е., Воронина Н. М. Некоторые особенности распределения планктона в водах экваториальных течений Тихого и Индийского океанов.— Океанологические исследования МГГ, 13, 1964.
- Виноградова З. А. О явлении линьки у некоторых рыб Черного моря.— Тр. Карадагск. биол. ст., 9, 1950, 70.
- Виноградова З. А. Биохимические аспекты изучения морского планктона.— В кн.: Вопросы биоокеанографии. «Наукова думка», К., 1967а, 52.
- Виноградова З. А. (Ред.)— В кн.: Биохимия морских организмов. «Наукова думка», К., 1967б.
- Виноградова З. А., Ковальский В. В. К изучению химического элементарного состава черноморского планктона.— ДАН СССР, 147, 6, 1962, 1458.
- Виноградова З. А., Коган Г. М. Географическая изменчивость микро-элементарного состава планктона и воды Черного моря.— Тез. докл. Четвертой межвузовск. зоогеограф. конф., Одесса, 1966, 47.
- Виноградская С. С. Изменения химического состава икры некоторых рыб Черного моря в процессе созревания.— Зоол. журн., 33, 1, 1954, 139.
- Водяницкий В. А. Пелагические яйца и личинки рыб в районе Новороссийской бухты.— Тр. Новоросс. биол. ст., 4, 1930, 93.
- Водяницкий В. А. К вопросу о биологической продуктивности Черного моря.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 7, 2, 1941, 7.
- Водяницкий В. А., Казанова И. И. Определитель пелагических икринок и личинок рыб Черного моря.— Тр. ВНИРО, 28, 1954, 240.
- Возжинская В. Б. Плавающие водоросли западной части Тихого океана.— Океанология, 4, 5, 1964, 876.
- Воронина Н. М. О кажущихся колебаниях количества зоопланктона в течение суток.— Зоол. журн., 37, 7, 1958, 989.
- Воронина Н. М. О приповерхностном зоопланктоне Индийского океана.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 58, 1962, 67.
- Воронина Н. М.— Распределение приповерхностного зоопланктона в водах экваториальных течений Тихого океана (на примере копепод сем. РоглеШске).— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 65, 1964, 95.
- Гейнрих А. К. О приповерхностном планктоне центральной части Тихого океана.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 41, 1960, 42.
- Гейнрих А. К. О приповерхностном планктоне северо-восточной части Тихого океана.— Тр. ин-та океанол. АН СССР, 65, 1964, 77.
- Головкин А. Н. О выедании рыбы кайрами и моевками в гнездовый период в Баренцовом море — Зоол. журн., 42, 3, 1963, 408.
- Головкин А. Н., Позднякова Л. Е. Влияние морских колониальных птиц на режим биогенных элементов в прибрежных водах Вое-И точного Мурмана.— Тр. Мурманск, биол. ин-та КФ АН СССР, 6, 10, 1964, 88.
- Горюнова С. В. Применение метода флуоресцентной микроскопии для определения живых и мертвых водорослей.— Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, 1952, 2, 64.
- Грезе В. Н. Опыт применения планктометра при исследованиях морского планктона.— Океанология, II, 2, 1962, 305.
- Гриффин Д. Эхо в жизни людей и животных. Гос. изд-во физ.-мат. лит., М., 1961.
- Гудков В. М. О связях в распределении зоопланктона, морских птиц и усатых китов.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 58, 298.
- Данилевский Н. Н. Пелагический трал для количественного учета моллюды черноморских рыб в гипонейстоне. Фонды АзЧерНИРО, 1965.
- Дементьев Г. П. Отряд Чистики. Птицы Советского Союза, 2. «Сов. наука», М., 1951а, 169.
- Дементьев Г. П. Отряд Чайки. Птицы Советского Союза, 3. «Сов. наука», М., 1951б.
- Дементьева Т. Ф. Методика и результаты изучения причин колебаний численности азовской хамсы.— Тез. докл. Третьей экол. конф., К., ч. 2, 1954, 41.
- Дехник Т. В. О суточном ритме размножения и стадийности развития некоторых морских рыб.— Тр. Севастоп. биол. ст., 12, 1959, 285.
- Дехник Т. В. Этапы эмбрионального развития и суточный ритм размножения некоторых рыб Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 14, 1961, 220.
- Долгопольская М. А. Баянусы как вредители рыбного хозяйства.— Природа, 3, 1946, 72.
- Долгопольская М. А. и Паули В. Л. Планктон Азовского моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1964, 118.
- Драчев С. М. и Былинкина А. А. Загрязнение радиоактивными веществами поверхности водоемов.— Медицинская радиология, 5, 6, 1966, 54.
- Драчев С. М., Корш Л. Е., Митягина О. В. О микрофлоре поверхности водоемов.— Журн. гигиены, эпидемиол., микробиол. и иммунол., I, 1957, 372.
- Дробышева С. С., Соловьев Б. С. С гидростатом в глубины моря.— Природа, I, 1964, 99.
- Дука Л. А. Средний вес пелагических личинок некоторых видов рыб.— В кн.: Исследования планктона Черного и Азовского морей. «Наукова думка», К., 1965, 113.
- Егоров Н. И. Физическая океанография. Гидрометиздат, Л., 1966.
- Жадин В. И. Методы гидробиологического исследования. «Высшая школа», М., 1960.
- Жадин В. И. и Герд С. В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. Учпедгиз, М., 1961.
- Жуковский Г. Р. Океанография для судоводителей. Гос. изд-во водного транспорта, М.—Л., 1953.
- Журавлев В. Н. Биология колорадского жука (фер<1>ПО/ар<а> ёесетИне-

- ata Say.) и его значение как вредителя картофеля Калининградской области. Автореф. канд. дисс., Ленинград, 1964.
- Заварзин Г. А. Бактериальное население поверхностной пленки воды в естественных водоемах дельты Волги.— Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, 1955, 4, 1955, 196.
- Зайцев Ю. П. Определение плавучести пелагической икры некоторых видов черноморских рыб.— ДАН СССР, 94, 3, 1954, 577.
- Зайцев Ю. П. Плавучесть пелагической икры некоторых черноморских рыб и ее значение для биологии нереста.— Тр. Одесск. гос. ун-та, сер. биол. наук, 145, 7, 1955, 223.
- Зайцев Ю. П. TS-диаграммы встречаемости пелагической икры некоторых черноморских рыб.— ДАН СССР, 111, 1, 1956, 193.
- Зайцев Ю. П. О необходимости некоторых изменений в методике сбора ихтиопланктона.— Тез. докл. научн. сессии уч. совета Ин-та гидробиол. АН УССР на Одесск. биол. ст., Одесса, 1958а, 37.
- Зайцев Ю. П. До питания про влияние хвильования воды на розвиток ікри чорноморської камси *Engraulis encrasicolus ponticus* A1 e x.— Доп. АН УРСР, 4, 1958б, 4, 459.
- Зайцев Ю. П. Механическая прочность икры хамсы и связанные с ней особенности размножения.— Вопр. ихтиол., 12, 1959а, 89.
- Зайцев Ю. П. Про л плив сонячного світла на пелагічну ікру риб.— Доп. АН УРСР, 8, 1959б, 917.
- Зайцев Ю. П. Ихтиопланктон Одеської затоки і суміжних ділянок Чорного моря. Вид-во АН УРСР, К., 1959в.
- Зайцев Ю. П. К методике сбора пелагической икры и личинок рыб в районах моря, не подверженных значительному опреснению.— Зоол. журн., 38, 9, 1959, 1426.
- Зайцев Ю. П. Нові дані про іхтіопланктон північно-західної частини Чорного моря.— Наук. зап. Одеск. біол. ст., АН УРСР, 1, 1959д, 77.
- Зайцев Ю. П. Особенности размножения кефалей (*Mugilidae*) Черного моря.— Зоол. журн., 39, 10, 1960а, 1538.
- Зайцев Ю. П. Про існування біоценозу нейстону в морській пелагалії.— Наук. зап. Одеск. біол. ст. АН УРСР, 2, 1960а, 37.
- Зайцев Ю. П. Про нерест луфаря (*Pomatomus saltatrix* L.) в північно-західній частині Чорного моря.— Наук. зап. Одеск. біол. ст., 2, 1960, 109.
- Зайцев Ю. П. Приповерхностный пелагический биоценоз Черного моря.— Зоол. журн., 40, 6, 1961а, 818.
- Зайцев Ю. П. Устройство для лова планктона в приповерхностном слое воды.— Бюлл. изобретения, 10, 1961б, 52.
- Зайцев Ю. П. Неизученный пелагический биоценоз Черного моря.— Тез. докл. научн. конф., поев. 40-летней деят. Новоросс. биол. ст., Новоросийск, 1961в, 41.
- Зайцев Ю. П. Показники нересту камси та ставриди в північно-західній частині Чорного моря, визначені за допомогою нової методики.— Наук. зап. Одеск. біол. ст. АН УРСР, 3, 1961, 45.
- Зайцев Ю. П. Орудия и методы изучения гипонейстона.— Вопросы экологии, 104, 1962а, 107.
- Зайцев Ю. П. Деякі особливості розвитку гіпонейстону в північно-західній частині Чорного моря.— Наук. зап. Одеск. біол. ст. АН УРСР, 4, 1962б, 19.
- Зайцев Ю. П. Влияют ли лиманные хозяйства на запасы кефалей в Черном море?— Рыбное хоз-во, 3, 1963а, 7.
- Зайцев Ю. П. До біології нересту луфаря (*Pomatomus saltatrix* L.) у Чорному морі.— Наук. зап. Одеск. біол. ст. АН УРСР, 5, 1963б, 100.
- Зайцев Ю. П. На рубеже двух океанов.— Природа, 11, 1963в, 27.
- Зайцев Ю. П. Гипонейстон Черного моря и его значение. Докт. дисс., Одесса, 1964а.
- Зайцев Ю. П. О распределении и биологии ранних стадий развития кефалей (*Mugilidae*) в Черном море.— Вопросы ихтиологии, 4, 3, 1964б, 512.
- Зайцев Ю. П. Порівняльні вивчення гіпонейстону Чорного та Азовського морів.— Тези допов. Першої респ. конф. Всес. гідробіол. тов-ва. К., 1964В, 10.
- Зайцев Ю. П. Некоторые пути адаптации организмов гипонейстона к условиям жизни приповерхностного слоя моря.— Тез. докл. Первого съезда ВГБО.— Вопросы гидробиологии. «Наука», М., 1965, 160.
- Зайцев Ю. П. Зоогеографические аспекты гипонейстона Мирового океана.— Тез. докл. Четвертой межвузовск. зоогеограф. конф., Одесса, 1966, 99.
- Зайцев Ю. П. Проблемы морской нейстонологии.— Гидробиол. журн., 3, 5, 1967а, 58.
- Зайцев Ю. П. Гипонейстон.— В кн.: Биология северо-западной части Черного моря. «Наукова думка», К., 1967б, 117.
- Зайцев Ю. П. Гипонейстон и его радиоэкологическое значение.— В кн.: Вопросы биоокеанографии. «Наукова думка», К., 1967в, 180.
- Зайцев Ю. П. О структуре гипонейстона южных морей СССР.— В кн.: Экологическая биогеография контактных зон моря. «Наукова думка», К., 1968а, 34.
- Зайцев Ю. П. Нейстонологическое направление в исследовании жизни моря.— В кн.: Биологические проблемы океанографии южных морей. «Наукова думка», К., 1969, 97.
- Зайцев Ю. П. Практическое значение работ в области морской нейстонологии.— В кн.: Биологические проблемы океанографии южных морей. «Наукова думка», К., 1969б, 130.
- Зайцев Ю. П., Зелезінська Л. М., Кракатиця В. В. і Виноградова О. К. Середня вага представників родини Pontellidae гіпонейстону Чорного моря.— ДАН УРСР, 6, 1962, 124.
- Зайцев Ю. П. и Поликарпов Г. Г. Вопросы радиоэкологии гипонейстона.— Океанология, 4, 3, 1964, 423.
- Зайцев Ю. П. и Поликарпов Г. Г. Гипонейстон и вопросы его радиоэкологии. Тез. докл. Первого съезда ВГБО.— В кн.: Вопросы гидробиологии. «Наука», М., 1965, 161.
- Зайцев Ю. П. и Поликарпов Г. Г. Новые проблемы биологии океана.— Вестник АН СССР, 1, 1967а, 74.
- Закутский В. П. «Роение» полихет.— Природа, 3, 1963, 39.
- Закутский В. П. О концентрации некоторых донных и придонных организмов в приповерхностном слое Черного и Азовского морей.— Океанология, 5, 3, 1965а, 495.
- Закутский В. П. Суточные изменения состава фауны в слое гипонейстона Черного и Азовского морей. Тез. докл. Первого съезда ВГБО.— В кн.: Вопросы гидробиологии. «Наука», М., 1965б, 163.
- Закутский В. П. Предварительные данные о размещении донных и придонных животных и их личинок в планктоне и гипонейстоне Азовского моря.— Научн. докл. Высшей школы. Биологические науки, 2, 1965в, 22.
- Закутский В. П. К изучению вертикальных миграций некоторых бентических и нектобентических организмов Жебриянской бухты и акватории порта г. Геничск.— Гидробиол. журн., 1, 4, 1965 г., 63.
- Закутский В. П. Распределение организмов бентогипонейстона в южных морях СССР.— Тез. докл. Четвертой межвузовск. зоогеограф. конф., Одесса, 1966, 100.
- Закутский В. П. Вертикальные перемещения организмов бентогипонейстона в северо-западной части Черного моря у входа в устье Днестровского лимана.— В кн.: Вопросы биоокеанографии. «Наукова думка», К., 1967, 112.
- Закутский В. П. Бентогипонейстон Черного и Азовского морей.— В кн.:

- Экологическая биогеография контактных зон моря. «Наукова думка» К., 1968, 71.
- Закутский В. П. Вертикальные перемещения организмов бентогипонейстона в холодное время года на мелководье.— В кн.: Биологические проблемы океанографии южных морей. «Наукова думка», К., 1969, 16.
- Залесский Ю. М. Современное состояние изучения полета насекомых.— Успехи совр. биол., 39, 3, 1955, 308.
- Замбриборщ Ф. Про час появи молоді кефалі та про видовий її склад біля берегів північно-західної частини Чорного моря.— Праці Одеськ держ. ун-ту, 4 (57), 1949, 75.
- Замбриборщ Ф. С. Материалы по биологии кефалей (сингиля, остроноса, лобана).—Тр. Одесск. гос. ун-та, 152, сер. биол. наук, 11, 1962, 11.
- Зевина Г. Б. Новые организмы в Каспийском море.—Природа, 7, 1959, 79.
- Зевина Г. Б. Реферат статьи Л. Н. Полищук «О распределении и численности личинок баянусов в приповерхностном слое Каспийского моря» — РЖБ, 11, 1966, 26.
- Зелезинська Л. М. Про розмноження пелагофільних риб в придніпровському районі північно-західної частини Чорного моря.— Наук зап Одеськ. біол. ст., 3, 1961, 60.
- Зелезинська Л. М. До живлення деяких безхребетних гіпонейстону Чорного моря.—ДАН УРСР, 2, 1962, 246.
- Зелезинська Л. М. До перебування личинок чорноморської хамси в поверхневому шарі води в денний час— Наук. зап. Одеськ. біол. ст. 5 1963, 104.
- Зелезинська Л. М. Природний відхід деяких організмів зоо- і іхтіопланктону в північно-західній частині Чорного моря.— Тез. доп. Першої республ. конф. Всес. гідробіол. т-ва, К., 1964, 12.
- Зелезинская Л. М. К изучению естественного отхода некоторых планктонных организмов в Черном море. Тез. докл. Первого съезда ВГБО.— В кн.: Вопросы гидробиологии. «Наука», М., 1965, 171.
- Зелезинская Л. М. Естественная смертность некоторых форм ихтио- и зоопланктона Черного моря. Канд. дисс. Одесса, 1966а.
- Зелезинская Л. М. О количественных показателях смертности компонентов черноморского планктона на мелководье.— Зоол журн., 45 8 1966б, 1251.
- Зелезинская Д. М. Высокая естественная смертность гидробионтов, как одна из характеристик резко очерченных границ их ареалов.—Тез. докл. Четвертой межвузовск. зоогеограф. конф., Одесса, 1966в, 104.
- Зелезинская Л. М. О массовой гибели ветвистоусого рачка *Penilia avirostris* (Dana) в северо-западной части Черного моря.— Гидробиол журн., 11, 2, 1966, 53.
- Зелезинская Л. М. О присутствии мертвых организмов в пробах сетного планктона. Тез. докл. симпоз. молодых ученых.— В кн.: Вопросы морской биологии. «Наукова думка», К., 1966, 45.
- Зелезинская Л. М. К изучению естественной смертности некоторых организмов пелагиали Черного моря.— В кн.: Экологическая биогеография контактных зон моря. «Наукова думка», К., 1968а, 135.
- Зелезинская Л. М. Соотношение живых и мертвых организмов в опресненных участках моря. Лимнология.—Материалы XIV конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики, Рига, 3, 2, 1968б, 31.
- Зелезинская Л. М. «Дождь» и «антидождь» трупов гидробионтов в море— В кн.: Биологические проблемы океанографии южных морей «Наукова думка», К., 1969, 125.
- Зенкевич Л. А. Моря СССР, их фауна и флора. Учпедгиз, М 1956
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. Изд-во АН СССР, М., 1963.
- Зенкевич Л. А. и Константинова М. И. Движение и двигательный аппарат коловраток.—Зоол. журн., 35, 3, 1965, 345.
- Зернов С.А. Общая гидробиология. Биомедгиз, М.—Л., 1934.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1949.
- Зесенко А. Я.— Распределение радионуклидов в организме морских животных Канд. дисс. Севастополь—Днепропетровск, 1949, 1.
- Зесенко А. Я. и Иванов В. Н. Накопление фосфора-32 развивающейся икрой морских рыб.— Вопросы ихтиологии, 6, 1966, 3, 575.
- Иванов О. І. До характеристик фітопланктону північно-західної частини Чорного моря в 1957—1960 рр.—Наук. зап. Одеськ. біол. ст. АН УРСР, 4, 1962, 32.
- Иванов А. И. Фитопланктон приустьевых акваторий Черного, Азовского и Каспийского морей.— В кн.: Экологическая биография контактных зон моря. «Наукова думка», К., 1968, 21.
- Иванов В. Н. Некоторые особенности радиоэкологии морских рыб на ранних этапах онтогенеза (экспериментальное исследование). Канд. дисс. Севастополь — Днепропетровск, 1965.
- Ильин Б. С. Галистатский биоценоз Черного моря.— Природа, 7, 1933, 63.
- Кастальська-Карзинкина М. А. Методика определения живых и отмерших компонентов планктона на фиксированном материале.— Тр. лимнол. ст. в Косине, 19, 1935, 91.
- Кирьянова Е. С., Закутский В. П. Волосатик [*Nectonema agile* Vergrill, 1879 (? *N. agile* subsp. *euxina*, subsp. *nova*) (*Netnatomprpha Nectonem'atoidea*)] в Черном море.—Гидробиол. журн., 3, 1, 1967, 24.
- Киселев И. А. Методы исследования нейстона.— В кн.: Жизнь пресных вод СССР, 1. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1956, 266.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов, 1. Вводные и общие вопросы планктологии. «Наука», Л., 1969.
- Клейненберг С. Е. Материалы к изучению питания дельфинов Черного моря.— Бюлл. Моск. общ-ва испыт. прир., отд. биол., 45, 5, 1936, 338.
- Клейненберг С. Е. О распределении некоторых рыб и *Idothea algirica* Lucas в восточной части Черного моря.— ДАН СССР, 15, 8, 1937, 509.
- Клейненберг С. Е. Питание и динамика упитанности *Delphinus delphis ponticus* Wagbass.— Изд. Моск. общ-ва испыт. природ., М., 1940.
- Клинджел Дж. Остров в океане. Географгиз, М., 1963.
- Ковалев В. и Шанин С. «Приспособительные наряды».—Наука и жизнь, 8, 1966, 40.
- Коваль Л. Г. Зоопланктон, північно-західної частини Чорного моря.—Наук. зап. Одеськ. біол. ст. АН УРСР, 3, 1961, 27.
- Коваль Л. Г., Розенгурт М. Ш., Толмазин Д. М. Зоопланктон и стонные эффекты в северо-западной части Черного моря.— В кн.: Экологическая биогеография контактных зон моря. «Наукова думка», К., 1968, 96.
- Коган Г. М. Определение некоторых микроэлементов в воде Черного моря.— В кн.: Вопросы биоокеанографии. «Наукова думка», К., 1967, 47.
- Коган Г. М. Микроэлементы в планктоне и воде районов гидрофронтов важнейших рек Черного моря. Канд. дисс. Одесса, 1967б.
- Константинов А. С. Общая гидробиология. «Высшая школа», М., 1967.
- Костильов Е. Ф. Біохімічний склад гіпонейстону північно-західної частини Чорного моря.—Тези доп. Першої респуб. конф. Всес. гідробіол. тов-ва, К, 1964, 15.
- Костылев Э. Ф. К методике определения суммарной и удельной калорийностей биологических объектов.—Гидробиол. журн., 1, 5, 1965а, 61.
- Костылев Э. Ф. К изучению сезонных изменений биохимического состава гипонейстона северо-западной части Черного моря. Тез. докл. Первого съезда ВГБО.— В кн.: Вопросы гидробиологии. «Наука», М., 227.
- Костылев Э. Ф. О кормовой ценности гипонейстона для рыб.—Рыбное хоз-во, 8, 1966а, 22.
- Костыльов Е. Ф. До вивчення деяких біохімічних показників гіпонейстону Чорного моря.— ДАН УРСР, 4, 1966б, 548.
- Костылев Э. Ф. Сравнительное изучение биохимического состава гипонейстона и планктона северо-западной части Черного моря.— Гидробиол. журн., 11, 5, 1966в, 56.

- Костылев Э. Ф. О суточных изменениях биохимического состава гипонейстона. Тез. докл. симпоз. молодых ученых.— В кн.: Вопросы морской биологии. «Наукова думка», К., 1966, 67.
- Костылев Э. Ф. Биохимический состав гипонейстона северо-западной части Черного моря.— В кн.: Биохимия морских организмов. «Наукова думка», К., 1967а, 83.
- Костылев Э. Ф. Биохимический состав гипонейстона в связи с гидрометеорологическими условиями в северо-западной части Черного моря.— Гидробиол. журн., 3, 2, 1967б, 76.
- Костылев Э. Ф. Биохимический состав гипонейстона северо-западной части Черного моря. Канд. дисс. Одесса, 1968а.
- Костылев Э. Ф. К изучению биологически активных веществ гипонейстона северо-западной части Черного моря.— В кн.: Биологические проблемы океанографии южных морей. «Наукова думка», К., 1968б.
- Костылев Э. Ф. К изучению биохимического состава морского анемоныстона.— Гидробиол. журн., 4, 1, 1968в, 74.
- Коренева Е. В. Изучение современных морских отложений методом спорово-пыльцевого анализа.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР 13 1955, 23.
- Котт Х. Приспособительная окраска животных. ИЛ, М., 1950.
- Кракатиця В. В. Орнітологічні спостереження під час рейсу на експедиційному судні «Міклухо-Маклай».— Наук. зап. Одеськ. біол. ст. АН УРСР, 4, 1962, 90.
- Кракатиця В. В. До розподілу і кількості личинок та мальків барабулі (*Mullus barbatus ponticus* Essipov) у гіпонейстоні Чорного моря.— Наук. зап. Одеськ. біол. ст. АН УРСР, 5, 1963, 102.
- Крепе Е. М. «Витязь» в Индийском океане. Географиз, М., 1963.
- Кротов А. В. Применение самолета для изучения распределения пелагических рыб.— Природа, 3, 1938, 159.
- Кротов А. В. и Старушенко Л. И. Результаты опытов по стимулированию созревания кефалей методом гипофизарных инъекций.— Аннотации к работам, выполненным АзЧерНИРО в 1961 г., М., 1963, 41.
- Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб.— Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР, 1, 1949.
- Кусморская А. П. Об изучении вертикального распределения морского планктона.— Тр. ВНИРО, 28, 1954, 217.
- Леонов А. К. Региональная океанография, ч. I. Гидрометеоздат, Л., 1960.
- Лещинская А. С. О роли света в жизни икры и личинок азовской хамсы (*Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusaпов).— ДАН СССР 97 1 1954, 165.
- Лисицын А. П. Некоторые данные о распределении взвешенных частиц в водах Курило-Камчатской впадины.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР 12, 1955, 62.
- Логвиненко Б. М. Новейшие вселенцы в Каспийском море.— Природа 2, 1959, 100.
- Майстренко Ю. Г. Органическое вещество воды и донных отложений рек и водоемов Украины. «Наукова думка», К., 1965.
- Макаров А. К. Живлення чорноморської скумбрії.— Праці Одеськ. держ. ун-ту.— Біологія, 3, 2, 1938, 7.
- Макаров С. О. «Витязь» и Тихий океан. Изд-во Академии Наук СПб., 1894.
- Маккавеева Е. Б. Биосенос саргассовых водорослей в Красном море. Бентос. «Наукова думка», К., 1965, 81.
- Малытский С. М. В какие часы происходит икрометание у черноморского анчоуса?— Тр. Карадагск. биол. ст., 6, 1940, 135.
- Мантейфель Б. П. Состояние и перспективы развития подводных морских исследований.— Тр. Океанограф, комиссии, 14, 1962, 7.
- Мантейфель Б. П., Наумова Н. П., Якоби В. Э. Ориентация и навигация в мире животных. Бионика. «Наука», М., 1965, 245.
- Мокиевский О. Б. Фауна рыхлых грунтов литорали западных берегов Крыма.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 4, 1949, 124.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каталог фауны свободноживущих беспозвоночных Азовского моря.— Зоол. журн., 39, 10, 1954.
- Морозовская О. И. О зоогеографической принадлежности *Tintinnoinea* приповерхностного горизонта пелагиали Черного моря.— Тез. докл. Четвертой межвузовск. зоогеограф. конф., Одесса, 1966, 176.
- Морозовская О. И. К фауне тинтинны опресненных вод Черного моря. Тез. докл. симпоз. молодых ученых.— В кн.: Вопросы морской биологии. «Наукова думка», К., 1966, 85.
- Морозовская О. И. Тинтинны (*Tintinnoinea*) слоя гипонейстона и нижележащих слоев пелагиали Черного и Азовского морей.— В кн.: Экологическая биогеография контактных зон моря. «Наукова думка», К., 1968, 46.
- Морозовская О. И. Состав и распределение инфузорий подотряда *Tintinnoinea* в Черном море.— В кн.: Биологические проблемы океанографии южных морей. «Наукова думка», К., 1969, ПО.
- Мухачева В. А. Некоторые данные по размножению, развитию и распространению сайры *Cololabis saira* (Brevoort).— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1960, 163.
- Наумов Н. П. Экология животных. «Высшая школа», М., 1963.
- Небольсина Т. К. Краб в Каспийском море.— Природа, 6, 1959, 116.
- Нестерова Д. А. Определение соотношения живых и мертвых клеток фитопланктона опресненных участков моря методом люминесцентного анализа. Лимнология.— Материалы XIV конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики, Рига, 3, 2, 1968, 79.
- Нестерова Д. А. Изучение роли микрофитов в нейстонном комплексе организмов.— В кн.: Биологические проблемы океанографии южных морей. «Наукова думка», К., 1968, 108.
- Никитин В. Н. Вертикальное распределение планктона в Черном море. 1. Copepoda и Cladocera.— Тр. Особой зоол. лабор. и Севастоп. биол. ст. АН СССР, сер. 9, 1926, 93.
- Никитин В. Н. Границы вертикального распределения организмов в Черном море.— В кн.: Сб. памяти Ю. М. Шокальского, 2. Изд-во АН СССР, 1950, 313.
- Никитин В. Н. Количественное распределение донной макрофауны в Черном море.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 69, 1964, 285.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. «Советская наука», М., 1954.
- Озмидов Р. В. О полосах схождения поперечных циркуляции в ветровых течениях в море.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 39, 1960, 135.
- Олейник В. Я. и Костылев Э. Ф. К изучению микроэлементарного состава гипонейстона северо-западной части Черного моря.— В кн.: Биохимия морских организмов. «Наукова думка», К., 1967, 91.
- Павлова Е. В. Распределение *Penilia avirostris* Dana (Crustacea, Cladocera) в Черном море.— Тр. Севастоп. биол. ст., 14, 1961, 91.
- Павловская Р. М. Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития.— Тр. АзЧерНИРО, 16, 1955, 99.
- Павловская Р. М. Некоторые вопросы биологии размножения и развития черноморской хамсы в связи с проблемой динамики численности.— Тр. АзЧерНИРО, 17, 1958, 75.
- Парин Н. В. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. «Наука», М., 1968.
- Перцева-Остроумова Т. А. О размножении и развитии кефалей, вселенных в Каспийское море.— Тр. ВНИРО, 18, 1951, 127.
- Петипа Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 9, 1957, 39.
- Поликарпов Г. Г. Радиоактивные изотопы и ионизирующие излучения в морской биологии.— Тр. Севастоп. биол. ст., 13, 1960, 275.

- Поликарпов Г. Г. Материалы по коэффициентам накопления R^{32} , B^{35} , Bg , U , iv и Se^{144} в морских организмах.— Тр. Севастоп. биол. ст., 14, 1961, 314.
- Поликарпов Г. Г. Радиоэкология морских организмов. Атомиздат, М., 1964.
- Поликарпов Г. Г. Проблемы радиационной и химической экологии морских организмов.— Океанология, 4, 1967а, 561.
- Поликарпов Г. Г. Морская радиоэкология и океанография.— В кн.: Вопросы биоокеанографии. «Наукова думка», К., 1967б, 169.
- Поликарпов Г. Г. Радиационная и химическая экология водных организмов.— Гидробиол. журн., 3, 5, 1967в, 48.
- Поликарпов Г. Г. и Зайцев Ю. П. Горизонты и стратегия поиска в морской биологии.— Наукова думка», К., 1969.
- Поликарпов Г. Г., Иванов В. Н. О действии Bg^{90} — U^{90} на развивающуюся икру хамсы.— Вопросы ихтиологии, 1, 1961, 3, 583.
- Поликарпов Г. Г., Иванов В. Н. Накопление радиоизотопов стронция и иттрия икрой морских рыб.— Радиобиология, 2, 2, 1962а, 207.
- Поликарпов Г. Г. и Иванов В. Н. Повреждающее действие стронция-90 — иттрия-90 на ранний период развития барабули, зеленушки, ставриды и хамсы.— ДАН СССР, 144, 1, 1962б, 219.
- Полищук Л. М. До питання про зоопланктон гіпонейстонного шару Чорного моря.— В кн.: Тези доп. Першої республ. конф. Всес. гідробіол. т-ва. К., 1964, 19.
- Полищук Л. Н. К изучению зоопланктона приповерхностного слоя Черного моря.— В кн.: Исследования планктона Черного и Азовского морей. «Наукова думка», К., 1965а, 111.
- Полищук Л. Н. Об участии некоторых организмов микрозоопланктона в образовании гипонейстона Черного моря. Тез. докл. Первого съезда ВГБО.— В кн.: Вопросы гидробиологии. «Наука», М., 1965б, 346.
- Полищук Л. Н. О распределении и численности личинок баянусов в приповерхностном слое Каспийского моря.— Океанология, 6, 1, 1966а, 148.
- Полищук Л. Н. К вопросу о гипонейстоне Азовского моря.— Тез. докл. Четвертой межвузовск. зоогеограф. конф., Одесса, 1966б, 211.
- Полищук Л. Н. Микро- и мезогипонейстон Каспийского моря.— В кн.: Экологическая биогеография контактных зон моря. «Наукова думка», К., 1968, 60.
- Полищук Л. Н. Особенности вертикального микрораспределения ранних стадий онтогенеза *Свѣлгорадев ропНсис КгаВа*'eV в Понто-Азове.— В кн.: Биологические проблемы океанографии Южных морей. «Наукова думка», К., 1969, 114.
- Попов Н. И. Об особенностях аккумуляции атмосферных аэрозолей морской поверхностью.— В кн.: Радиоактивные изотопы в атмосфере и их использование в метеорологии. Атомиздат, М., 1965, 373.
- Портенко Л. А. Шейные мешки у птиц.— Природа, 10, 1948, 50.
- Пробатов С. Н. Кефали в Каспийском морс. Автореф. канд. дисе. М., 1955, 1.
- Протасов В. Р. Зрение рыб.— Природа, 5, 1961, 104.
- Пузанов И. И. Физико-географический очерк Днестра, его пойменных водоемов и лиманов.— Материалы по гидробиологии и рыболовству лиманов северо-западного Причерноморья, 2. Изд-во КГУ, 1953, 7.
- Пузанов И. И. Медитерранизация фауны Черного моря и перспективы ее усиления.— Зоол. журн., 46, 9, 1967, 1287.
- Пшенин Л. Н. Об азотфиксирующих бактериях приповерхностного слоя воды в Черном море.— Тр. Севастоп. биол. ст., 15, 1964, 3.
- Пшенин Л. Н. Видовой состав и распределение азотфиксирующих микроорганизмов в воде Черного моря.— В кн.: Исследования планктона Черного и Азовского морей. «Наукова думка», К., 1965, 3.
- Пшенин Л. Н. Биология морских азотфиксаторов. «Наукова думка», К., 1966.
- Расе Т. С. Пигментация эмбрионов и личинок сельдевых (сем. Clupeidae), как приспособление к пелагическому образу жизни.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., 46, 3, 1937, 155.
- Расе Т. С. Инструкция по сбору икринок и мальков рыб. Пищепромиздат, М.—Л., 1939, 1.
- Расе Т. С. Рыбные ресурсы европейских морей СССР и возможности их пополнения акклиматизацией. «Наука», М., 1965.
- Расе Т. С. и Казанова И. И. Инструкция по сбору икринок и личинок рыб. «Рыбное хозяйство», М., 1958.
- Расе Т. С. и Казанова И. И. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. «Пищевая промышленность», М., 1966, 1.
- Ревина Н. И. Методика количественного учета пелагической молоди некоторых черноморских рыб.— Тр. АзЧерНИРО, 17, 1957, 31.
- Ревина Н. И. Размножение «крупной» ставриды в Черном море и биология ее молоди. Канд. дисс. Одесса, 1961.
- Рождественски А. Прашните валежи по черноморското крайбрежие в района на Варна през март — април 1960 г.— Изв. Ин-та по рибовъдство и риболов. Варна, 4, 1964.
- Рутковская В. А. Проникновение солнечной радиации в водоемы суши и моря.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1965, 245.
- Савилов А. И. Плейстонный биоценоз сифонофоры *Verella lata* Ch. et Eys. в Тихом океане.— ДАН СССР, 110, 3, 1956а, 476.
- Савилов А. И. Плавающий биоценоз в Тихом океане.— Природа, 3, 1956б, 62.
- Савилов А. И. Плейстон западной части Тихого океана.— ДАН СССР, 122, 6, 1958, 1014.
- Савилов А. И. Распространение экологических форм парусника *Verella lata* Ch. et Eys. и физалии *Physalia utriculus* (La Martiniere) Esch. в северной половине Тихого океана.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 45, 1961, 223.
- Савилов А. И. Методика сбора плейстона в рейсах э/с «Витязь».— Океанология, 3, 1963, 523.
- Савилов А. И. Живые модели автономных плавучих конструкций в океане.— В кн.: Бионика. «Наука», М., 1965, 198.
- Савилов А. И. Океанические насекомые рода *Halobates* (Hemiptera, Geridae) в Тихом океане.— Океанология, 7, 2, 1967, 325.
- Савчук М. Я. О распределении, миграции и запасах мальков кефалей в заливах, лиманах, лагунах и у открытых берегов северо-западной части Черного моря. Тез. докл. Первого съезда ВГБО.— В кн.: Вопросы гидробиологии. «Наука», М., 1965а, 377.
- Савчук М. Я. О мерах по охране молоди кефали в северо-западной части Черного моря.— Тез. докл. Межобластной научной конференции по охране природы Юга Украины, Одесса, 1965б, 58.
- Савчук М. Я. Об охране молоди кефали Черного моря.— Рыбное хоз-во, 2, 1966а, 10.
- Савчук М. Я. Особенности биологии и размещения мальков кефалей в северо-западной части Черного моря.— Тез. докл. Четвертой межвузовск. зоогеограф. конф., Одесса, 1966а, 236.
- Савчук М. Я. О миграциях и размещении молоди кефали у берегов северо-западной части Черного моря.— Зоол. журн., 46, 5, 1967а, 737.
- Савчук М. Я. О зараженности мальков кефалей Черного моря трематодой *Aphanurus stossichi* (Monticelli, 1891).— В кн.: Проблемы паразитологии. «Наукова думка», К., 1967б, 497.
- Савчук М. Я. О миграциях мальков кефалей у берегов северо-западной части Черного моря.— В кн.: Экологическая биогеография контактных зон моря. «Наукова думка», К., 1968, 111.
- Савчук М. Я. Результаты изучения мальков кефалей в береговой зоне северо-западной части Черного моря.— В кн.: Биологические проблемы океанографии южных морей. «Наукова думка», К., 1969, 122.

- Сальский В. А. Моллюски северо-западной части Черного моря. Канд. дисс. К., 1958.
- Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. «Наука», М.—Л., 1964.
- Скадовский С. Н. Экологическая физиология водных организмов. «Советская наука», М., 1955.
- Скопинцев Б. А. Об органических поверхностно-активных веществах морской воды.— Метеорол. и гидрол., 2, 1939, 75.
- Скопинцев Б. А. Органическое вещество в природных водах (водный гумус).—Тр. Гос. океанографического ин-та, 17 (29), 1950, 3.
- Скопинцев Б. А. Новые работы по химии моря.— Тр. Морск. гидрофизич. ин-та, 25, 1962, 82.
- Слепцов М. М. Китообразные дальневосточных морей.— Известия ТИНРО, 38, 1952, 105.
- Смирнов А. Н. Поведение хамсы на местах зимовки в Черном море.— Рыбное хоз-во, 9, 1948, 23.
- Смирнов А. И. Нерестилища некоторых промысловых рыб Черного моря.— Бюлл. Моск. общ-ва испыт. прир., отд. биол., 56, 1951, 54.
- Сорокин Ю. И. Продукция фотосинтеза фитопланктона в Черном море.— ДАН СССР, 144, 4, 1962, 914.
- Степанов В. Н. Основные размеры Мирового океана и главнейших его частей.— Океанология, 1, 2, 1961, 213.
- Суворов Е. К. Основы ихтиологии. «Советская наука», М., 1948.
- Судиловская А. М. Отряд Трубноносые.— В кн.: Птицы Советского Союза, 2. «Советская наука», М., 1951, 287.
- Сысоев Н. Н. Некоторые гидродинамические испытания планктонных сетей.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 19, 1956, 324.
- Товбін М. В. Про температуру на поверхні розділу водойма — повітря.— Тр. Ін-ту гідробіології АН УРСР, 24, 1949, 73.
- Толмазин Д. М. Применение вычислительной математики в нейтонологии.— В кн.: Биологические проблемы океанографии южных морей. «Наукова думка», К., 1969, 101.
- Троицкий С. К. Представители черноморской ихтиофауны в Приазовских кубанских лиманах. Уч. зап. Ростовского-на-Дону гос. ун-та.— Тр. Новоросс. биол. ст., 57, 1, 1957, 147.
- Успенский С. М. Морские колонияльно гнездящиеся птицы северных и дальневосточных морей СССР, их размещение, численность и роль как потребителей планктона и бентоса.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 64, 2, 1959, 39.
- Федосов М. В. Интенсивность осаждения взвесей в Каспийском море в районе Тюб — Карагана.— Информ. сб.- ВНИРО, 3, 1958.
- Федосов М. В. Условия формирования первичных кормовых ресурсов океана.— Тр. ВНИРО, 57, 1965, 145.
- Финенко З. З. Содержание органического вещества в сестоне Черного и Азовского морей.— В кн.: Исследования планктона Черного и Азовского морей. «Наукова думка», К, 1965, 12.
- Хайлов К. М. Органические выделения морских макрофитов, как фактор внутренней среды береговых сообществ.— Тр. Севастоп. биол. ст., 16, 1963, 496.
- Хайлов К. М. Перспективы динамической биохимии моря.— Океанология, 5, 1, 1965, 3.
- Хейердал Тур. Путешествие на «Кон-Тики». Лениздат, Л., 1958.
- Хромов Н. С. Наблюдения за планктоном с подводной лодки «Северянка».— Тр. Гос. океанографической комиссии, 14, 1962, 105.
- Цыбань А. В. Мікробіологічна характеристика північно-західної частини Чорного моря.— Тези доп. наук. конф. біол. ф-ту, присвяч. сторіччю Одеського-держ. ун-ту, Одеса, 1965, 79.
- Цыбань А. В. Микробиологическая характеристика северо-западной части Черного моря. Канд. дисс. Одеса, 1966а.
- Цыбань А. В. Сезонное распределение сапрофитных бактерий в северо-западной части Черного моря.— Гидробиол. журн., 11, 1966б, 2, 42.
- Цыбань А. В. О приборе для сбора микробиологических проб в приповерхностном микрогоризонте моря.— Гидробиол. журн., 111, 2, 1967а, 84.
- Цыбань А. В. Влияние Дуная на микробное население северо-западной части Черного моря.— Тез. докл. Одиннадцатой конф. по Дунаю. «Наукова думка», К., 1967б, 177.
- Цыбань А. В. Бактерионеuston — первое звено нейстонного комплекса организмов.— В кн.: Биологические Проблемы океанографии южных морей. «Наукова думка», К, 1969, 106.
- Цыбань А. В., Житецкая Л. Л. Морские бактерии — продуценты витамина В¹². Тез. докл. XXII отчетной конф. Одесского гос. ун-та, Одесса, 1967, 73.
- Цыцугина В. Г. Кариотипы черноморских рыб.— Природа, 10, 1967, 114.
- Чебанов С. М. К изучению жизни приповерхностного слоя северо-западной части Тихого океана. Дипломная работа. Фонды Одесского отделения ИнБЮМ, 1963.
- Чебанов С. М. Распределение гиперид в приповерхностном слое южной части Берингова моря и прилежащих районов Тихого океана.— Тр. ВНИРО, 58. Тр. ТИНРО, 53, 1965, 85.
- Чиликина Н. С. Изучение биологического действия морской пены.— В кн.: Биологические проблемы океанографии южных морей. «Наукова думка», К., 1969, 128.
- Шевченко М. А. Органические вещества в природной воде и методы их удаления. «Наукова думка», К., 1966.
- Яшиов В. А. Планктон Каспийского моря.— Тр. Первой Всекаспийской научн. рыбохоз. конф., 2, 1938.
- Яшнов В. Я. Планктон тропической области Атлантического океана.— Тр. Морск. гидрофизич. ин-та, 25, 1962, 195.
- Abe T. a. Watanabe A. In Situ Formation of Stable Foam in Sea Water to Cause Salty Wind Damage. (Wind Transport of Stable Foam Masses).— Papers Meteorol. a. Geophys., 16, 2, 1965, 77.
- Armstrong F. A. J. a. Boalch G. T. The ultra-violet absorption of sea water.— J. Mar. biol. Ass. U. K., 41, 3, 1961, 591.
- Arnold E. L. a. Thomson J. Offshore spawning of the striped mullet, *Mugil cephalus*, in the Gulf of Mexico.— Copeia, 2, 1958, 130.
- Aubert M. Cultiver l'Océan. Presses Universitaires de France, Paris, 1965.
- Bacescu M. Decapoda. Fauna Republicii Socialiste Romania, Crustacea, 4, 9. Editura Academiei Republ. Soc. Romania, 1967.
- Bacescu M., Gomoiu T., Petran A., Dumitrescu E. Elements for characterization of the sedimentary mid littoral area of the Black Sea.— Second Internat. Oceanogr. Congress, Moscow.— Abstr. of papers, 1966, 15.
- Bainbridge R. Underwater observation on the swimming of marine zooplankton.— Mar. biol. Ass. U. K., 31, 1, 1952.
- Barber R. T. Organic aggregates formed from dissolved organic material by bubbling.— Second Internat. Oceanogr. Congress. Moscow.— Abstr. of papers, 1966а, 19.
- Barber R. T. Interaction of bubbles and bacteria in the formation of organic aggregates in sea-water.— Nature. Lond., 211, 5046, 1966b, 257.
- Baylor E. R. a. Sutcliffe W. H. Dissolved organic matter in sea-water as a source of particulate food.— Limnol. a. Oceanogr., 8, 4, 1963, 269.
- Bennley J. A. Plant hormones in marine phytoplankton zooplankton, and sea water.— J. Mar. biol. Assoc. U. K., 39, 1959, 443.
- Bernal J. D. Origin of Life on the Shores of the Ocean. Physical and Chemical Conditions Determining First Appearance of Biological Processes. Oceanography. Invited Lectures presented at the Internat. Oceanogr. C²⁵⁵

- gress held in N. Y. 31 August—42 September 1959.—Amer. Assoc. Adv. Sci., 1964, 95.
- Bertel R. Sur la distribution quantitative des bactéries planctoniques des côtes de Monaco.—Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 224, 1912, 3.
- Bieri R. a. Newbury T. K. Booby II, a quantitative neuston sampler for use from small boats.—Publ. of the Seto Marine Biol. Labor., 13, 1966, 405.
- Bourdillon A., Quelques aspects du problème de l'échantillonnage du plancton marin.—La Terre et la Vie, 1, 1964, 77.
- Breder C. M. On the significance of transparency in Osteichthid fish eggs and larvae.—Copeia, 3, 1962, 561.
- Breder C. M. a. Rosen D. M. Modes of Reproduction in Fishes.—Amer. Mus. Nat. Hist. N. Y., 1966.
- Bridger J. P. On day and night variation in catches of fish larvae.—J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 22, 1, 1956, 42.
- Ceccaldi H. J. Sur une méthode de récolte du macroplancton.—Recueil trav. Stat. marine d'Endoume, 41, 1962, 3.
- Champalbert G. L'hyponeuston dans le Golfe de Marseille. Marseille, 1968.
- Chopard L. Les insectes marins.—La Nature, 3287, 1959, 101.
- Clarke G. L. Light penetration in the western North Atlantic and its application to biological problems—Rapp. Proc.—Verb. Cons. perm. int. Explor. Mer, v. 101, 1936, 3.
- Clutter R. I. Zooplankton sampling: net hydrodynamics, clogging, avoidance, and microdistribution of organisms.—Second Internat. Oceanogr. Congress, Moscow Abstr. of papers, 1966, 82.
- Cooper L. H. N. Vertical and Horizontal Movements in the Ocean. Oceanography.—Invited Lectures presented at the Internat. Oceanogr. Congress held in New York, 31 August—12 September 1959.—Amer. Assoc. Adv. Sci., 1966, 599.
- Crance J. H. Fish kills in Alabama ponds after swarms of the imported fire ant. Progress.—Fish—Culturist, 27, 2, 1965, 91.
- Crisafi P. I. Copepodi dello Stretto di Messina. Nota II, III.—Atti Soc. Pelorit. sci. fis. mat. e natur. 6, 3, 4, 1960, 289.
- Cushing C. E. An apparatus for sampling drifting organisms in streams.—J. Wildlife Manag., 28, 3, 1964, 592.
- Dallot S. La reproduction du Chaetognathe planctonique *Sagitta setosa* Müller, en été, dans la rade de Villefranche. C. R.—Acad. sci., D264, 7, 1967, 972.
- David P. M. The Neuston Net. A device for sampling the surface fauna of the ocean.—National Institute of Oceanography, Wormley, Godalming, Surrey, 1963.
- David P. M., The Neuston Net. A device for sampling the surface fauna of the ocean.—J. Mar. biol. Ass. U. K., 45, 1965a, 313.
- David P. M. The surface fauna of the ocean.—Endeavour, 24, 92, 1965, 95.
- Davis C. C. The marine and fresh-water plankton.—Constable a. Comp. London, 1955.
- Davis G. Notes on *Hydrobia totteni*.—Venus, 25, 1, 1966, 27.
- Delia Croce N., Sertorio T. Microdistribuzione dello zooplancton.—Boll. Mus. Instit. biol. Università Genova, 29, 175—176, 1959, 5.
- Denton E. J. Buoyancy mechanisms of sea creatures.—Endeavour, 22, 85, 1963, 3.
- Denton E. J. The buoyancy of marine molluscs.—Physiol. Mollusca, 1, Acad. Press N. Y.—London, 1964, 425.
- Diaz-Pifferer M. Ecology of some species of commercial marine algae of the Caribbean.—Labor. de Biol. Mar. Univ. de Oriente, Santiago de Cuba, 1958.
- Dumas F. Loupe sous marine.—Brevet № 1277106, 16 Oct. 1961.
- Duursma E. K. Dissolved organic carbon, nitrogen and phosphorus in the sea.—Netherlands J. Marine Res., 1, 1, 1960.
- Dunn E. Colorado beetle in the Channel Islands.—Annals of Applied Biology, 36, 4, 1949, 525.
- Edwards C. *Verella verella* (L.) The distribution of its dimorphic forms in the Atlantic ocean and the Mediterranean, with comments on its nature and affinities.—Some Contemporary Studies in Marine Science, George Allen a. Unwin Ltd. London, 1966, 283.
- Eschscholtz J. F. Entomographien. Berlin, Bd 1, 1822. V
- Faller A. I. a. Woodcock A. H. The spacing of windrows *Sargassum* in the ocean.—J. Mar. Res., 22, 1, 1964, 22.
- Fenchel T., Jansson B.-O. On the vertical distribution the microfauna in the sediments a brackish-water beach.—Ophelia, 3, 1966, 161.
- Fleminger A., Clutter R. I. Avoidance of towed nets by zooplankton.—Limnol. a. Oceanogr., 10, 1, 1965, 96.
- Fonselius S. Some estimation of organic carbon and nitrogen in precipitation.—Internat. Oceanogr. Congress. Preprints Amer. Assoc. Adv. Sci. Washington, 1959.
- Fox D. L., Crozier G. F. Astaxanthin in the blue oceanic barnacle *Lepas fascicularis*—Experientia, 23, 1, 1967, 12.
- Friedrich H. Physiological Significance of Light in Marine Ecosystems.—Invited Lectures presented at the Internat. Oceanogr. Congress held in New York, 31 August—12 September 1959.—Amer. Assoc. Adv. Sci., 1961, 257.
- Furnestin M.-L. Le zooplancton de la Méditerranée (*Bassin occidental*). Essai de synthèse.—J. Cons. perm. int. Explor. Mer., 32, 1, 1968, 25.
- Garret W. D. Collections of Slick-forming Materials from the Sea Surface.—Limnol. a. Oceanogr., 10, 4, 1965, 602.
- Geiller L. Zur Kenntnis der Bewohner des Oberflächenhäutchens einheimischer Gewässer.—Biologia Generalis, 16, 1942, 450.
- Chirardelli E. Giponeuston del golfo di Trieste. Methodi di raccolta, primi risultati.—Bollet. Zool., 33, 1, 1966, 222.
- Govindankurtu A. G., Nair N. B. Preliminary observations on the interstitial fauna of the South-West coast of India.—Hydrobiologia, 28, 1, 1966, 101.
- Harvey H. W. The Chemistry and Fertility of Sea Waters. University Press, Cambridge, 1955.
- Harvey J. M. The action of light on *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) as determined by its effect on the heart rate.—Contribs. Can. Biol. a. Fisheries, 5, 1929, 83.
- Hasle G. R. Phototactic vertical migration in marine Dinoflagellates.—Oikos, 2, 2, 1950, 162.
- Hallori S. Predatory activity of *Noctiluca* on anchovy eggs.—Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. Tokyo, 9, 1962, 211.
- Henderson I. F. a. Henderson W. D. A Dictionary of scientific—Terms. Fifth Edition. D. van Nostrand Co., N. Y., 1953.
- Hensen V. Ueber die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials in Pflanzen und Thieren.—Wiss. Meeresunters., Berlin, 5, 1887.
- Hentschel E. Allgemeine Biologie des Südatlantischen Ozeans. Erste Lieferung. Das Pelagial der obersten Wasserschicht.—Wiss. Ergebn. Deutsch. Atlant. Exped. «Meteor» 1925—1927, 11, 1933.
- Herring J. L. The Genus *Halobates* (Hemiptera, Gerridae).—Pacific Insects, 3, 2—3, 1961, 223.
- Herring P. J. Blue pigment of a surface-living oceanic copepod.—Nature. Lond., 205, 4966, 1965, 103.
- Herring P. J. The pigments of plankton at the sea surface.—Symp. zool. Soc. London, 19, 1967, 215.
- Hidaka T., Baudoin R. Les Fucus et la formation de l'écume marine. C. R.—Acad. sci., 260, 22, 1965, 5861.
- Husson R. Glossaire de biologie animale.—Gauthier—Villars, Paris, 1964.

- Jones G. E. Biologically active organic substances in sea water—Internat Oceanogr. Congress. Preprints.—Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington 1959
- Klugh A. B. The Effect of the Ultraviolet Component of Sunlight on certain Marine Organisms.—Canad. J. Res., 1, 1929, 100.
- Klugh A. B. The Effect of Sunlight on Aquatic Organisms.—Canad. Journ Res., 3, 1930, 104.
- Krey J. The Balance between Living and Dead Matter in the Oceans.—Oceanography. Invited Lectures presented at the Internat. Oceanogr. Congress held in New York, 31 August—12 September 1959.—Amer. Assoc. Adv. Sci., 1961., 539.
- Krey J. Detritus in the ocean and adjacent seas.—«Estuaries», Washington, C. D., 1967, 389.
- Kriss A. E., Lebedeva M. N. a. Tsiban A. V. Comparative estimate of a Nansen and microbiological water bottle for sterile collection of water samples from depths of seas and oceans.—Deep-Sea Research, 13, 1966, 205.
- Laubier L. Adaptations chez les annélides polychètes interstitielles.—Année biol., 6, 1—2, 1967, 1.
- Lebour M. V. The Food of Plankton Organisms. II.—J. Mar. Biol. Ass. U. K., 13, 1923, 70.
- Liebmann H. Handbuch der Frischwasser — und Abwasser.—Biologie, 2, 1, 1958, Jena, 1.
- Lindquist A. Curso de Planctonologia Marina General. UNESCO La Habana, 1965.
- Lomnicki A., Slobodkin L. B. Floating in *Hudra littoralis*.—*EcoXoey*, 47,6,1966,881.
- Lucas C.E. Interrelationships between Aquatic Organisms Mediated by External Metabolites.—Oceanography. Invited Lectures presented at the Internat. Oceanogr. Congress held in New York, 31 August—12 September 1959.—Amer. Assoc. Adv. Sci., 1961, 499.
- Marchai E. Analyse de quelques contenus stomacaux de *Neothunnus albacora* (Lowe).—Bull. Inst. Afrique Noire, 21, ser. A, 3, 1959, 1123.
- Marinero J. Y. et Bernard M. Contribution a l'étude des Oeufs et Larves pélagiques de Poissons méditerranéens. I. Note préliminaire sur l'influence létale du rayonnement solaire, sur les oeufs.—*Pelaeos Bull I O A.*, 6, 1966, 49.
- Marinero J.—Y. et Henry J. Sur un nouvel engin collecteur d'hyponeuston et son utilisation dans la baie d'Alger.—*Pelaeos Bull I O A.*, f 8, 1968, 71.
- Marshall S. M., Nichols A. G. a. Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VI. Oxygen consumption in relation to environmental conditions.—J. Mar. biol. Ass. U. K., 20, 1935. *
- McCartney B. S., Bar'y B., Echo-sounding on probable gas bubbles from the botton of Saanich Inlet, British Columbia.—*Deep-Sea Res* 12, 3, 1965, 285.
- Merker E. Die Empfindlichkeit feuchthätiger Tiere im Lichte.—*Zool Jahrb Physiol.*, 42, 1926.
- Mertens R. Ist die Färbung der «blauen Flotte» eine Tarntracht' — Natur und Museum, 92, 11, 1962, 413.
- Moore H. B. The Zooplankton of the upper waters of the Bermuda area of the North Atlantic—Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 12, 2, 1949.
- Moore H. B. Marine Ecology.—John Wiley a. Sons, Inc., New York, 1958, 493.
- Mundie J. H. The diurnal activity of the larger invertebrates at the surface of Lac La Ronge, Saskatchewan.—Canad. J. Zoology, 37, 6, 1959, 945.
- Naumann E. Über das Neuston des Süßwassers.—*Biol. Centralblatt*, 37, 2, 1917, 98.
- Naumann-Lund E. Limnologische Terminologie.—*Methoden der Erforschung der Leistungen des tierischen Organisms*, Berlin — Wien. 8, 3—5, 1931, 321.
- Neve I R. Behavioural aspects of the ecology of *Peringia* (Hydrobia) ulvae (Pennant) (Gasteropoda, Prosobranchia).—*Proc. Zool. Soc. London*, 138, 1962, 49.
- Newell G. E. a. Newell R. C. Marine plankton. A practical guide. Hutchinson educational Ltd. London, 1966, 1.
- Nicol J. The biology of marine animals.—Second edition. Isaak Pitman a. Sons Ltd. London, 1967.
- Nishizawa S. Reversible transformation of dissolved organic matter into particulate material in seawater.—Second Internat. Oceanogr. Congress, Moscow.—*Abstr. of papers*, 1966, 272.
- Nishizawa S. a. Riley G. A. Research in particulate materials suspended in sea water.—*Proc. First National Coastal and Shallow Water Research Conference*. D. S. Gorsline Ed., 1962, 897.
- Omaiy N Moyens de prélèvement du zooplancton. Essai historique et critique.—*Pelagos, Bull.*, I. O. A., 5, 1966, 13.
- Owen R W Small-scale horizontal vortices in the surface layer of the sea.—*J. Mar. Res.*, 24, 1, 1967, 56.
- Ozawa K- a. Matsuike K- Eye observations along the cruise in the Indian Ocean (I).—*J. Tokyo Univ. Fish. Spec. Ed.*, 8, 1, 1966, 81.
- Ozawa K a Nakamura Y. Eye observations along the cruise in the Indian Ocean (II).—*J. Tokyo Univ. Fish. Spec. Ed.*, 8, 2, 1966, 7.
- Parr A. E. Quantitative observations on the pelagic Sargassum vegetation of the Western North Atlantic—*Bull. of the Bingham oceanogr. Collection*, 6, 7, 1937—1939.
- Parsons T. R. a. Strickland J. D. H. Oceanic detritus.—*Science*, 136, 1962, 313.
- Pautsch F.—The larval chromatophoral systems of the crab *Carcinus maenas* (L.).—*Acta Biol. Med. Soc. Sc. Gedan*, 5, 1961, 105.
- Pennak R. W. Collegiate dictionary of Zoology. The Ronald Press Co., N. Y., 1964.
- Pérès J.-M. Océanographie biologique et biologie marine t. I. La vie benthique. Presses Universitaires de France, Paris, 1961.
- Pérès J.-M. et Devèze L. Océanographie biologique et biologie marine. T. II La vie pélagique. Presses Universitaires de France. Paris, 1963.
- Polikarpov G. G. Radioecology of Aquatic Organisms. North-Holland Publ Comp.—Amsterdam Reinhold Book Division.—N. Y., 1966.
- Polikarpov G. G., Zaitsev Yu. P., Barinov G. V. a. Parchevsky V. P. General features of the concentration processes of radioactive substances by hydrobionts in different seas of the World ocean.—In: *Radioecological Concentration Processes*, London, Pergamon Press, 1967,771.
- Pomeroy L. R., Haskin H. H. a. Ragotskie R. A. Observations on Dinoflagellate blooms.—*Limnol. a. Oceanogr.*, 1, 1956, 54.
- Pora E. A. Le facteur rapide et le métabolisme mineral.—*Rev. Roumaine Biol. Zoologie*. Bucarest, 11, 2, 1966, 77.
- Pora E. A., Stoicovici F I, Willenberger C, Pora M. et Rusdea D. La biologie du chinchard de la Mer Noire. Note XII.—*Lucrarile sesiunii stiintifice a Statiunii Zoologice Marine «Prof. Ioan Borcea»*, Agigea, 1959, 87.
- Ramsey W. L. Dissolved oxygen in shallow near-shore water and its relation to possible bubble formation — *Limnol. a. Oceanogr.*, 7, 4, 1962, 453.
- Randall J. E. a. Randall H. A. Examples of mimicry and protective resemblance in tropical marine fishes.—*Bull. of Marine science of the Gulf and Caribbean*, 10, 4, 1960, 444.
- Rapoport E. H. a. Sanchez L. On the epineuston or the supraquatic fauna.—*Oikos*, 14, 1, 1963, 96.
- Raymont J. E. G. Plankton and productivity in the oceans. (Internat. Ser.

- Monogr. Pure and Appl. Biol. Div. Zool., 18).—Pergamon Press, Oxford—London—New York—Paris, 1963.
- Riley G. A. Organic aggregates in seawater and the dynamics of their formation and utilization.—Limnol. a. Oceanogr., 8, 4, 1963, 372.
- Riley G. A., Wangersky P. J. a. Van Hemert D. Organic aggregates in tropical and subtropical waters of the North Atlantic Ocean.—Limnol. a. Oceanogr., 9, 4, 1964, 546.
- Russel F. S. The vertical distribution of marine macroplankton. An observation on diurnal changes.—J. Mar. biol. Ass., U. K., 13, 4, 1925, 769.
- Rüssel F. S. The vertical distribution of marine macroplankton. VII. Observations on the behaviour of *Calanus finmarchicus*.—J. Mar. biol. Ass. U. K., 15, 2, 1928, 429.
- Ruflner F. Grundriss der Limnologie, Berlin, 1952.
- Schlichting H. E. a. Hudson J. E. Radio-controlled model boat samples air and plankton.—Science, 156, 3772, 1967, 238.
- Schreiber E. Die Reincultur von marinen Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meerwassers-Wiss. Meeresuntersuch Abt. Helgoland, 16, 10, 1927.
- Schröter K. u. Krichner I. Die Vegetation des Bodensees.—Bodenseeforschungen, 9, 1896.
- Sherman K. Pontellid copepod distribution in relation to surface water types in the central North Pacific.—Limnol. a. Oceanogr., 8, 2, 1963, 214.
- Sikama Y. On the role of the oil globule in the egg and the larval fish of the sea bream *Chrysophrys major* Temminck et Schlegel.—Science Report of the Yokosuka City Museum, 6, 1961, 71.
- Specchi M. Observations préliminaires sur l'hyponeuston du golfe de Trieste.—Rapp. C. I. E. S. M. M., Bucuresti, 17—22 octobre 1966, 26, 1966.
- Stemann-Nielsen E. The use of radio-active carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea.—J. Cons. perm. int. Explor Mer, 18, 2, 1952, 117.
- Stemann-Nielsen E. On Organic Production in the Oceans.—J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 19, 1954, 309.
- Steuer A. Planktonkunde B. G. Teubner, Leipzig und Berlin, 1910.
- Sutcliffe W. H., Baylor E. R. a. Menzel D. W. Sea surface chemistry and Langmuir circulation.—Deep-Sea Res., 10, 3, 1963, 233.
- Thomas J. a. Dunn E. Colorado beetle in England.—Agriculture, 58, 3, 1951, 135.
- Trégouboff G. Prospection biologique sous-marine dans la région de Villefranche-sur-Mer en janvier 1961.—Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, 1226, 1962.
- Trégouboff G. Cladocères et leur distribution verticale au large de Villefranche-sur-Mer. Rapp. Proc.—Verb. Commis, int. Explor. scient.—Mer Méditerr., 17, 2, 1953, 531.
- Trégouboff G. Rapport sur les travaux concernant la planctologie méditerranéenne publiés entre Octobre 1962 et Novembre 1964. Rapp. Proc.—Verb. Commis, int. Explor. scient.—Mer Méditerr., 18, 2, 1965, 283.
- Trégouboff G. et Rose M. Manuel de planctologie méditerranéenne, 1, 2.—Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 1957, 587.
- Tsukamoto K. Transparence de l'eau de mer pour l'ultraviolet jointain.—C. R. Acad. Sei., 184, 1927, 221.
- Welander P. Coupling between Sea and Air. Oceanography Invited Lectures presented at the Internat. Oceanogr. Congress held in New York, 31 August—12 September 1959.—Amer. Assoc. Adv. Sci., 1961, 401.
- Welch P. S. Limnology. McGraw-Hill Book Co., N. Y.—London, 1935.
- Welsh J. H. Light intensity and locomotor muscles as opposed to cilia.—Biol. Bull., 65, 1933, 168.
- Whipple G. C. The Microscopy of Drinking water. 4th ed., rev. by Fair and Whipple. N. Y., 1927.
- Willis R P A small towed net for ocean surface sampling. New Zeal.—J. of Science, 6, 1, 1963, 120.
- Wilson A. T.—Surface of the ocean as a source of ^{14}C and other plant nutrients.—Nature Lond., 184 4680, 1959, 99.
- Wilson C B The Copepods of the Plankton Gathered during the Last Cruise of the Carnegie. Scient. Results of Cruise of the Carnegie during 1928-29 under the Command of capitam J P. AuIL-Biologie, I. 942.
- Wimpenny R. S. The Plankton of the Sea. Faber and Faber, London 1966.
- Woodcock A. H. Subsurface pelagic Sargassum.—J. Mar Res 9, 2, 1950, 77.
- Woodmansee R. A. Daily vertical migration of Lucifer (Decapoda, Sergestidae) Egg Development, oviposition and hatching. Internat.—Kev. Ges. Hydrobiol., 51, 5, 1966, 689.
- Zeitzschel B. Die Bedeutung der Tintinnen als Glied der Nahrungskette. Helgolander Wiss.-Meeresuntersuch., 15 1-4, 1967, 589.
- Zobell C E Marine Microbiology. Crónica Botany Co Waltham, Mass, 1946.
- Zobell C. E. a. McEwen G. F. The lethal action of sunlight upon bacteria in sea water—Biol. Bull., 68, 1935, 93.
- Zaitsev Ju P. La Neustonologie marine: Object, Méthodes, Realisations principales et problèmes.—Pelagos, Bull. J. O. A., 8, 1968, 1
- Zaitsev Ju P a Polikarpov G. G. Modes of Reproduction in Fishes. By Breder C. M. a. Rosen D. E.—J. of Wildlife Management, 31, 4, 1967, 849.

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ СПЕЦИАЛЬНЫХ ТЕРМИНОВ

- Агрегаты** (англ. aggregates) — частицы из органического вещества, растворенного в морской воде, образовавшиеся в силу физико-химической адсорбции на поверхности пузырьков газа (Baylor a. Sutcliffe, 1963).
- Анемонейстон** — органические и минеральные частицы наземного происхождения, откладываемые ветром на поверхности водоемов (Беклемишев, 1944).
- «Антидождь» трупов гидробионтов — поток мертвых организмов и их фрагментов, противоположный «дождю» трупов. Вызывается подъемной силой пузырьков газа, возникших в трупах в процессе их разложения, флотацией и др. (Зайцев, 1967).
- Бактерионейстон** — бактериальная фракция нейстонного комплекса организмов (Цыбань, 1965).
- Батипланктогипонейстон** — часть гипонейстона, состоящая из организмов, поочередно пребывающих в батипланктонном (днем) и гипонейстонном (ночью) состоянии. Включает многие виды гиперидов, эуфаузиевых, копепод и др. (Зайцев, 1964).
- Бентогипонейстон** — часть гипонейстона, состоящая из организмов, поочередно пребывающих в бентическом (днем) и гипонейстонном (ночью) состоянии. Включает многие виды амфипод, кумовых, полихет, креветок и др. (Зайцев, 1964). В более ранних работах для этой группы организмов применялся термин «тихогипонейстон» (Зайцев, 1962), образованный от термина «тихопланктон» (см. тихопланктон).
- БНС** — бактерионейстособирающий (Цыбань, 1967). Прибор черпающего типа для получения проб микроорганизмов из слоя 0—2 см.
- Галонейстон** — нейстон морских водоемов (Зайцев, 1964). Аналогичен галопланктону, противоположен — лимонейстону (см. лимонейстон).
- Гипонейстон** — нижняя (водная) часть нейстонного комплекса организмов (Geitler, 1942). В качестве биотопа морского гипонейстона (Зайцев, 1961) принят слой 0—5 см.
- Зоонейстон** — животная часть нейстона (Naumann, 1917).
- Инфранейстон** — нижняя (водная) часть нейстонного комплекса организмов (Welch, 1935). Позднее для этой части нейстона был предложен этимологически более правильный термин — «гипонейстон» (см. гипонейстон). I
- Ихтионейстон** — ихтиологическая фракция нейстонного комплекса организмов (Зайцев, 1958).
- Контактные зоны моря** — пограничные зоны моря с атмосферой, дном, берегом, реками и т. д. (Виноградов, 1965).
- Лимонейстон** — нейстон пресноводных водоемов (Зайцев, 1964). Аналогичен лимнопланктону, противоположен галонейстону (см. галонейстон).

* * В скобках даны первые, или наиболее ранние, из известных упоминания терминов в литературе. В качестве аналогов приводятся соответствующие укоренившиеся термины из смежных областей гидробиологии.

- Мерогипонейстон** — часть гипонейстона, состоящая из организмов (обычно яиц, личинок, молоди), которые по завершению нейстонной фазы жизненного цикла переходят в состав планктона, нектона или бентоса (Зайцев, 1962). Аналог — меропланктон.
- Мерогипонейстон бентогенный** — часть организмов мерогипонейстона, которые во взрослом состоянии обитают на дне. Гипонейстонные личинки бентических животных (Зайцев, 1968).
- Мерогипонейстон нектогенный** — часть организмов мерогипонейстона, которые во взрослом состоянии превращаются в нектон. Гипонейстонные икринки, личинки, мальки рыб и молодь кальмаров (Зайцев, 1968).
- Мерогипонейстон планктогенный** — часть организмов мерогипонейстона, которые во взрослом состоянии обитают в толще воды, гипонейстонные личинки планктонных животных (Зайцев, 1968).
- Мерозипонейстон** — часть эпинейстона, состоящая из организмов (например, яйца комаров), которые через некоторое время переходят к жизни в другом биотопе (Зайцев, 1968). Аналогичен мерогипонейстону (см. меропланктон).
- Нейстоноядные птицы и млекопитающие (нейстофаги)** — птицы и летучие мыши, питающиеся морским нейстоном благодаря наличию у них специальных приспособлений для обнаружения, захвата, удержания и накопления нейстонтов (Зайцев, 1964).
- МНТ** — мальковый нейстонный трал (Зайцев, 1964). Орудие для сбора высокоподвижных организмов нейстона на ходу судна.
- Нейстон** — растительные и животные, организмы мелких и средних размеров, гидробионты и аэробии, населяющие водную (гипонейстон) или воздушную (эпинейстон) стороны пленки поверхностного натяжения водоемов. Распространение глобальное (Naumann, 1917, с последующими уточнениями и дополнениями).
- Нейстонология** — область гидробиологии, изучающая нейстон (Зайцев, 1967).
- Нейстонт** — компонент нейстона (Зайцев, 1968). Аналогичен планктону.
- Некрогеография водная (танатогеография)** — география (распределение) мертвых организмов, взвешенных в толще воды (Зайцев, 1967). Противоположен биогеографии.
- НП** — нейстонная площадка (Зайцев, 1962). Прибор для быстрой ориентировочной оценки численности нейстона в море.
- НС** — нейстонная сеть (Зайцев, 1962). Фильтрующее орудие лова нейстона с прямоугольным входным отверстием.
- НТ** — нейстонный трал (Зайцев, 1962). Орудие для сбора массовых количеств нейстона.
- ПО** — планктонный осадкомер (Зелезинская, 1966). Прибор для сбора и учета «дождя» трупов
- Плейстон** — растительные и животные организмы средних и крупных размеров, гидробионты, тело которых находится одновременно в водной и воздушной средах. Свободноплавающие представители плейстона перемещаются под влиянием ветра и в морях распространены в тропической и отчасти в умеренной зонах. Морской плейстон представлен сифонофорами родов *Physalia* и *Verella* (Schroeter u. Kirchner, 1896, с последующими уточнениями и дополнениями).
- ПНС** — иланктонно-нейстонная сеть (Зайцев, 1960). Устройство из двух или более нейстонных сетей НС, позволяющее производить синхронный облов нескольких микрогоризонтов, включая слой 0—5 см.
- Слики** (англ. sliks) — штилевые, или сглаженные, полосы на поверхности моря, образованные пленками органического вещества.
- Супранейстон** — верхняя (воздушная) часть нейстонного комплекса организмов (Welch, 1935). Позднее для этой части нейстона был предложен этимологически более правильный термин — «эпинейстон» (см.).
- Тихопланктон** — случайный планктон. Организмы бентоса, встречаемые в пробах планктона (Apstein, 1896). После обнаружения закономерного характера суточных вертикальных миграций этих организмов и факта их

- концентрации в слое 0—5 см с целью питания и размножения, был предложен термин «бентогипонейстон» (см. бентогипонейстон).
- Фазоэкология** — раздел экологии, изучающий экологические фазы, или состояния, и экологические процессы (Поликарпов и Зайцев, 1968).
- Фитонейстон** — растительная часть нейстона (Naumann, 1917).
- Циркадные ритмы** (англ. circadian rhythms) — биологические процессы повторяющиеся через промежуток времени приблизительно равны* 24 час (Halberg, 1959).
- Эвгипонейстон** — часть гипонейстона, состоящая из организмов, находящихся всю жизнь в слое 0—6 см. (Зайцев, 1962). Аналогичен эвпланктону.
- Эвэпинеистон** — часть эпинеистона, состоящая из организмов, проводящих всю жизнь на поверхности водоема (Зайцев, 1968). Аналогичен эвгипонейстону (см. эвгипонейстон), эвпланктону.
- Экологическая фаза (экологическое состояние)** — * определенный период равновесия в ходе развития экологического процесса (Зайцев и Поликарпов, 1967).
- Экологические процессы** — закономерная смена экологических состояний или фаз вида, которая осуществляется в онтогенетическом и циркадном перемещениях и связанных с ними явлениях внутреннего и внешнего метаболизма (Зайцев и Поликарпов, 1967).
- Эпинеистон** — верхняя (воздушная) часть нейстонного комплекса организмов (Geitler, 1942). К морскому эпинеистону относятся, например, океанические клопы-водомерки.