

Пров. 1980

ПРОВ 2010

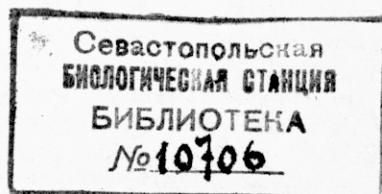
ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК

Т Р У Д Ы СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ

ИМЕНИ А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Том VIII



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1954 ЛЕНИНГРАД

В. Л. ПАУЛИ

К БИОЦЕНОЛОГИИ СОЛОНОВАТЫХ ВОД¹

(Проблема минимума видов солоноватых вод)

Основным экологическим фактором, определяющим характер населения Черного и Азовского морей, является пониженная соленость. Отсюда ясно, что, для того чтобы понять фауну этих водоемов, понять её развитие, мы должны, с одной стороны, учитывать изменение солености бассейна и, с другой — подойти с динамической точки зрения и к самим организмам, т. е. принимать во внимание эволюцию отношений этих организмов к солености. Изменения солености бассейна и эволюция отношений организмов к солености составляют основу процесса заселения наших морей и формирования их фауны. По вопросу о колебаниях солености Черного и Азовского морей в течение их истории имеется целый ряд работ Андрусова, Архангельского, Загоровского, Паули. Эта сторона процесса для нас более или менее ясна, и на ней я не буду здесь останавливаться. Совершенно иначе обстоит дело с эволюцией отношений организмов к солености. Здесь не только нет достаточной ясности касательно наших морей, но даже общие вопросы биологии солоноватых вод остаются почти нетронутыми.

Этим вопросам был посвящен целый ряд докладов на VI Международном съезде лимнологов в Амстердаме в 1933 г. Однако даже такие основные понятия, как «солоноватые воды», «солоноватоводный организм», не получили достаточно четких обоснованных границ и формулировок, а вопрос о причинах бедности видами фаун солоноватых вод и несоответствия количества видов при разных соленостях закону Тинеманна был даже объявлен одним из виднейших гидробиологов Ремане (1934) не имеющим в настоящее время никаких перспектив разрешения. Со времени Амстердамского съезда прошло пятнадцать лет, и, насколько нам известно, эта проблема не получила разрешения. Поэтому автор счел уместным опубликовать результаты его попытки применить к разрешению этой проблемы иную методологию, чем та, которой до сих пор пользовались.

Исходным отношением организмов к солености мы считаем полигалинность, т. е. морскую стеногалинность. Действительно,

¹ Эта статья была написана до 1951 г. и вышедшая после ее представления прекрасная книга Л. А. Зенкевича «Фауна и биологическая продуктивность моря» (т. 1, глава XI), к сожалению, не могла быть использована.

Наше положение, что соотношение морских, пресноводных и солоноватоводных элементов в разных морях может быть различно и зависит от истории водоема, вполне совпало с высказанным Л. А. Зенкевичем мнением.

Тем не менее критика «основного биоценологического закона» Тинеманна, составляющая сущность нашей статьи, и ряд других высказанных в ней положений не утратили своего значения.

целый ряд общезвестных фактов, как, например, сходство солевого состава морской воды и протоплазмы, изотоничность морских организмов с окружающей средой и проч., говорит нам о морском происхождении жизни. Само собой понятно, что эти первичные организмы были приспособлены к морским условиям солености не современного, а тогдашнего океана.

Эта приспособленность к морским условиям эволюционировала в соответствии с изменениями солености мирового океана, таким образом, и в настоящее время наибольшее число форм приспособлено к нормальным морским соленостям 30—40‰. Наблюдаемое нами уменьшение количества видов, родов и тем более высших таксономических категорий по мере перехода от морских вод к пресным свидетельствует о том, что только в ходе экологической эволюции некоторые и притом сравнительно очень немногие стеногалинные формы приобретают способность жить в условиях, отличных от нормальных морских, и делаются эвригалинными.

Как известно, за сравнительно редкими исключениями, эволюция организмов шла от более простых форм к более сложным. Несомненно также, что способность жить в меняющихся условиях требует большей сложности организации, чем жизнь в определенной, более или менее неизменной среде. Поэтому мы считаем, что стеногалинность, именно морская или полигалинная стеногалинность, представляет собой первичную форму отношения организмов к солености.

Способность жить при более низких соленостях могла быть достигнута только после возникновения нового качества — эвригалинности.

При выработке эвригалинности эволюция шла двумя путями. Или организм приобретал возможность жить в осмотически отличной среде благодаря тому, что клетки его — его протоплазма — приобретала способность функционировать при различных осмотических условиях и осмотическое давление внутренней среды могло колебаться в соответствии с колебаниями наружной среды — так возникли пойкилоосмотические эвригалинные организмы; понятно, приспособляемость этих организмов к опреснению ограничена предельными осмотическими условиями функционирования протоплазмы. Или же организм должен был изолироваться от осмотических колебаний внешней среды, тем или иным путем поддерживая постоянное осмотическое давление внутренней среды — так возникли гомойосмотические организмы. Этот путь дает более широкие возможности, вплоть до приспособления к жизни в пресной воде. Таким образом, из стеногалинных форм возникают эвригалинные организмы различной степени эвригалинности. Понятно, и стеногалинность морских форм не может быть абсолютной, разве только у обитателей глубин.

Нас сейчас не интересует физиологическая сторона дела, и в данном случае для нас безразлично, пойкилосмотическим или гомойосмотическим путем достигается эвригалинность.

Возникшие тем или иным путем изменения, связанные с развитием эвригалинности, подлежат отбору, так как дают преимущества более широкого распространения, выхода из сферы влияния конкурентов и врагов, не приобретших способности жить в опресненных водах, и проч.

Возможно допустить, что приобретенная эвригалинность (физиологическая) в некоторых случаях не имеет применения и существует как потенциальная возможность жить в опресненной воде — скрытая, не

проявляющаяся вследствие неприспособленности организма к каким-либо другим факторам, например отсутствию в солоноватых водах подходящей пищи, новым условиям конкуренции и т. п. Именно эта скрытая эвригалинность может быть обнаружена в лабораторных условиях общеизвестными опытами пересадки морских животных в опресненную воду. Такие организмы не живут в опресненной воде, но могут в нее переселиться, если приобретут выносливость и в отношении других факторов (помимо солености), препятствующих такому переселению (экологическая эвригалинность).

Необходимо при этом отметить, что способность жить при пониженных соленостях по существу сравнительно редкое явление, и чем шире эвригалинность, тем меньшему количеству видов она была доступна. Прекрасной иллюстрацией этого факта может служить резкое падение количества видов животных по мере понижения солености при переходе из Средиземного моря в Черное, затем в Азовское и, наконец, в Таганрогский залив. Уже из старых данных известно, что в Мраморном море, где соленость на поверхности падает от 30‰ у Дарданелл, до 25‰ у Босфора, а на глубинах превышает 35‰, количество видов моллюсков составляет всего 583 по сравнению со Средиземным, где мы имеем 1239. Мшанок в Мраморном море 62, в Средиземном — 260. Отсюда мы можем заключить, что падение количества видов начинается при солености не ниже 25‰ (24.965‰), предлагаемой Н. М. Книповичем (1929) на чисто физических основаниях в качестве верхней границы солоноватых вод. Вероятнее всего, что резкий излом кривой приходится на соленость, близкую к 30‰, на величину, которую и Штейер (Steuer, 1910) принимал за границу солоноватых вод, и приближается к низшим соленостям открытых частей океана. Количество видов здесь резко уменьшается именно потому, что для жизни за пределами низших океанических соленостей ($S < 30‰$) уже необходимо обладание эвригалинностью.

Воды с $S < 30‰$ мы можем считать экологически отличным биотопом именно потому, что из морских организмов его могут заселить только те, которые приобрели новое качество — эвригалинность. В этом коренное экологическое отличие солоноватых вод от морских, которые были заселены организмами до приобретения этого признака. Это отличие, я считаю, вполне обосновывает выделение вод именно с $S < 30‰$ в особую категорию — солоноватые воды.

Таким образом, указанная еще Штейером в 1910 г. и затем принятая рядом других авторов граница между морской и солоноватыми водами не является делом вкуса (Redeke, 1932), а получает, на мой взгляд, достаточное экологическое обоснование. Вместе с тем мы принимаем определение Редেকে, что солоноватой водой следует называть всякую смесь пресной воды с морской в тесном смысле слова, т. е. с морской водой с $S < 30‰$, какую мы имеем в Северном море, в Средиземном, в Океане.

Согласно пониманию спектров Наумана (Naumann, 1921), эту категорию вод следует назвать мезогалинными в отличие от морских полигалинных. Таким образом, термин «мезогалинные воды» в нашем понимании охватывает и олигогалинные, и мезогалинные, и полигалинные воды классификации Редেকে (Redeke, 1922), который считает морские нормальные воды ($S > 30‰$) ультрачастью спектра и, следовательно, не оставляет места для пересоленных вод, с соленостями выше морских, которые Зернов (1934) называет вполне основательно ультрагалинными. Зернов считает Черное море морским водоемом на том основании, что оно населено морской фауной, и, таким образом, верхней границей солоноватых вод принимает $S = 16‰$. Мы же считаем отличительным признаком солоноватых вод заселение их обедненной морской фауной, поэтому

наш термин «мезогалинные воды» охватывает воды не с S от 0.5 до 16‰, как у Зернова, а с S от 0.5 до 30‰ и, следовательно, включает и Черное море.

Вряд ли нужно сопоставлять наше понимание верхней границы солоноватых вод и термина мезогалинные с многочисленными другими подразделениями спектра солености, имеющимися в литературе.

Мы указали, что эвригалинные формы образовались из стеногалинных морских или галобионтов. Эвригалинность может иметь самые различные амплитуды: наиболее эвригалинные галобионты могут заходить в пресные воды, формы с менее выраженной эвригалинностью заходят только в солоноватые воды различной солености меньше 30‰.

Таким образом, морские организмы (галобионты), обладающие соответственной степенью эвригалинности, являются одним из компонентов населения солоноватых вод соответствующей солености. Но они не типичны для солоноватых вод и потому не должны называться солоноватоводными.

Редке (Redeke, 1932) считает солоноватоводными организмами такие, которые «приспособились к жизни в воде, достаточно богатой хлором». Хотя в другом месте он говорит, что это не те организмы, которые встречаются в пресных водах, и приводит списки «автохтонных» форм, но среди них есть и те формы, которые мы отнесли бы к вышеупомянутым морским эвригалинным видам. Ремане (Remane, 1934) уже более ограничивает понятие «солоноватоводное животное». Он говорит, что не всякое животное, живущее в солоноватой воде, может быть названо солоноватоводным. Специфическими для солоноватых вод, по его мнению, являются виды, вполне ограниченные в своем распространении солоноватыми водами или достигающие здесь наибольшего богатства индивидами. Количество индивидов вряд ли стоит в непосредственной зависимости от солености, скорее от количества пищи. Поэтому последняя оговорка Ремане представляется излишней, к тому же она совершенно лишает его диагноз какой-либо четкости.

Специфическими солоноватоводными организмами будут те, которые не встречаются ни в пресной воде, ни в море. Только их мы можем назвать солоноватоводными, или мезогалобионтами.

В первую очередь, следовательно, это будут эвригалинные галобионты, утратившие морскую часть своего спектра солености и не обретшие пресноводной части.

Точно так же как морфологический признак, признак экологический, в данном случае морской отрезок спектра солености, может исчезнуть только тогда, когда он стал вреден для организма или хотя бы безразличен и не дает ему никаких преимуществ в борьбе за существование. Вряд ли может быть речь о вредности той или иной части экологического спектра. Остается вопрос, в каких условиях может быть безразличной для организма, населяющего солоноватые воды, морская часть его спектра солености, или иначе — в каких условиях могут возникать истинные солоноватоводные организмы.

В устьях рек, где условия солености постоянно меняются в зависимости от того, имеет ли место нагон воды с моря или течение из реки, мы собственно не имеем солоноватоводной области, а лишь область постоянно меняющихся условий солености. В особенности такой режим выражен в устьях тех рек, которые впадают непосредственно в мало защищенные участки океана. Здесь к явлениям ветрового нагона присоединяются еще приливо-отливные, и поэтому колебания солености особенно часты и резки. Само собой понятно, что в этих местах потеря организмом морской части спектра будет для него губительной. При первом

нагоне воды из моря такой организм погибнет. Такую же опасность для организма, утратившего морскую часть спектра, представляет постоянное течение из реки, которое всегда может снести его в море.

Таким образом, в устьях рек не оказывается условий, подходящих для развития истинных солоноватоводных форм — истинных мезогалобионтов. Эти области часто смешиваются с солоноватоводными областями, чем внесено много путаницы в исследования солоноватых вод. Как области с резко колеблющимся режимом солености, мы и предложили бы назвать их эвригалинными областями в отличие от полигалинных морских, мезогалинных солоноватых и олигогалинных пресных.

Население этих участков будет состоять из форм: 1) морских эвригалинных и 2) эвригалинных пресноводных. Некоторые из них в силу тех или иных обстоятельств (например более острой конкуренции в других условиях солености) могут быть ограничены в своем распространении именно этими областями и поэтому особенно часто фигурируют под названием солоноватоводных, хотя солоноватоводными в том смысле, как было указано выше, они не могут быть названы. Для них мы предлагаем термин *эвригалобионты*. Специфические солоноватоводные формы — истинные мезогалобионты — здесь могут попадаться лишь в виде исключений. Такие формы, т. е. не обладающие ни морским, ни пресноводным отрезками спектра солености, могут вырабатываться лишь в водоемах с более или менее постоянной пониженной соленостью, никогда не доходящей ни до морской (полигалинной), ни до пресной (олигогалинной). Такой режим имеет место в более или менее изолированных участках океана с относительно большим притоком пресных вод.

Изолированность от океана или вернее ограниченность связи с океаном является непременным условием образования солоноватых морей (Ансона, 1931). Здесь действительно при достаточном притоке пресных вод образуются обширные пространства с постоянной (понятно, не постоянной абсолютно) пониженной соленостью.

Таковыми водоемами были Сарматское море и возникшие из него водоемы конца третичной и четвертичной эпохи, а в настоящее время такими являются Черное, Азовское, Каспийское и Аральское моря. Сюда же можно отнести Балтийское море, Белое и т. п. Но вообще необходимо тут же отметить, что таких морей по сравнению с пространством океана очень немного.

Поселившийся в таких водоемах морской эвригалинный организм может никогда не попадать ни в условия нормальной морской солености, ни в условия пресной воды. Следовательно, морская часть спектра делается для него безразличной и как таковая может или сохраниться в виде не имеющего применения регрессивного или рудиментарного экологического признака, или же в результате соответствующих наследственных изменений может быть совершенно утрачена. В последнем случае мы получим истинную солоноватоводную форму, уже не могущую жить в море; в первом — если данный вид по каким-либо причинам, не связанным непосредственно с соленостью, в океане вымер или в солоноватых водах иначе, чем там, эволюционировал, получим форму, которая может быть названа ложно солоноватоводной. И та и другая встречаются только в солоноватых морях, но первая в нормальной океанской воде жить не может, а вторая может. По существу отличить истинную солоноватоводную форму от ложной можно только путем эксперимента. Поэтому тех и других мы объединяем под общим названием *мезогалобионтов*.

Понятно, для образования мезогалобионтов как истинных, так и ложных требуется некоторый промежуток времени. Поэтому наличие мезогалобионтов не является обязательным для всякого солоноватоводного бассейна. Мезогалобионтов мы можем встретить только в более или менее древнем водоеме. Молодой солоноватоводный водоем, недавно отделившийся от океана, может еще и не иметь мезогалобионтов в составе своей фауны. Поэтому мы и предложили выше считать для солоноватых вод характерным не наличие специфических солоноватоводных форм, а обеднение морской фауны. Это обеднение будет стоять в прямой зависимости от степени опреснения водоема. С другой стороны, продолжительность его существования как солоноватоводного водоема со специфической направленностью отбора приводит к выработке из первоначальной обедненной морской фауны специфических форм — мезогалобионтов. Послесарматские водоемы юга СССР перед соединением Черного моря со Средиземным были населены, видимо, уже почти исключительно мезогалобионтами (скорее всего истинными, потому что при повышении солености после соединения Черного моря со Средиземным только некоторые из них могли удержаться* и притом почти исключительно в устьях рек.

На основании сказанного легко понять известный факт, что в ряду — морские воды, солоноватые, пресные — солоноватые воды имеют наименьшее количество специфических видов — мезогалобионтов.

Прежде всего мезогалобионты отбираются из очень ограниченного, как мы указали выше, круга эвригалинных форм. Однако это положение в равной мере, и даже в большей, относится и к пресноводной фауне, а вместе с тем она гораздо богаче видами, чем солоноватоводная. Дело в том, что приобретение способности жить в пресной воде дало организмам возможность широко расселиться по необитаемой до того области с большим разнообразием условий, что привело к усиленному видообразованию. Это можно иллюстрировать для примера сопоставлением количества видов с количеством родов *Soropoda*, найденных при разных соленостях. Количество видов *Soropoda* резко падает при переходе от морских соленостей к солоноватым и затем снова резко возрастает в пресной воде.

Количество родов так же резко падает, как и количество видов, но в то время как при переходе в пресную воду число видов снова возрастает, количество родов не только не возрастает, но, пожалуй, даже продолжает падать. Ясно, что для немногих родоначальников пресноводных родов *Soropoda* переселение в пресные воды привело к усиленному видообразованию. То же легко установить и для некоторых других групп, например *Prosobranchia*, *Lamellibranchia*, *Spongia* и проч.

Могло ли иметь такие последствия для видообразования приобретение солоноватоводности? Априорно это можно допустить только для более обширных, изолированных от океана солоноватоводных водоемов, как, например, Балтийское море, Черное с Азовским, Каспий, но таких водоемов на земном шаре очень немного, они совершенно разобщены друг от друга, и, что самое главное, водоемы эти геологически крайне недолговременны. Вспомним даже только четвертичную историю Балтики с ее сменой Иольдиевого, Анцилусового, Литоринового, Миевого морей. История Черноморско-Азовского бассейна равным образом характеризуется неоднократными сменами режима солености. Ясно, что в таких условиях не может быть преемственности развития форм ни в пространстве, ни во времени. Следовательно, если приобретение способности жить в солоноватой воде, давая возможность расселиться в не обитаемой до

того области с большим разнообразием условий, и могло дать толчок к усиленному видообразованию, то процесс этот не мог быть достаточно длительным, чтобы привести к такому разнообразию, какое мы встречаем в пресной воде. Если в каком-либо солоноватом море в ходе геологической истории население приобретало самобытный характер, то с восстановлением связи с океаном образовавшаяся солоноватоводная фауна в результате изменения режима солености погибала, как это, например, имело место после соединения Черного моря со Средиземным, когда из всего прежнего населения только немногие (наиболее эвригалинные) представители уцелели в устьях рек, где (главным образом в лиманах ввиду их слабой связи с морем и вследствие отсутствия в Черном море приливов) образовались солоноватоводные области с приемлемым для этих форм режимом.

Отсутствие древних и широко распространенных солоноватоводных форм, таких, какие мы часто встречаем среди пресноводных (например *Limnaea*, *Unio Planorbis*), указывает на непродолжительность существования солоноватоводных водоемов и подтверждает наличие этих неблагоприятных для видообразования моментов в истории солоноватоводных фаун.

Остается еще одна группа организмов, составляющих солоноватоводную фауну, — это организмы, широко распространенные в пресных водах и заходящие более или менее далеко в солоноватые воды. Такие формы чаще всего относятся к коловраткам и к ветвистосым ракообразным. Эти группы не без основания называются выходцами из пресной воды. Не вдаваясь в разрешение вопроса об их происхождении, мы можем принимать эти формы или как сохранившие тот или иной отрезок морской стороны спектра солености, или же как приобретшие его вновь вторично. Так или иначе, они имеют известную степень эвригалинности — имеют потому, что она, с одной стороны, не мешает им в пресной воде, а с другой — дает преимущества распространения в устьях рек, где они могут попадать в условия большего или меньшего повышения солености: планктические формы при сносe течением, бентические при нагоне морской воды. Эти формы мы называем эвригалинными олигогалобионтами. Но так как сохранение (или вторичное приобретение) солоноватоводного отрезка спектра солености дает преимущества в борьбе за существование только тем формам, которые живут в самых низовьях или устьях рек, а для населяющих все остальные, неизмеримо большие пространства пресных вод не имеют значения, то, повидимому, значительная часть пресноводных форм утратила способность жить в более или менее осолоненной воде. Естественно, что немногие сохранившие или вновь приобретшие способность жить в солоноватой воде пресноводные формы, подобно морским эвригалинтам, могли дать начало формам: 1) живущим только в устьях рек (эвригалобионтам) и 2) живущим в больших солоноватых водоемах после утраты способности жить в пресной воде — солоноватоводным формам (мезогалобионтам ложным и истинным), но, понятно, уже иного происхождения — пресноводного. Так можно представить себе происхождение таких мезогалобионтов, как, например, каспийские *Polyphemidae*, если выводить их от пресноводных форм, а не считать потомками морских полифемид, утративших морскую часть своего спектра до приобретения пресноводной.

Принимая во внимание, что, вообще говоря, пресноводных форм значительно меньше, чем морских, и при этом только часть их сохранила некоторые отрезки морской стороны спектра, мы можем ожидать значительно меньшего количества солоноватоводных форм пресноводного происхождения по сравнению с солоноватоводными морского происхождения.

Что касается распределения этих групп, то из сказанного ясно, что чем больше водоем будет приближаться к пресноводному концу диапазона солености, тем больше в нем будет жить эвригалинных олигогалобионтов и тем меньше эвригалинных галобионтов. И наоборот, чем ближе к морской стороне диапазона, тем больше будет эвригалинных галобионтов, а пресноводные формы будут исчезать. В некоторой точке и тех и других будет поровну (приблизительно между 8.3 и 50‰ солености). Эта точка может быть использована для классификации солоноватых водоемов. В водоемах с соленостью выше этой переломной будут преобладать морские элементы; если нужен для обозначения их термин, эти воды могут быть названы талассо-мезогалинными. И наоборот, в водоемах с более низкой соленостью будут преобладать пресноводные формы, и их можно назвать потамо- или лимно-мезогалинными. Повидимому, наши Черное и Азовское моря нужно будет отнести к морским солоноватым водоемам, Таганрогский же залив и Бугский лиман — к пресноводным солоноватым.

Что касается мезогалобионтов, т. е. не встречающихся ни в пресной, ни в морской воде, то прежде всего, как мы указали, они в только что образовавшихся молодых солоноватых водоемах могут отсутствовать, и тогда водоем будет заселен только эвригалинными морскими и пресноводными формами в общем количестве и в отношении, зависящем от степени солености. Для эволюции же мезогалобионтов необходимо время. В связи с ростом этого фактора, с одной стороны, будут углубляться их качественные отличия от исходных форм, с другой стороны, в силу дивергентного хода эволюции может возрастать и количество видов. Так, отличительные признаки мезогалобионтов — моллюсков Бугского лимана, Таганрогского залива, Каспия — настолько резки, что они относятся к особым родам. Отличительные признаки мезогалобионтов более молодого Черного моря настолько мало заметны, что большей частью впервые были отмечены только таким тщательным исследователем, каким был Милашевич, но и ему позволили установить для этих форм в лучшем случае самостоятельные виды, а главным образом — только вариететы. Но количество видов мезогалобионтов помимо продолжительности существования солоноватоводного водоема зависит еще, и притом в гораздо большей степени, от той солености, которая в нем была в течение его истории, ибо, как мы указывали выше, ею определяется количество и соотношение морских и пресноводных эвригалинных форм, служащих материалом для эволюции мезогалобионтов.

Попытку представить соотношение общих количеств видов в водах различной солености в виде схематического графика сделал Ремане в 1934 г. На горизонтали он отложил солености от нуля до морской нормальной, а по вертикали примерное количество видов, найденных при этих соленостях. Получилась кривая с двумя вершинами в области морских соленостей и в области пресной воды и с резко выраженным минимумом в солоноватых водах.

Обычно если составить такой график суммарного количества всех видов, встречаемых при разных величинах какого-либо другого фактора, например температуры, мы получим одновершинную кривую. Это было в свое время сформулировано Тинеманном в виде его «основного биотенотического закона», согласно которому, чем больше жизненные условия какого-либо биотопа уклоняются от оптимальных для большинства организмов, тем беднее видами его население.

Как будто фактор солености заключает в своем диапазоне два оптимума: один — нормальные морские солености, другой — пресные воды.

Из того, что выше было сказано, ясно, что здесь примешивается помимо солёности другой фактор — исторический. Если бы солоноватые водоёмы существовали столько же времени, как морские и пресные, впадина кривой была бы заполнена за счёт образовавшихся солоноватоводных форм и она приняла бы одновершинную форму.

Несомненно пресные воды, а не солоноватые являются областью экологического минимума в диапазоне солёности, но этот экологический минимум не совпадает с историческим минимумом, который падает на солоноватые воды, и потому минимум количества видов приходится на солоноватые воды, а не на пресные. Богатство биоценоза видами определяется не только условиями существования, как думал Тинеманн, но и условиями эволюции в прошедшие времена.

В момент заселения биотопа количеством населяющих его видов действительно определяется жизненными условиями, но в дальнейшем оно зависит от условий эволюции — условий видообразовательного процесса.

Очевидно, закон Тинеманна по крайней мере в отношении солёности нуждается в оговорке такого приблизительно характера: «Если экологически менее благоприятный биотоп (пресные воды) имел более длительную и способствующую видообразованию историю, он может иметь более богатую фауну, чем более благоприятный (в данном случае солоноватые воды), но кратковременный».

Так с помощью последовательного диалектического метода легко и просто разрешается проблема, о которой Ремане в 1934 г. писал: «С какой стороны ни подходить к проблеме минимума видов в солоноватой воде, нигде не видно возможности ее разрешения».

Выводы

1. Солоноватыми водами (мезогалобиос) нужно считать все воды с солёностями от 30 до 0.5‰. Такое противопоставление солоноватых вод морским экологически обосновывается тем, что для заселения их была необходима эвригалинность — новое качество, для существования в нормальной морской воде не обязательное.

2. Специфическими для солоноватых вод организмами (солоноватоводными или мезогалобионтами) будут те, которые ни в морской воде ($S > 30\text{‰}$), ни в пресной не встречаются.

3. Фауна солоноватых вод состоит из а) эвригалинных морских форм (эвригалинных галобионтов), б) эвригалинных пресноводных (эвригалинных олигогалобионтов) и в) специфических солоноватоводных (мезогалобионтов).

4. Характерным для солоноватых вод является падение количества морских форм по мере понижения солёности, специфические же солоноватоводные (мезогалобионты) могут и отсутствовать в молодых бассейнах.

5. Бедность общего количества видов, наблюдаемая в солоноватых водах, объясняется их историей, неблагоприятной для эволюции специфических солоноватых форм (разобщённость в пространстве и во времени).

6. Точка минимум числа видов, точнее не устанавливаемая (у нас на юге солёности Азовского моря), может служить границей для подразделения солоноватых вод на две категории: 1) солоноватые воды с преобладанием морского населения и 2) солоноватые воды с преобладанием пресноводных форм (Таганрогский залив).

7. Биоценотический закон Тинеманна: «Чем более жизненные условия уклоняются от нормальных и от оптимальных для большинства организ-

мов, тем беднее видами население, тем оно однообразнее», нуждается в весьма существенной оговорке. Иногда биотоп, менее уклоняющийся от оптимальных жизненных условий (солончатые воды), может быть населен и меньшим количеством видов, чем более уклоняющийся (пресные воды), если история последнего имела более благоприятный для эволюционного процесса характер.

8. Всю совокупность факторов, определяющих количество видов, населяющих биотоп, можно разделить на две категории: 1) отсеивающие факторы и 2) стимулирующие видообразование факторы. Последние Тинеманн в своем законе не учитывает.

ЛИТЕРАТУРА

- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря, I. Изд. «Советская наука», М., 1951.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. М.—Л., 1934.
- Книпович Н. М. К гидрологии солончатых вод СССР. Изв. ГГИ, 1929, т. XXIV.
- Милашевич К. О. Моллюски Черного и Азовского морей. Фауна России. 1916.
- Ансона U. d'. Biologie generale. V. Faune et flora des eaux saumâtres I. Rapp. et Proc. Verb. Comm. Intern. Expl. Sc. Mediterr. (N. S.), 1931, t. VI.
- Naumann E. Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. Lunds Univers. Arsskr., N. F., 1924, 2, XVII, 8.
- Redeke H. C. Zur Biologie der niederländischen Brackwassertypen. Bijdr. Dierk. Amsterdam, 1922, XXII.
- Redeke H. C. Abriss der regionalen Limnologie d. Niederlande. Publ. Hydrob. Club. Amsterdam, 1932, I.
- Redeke H. C. Ueber den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. Verhandl. d. Intern. Verein. f. theor. u. angew. Limnol. in Amsterdam, Stuttgart, 1933, Bd. VI, 1932.
- Remane A. Die Brackwasserfauna (Mit besonderer Berücksichtigung der Ostsee). Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 22—24 V 1934 — Zool. Anz., 1934 Suppl. VII.
- Steuer A. Planktonkunde. Leipzig, 1910.
- Thienemann A. Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr., 1918, N. F., Bd. XVII.