

В. Н. НИКИТИН и Е. Н. МАЛЬМ

Влияние кислорода, концентрации водородных ионов и углекислоты на вертикальное распределение зоопланктона в Черном море

ВВЕДЕНИЕ

Живой организм и окружающая среда находятся в многообразных и сложных взаимоотношениях, характерным признаком которых является непрерывно текущий процесс обмена веществом. Одним из условий, при которых этот процесс может совершаться, является наличие в окружающей среде определенного комплекса веществ, количественные соотношения которых могут вариировать в известных пределах, ограниченных, однако, некоторым *minimum*'ом, характерным для тех или иных организмов.

Необходимым этапом в изучении этих сложнейших взаимоотношений между организмом или группой организмов и окружающей средой должно быть установление характерных для данной среды физико-химических и биологических условий. Но выяснение этих условий и наблюдаемый параллелизм между изменениями того или иного фактора и реакцией организма далеко не всегда позволяют оценивать такой параллелизм как выражение причинной зависимости и устанавливать значение и роль данного фактора в биологическом явлении. В этих случаях надо стать на путь экспериментальной проверки, который стремится выделить влияние на организм отдельных факторов среды в возможно чистой форме и тем самым может выяснить значение того параллелизма, который наблюдается в естественных условиях среды. В вопросах гидробиологии, так тесно связанных с общей проблемой взаимоотношений среды и организма, экспериментальный метод в большинстве случаев становится необходимым для более точной оценки тех данных, которые получаются при изучении естественных условий среды и биологии организмов.

Изучение вертикального распределения планктона и гидрологических условий Черного моря привело нас к установлению ряда таких параллельных явлений: с одной стороны, в распределении организмов зоопланктона, с другой стороны, в распределении некоторых физических и химических факторов среды (1, 2, 3, 4). Так, в центральных частях Черного моря ниже глубин 100—125 м, а в прибрежных частях ниже 150—175 м, отсутствуют живые организмы, кроме анаэробов и на тех же глубинах нами было установлено отсутствие кислорода и присутствие следов сероводорода (5, 6, 7, 8). В этом случае не оставалось сомнений, что отсутствие живых аэробных организмов стоит в прямой зависимости от отсутствия кислорода.

Можно было также установить параллелизм между величиной годовых колебаний температуры и процентным соотношением «постоянных» и «переменных» форм в составе зоопланктона на тех или иных глубинах (4). Далее наблюдения над сезонными вертикальными миграциями отдельных видов зоопланктона показали нам, что они следуют за годовыми колебаниями определенных изотерм (9).

Хотя в этих случаях мы имеем уже гораздо более сложную картину влияния ряда различных факторов среды, однако, наблюдаемый параллелизм между условиями температуры и указанными выше группами «переменных» и «постоянных» форм зоопланктона, так же как между колебаниями определенных изотерм и сезонными миграциями некоторых, по крайней мере, не фототропических форм зоопланктона—позволяет признать здесь вероятное проявление причинной зависимости между наблюдаемыми явлениями.

Наконец, на основании тех же материалов по вертикальному распределению планктона в Черном море можно установить, что ниже глубины 50—60 м наблюдается резкое обеднение видового состава зоопланктона (4), все увеличивающееся с глубиной вплоть до «нижней границы» планктона, где встречается не более 5—6 видов.

Причинами такого обеднения является влияние целого ряда факторов. Существенную роль играет слабое проникновение света на глубины ниже 50—60 м, следствием чего является крайнее обеднение этих глубин фитопланктоном, что, в свою очередь, отражается на обеднении зоопланктона в связи с уменьшением питательного материала. Кроме того, свет оказывает и непосредственное влияние на положительно фототропические формы зоопланктона, для которых глубины ниже 50—60 м находятся уже ниже зоны их фотопатии. Увеличивающееся повышение солености, которое наблюдается на глубинах от 50 до 100 м (5, 6), едва ли имеет какое-либо влияние,

но одновременное повышение плотности и вязкости может отражаться на вертикальном распределении таких форм, как *Cladocera*. Наряду с этими факторами на глубинах ниже 50—60 м наблюдаются другие, весьма значительные изменения гидрологических условий.

Прежде всего надо отметить установленный нами факт резкого убывания ниже этих глубин количества кислорода (4, 5), затем повышение напряжения свободной углекислоты и одновременное понижение величины рН (10, 11).

В приведенной ниже таблице даны: видовой состав зоопланктона в процентах для различных глубин, принимая количество видов вместе с личиночными формами бентоса в составе поверхностного планктона за 100%, затем вертикальное распределение кислорода и величины рН, для которых даны средние годовые минимумы.

Таблица 1

Глубина в метрах	Видовой состав зоопланктона в %	O ₂ в %	рН
0 — 3	100.00	90	8.39
15 — 0	86.50	93	8.36
25 — 15	82.70	95	8.34
50 — 25	72.20	90	8.24
75 — 50	50.00	40	8.00
100 — 75	28.80	12	7.78
125 — 100	27.00	8	7.73
150 — 125	21.00	4	7.71
200 — 150	11.50	1.00	7.70

Сопоставление этих гидрологических условий с обеднением видового состава зоопланктона показывает наличие хорошо выраженного параллелизма, который можно рассматривать как проявление известной зависимости между указанными явлениями. Однако, непосредственные наблюдения позволяют установить только вероятное влияние всей этой группы факторов на распределение планктона и не дают возможности утверждать, что такое влияние действительно имеет место и тем более выделить значение

того или иного фактора по отношению к отдельным видам зоопланктона. Такой анализ возможен только в условиях опыта.

Исходя из этих соображений нами была сделана попытка выяснить влияние кислорода, углекислоты и концентрации водородных ионов на некоторых представителях зоопланктона Черного моря и таким путем подойти к вопросу о роли этих факторов среды с экологической точки зрения.

Кислород

Всеобъемлющее значение кислорода, как фактора, обуславливающего процесс дыхания у живых организмов, со всей ясностью сформулировано В. И. Вернадским (12): «Дыхание регулирует растекание жизни в биосфере, так же как оно определяет размер организмов, их способность к размножению» (стр. 725)... «В природе должна идти, говоря образно, борьба организмов за существование в форме борьбы за газ, за нужный для подавляющего их числа свободный кислород» (стр. 726).

Если признать столь исключительное общее значение кислорода для живых организмов, то и роль его как экологического фактора в отношении водных организмов не может быть безразличной. В этом случае мы прежде всего встречаемся с вопросом о значении для различных организмов степени напряжения кислорода в окружающей среде и в литературе находим различную оценку этого фактора. Еще в сравнительно ранних работах Н. Vernon (13) указывает, что дыхание у пелагических беспозвоночных не зависит от напряжения кислорода в окружающей среде. Е. Lund (14) считает, что поглощение кислорода *Paramecium caudatum* не зависит от напряжения его в среде, но при работах с *Planaria agilis* (15) тот же автор находит, что «Oxygen concentration becomes as a limiting factor in the rate of oxygen consumption by *Planaria agilis* at about one third air saturation of water at 20° C. (p. 203)». W. Amberson (16) приходит к выводу, что для *Protozoa* и для оплодотворенных яиц *Arbacia* «... the respiratory rate in both materials is found to be practically constant over a wide range of oxygen tensions; thus confirming older work done by other methods» (p. 90).

Но в более ранней работе W. Amberson, H. Mayerston and W. Scott (17) по отношению к высшим беспозвоночным указывают: «... it is shown that in several of higher invertebrates animals oxygen consumption is directly proportional to the oxygen tension in the sea water over a wide range» (p. 176). Н. Harvey (18) подтверждая выводы более ранних работ Н. Henze (19) относительно влияния величины напряжения кислорода на скорость и количество его поглощения у различных морских животных,

говорит: «Animal life has been found in water of very low oxygen pressure. In marine animals with a good circulation and branchial respiration, such as crabs, fishes, etc. the oxygen consumption is within wide limits independent of its pressure in the water; this is also the case with hyaline pelagic organisms having a very small percentage of dry weight, but not with marine animals having a large proportion of dry weight and imperfect respiratory and circulatory system» (p. 56).

Прямые указания на зависимость потребления кислорода у рыб от величины его напряжения в окружающей среде мы находим у F. Hall (20, 21), который говорит: «the rate of oxygen consumption depends from varying oxygen tension». Н. Winterstein (22) на основании критического разбора литературных данных и собственных наблюдений приходит к следующему выводу: «Da der Gasaustausch zwischen dem Organismus und dem respiratorischen Medium durch Diffusionsprocesse bewirkt wird und der Umfang der letzteren nicht von dem Gasgehalt, sondern von dem Gasdruck abhängt, so ergibt sich die grosse biologische Bedeutung der letzteren Grösse, deren Angabe mithin viel wesentlicher ist als die des Gasgehaltes, auf die man sich meist zu beschränken pflegt» (p. 2). С этой точки зрения водная среда как дыхательная среда в отношении кислорода находится в менее благоприятных условиях, чем среда воздушная. Причины этого лежат в значительно меньшей при обычных условиях величине давления кислорода в воде (150—160 мм), чем в воздухе. Кроме того, говорит Winterstein (22): «... von fast noch grösserer Bedeutung aber ist der geringe absolute Gehalt des Wassers an Sauerstoff, der selbst in luftgesättigtem Wasser nur etwa den 30. Teil desjenigen eines gleichen Luftvolumens beträgt (ca. 210 cm³ O₂ in 1 l. Luft, gegen ca. 7 cm³ O₂ in 1 l. luftgesättigtem Wasser von mittlerer Temperatur), so dass ein gleich grösser O₂-Verbrauch den O₂-Druck im Wasser 30 mal so stark herabsetzt wie in einem Luft-raum von gleicher Grösse» (p. 259).

При таких условиях кислородного режима в водной среде и в особенности в море, где в общем можно принять, что с глубиной напряжение O₂ понижается—борьба организмов за нужный для них кислород должна обостряться и, как следствие этого, можно предполагать, с одной стороны, приспособляемость организмов к дыханию в среде с относительно слабым напряжением кислорода, с другой стороны, увеличение влияния кислорода как фактора экологического порядка. В литературе имеется целый ряд данных (G. Bunge, Н. Pieron, М. Bunhiol, Т. Thunberg, М. Henze, I. Col-lip, С. Berkeley, Е. Powers, Н. Harvey, S. Kokubo и др.), указывающих

на различную степень приспособляемости морских животных к условиям очень низкого напряжения кислорода или даже к условиям временной анаэробности окружающей среды. Серия опытов, проделанных Л. Якубовой и Е. Малм (23) на Севастопольской биологической станции, показала, что целый ряд морских беспозвоночных бентоса обладает способностью переживать довольно длительное время условия полной анаэробности окружающей среды. С экологической точки зрения эти опыты интересны в том отношении, что такая факультативная способность к анаэробизму наблюдается преимущественно у иловых форм, живущих обычно в условиях очень слабой аэрации, и сравнительно у очень немногих форм из других биоценозов, находящихся (нормально) в условиях среды с более высоким напряжением кислорода.

Таким образом, если для животных бентоса в отношении их распределения величина напряжения кислорода играет существенную роль, так же как это, повидимому, имеет место для рыб (Е. Powers 24, 25, 26), — то для организмов зоопланктона и в частности для их вертикального распределения роль кислорода представляется еще мало выясненной и ей не придается значения как экологическому фактору (F. Russel, 27).

Между тем, вертикальное распределение кислорода в различных морях и океанах не представляется какой-либо постоянной и однородной величиной, а варьирует в широких пределах, давая, с одной стороны, явления пересыщенности до 120—140%, с другой, резко выраженные понижения в количестве и напряжении кислорода, как это наблюдается в Каспийском море на глубинах ниже 100 м (28), в придонных слоях Балтийского моря (29) и Норвежских фиордов (29, 30). В Атлантическом океане, по материалам немецкой экспедиции «Метеора» в 1926 г. (H. Wattenberg, 31) количество кислорода убывает от поверхности до глубины около 300—400 м затем снова возрастает вплоть до придонных слоев. Особенно резко выражено это уменьшение количества кислорода к северу и югу от экватора в восточной части Атлантического океана, где наблюдавшийся minimum доходит до 0.5 куб. см/л.

В Тихом океане работы экспедиции «Дана» — 1928 г. (H. Thomsen, 32) показали, что в тропической зоне океана, в особенности в ее западной части, точно так же имеет место значительное понижение количества кислорода на глубинах 400—500 м, — понижение, достигающее до 0.03 куб. см/л, что при данных условиях солености и температуры составляет 0.5% насыщенности.

I. Schmidt (33) приводит некоторые данные из работ той же экспедиции «Дана» 1922 г. о вертикальном распределении кислорода по обе сто-

роны Панамского перешейка. С Тихоокеанской стороны в Панамском заливе наблюдалось очень быстрое понижение количества кислорода с глубиной: так—на 50 м кислорода было не более 25% насыщенности, на глубине 150 м—10%, на 300 м—не более 2%, а на глубине 400—500 м количество кислорода приближалось к нулю. Со стороны Атлантического океана, в Караибском море, на тех же глубинах (300—400 м) количество кислорода было не ниже 50—40%. Вместе с тем количественные определения планктона при ловах горизонтальной сеткой показали, что на глубинах около 300 м количества планктона в Панамском заливе в 10 раз больше, чем в Караибском море.

То же самое отмечает и Н. Wattenberg (31) для Атлантического океана по материалам экспедиции «Meteor», обработанным Е. Hentschel (34), который устанавливает значительно большие количества планктона именно в восточной части — где наблюдается резко выраженное понижение количества кислорода до глубин 300—400 м —, чем в западной части, где такого обеднения глубоких частей моря кислородом не наблюдается.

В обоих случаях, установленных экспедициями «Dana» и «Meteor» одним из факторов, вызывающих столь значительный дефицит кислорода, по мнению Н. Wattenberg и I. Schmidt является именно обилие планктонной жизни. Эти чрезвычайно интересные данные заставляют предполагать какие-то неизвестные нам причины, обуславливающие столь обильную планктонную жизнь при крайне малых количествах кислорода. К сожалению у нас нет указаний на то влияние, которое оказывает такое распределение кислорода на вертикальное распределение отдельных видов планктона, кроме того, что некоторые планктонные организмы могут, повидимому, жить при крайне малых напряжениях кислорода. По этому поводу мы находим следующие замечания у Н. Harvey (18) «Many marine animals such as *medusae*, copepods and very young fishes, do not survive when kept in vitro unless the water is nearly saturated with oxygen and also kept moving, so that there is a more or less continual flow past the organism» (p. 57).

Выше мы говорили, что в Черном море имеет место постоянное и резко выраженное понижение количества кислорода на глубинах ниже 50 м и вместе с тем значительное обеднение видового состава зоопланктона на тех же глубинах. Эти наблюдения позволяют предполагать, что условия кислородного режима в Черном море оказывают влияние на вертикальное распределение планктона. Можно а priori сказать, что для различных видов зоопланктона некоторый minimum кислорода, при котором они могут еще выживать, будет не одинаков, а следовательно можно ожидать, что и такие

условия кислородного режима, какие наблюдаются в Панамском заливе, в восточной части Атлантического океана и, в особенности, в Черном море, должны отразиться на их вертикальном распределении. Для выяснения этого вопроса нам казалось необходимым обратиться к экспериментальным данным и установить хотя бы тот *minimum* содержания кислорода в окружающей среде, который являлся бы предельным для выживания отдельных видов зоопланктона Черного моря.

Методика

Техника постановки опытов была выработана после применения целого ряда методов понижения содержания кислорода в морской воде при условии возможно меньшего изменения других факторов. Метод эвакуации под пониженным давлением, метод продувания азотом и другие не давали нам желательных результатов и мы остановились на следующем очень простом способе. Морская вода кипятилась от 20 до 30 минут и, таким путем, удавалось достигнуть почти полного удаления кислорода. Но так как во время кипячения часть солей могла подвергаться разложению, улетучиваться или выпадать из раствора, как например соли Са, то были поставлены специальные опыты для определения влияния такого, несколько измененного, состава морской воды на выживаемость как планктонных, так и других морских животных. Обескислороженная путем кипячения морская вода выставлялась на воздух в широком и низком сосуде и постоянным перемешиванием она через некоторое время вновь насыщалась кислородом, как это показывали определения кислорода по Winkler. Помещенные в склянки с такой прокипяченной и вновь окислороженной морской водой *Calanus finmarchicus*, *Idothea capita*, *Diogenes varians*, *Gammaridae*, *Pleurobrachia pileus* и др. формы показывали выживаемость, ничем по времени не отличавшуюся от контрольных форм, содержащихся в таких же сосудах с нормальной морской водой. Однако, чтобы исключить все же возможное влияние изменения солевого состава, которое нами не могло быть учтено, для опытов бралась прокипяченная морская вода в количестве от 110 до 130 куб. см и к ней прибавлялась от 20 до 40 куб. см нормальной морской воды. Такая смесь давала среду с содержанием кислорода от 45% до 15% насыщенности. Склянки, емкостью до 150 куб. см с притертыми пробками, наполнялись такой смешанной морской водой с определенным содержанием кислорода и в них помещались опытные формы, выбранные из свежепойманного планктона. Более крупные формы зоопланктона, как *Pleurobrachia pileus*, *Sagitta euxina* или *Calanus finmarchicus* брались для опыта в количестве 4 — 6 экзем-

плярров, а более мелкие формы, как *Pseudocalanus elongatus*, *Acartia clausi*, *Oithona nana* и др. по 15—20 экземпляров. Одновременно те же формы помещались в такой же емкости склянку с нормальной морской водой для контроля.

Применение для опытов среды со значительно пониженным содержанием кислорода вызывалось необходимостью по возможности сократить время опытов. Более короткое время опыта уменьшало возможность влияния на выживаемость животных таких привходящих факторов, как недостаток питания, воздействие продуктов обмена и др. Хотя в этом отношении контрольные опыты показали нам, что в нормальной воде при тех же условиях животные выживали очень длительное время. Так — *Calanus finmarchicus* в условиях герметически закрытой склянки емкостью в 150 куб. см, наполненной нормальной морской водой, выживал от 25 до 40 дней, *Acartia clausi* — в тех же условиях выживала до 30 дней, *Pseudocalanus elongatus* — до 25 дней, *Oithona similis* — до 20 дней и т. д.

Для устранения, по возможности, влияния света, во избежание процессов ассимиляции диатомовыми, опытные склянки с животными накрывались картонными колпаками. В течение опытов температура в лаборатории колебалась от 11° до 15° С, а осенью от 15° до 18° С.

Результаты опытов

Поставленные таким образом серии опытов в 1928—30 гг. дали нам следующие результаты.¹

Calanus finmarchicus Gunn.

Взрослые экземпляры *C. finmarchicus* отбирались из доставленной в лабораторию пробы планктона и отсаживались по 4—6 экземпляров в склянку, наполненную морской водой, где количество кислорода описанным выше способом было понижено до 25—40% насыщенности.

Всего с *C. finmarchicus* был поставлен 21 опыт. В зависимости от исходной величины количества кислорода и от числа помещенных экземпляров и, наконец, в связи с индивидуальными особенностями взятых для опыта особей — *C. finmarchicus* выживал в условиях опыта от 36 часов до 5 суток. Наблюдения за состоянием опытных животных велись по возможности через каждые 2 часа и только ночью наблюдения прекращались

¹ Часть опытов опубликована в предварительном сообщении В. Никитина и Е. Мальм — «К вопросу о влиянии кислородного режима Черного моря на вертикальное распределение зоопланктона». Изв. Сечен. инст. физ. мет. леч., т. II, Севастополь, 1928.

на 5—7 часов. Когда наблюдения показывали, что животные переставали двигаться и уже нельзя было заметить сокращений сердца, в опытном сосуде определялось по Winkler количество кислорода. В некоторых повторных опытах кислород определялся в то время, когда животное еще не погибло — так как были заметны движения сердца — но находились в состоянии полной и длительной депрессии. Определения кислорода в ряде сделанных таким образом опытов показали, что гибель *Calanus finmarchicus* наступает при условиях, когда количество кислорода уменьшается до 0.30—0.20 куб. см/л при t° 0 и $^{\circ}$ — давлении 760 мм, что при данных условиях соленности и температуры по таблицам Fox соответствует от 5 до 4% насыщенности.

Pseudocalanus elongatus Boeck.

С этой формой *Copepoda* было поставлено всего 4 опыта. В первом случае *P. elongatus* погиб при количестве кислорода 0.65 куб. см/л, во втором случае, при 0.30 куб. см./л, в третьем — при 0.20 куб. см/л и в четвертом — при 0.30 куб. см/л. Незначительное количество опытов дает возможность установить только приближенный минимум кислорода, ниже которого *P. elongatus* погибает.

Oithona similis Claus.

Опыты с *O. similis* производились с отдельно отобранными экземплярами (5 опытов) и совместно с *Oithona nana* (4 опыта). В тех случаях, когда *O. similis* и *O. nana* помещались в одну опытную склянку; *O. similis* выживала на 10—12 часов более, чем *O. nana* и погибала при количестве кислорода от 0.56 до 0.30 куб. см/л. Такие же результаты получались и в опытах с выделенными экземплярами *O. similis* причем в большей части опытов *O. similis* погибала при 0.40—0.30 куб. см/л кислорода.

Oithona nana Giesbr.

С этим рачком было поставлено 10 опытов. Определения кислорода показали, что *O. nana* не выживает при наличии кислорода ниже 1.00—0.90 куб. см/л.

Acartia clausi Giesbr.

С *Acartia clausi* было поставлено 13 опытов, которые показали нам, что эта форма может переносить среду с еще более пониженным содержанием кислорода, чем *Calanus finmarchicus*. В некоторых опытах вместе с *A. clausi* были помещены и другие формы *Copepoda*, как *Oithona nana*,

Paracalanus parvus, *Calanus finmarchicus* и другие, и в результате *Acartia clausi* всегда переживала все остальные формы за исключением некоторых видов *Harpacticidae*. Определения кислорода в опытах с выделенными экземплярами *A. clausi* показали, что этот рачок погибает только при условиях понижения количества кислорода до 0.17—0.12 куб. см/л, что составляло от 2.5 до 2% насыщенности.

Centropages kröyeri Giesbr.

Отношение к кислороду у *Centropages kröyeri* не удалось выяснить с достаточной полнотой. Определения количества кислорода после гибели *C. kröyeri* из 6 поставленных опытов дали следующую картину: в одном случае *C. kröyeri* погиб при количестве кислорода 1.35 куб. см/л, в другом случае — 0.75 куб. см/л; в остальных четырех опытах при 1.10—1.20 куб. см/л. Последнюю величину, повидимому, и надо принять, как характерный *minimum* кислорода в среде, ниже которого *C. kröyeri* не выживает.

Podon polyphaemoides Leuck.

Обычно наблюдаемое явление у *Podon*, *Evadne* и других *Cladocera* — их способность как бы прикрепляться к поверхностной пленке воды, — дает основание предполагать, по крайней мере по многочисленным наблюдениям в лабораторных условиях, что это явление связано со способностью *Cladocera* частично поглощать кислород непосредственно из воздуха. Наши опыты, поставленные для определения летального для этих рачков *minimum*'а кислорода, производились, как и со всеми другими формами зоопланктона, в сосудах, заполненных целиком морской водой и закрытых притертой пробкой так, что никакого пузырька воздуха на поверхности воды в сосуде не оставалось; при таких условиях *Podon* не могли прикрепляться к поверхностной пленке, и дыхание происходило только за счет растворенного в воде кислорода.

Большое количество опытов показало, что *Podon polyphaemoides* погибает уже при условии понижения количества кислорода до 1.75—1.08 куб. см/л.

Pleurobrachia pileus Fabr.

Единственный представитель *Stenophora* в Черном море — *Pleurobrachia pileus* — является формой, вообще плохо переносящей содержание в лабораторных условиях.

Опыты с выживаемостью при пониженном количестве кислорода показали, что *P. pileus*, помещенная в среду с содержанием кислорода 30—40%, выживает в течение 15—30 часов. Однако, установить момент гибели *Pleurobrachia* сколько-нибудь точно не удастся, так ее «пластинки» продолжают находиться еще в движении, когда весь организм начинает уже распадаться на части.

Принимая такую стадию в состоянии животного за момент его гибели и определяя в это время количество кислорода, мы получили величины от 1.10 до 1.30 куб. см/л, что составляло от 15 до 18% насыщенности.

Личинки *Polychaeta*

Планктонные личиночные формы *Polychaeta*, которые брались для опытов, принадлежали, главным образом, к *Polynoidae*, *Nereidae* и *Nephtis*. Девять проделанных опытов показали, что личинки *Polychaeta* способны длительно выживать при очень малом содержании кислорода. За время опыта некоторые личинки переходили из стадии плавающей личинки в стадию ползающей и погибали при количествах кислорода от 0.20 до 0.13 куб. см/л, что в условиях опыта составляло от 2.7 до 2% насыщенности.

Заключение

Полученные таким образом результаты опытов позволяют установить для некоторых видов зоопланктона тот *minimum* напряжения кислорода, при котором исследованные формы уже не могут выживать, по крайней мере, в условиях опыта.

Можно думать, что в естественных условиях моря, которые во многих отношениях, как например большая подвижность самой среды, питание, температура, свет и т. д. — могут быть более благоприятными, чем условия опыта, те же планктонные организмы могут переносить среду с еще более низкими напряжениями кислорода. Поэтому, полученный экспериментально *minimum* кислорода для исследованных видов надо рассматривать только как величину близкую к той, которая имеет место в естественных условиях. Эта величина, как мы видели, представляется далеко не однородной для различных видов черноморского зоопланктона и колеблется в пределах от 1.70 куб. см до 0.17 куб. см/л. Это указывает на значительные физиологические отличия отдельных видов планктона в смысле их отношения к величине напряжения кислорода в среде. Уже один этот результат опытов подтверждает, что условия кислородного режима в море для планктонных

организмов, так же как и для организмов бентоса и нектона, могут играть роль экологического фактора, оказывающего влияние на их распределение. В особенности такое влияние должно иметь место в тех случаях, когда в распределении кислорода наблюдаются значительные понижения его напряжения на тех или иных глубинах, как это установлено для Черного моря.

Если мы сопоставим полученный экспериментально *minimum* кислорода, который является пределом выживания исследованных нами форм зоопланктона, с условиями кислородного режима на тех глубинах Черного моря, которые являются нижней границей распространения тех же форм зоопланктона, то получим определенно выраженные соотношения. «Нижняя граница» планктонной жизни в Черном море проходит, как это установлено, на различных глубинах в различных частях Черного моря (W. Nikitin, 35). Но независимо от глубины и места прохождения этой «границы», она всегда характеризуется наличием однородных гидрологических условий и в частности количеством кислорода от 0.30 до 0.10 куб. см/л при 0° и 760 мм. В этой пограничной зоне встречается не более 6 видов зоопланктона, составляющих в Черном море определенный биоценоз «пограничной зоны», причем среди этих форм наиболее постоянными являются: личинки *Polychaeta*, *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Oithona similis*.

Результаты опытов в отношении этих форм зоопланктона устанавливают предельные для их выживаемости количества кислорода от 0.17 куб. см/л (личинки *Polychaeta*) до 0.30 куб. см /л (*Oithona similis*). Способность этих форм выживать при очень малых напряжениях кислорода в среде вполне объясняет нам возможность их вертикального распространения в Черном море до «нижней границы планктона», т. е. до тех глубин, которые характеризуются ничтожно малым содержанием кислорода.

С другой стороны такие формы, как *Oithona nana* и *Pleurobrachia pileus* не доходят в своем вертикальном распространении в Черном море до «нижней границы планктона» метров на 40—50. В зависимости от этого условия, их нижняя граница распространения может проходить по глубинам 75—100 м или 100—125 м, эти глубины характеризуются наличием количеств кислорода от 1.00 до 1.50 куб. см/л, а экспериментально установленный *minimum* кислорода для тех же форм лежит в пределах от 1.20 до 1.00 куб. см/л.

Таким образом, данные опыта уясняют нам одну из основных причин невозможности для *Oithona nana* и *Pleurobrachia pileus* их вертикального распространения в Черном море на большие глубины, чем это наблюдается в действительности, так как в более глубоких слоях Черного

моря содержание кислорода ниже того предела, при котором данные формы еще способны к выживанию.

Едва ли приходится сомневаться, что в данном случае одна из основных причин, ограничивающих вертикальное распространение этих форм зоопланктона лежит в условиях кислородного режима Черного моря, тем более, что в других морях, как Средиземное, Северное и Атлантический океан, *Oithona paña* встречается на глубинах ниже 150 м.

Интересные результаты были получены для *Acartia clausi*. В Черном море эта форма не встречается ниже глубин 70—80 м, где количество кислорода всегда более 1.00 куб. см/л. Между тем, опыт показал нам, что *Acartia clausi* может выживать при крайне малых количествах кислорода. Эта форма погибала при количестве кислорода 0.17 куб. см/л.

Очевидно, что нижняя граница распространения *Acartia clausi* не зависит от условий величины напряжения кислорода и обусловлена другими факторами. Поскольку *A. clausi* наряду с широкими пределами эвритермичности и эвриталинности показывает ясно выраженный положительный фототропизм, — ее вертикальное распространение зависит, повидимому, прежде всего от влияния света.

В отношении таких форм, как *Centropages kröyeri* и *Podon polyphaeoides* экспериментальные данные устанавливают невозможность выживания их при количествах кислорода менее 1.50—1.25 куб. см/л. Такая непригодность выживания при малых напряжениях кислорода вполне гармонирует с тем, что обе эти формы зоопланктона живут в верхних слоях моря и не опускаются ниже 30—40 м, где количество кислорода всегда близко к 100% насыщенности. Однако, если бы нижняя граница распространения той или другой формы всецело зависела от распределения кислорода, то обе эти формы могли бы опускаться значительно глубже, так как опыт показывает их способность выживать при таких количествах кислорода, которые в Черном море наблюдаются на глубинах до 100—125 м. В данном случае среди причин, обуславливающих вертикальное распределение этих форм, преобладающее влияние имеет, повидимому, не величина напряжения кислорода, а другие факторы и среди них вероятно свет и температура.

Таким образом, сопоставление вертикального распространения некоторых форм черноморского зоопланктона и вертикального распределения кислорода, с одной стороны, и данных опыта, устанавливающих пределы кислородного *minimum* для выживания этих форм, с другой стороны, позволяет рассматривать условия кислородного режима Черного моря, как один из факторов экологического порядка, имеющий существенное значение

для одних форм и, по всей вероятности, второстепенное значение для других.

Концентрация водородных ионов

Активная реакция среды, являясь результатом концентрации водородных и гидроксильных ионов и характеризуя физико-химическое состояние находящихся в водной среде электролитов, играет существенную роль во всех биологических процессах. Это значение активной реакции как фактора окружающей среды, оказывающего глубокое влияние на биологию водных организмов вообще и морских в частности — выяснялось многочисленными исследованиями, начиная с работ J. Loeb (36) в 1903 г. и далее — работами S. Sørensen (37), L. Michaelis (38, 39), Mc Clendon (40) и целого ряда других авторов как путем непосредственных наблюдений в естественных условиях, так и путем опыта.

Современное состояние этой проблемы до 1925 г. с исчерпывающей полнотой мы находим в превосходной работе R. Legendre (41), где имеется и список литературы.¹

«La matière vivante — говорит R. Legendre (41) — étant un complexe très instable et par conséquent très sensible aux moindres variations des équilibres ioniques du milieu, nulle discipline plus que la biologie n'a expérimenté sur les changements d'acidité et d'alcalinité et n'a autant pratiqué de mesures de pH. Nulle, également, n'opère dans les conditions aussi difficiles et ne doit éviter tant de causes d'erreurs» (p. 185).

Однако, в обширной литературе, связанной с изучением влияния собственно концентрации водородных ионов в среде на водные организмы, мы находим значительные расхождения авторов в оценке роли этого фактора. Некоторые исследователи, как F. Gail (42), W. Atkins (43), E. Powers (44, 45), A. Labbé (46), W. Allee (47), R. Legendre (48, 49) рассматривают величину pH, наряду с другими условиями среды, как фактор, имеющий существенное, а в некоторых случаях и решающее экологическое значение. Другие авторы отрицают непосредственную роль pH, как экологического фактора, так например: Е. Успенский (50), изучая распределение пресноводных водорослей, приходит к выводу, что изменения активной реакции не имеют для водорослей прямого значения и являются фактором вторичного порядка, обуславливающим диссоциацию железа.

¹ Более поздний обзор литературы дан U. d'Ancona. Rapports et procès-verbaux des réunions de la commission pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée, vol. V, 1930, IV, «Influence des agents chimiques du milieu sur les organismes marins».

Активная реакция в биологии пресноводного планктона оценивается С. Скадовским (51) как фактор превалирующего значения, хотя он и отмечает необходимость разграничивать прямое и не прямое действие изменений активной реакции на водные организмы и, прежде всего, влияние Н-ионов от действия свободной CO_2 .

Ж. Bodine (52), Н. Pruthi (53) и некоторые другие авторы считают изменение концентрации Н-онов в среде настолько значительным фактором, что видят в нем причину смены видов в культурах *Protozoa*. А. Labbé (54, 55) предполагает даже возможность образования новых видов у *Artemia* и некоторых *Copepoda* под влиянием вариации величины рН в среде, вызывающей «аллелогенетические» изменения этих форм.

Надо отметить, однако, что описания видов и их изменений, данные А. Labbé подверглись основательной критике со стороны R. Gurney (56), который говорит «It appears, then, that reliance cannot be placed on the accuracy of Labbé's descriptions and figures. Further, if he has in some cases confounded two or more species in one description, it seems that the whole edifice of theory which he has built on his facts must crumble, for the succession of forms on which it is based disappears» (p. 296).

Наряду с этим более поздние экспериментальные работы заставляют некоторых авторов отрицать непосредственное влияние изменений величины рН на такие биологические процессы, как морфологические изменения у *Euglena gracilis* (В. Шредер, 57), выживаемость личинок *Cyclops* в растворах ацетатов (С. Скадовский, 58), смена полового и бесполого размножения у *Hydra attenuata* (Н. Stolte, 59) и наконец некоторые авторы, как М. Jacobs (60, 61) уже ранее высказывали вообще сомнение в непосредственном физиологическом действии изменений концентрации Н-ионов среды на водные организмы. Это сомнение отчасти находит свое объяснение, по-видимому, в том обстоятельстве, что при одной и той же величине рН получается совершенно различный физиологический эффект в зависимости от метода, который применяется в экспериментальных условиях для изменения в экспериментальной среде концентрации Н-ионов.

Так, М. Duval (62) в своих опытах с *Gasterosteus leiuurus* приходит к таким выводам: «Mais en outre, suivant l'acide utilisé, la durée de vie (*Gasterosteus*) varie dans une grande mesure pour les mêmes valeurs du pH et telle concentration en ions H^+ qui permet la vie pendant plusieurs heures lorsqu'elle est due aux acides glycérophosphorique, phosphorique, chlorhydrique ou tartrique, entraîne la mort en quelques minutes si elle est obtenue par l'acide acétique ou ses homologues. Ainsi pour $\text{pH} = 4$, les Epinoches

vivent plus de 8 heures dans les acides glycérophosphorique, phosphorique et chlorhydrique, 4 h. 20 dans l'acide tartrique, 2 h. 35 dans l'acide lactique, 11 minutes seulement dans l'acide acétique et moins encore dans les acides propionique et butyrique» (стр. 387). «Il se dégage de toutes ces expériences que la toxicité des acides et des bases ne dépend pas uniquement de la concentration des ions H^+ ou OH qu'ils produisent. La nature de ces acides et de ces bases joue un rôle prépondérant dans cette toxicité» (p. 388).

Точно также в опытах Е. Малм (63). *Paramaecium caudatum* при одинаковой величине рН и одной и той же концентрации хинина, совершенно различно реагировала в зависимости от введения в раствор той или иной кислоты.

В опытах К. Гусевой (64) изменение концентрации H -ионов путем введения HCl , не оказывало никакого влияния на процесс споруляции у *Oedogonium capillare*, в то время как изменения в напряжении CO_2 вызывали усиленное спорообразование.

Точно также Evelyn Howard (66) при изучении клеточной проницаемости и вязкости протоплазмы для различных ионов установила, что: «the degree to which fatty acids decrease the protoplasmatic viscosity can be altered by the presence of the salt of the acid, apparently by virtue of the influence of the salt on the intracellular hydrogen ion equilibria. Similar pH variations of the medium produced by mineral acids do not affect viscosity» (p. 150).

Опытами Брюхатовой (65) было установлено, что величина концентрации H -ионов при введении в раствор HCl и H_2SO_4 не оказывает никакого влияния на знак фототаксиса у *Chydorus sphaericus*, между тем как введение в раствор CO_2 и H_2S резко изменяет реакцию их фототаксиса.

Walter Root (67), изучая влияние CO_2 на поглощение кислорода у *Paramaecium* и оплодотворенных яиц *Arbacia*, приходит к выводу, что: «Hydrochloric acid exerts a far less profound effect upon the rate of oxygen consumption of *Paramaecium* and the fertilized eggs of *Arbacia* than does carbon dioxide at the same pH» (p. 60).

При выяснении причин столь различного физиологического действия на водные организмы экспериментальной среды, в которую вводятся различные кислоты, сохраняя при этом одну и ту же величину рН — мы встречаемся с одной из сложнейших проблем физиологии — проблемой проницаемости клеточной оболочки, так как действие кислот и щелочей, по мнению J. Gray (68) зависят только от той легкости, с которой они могут проникать в клетку.

Мы не можем вдаваться здесь в рассмотрение обширной литературы, связанной с выяснением сложной проблемы проницаемости клеточной оболочки, отметим только те чрезвычайно важные выводы, к которым пришли такие исследователи, как Iun Ichi, Morita and R. Chambers (69), M. Jacobs (70), E. Harvey (71) и др. авторы, именно, что живая клетка является хорошо проницаемой для CO_2 и NH_3 и совершенно непроницаемой для H^+ и OH^- -ионов.

Наряду с этим Dogcas,¹ исследуя проницаемость CO_2 и H_2S для *Valonia* пришел к выводу, что: «... it is only the undissociated molecules which penetrate».

С этой точки зрения становятся понятными результаты тех опытов, где организмы, при введении в экспериментальную среду HCl и других минеральных кислот, выдерживали очень значительную амплитуду колебания величины рН и чрезвычайно высокие концентрации H^+ -ионов.

Такие данные получены А. Яценко (72) для *Chydorus sphaericus*, который при рН = 2.75 не выживает более суток, при рН = 3.5 взрослые формы живут 3—4 дня, при рН = 4.0 зародыши вылупляются, но культура погибает через 5—6 дней и при рН = 4.5 происходит более или менее нормальное развитие вылупившихся особей.

В опытах М. Galadgieff et E. Malm (73) было установлено, что исследованные ими морские *Protozoa* выносят значительные колебания величины рН и высокие концентрации H^+ -ионов в том случае, когда экспериментальная среда подкисляется HCl .

Такие же данные были получены М. Rose (74), изучавшим влияние H^+ и OH^- ионов на явления фототропизма у морских *Copepoda* (*Acartia clausi*, *Centropages hamatus*, *Isias claviceps* и *Temora longicornis*). Для изменений величины рН в опытной среде Rose применял HCl и получил следующие результаты: «рН 3 et 4 tuent instantanément ou en quelques minutes; рН 5 désensibilise fortement; рН 6 nettement, mais beaucoup moins; рН 7 sensibilise; рН 9—10—12 désensibilisent d'autant plus, que le titre s'élève» (р. 472).

Эти результаты привели автора (75) к такому заключению: «En résumé, il semble résulter de ces recherches que les animaux déjà assez différenciés, comme les copepodes, sont peu sensibles aux variations faibles du рН de l'eau dans laquelle ils vivent» (р. 41).

¹ Цитируем по Evelyn Howard: «The effect of fatty acid buffer system on the apparent viscosity of the *Arbacia* Egg, with especial reference to the question of cell permeability to ions». Biol. Bull., vol. LX, 1931, p. 132.

Между тем, как раз в отношении планктонных организмов уже в 1920 г. Е. В. Powers (44) отмечает установленный непосредственными наблюдениями факт, что «The animals of the open water or the plankton do not have to tolerate such great variations in pH and oxygen content (as the fixed plants and the animals of this plant habitat)» (р. 382).

Эти результаты приведенных выше экспериментов и их толкования представляют довольно противоречивую картину, не позволяющую сделать определенных выводов о значении и роли концентрации Н-ионов для водных организмов и в частности для морского зоопланктона. Поэтому нам представлялось желательным проделать прежде всего серию опытов с представителями зоопланктона Черного моря, применяя те же методы, как это делали например Rose и другие авторы, т. е. изменяя величину рН в экспериментальной среде в сторону увеличения концентрации Н-ионов путем введения в нее НСl как наиболее диссоциированной кислоты.

Методика

Техника опытов сводилась к следующему. В морскую воду прибавлялось то или иное количество $\frac{1}{10}$ N HCl — величина рН определялась колориметрически двумя способами: по шкале S. Michaelis с индикаторами Nitrophenol (р, α , γ , m) и по штандартам, приготовленным по Т. Mc Ivaine (76) с индикаторами Sulfonphthaleins (Brom cresol purple); в обоих случаях в полученные величины вводились солевые поправки по G. Kolt-hoff (77).

Мы здесь же должны отметить, что сколько-нибудь значительных расхождений в определении рН по тому и другому методу не было констатировано. Приготовленная таким образом морская вода с различными концентрациями Н-ионов разливалась в две пробирки емкостью по 30 куб. см, куда пересаживались пипеткой с минимальным количеством жидкости по несколько (3—6) экземпляров зоопланктона определенного вида. После этого отмечалось время и одна пробирка закрывалась каучуковой пробкой, а в другой вновь определялась величина рН, которая иногда изменялась в сторону повышения щелочности (0.1—0.2) вследствие выхода при переливании свободной CO_2 , образовавшейся при прибавлении НСl к морской воде. Те же формы зоопланктона отсаживались в контрольную пробирку с нормальной морской водой. По окончании опыта, т. е. после того, как посаженные в пробирку с определенной концентрацией Н-ионов планктонные организмы погибали — вновь определялась величина рН. В большинстве случаев, когда опыт длился продолжительное время — сутки и более —

величина рН изменялась всегда в сторону увеличения щелочности на 0.6—0.8. Такое увеличение щелочности объясняется, повидимому, несколькими причинами: отчасти выделением свободной CO_2 , отчасти выщелачиванием стекла и вероятно отчасти увеличением щелочного резерва, увеличивающегося за счет самих организмов (M. Duval).

Опыты были поставлены со следующими видами зоопланктона: *Calanus finmarchicus* Gunn., *Pseudocalanus elongatus* Boeck., *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages kröyeri* Giesbr., *Paracalanus parvus* Claus., *Oithona nana* Giesbr., *Podon polyphaetoides* Leuck и *Pleurobrachia pileus* Fabr.

Результаты опытов

Из полученных результатов многократных опытов прежде всего выяснилось, что при высоких концентрациях Н-ионов, т. е. при величине $\text{pH} = 3.0—3.3$ все исследованные формы зоопланктона погибали в течении одной минуты и менее.¹ В этом отношении полученные нами результаты вполне совпадают с данными М. Rose (74). Но при понижении концентрации Н-ионов ($\text{pH} = 4.8, 5.8$ и т. д.) появляется уже значительная разница во времени выживания отдельных видов, доходящая при $\text{pH} = 4.8$ до 4 часов, при $\text{pH} = 5.8$ до 13 часов.

В таблице 2 сведены результаты опытов для всех исследованных форм при различных величинах рН.

Таблица 2

Продолжительность выживания зоопланктона при различных концентрациях Н-ионов (НСІ)

В и д ы	$\text{pH} = 4.8$	$\text{pH} = 5.8$	$\text{pH} = 6.4$
<i>Calanus finmarchicus</i>	4—5 час.	17—18 час.	120 час.
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	1—2 »	9—10 »	20—21 »
<i>Paracalanus parvus</i>	1—1 ч. 20 м.	5—6 »	13—15 »
<i>Acartia clausi</i>	1—2 час.	4—5 »	13—16 »
<i>Oithona nana</i>	1—1 ч. 20 м.	5—7 »	16—18 »
<i>Centropages kröyeri</i>	2—2 » 30 »	8—10 »	20—22 »
<i>Podon polyphaetoides</i>	2—3 час.	10—12 »	23—25 »
<i>Pleurobrachia pileus</i>	4—6 »	10—13 »	

¹ В отношении *Pleurobrachia* время можно дать только приблизительно, так как установить момент гибели очень затруднительно.

При еще более низких, чем указано в таблице концентрациях Н-ионов, т. е. при $pH = 6.8-7.0$, продолжительность выживания тех же форм зоопланктона становится настолько длительной, что уже не отличается сколько-нибудь заметно от контрольных форм, находившихся в условиях нормальной воды Черного моря ($pH = 8.30$).

Эти результаты эксперимента показали нам, что исследованные формы морского зоопланктона, в особенности *Calanus finmarchicus*, оказываются чрезвычайно стойкими по отношению к величине концентрации Н-ионов в окружающей среде, так как даже при очень высоких показателях концентрации Н-ионов ($pH = 5.8$) исследованные формы выживали от 5 до 18 часов.

Опыты М. Rose с формами морского зоопланктона дали, как это мы видели, результаты того же порядка.

Наконец целый ряд приведенных выше данных опытов других авторов о физиологическом действии Н-ионов показывает, что в большинстве случаев исследованные организмы слабо реагировали даже на значительные колебания в концентрации Н-ионов в окружающей среде, подтверждая этим взгляды тех авторов, которые считают клеточную оболочку непроницаемой для Н-ионов.

Вместе с тем эти выводы, к которым приводят нас результаты опытов, как будто не согласуются с теми данными непосредственных наблюдений в природе, которые позволяют рассматривать величину pH и ее изменения в окружающей среде как один из факторов, имеющих существенное значение с экологической и физиологической точек зрения.

Такое противоречие в выводах, основанных, с одной стороны, на лабораторных опытах, с другой стороны, на непосредственных наблюдениях в природе, находит свое объяснение, повидимому, в том, что приведенные выше опыты с изменением величины pH в опытной среде, путем прибавления к ней таких минеральных кислот, как HCl или H_2SO_4 — не воспроизводят тех условий, при которых происходит изменение величины pH в естественной водной среде вообще и в частности в море. В условиях опыта прибавление соляной кислоты к морской воде увеличивает концентрацию Н-ионов, причем нейтрализуется эквивалентная количеству прибавленной кислоты часть «щелочного резерва» с образованием свободной CO_2 , при почти полном отсутствии в растворе недиссоциированных молекул H_2CO_3 .

Н. W. Harvey (18) по этому поводу говорит следующее: «When sufficient acid is added to increase the Н-ion concentration to 10^{-4} gram. per litre, no appreciable quantity of CO_2 can exist in solution as CO_3 , HCO_3 or H_2CO_3 » (p. 66). В естественных же условиях морской среды понижение

величины рН происходит повидимому исключительно за счет повышения напряжения CO_2 . Но так как угольная кислота имеет малую константу диссоциации ($4,0 \cdot 10^{-4}$), то даже при значительных изменениях в напряжении CO_2 — концентрация Н-ионов изменяется в очень малых пределах, как это следует из вычислений L. Henderson and E. Cohn (78) и большая часть недиссоциированных молекул угольной кислоты находится в состоянии физической абсорбции.

Таким образом, при увеличении концентрации Н-ионов в лабораторных опытах путем прибавления минеральной кислоты к морской воде и при понижении величины рН в море — создаются неоднородные условия в окружающей среде, которые оказывают столь различное действие на организмы. При изменении величины рН в естественных условиях моря мы встречаемся повидимому прежде всего с влиянием изменений напряжения CO_2 .

Угольная кислота

Действие CO_2 на водные организмы было впервые установлено J. Loeb (79) в его опытах над явлениями фототропизма у *Gammarus* и *Daphnia*. Этими опытами выяснилась значительная разница в действии CO_2 на пресноводных и морских *Crustacea*; в то время как у первых был констатирован значительный эффект на изменение знака их фототропизма, у вторых этот эффект отсутствовал.

Такие же результаты были получены M. Rose (74), который, отмечая отсутствие какого-либо действия CO_2 на фототропизм у морских *Crustacea*, говорит: «Il m'a paru y avoir une opposition formelle à ce point de vue entre les Crustacés d'eau douce, hypersensibles, et les Crustacés marins, parfaitement indifférents» (p. 468).

У нас, однако, нет оснований обобщать это явление, противопоставляя морские и пресноводные организмы в смысле влияния на них CO_2 , так как и у тех и у других мы находим различные градации в действии CO_2 в зависимости от целого ряда факторов и, прежде всего, от степени приспособления того или иного организма к изменениям в напряжении CO_2 .

Опыты G. Nikitinsky (80) показали, что 0.2% CO_2 обладает гораздо большей токсичностью для таких пресноводных форм, как *Cyclops*, *Diaptomus*, *Chironomus* и др., чем 1% HgCl_2 , $\frac{1}{10}\%$ HCl и другие кислоты. Вместе с тем опыты того же автора выяснили, что различные *Protozoa*, *Crustacea* и другие пресноводные формы показывают чрезвычайно различное отношение к одному и тому же напряжению CO_2 в среде. Если в опытах с влиянием CO_2 на морские организмы они оказываются более выносливыми, чем

организмы пресноводные и их реакции на изменения напряжения CO_2 в среде менее резко выражены, то причины этого надо искать, с одной стороны, в том, что повышение напряжения CO_2 в морской воде сопровождается совершенно иными физико-химическими условиями, чем в пресной воде, в связи с высокой степенью буферности морской воды и наличием в ней разнообразных ионов различных солей, с другой стороны, в значительно большей приспособленности морских организмов к изменению в напряжении CO_2 в окружающей среде. Так, исследования J. Collip (82, 83) установили, что некоторые моллюски (*Pelecypoda*) и *Balanus* имеют в своих раковинах большой щелочной резерв в виде карбоната кальция, который растворяется в целомической жидкости, когда напряжение CO_2 в среде увеличивается. Такие же результаты были получены и в опытах E. Krepс (84) с *Balanus crenatus*. Опыты M. Duval (62) показали, что различные исследованные им организмы, помещенные в среду с высокими ($\text{pH} = 4.5$) и низкими ($\text{pH} = 10.5$) концентрациями H-ионов, через известный промежуток времени, различный для разных видов, изменяли величину pH, доводя ее до реакции, близкой к нейтральной ($\text{pH} = 6.7-6.9$), которая остается более или менее постоянной, несмотря на продолжающееся выделение CO_2 при дыхании. Duval, ссылаясь на опыты Regnard, полагает, что такое регулирование реакции среды происходит за счет выделения организмами карбонатов.

Различная степень приспособленности морских организмов к изменению в напряжении CO_2 подтверждается целым рядом опытов различных авторов. R. Legendre (41), отмечая обычный способ получения в лаборатории морских животных, живущих на *Cystoseira* и основанный на том, что животные, находящиеся на водорослях, положенных в сосуд с водой, через некоторое время начинают подниматься к поверхности, говорит: «Chaque espèce monte à son tour, après un temps plus ou moins long, à mesure que l'eau s'adifie par accumulation de CO_2 et putréfaction. J'ai observé qu'on active beaucoup ce phénomène et qu'on fait un tri en peu de temps, en faisant barboter dans l'eau de l'acide carbonique. Les caprelles sortent immédiatement, les amphipodes suivent etc. . . .» (p. 230).

Опыты T. and W. Parsons (85) показали, что кровь таких морских организмов, как некоторые *Crustacea* и *Cephalopoda* может абсорбировать и переносить количества CO_2 в два или три раза большие, чем количество ее, находящееся в морской воде.

Морские *Protozoa* по данным M. Galadgieff et E. Malm (73) также очень различно реагируют на присутствие CO_2 в среде. Выживаемость их

варирует при одном и том же напряжении CO_2 от 40 секунд (*Tintinnoidea*) до 7—9 суток (*Metopus sigmoides*).

Опытами S. Kokubo (86) установлено, что «щелочный резерв» крови таких морских форм, как *Arca*, *Helicidaris*, *Caudina* и *Ostrea* изменяется в зависимости от изменений напряжения CO_2 в окружающей среде. При этом у *Ostrea* такие изменения выражались в значительно большей степени, чем например у *Arca*, что объясняется большей приспособленностью *Ostrea* в связи с условиями их существования, при которых они могут оказываться на некоторое время вне воды. Изменения напряжения CO_2 в среде для биологии рыб рассматривается многими авторами как фактор, имеющий весьма существенное значение.

Так, M. Wells (87) приходит к заключению, что рыбы более чувствительны к избытку CO_2 , чем к недостатку кислорода.

У V. Shelford (88) мы находим следующий вывод: «The amount of clean bottom, the amount of carbon dioxide and the amount of hydrogen sulfide, taken together serve as an index of availability of bays and enclosures of the seas for fish life» (p. 31).

E. Powers (24), подтверждая данные J. Collip (81) о вариациях щелочного резерва в крови рыб в зависимости от окружающих условий, — отмечает, что наибольшая способность к приспособлению в этом отношении наблюдается у придонных, мало подвижных рыб и в гораздо меньшей степени у рыб мигрирующих.

В более поздней работе E. Powers and G. Logan (89) на основании собственных опытов и литературных данных приходят к следующему выводу относительно значения CO_2 в биологии рыб: «... it is not the contention of the authors that the CO_2 -tension of the water is all important factor in fish migration. As these experiments show that at least the viviparous perch is able to compensate rapidly for a variation in CO_2 -tension and oxygen content of the medium. However it is the opinion of the authors that the CO_2 -tension is an important factor in the habits, habitats and migratory movement of fishes» (p. 355).

Что касается морского зоопланктона, то для этой обширной группы организмов вопрос о значении и роли CO_2 изучен сравнительно мало и нам казалось необходимым выяснить хотя бы общий характер и степень токсичности CO_2 на некоторых формах зоопланктона Черного моря.

Для выяснения этого вопроса был поставлен ряд опытов, которые позволили установить время выживаемости различных видов зоопланктона при различных напряжениях CO_2 в среде.

Методика

Показателем напряжения CO_2 в опытной среде мы принимаем величину рН, изменяя ее путем введения свободной CO_2 в морскую воду. Для приготовления морской воды с определенным напряжением CO_2 нами применялся следующий очень простой способ.

Путем длительного пропускания CO_2 из баллона, морская вода насыщалась газом, а затем к определенному количеству нормальной морской воды приливалось то или иное количество кубических сантиметров воды, насыщенной CO_2 и определялась величина рН тем же колориметрическим методом, как это делалось в опытах с подкислением морской воды HCl .¹

Таким образом можно было установить, какое количество морской воды, насыщенной CO_2 , требуется прибавить к определенному количеству нормальной морской воды, чтобы получить нужную величину рН и приготовить соответствующую среду для опытов.

После контрольного определения рН в приготовленную таким образом морскую воду быстро пересаживались взятые для опыта планктонные организмы.

Ввиду того, что в нашу задачу входило, с одной стороны, выяснение токсичности CO_2 на различные планктонные организмы, а с другой стороны, установление разницы в физиологическом эффекте, который получается при одной и той же величине рН, полученной путем введения в морскую воду HCl и CO_2 — мы производили опыты при величинах рН, лежащих ниже того предела, который наблюдается в Черном море.

При таких условиях длительность опыта значительно сокращалась, что, с одной стороны, давало наименьшие изменения величины рН в опытной среде, с другой стороны, в наибольшей степени устраняло влияние таких привходящих факторов, как недостаток кислорода, питания и накопления продуктов обмена.

При больших напряжениях CO_2 ($\text{Hr}_i = 5.5 — 5.6$) обычная картина действия на различные морские организмы и в том числе на формы

¹ При такого рода опытах надо учитывать, что абсорбционный коэффициент для CO_2 значительно меняется в зависимости от целого ряда условий и в частности от буферности, солености, температуры и кислотности среды, причем меняется конечно и количество недиссоциированных молекул.

Для воды Черного моря с соленостью 18‰ при $t^\circ = 18^\circ \text{C}$ и $\text{pH} = 8.35$ наибольшая концентрация H -ионов при полном насыщении раствора CO_2 , выразится по нашим наблюдениям величиной рН около 5.4. Для океанской воды по R. Chambers — при этих условиях величина рН = 5.5.

зоопланктона выражалась в том, что животные, перенесенные в такую среду, стремительно падали на дно сосуда и в течении 2—3 минут их движения совершенно прекращались, но гибель организма еще не наступала. Опыты с такими формами, как *Idothea tricuspidata*, *Portunus holsatus*, *Porcellanides* и *Diogenes varians* показали, что животные, посаженные в морскую воду с количеством CO_2 , доведенным почти до полного насыщения ($\text{pH} = 5.5$), через 2—3 минуты приходили в состояние полной неподвижности и не реагировали на механические раздражения. Если животные, находившиеся в таком состоянии, оставались в той же среде не более 3—3½ часов, то, перенесенные в нормальную морскую воду, они вновь довольно быстро приходили в нормальное состояние. Но при более длительном (от 5 до 6 часов) пребывании в экспериментальной среде — наступала гибель животных, так как, перенесенные в свежую морскую воду, они уже не приходили в нормальное состояние.

Другие животные, как *Sphaeroma serratum* и *Xantho rivulosus* погибали только после пребывания в течение 20—24 часов в среде, насыщенной CO_2 , а *Actinia aequina* могла оставаться в насыщенной CO_2 морской воде до 70 часов и все-таки не теряла способности приходить в нормальное состояние после перенесения ее в свежую морскую воду.

Результаты опытов

Из организмов зоопланктона большой стойкостью к значительным напряжениям CO_2 в среде ($\text{pH} = 5.8$) обладают личинки *Polychaeta*, у которых состояние неподвижности и отсутствие реакции на механические раздражения наступали только после 4—6 часов пребывания в экспериментальных условиях, а гибель наблюдалась только после 50—60 часов нахождения их в тех же условиях. Некоторые другие формы зоопланктона, как различные *Harpacticidae* и личиночные формы, например науплии *Balanus*, *Pilidium*, *Cyphonautes* при тех же условиях напряжения CO_2 ($\text{pH} = 5.8$) впадают в состояние неподвижности через 5—10 минут и даже после пребывания их в такой среде в течении 2—3 часов сохраняют способность вновь приходить в нормальное состояние при перенесении их в свежую морскую воду.

У большинства же организмов зоопланктона (*Copepoda*, *Cladocera*, *Sagitta* и др.) явления шока в среде с тем же напряжением CO_2 ($\text{pH} = 5.8$) наступают через 2—3 минуты и они могут вновь приходить в нормальное состояние при перенесении их в свежую морскую воду только в том случае, когда пребывание их в экспериментальной среде длилось не более 30—

40 минут. При более длительном пребывании обычно наступала гибель организма.

Опыты с теми же формами зоопланктона при меньших напряжениях CO_2 , resp. $\text{pH} = 6.4$, показали нам, что при таких условиях явлений быстрого шока не наблюдается; пересаженные в такую среду животные сначала продолжают быстро двигаться по всем направлениям, выказывая признаки повышенного возбуждения, но через некоторое время движения их начинают замедляться, животные все чаще опускаются на дно сосуда, затем их передвижения ограничиваются только придонным слоем и постепенно они впадают в состояние полной неподвижности и перестают реагировать на механические раздражения. При перенесении их в свежую морскую воду они быстро приходят в нормальное состояние. Чем длительнее животные оставались в экспериментальной среде, тем медленнее они приходили в нормальное состояние при перенесении их в свежую морскую воду, и гибель наступала только после более или менее длительного пребывания их в условиях опыта. Причем для различных видов зоопланктона разница в выживаемости наблюдалась от 8 до 20 часов.

Для опытов были взяты следующие формы Черноморского зоопланктона: *Calanus finmarchicus* Gunn., *Pseudocalanus elongatus* Boeck., *Paracalanus parvus* Claus., *Acartia clausi* Giesbr., *Oithona nana* Giesbr., *Oithona similis* Claus., *Centropages kröyeri* Giesbr., *Podon polyphaemoides* Leuck., *Pleurobrachia pileus* Fabr.

Ряд повторных опытов (от 6 до 10) с каждым из указанных видов показал, что при одной и той же величине pH промежуток времени, протекавший с момента помещения животного в экспериментальную среду до момента, когда у него прекращались всякие движения и животное впадало в состояние полной неподвижности — колебался в известных пределах, тем больших, чем меньшее напряжение CO_2 бралось для опыта. Причины таких колебаний надо, повидимому, отнести, с одной стороны, за счет некоторой разницы в индивидуальном физиологическом *habitus* и состоянии животного, с другой стороны — за счет не полной тождественности условий опыта. Эти колебания, устанавливая границы выживаемости для отдельных видов, не мешают наметить ряд выводов из полученных результатов опытов, которые сведены в прилагаемой ниже таблице. (См. табл. на стр. 54).

Из приведенной таблицы прежде всего видно, что при значительном напряжении CO_2 , при величине $\text{pH} = 5.8$, все, подвергавшиеся опыту *Copepoda* и *Cladocera*, выживают не более 2—4 минут и сколько-нибудь значительной разницы между отдельными видами, также как и между

Таблица 3

Продолжительность выживания некоторых форм зоопланктона Черного моря при различных напряжениях CO_2 , выраженных величиной pH:

В и д ы	pH = 5.8	pH = 6.4	pH = 6.6	pH = 7.0
<i>Calanus finmarchicus</i>	3 — 4 мин.	13—16 час.	55—60 час.	100—115 час.
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	2 — 3 »	6 — 8 »	31—35 »	67 — 75 »
<i>Paracalanus parvus</i>	1 — 2 »	4 — 5 »	12—14 »	36 — 40 »
<i>Acartia clausi</i>	3 — 4 »	5 — 6 »	14—17 »	46 — 50 »
<i>Oithona similis</i>	2 — 3 »	6 — 7 »	21—23 »	57 — 60 »
<i>Oithona nana</i>	2 — 3 »	5 — 6 »	18—21 »	49 — 54 »
<i>Centropages krøyeri</i>	2 — 3 »	—	11—13 »	32 — 37 »
<i>Podon polyphaemoides</i>	1 — 2 »	5 — 7 »	24—27 »	55 — 63 »
<i>Pleurobrachia pileus</i>	20—30 »	10—12 »	48 — 56 »	—
<i>Larvae polychaeta</i>	4 — 6 час.	30—40 »	80—90 »	—

особями одного и того же вида не наблюдалось, что указывает на высокую степень токсичности CO_2 для планктонных *Copepoda* и *Cladocera*. Планктонные личиночные формы бентоса, как мы уже указывали выше, вообще обладают значительной стойкостью к большим напряжениям CO_2 в среде, но в особенности личинки *Polychaeta*, выживаемость которых при величине pH = 5.8 почти в 100 раз больше, чем у *Copepoda* и *Cladocera*, как это видно из таблицы. Большую стойкость показывает также *Pleurobrachia pileus*, выживаемость которой почти в 10 раз больше, чем у *Copepoda* и *Cladocera* при величине pH = 5.8. При уменьшении напряжения CO_2 выживаемость планктонных форм увеличивается, причем это увеличение идет, как будто, без заметных скачков до величины pH = 6.0. Дальнейшее уменьшение содержания CO_2 в среде (pH = 6.4 — 6.6) быстро повышает время выживания, как это видно из таблицы 3. Здесь мы имеем, может быть, указание на то, что напряжение CO_2 в морской воде при величине pH = 6.0 является как бы некоторым порогом в отношении действия CO_2 на организмы зоопланктона. Вместе с уменьшением напряжения CO_2 увеличение времени выживаемости идет не одинаково для всех форм и мы наблюдаем заметное расхождение между отдельными видами, так же как и увеличение индивидуальных колебаний для одного и того же вида.

Из исследованных форм *Copepoda* наибольшую выносливость к напряжению CO_2 показывает *Calanus finmarchicus* и *Pseudocalanus elongatus*, а наименьшую — *Centropages kröyeri* и *Paracalanus parvus*. Из других форм зоопланктона значительную стойкость к напряжению CO_2 надо отметить у *Podon polyphaemoides* и *Pleurobrachia pileus*; maximum выносливости дают личиночные формы и в особенности личинки *Polychaeta*. Если мы обратимся теперь к результатам, полученным в опытах с теми же формами зоопланктона при условии введения в морскую воду HCl и сравним их с данными, полученными при условиях введения CO_2 , то должны будем отметить значительную разницу в действии той и другой экспериментальной среды на одинаковые формы зоопланктона при одной и той же величине pH.

Из сравнения таблиц 2 и 3 видно, что при величине $\text{pH} = 6.4$, полученной путем прибавления к морской воде HCl , *Calanus finmarchicus* выживает более 120 часов, в случае же введения в морскую воду CO_2 при той же величине $\text{pH} = 6.4$, *C. finmarchicus* выживает до 16 часов. Для других *Copepoda* и *Cladocera* при той же величине $\text{pH} = 6.4$, продолжительность выживаемости приблизительно в три раза больше в среде с HCl , чем в среде с CO_2 . При величине $\text{pH} = 5.8$ в среде с CO_2 выживаемость *Copepoda* и *Cladocera* колеблется от 1 до 4 минут, в то время как в среде с HCl те же виды выживают от 4 до 18 часов. Кроме значительной разницы в продолжительности выживаемости одних и тех же форм планктона в среде с CO_2 и HCl при одинаковой величине концентрации H -ионов, надо отметить еще некоторую разницу между отдельными видами в смысле их выносливости в том и другом случае. Так, кроме *Calanus finmarchicus* наиболее выносливыми к напряжению CO_2 оказался *Pseudocalanus elongatus* и наименее выносливым *Centropages kröyeri*, в среде же с HCl наиболее выносливым оказался как раз *Centropages kröyeri* — это наблюдение дает лишнее доказательство того, насколько не однородны условия среды в том и другом случаях. Несмотря на столь значительную разницу в физиологическом действии той и другой среды на планктонные организмы в смысле токсичности, наши опыты с введением HCl не были свободны и от влияния несколько повышенного в сравнении с нормальным напряжением CO_2 , так как мы не удаляли из раствора образующуюся при прибавлении к морской воде HCl свободную CO_2 до приведения ее напряжения в равновесие с окружающей атмосферой.

Для выяснения, хотя бы в ориентировочной форме, этого привходящего фактора действия CO_2 в опытах с HCl — было поставлено несколько опытов с выдуванием из морской воды образующейся свободной CO_2 , затем новым

прибавлением HCl вплоть до образования среды с более или менее стойкой величиной $pH = 5.8-5.9$.

При таких условиях, т. е. при выделении в относительно чистом виде действия собственной концентрации H-ионов, так как напряжение CO_2 в среде почти уравнивалось с давлением CO_2 в атмосфере — выживание планктонных форм значительно повышалось. Так, *Calanus finmarchicus* без выдувания CO_2 при $pH = 5.8$ выживал 17—18 часов, при удалении же CO_2 он выживал более 40 часов. *Oithona nana*, *Acartia clausi* и *Pseudocalanus elongatus* выживали вместо 5—10 часов до 24—33 часов. Эти данные, так же как отмеченные выше данные других авторов прежде всего заставляют признать, что результаты экспериментов, которые стремятся выяснить влияние изменений величины pH на морские организмы путем введения в морскую воду соляной или другой минеральной кислоты — ни в какой мере не могут служить основанием для оценки влияния изменений величины pH в естественных условиях моря. Но, кроме того, как данные других авторов, так и только что приведенные сравнительные результаты наших опытов позволяют думать, что собственно величина концентрации H-ионов в окружающей среде оказывают весьма малое влияние на морские организмы вообще и в частности на формы морского зоопланктона. С этой точки зрения надо признать правильной оценку величины pH и ее изменений в море, данную М. Rose (74) и F. Russel (90), как фактора не имеющего существенного экологического значения. Однако, в такого рода оценку величины pH надо внести существенный корректив. В естественных условиях моря величина pH является не только показателем величины концентрации H и OH-ионов, но одновременно и показателем величины напряжения CO_2 в среде. Такой взгляд на значение величины pH как показателя напряжения CO_2 разделяется целым рядом авторов (Henderson and Cohn, Mc Clendon, Buch, Atkins, Legendre, Harvey и др.) и едва ли в настоящее время подлежит сомнению. У E. Powers (91) например мы находим такой вывод: «...from the foregoing observations it seems that either the hydrogen-ion concentration or the carbon dioxide tension of the water has perhaps a very large influence upon the movements of the more pelagic forms of marine fishes» (p. 13).

Являясь показателем напряжения CO_2 величина pH вместе с тем характеризует и ряд других сопутствующих условий среды, как величина концентрации анионов HCO_3 и CO_3 (Warburg, 1922) и недиссоциированных молекул H_2CO_3 . В противоположность катионам различных солей, физиологическая роль и значение анионов вообще и в особенности анионов HCO_3

и CO_2 в настоящее время не могут считаться выясненными в достаточной мере.

В работах J. Gray (92, 93, 94) над действием катионов и анионов на движение ресничек в жаберном аппарате *Mytilus* есть указания, что в противоположность катионам величина концентрации анионов не имеет большого значения на скорость движения ресничек.

Jaпanouchi Toshihico (95) в работе над голотурией *Caudina chilensis* рассматривает анионы неорганических солей как химические стимуляторы. По поводу недиссоциированных молекул кислот тот же автор говорит: «... it is clear that the non-ionized part of the acid molecules exerts an additional effect in stimulation» (p. 607).

По мнению С. Jucci (96, 97) недиссоциированные молекулы кислот в противоположность Н-ионам имеют гораздо более существенное влияние на движение ресничек у актиний (*Sargartia* и *Adamsia*).

Таким образом изменения величины рН в море сопровождаются изменением ряда условий помимо концентрации собственно Н-и OH -ионов, и среди этих условий преобладающее значение имеет изменение в напряжении CO_2 . Что касается влияния CO_2 на морские организмы, в форме ли растворенных молекул CO_2 или недиссоциированных молекул H_2CO_3 , то даже приведенные нами немногочисленные данные наблюдений и опытов различных авторов, так же как и результаты наших опытов над формами зоопланктона не оставляют сомнений, что изменение в напряжении CO_2 в среде является фактором громадного значения для биологии морских организмов.

Поскольку сравнительно слабое непосредственное влияние на организмы изменений концентрации Н-и OH -ионов в среде находит повидимому свое объяснение в непроницаемости клеточной мембраны для этих ионов, постольку существенное влияние на организмы изменений в напряжении CO_2 обуславливается повидимому сравнительной легкостью проникновения молекул угольной кислоты через клеточную мембрану. Исследования М. Jacobs (60) и Dorcas (по Е. Howard, 66) по этому вопросу показали, что при одной и той же величине рН, угольная кислота оказывается более токсичной, чем другие кислоты, вследствие более быстрого проникновения ее в протоплазму и растворения во внутриклеточных липоидах.

Тем не менее значение напряжения в водной среде CO_2 как фактора экологического порядка в естественных условиях моря не нашло еще полного признания в мнении гидробиологов.

F. Russel (90) в своей работе о факторах вертикального распределения планктона приходит к следующему выводу: «The CO_2 -content of sea

water again probably plays only a small part in controlling the behaviour of plankton organisms. It can generally be regarded as being at about the same pressure as in air, though this may be reduced by heavy flowering of Diatoms in the upper layers. Considering the effects obtained by M. Rose it seems doubtful whether CO_2 changes are sufficient to produce much effect in open circulating waters» (p. 220).

Едва ли можно, однако, согласиться с F. Russel в такой оценке CO_2 как экологического фактора. Прежде всего надо отметить, что напряжение CO_2 в водной среде и в частности в море зависит не только от абсорбции CO_2 из атмосферы, но и от целого ряда причин биологического и физико-химического характера, связанных с общим метаболизмом моря: его температурой, соленостью, сезонными изменениями в количестве фито-и зоопланктона, интенсивностью гнилостных процессов, наконец, колебаниями в притоке мало забуференных пресных вод, несущих относительно большие количества растворенной угольной кислоты. Кроме того, в отношении CO_2 надо принять во внимание следующее указание R. Legendre (41): «On voit que, contrairement aux sels très dissociés, les ions des acides faibles subissent au cours de l'année de sensibles changements de concentration.¹ Le pH qui en résulte présente lui aussi un minimum en décembre, un maximum en mai, une diminution en juillet, suivie d'une plus faible remontée d'août à novembre. Ces modifications sont avant tout l'effet des variations d'intensité de la photosynthèse, mais elles peuvent aussi agir, comme nous le verrons plus loin, sur les divisions cellulaires, les fécondations, et par là devenir causes à leur tour.» (p. 237). В связи с этими годичными изменениями в напряжении CO_2 (pH) в море Legendre ставит вопрос: «Est-ce la cause ou l'efet des variations quantitatives du plancton?»

Таким образом выясняется, что напряжение CO_2 в верхних слоях моря не остается постоянным, а подвергается периодическим изменениям, что несомненно должно отражаться как на сезонных количественных колебаниях и смене состава фито-и зоопланктона, так и на биологии нектона и в особенности мигрирующих рыб.

Что касается вертикального распределения CO_2 в море, то в общем можно принять, что ниже глубин 50 м напряжение CO_2 начинает повышаться в сравнении с поверхностными слоями в связи с понижением процессов фотосинтеза и превалированием процесса дыхания. В Черном море с его своеобразными гидрологическими условиями вертикальное распреде-

¹ Те же явления отмечены: Henderson and Cohn (78), Mc. Clendon (40) и др.

ление напряжения CO_2 , полученное непосредственным определением по методу Krogh'a сотрудником Биологической станции Н. И. Чигириным и перечисленное в кубические сантиметры содержания дает следующие средние цифры из целого ряда определений.

Глубина в метрах	Количество CO_2 в куб. см
0	0.41
50	0.50
100	1.06
150	1.16
200	1.25

Эти данные показывают ход изменений с глубиной количеств свободной CO_2 , причем, как видно из таблицы, особенно резкое увеличение содержания CO_2 наблюдается на глубинах от 50 м до 100 м, в этих же слоях моря наблюдается резкое понижение количества кислорода, увеличение щелочности, значительное повышение концентрации Н-ионов (CN на 50 м = 5.5, на 100 м = 13.2), быстрое увеличение солености и плотности, следствием чего является резкое понижение вертикальной циркуляции вод.

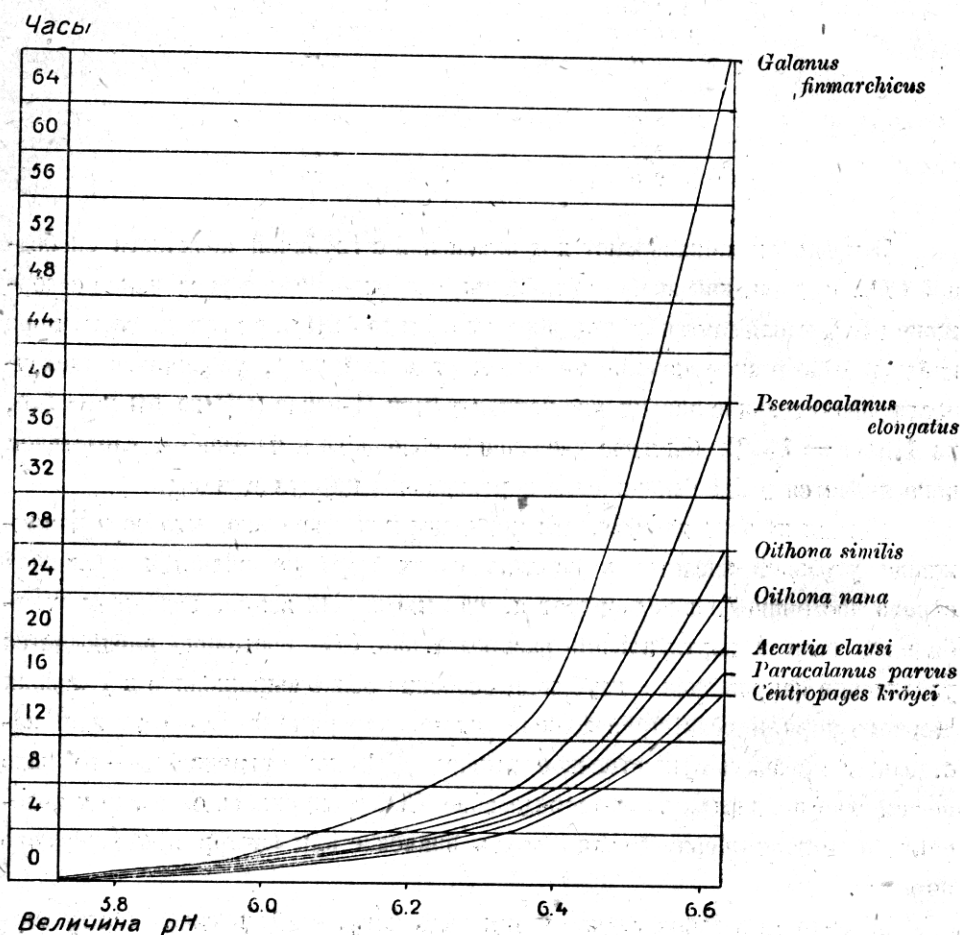
Исходя из этих данных, мы приходим к заключению, что если напряжение угольной кислоты в верхних слоях моря не является величиной строго постоянной, а подвергается, как мы видели выше, годичным колебаниям, если в вертикальном распределении CO_2 постоянно наблюдается увеличение напряжения с глубиной, особенно резко выраженное в условиях Черного моря и если приведенные выше экспериментальные данные заставляют признать существенное влияние CO_2 на организмы, — то надо несомненно признать, что распределение CO_2 в окружающей среде и колебания в ее напряжении должны иметь значение как фактор экологического порядка.

Можно ли в таком случае установить какую-нибудь связь между вертикальным распределением угольной кислоты в Черном море и вертикальным распределением планктонных организмов?

Нам кажется вероятным, что такая связь в известных пределах имеет место. Границы вертикального распределения в Черном море, исследованных нами экспериментально форм *Cooperoda* лежат на различных глубинах. Наиболее глубоко, до нижней границы кислорода, проникают *Calanus finmarchicus* и *Pseudocalanus elongatus* (170—180 м в прибрежных частях моря). Несколько выше (150—170 м) лежит граница для *Oithona similis*, еще выше (около 150 м) проходит граница для *Paracalanus*

parvus. *Oithona nana* не идет глубже 125 м, *Acartia clausi* — не глубже 100 м и *Centropages kröyeri* не опускается ниже 50 м.

Если мы изобразим теперь графически результаты наших опытов с теми же формами *Copepoda* при различных напряжениях CO_2 , то получим следующие кривые (Фиг. 1).



Фиг. 1. Продолжительность выживания некоторых *Copepoda* при различных напряжениях CO_2 , выраженных величиной pH.

При сравнении результата этих опытов с данными вертикального распространения оказывается, что такие формы, как *Calanus finmarchicus* и *Pseudocalanus elongatus*, нижняя граница распространения которых в Черное море лежит глубже, чем у других форм, т. е. в условиях большего напряжения CO_2 , являются вместе с тем формами наиболее выносливыми к напряжению CO_2 в условиях опыта.

С другой стороны, такая форма, как *Centropages kröyeri*, нижняя граница распространения которой лежит выше, чем у всех других *Copepoda*, оказывается и наименее выносливой к напряжению CO_2 . Нижняя граница распространения для *Oithona similis* лежит выше, чем для *Calanus finmarchicus* и *Pseudocalanus elongatus* и она показывает меньшую выносливость к напряжению CO_2 , чем обе глубоководные формы, но с другой стороны, граница для *O. similis* лежит ниже, чем для *O. nana* и выносливость ее к CO_2 несколько больше, чем у *O. nana*.

Несколько особняком стоит *Paracalanus parvus*, нижняя граница распространения его лежит ниже, чем у *Acartia clausi* и даже *O. nana*, но в условиях опыта он показывает меньшую, чем обе эти формы, выносливость к напряжению CO_2 . Таким образом, сравнение данных опыта, показывающих отношение исследованных форм *Copepoda* к напряжению CO_2 в среде и их вертикального распространения в Черном море в указанных выше условиях распределения CO_2 , позволяет признать наличие причинной зависимости между двумя наблюдаемыми явлениями. Эта зависимость выражается в том, что чем более выносливыми оказываются организмы планктона к напряжению CO_2 , тем ниже может лежать граница их вертикального распространения в Черном море.

Мы не хотим, конечно, сказать этим, что вертикальное распределение *Copepoda* в Черном море обусловлено только распределением CO_2 . В эту схему, как мы видели, не укладываются такие формы, как *Paracalanus parvus* и отчасти *Acartia clausi*, которая показывает значительную выносливость к напряжению CO_2 , но граница распространения ее лежит сравнительно высоко, не глубже 100 м. Такие формы верхних слоев моря, как *Podon polyphaemoides*, нижняя граница распространения которого проходит не глубже 25 м, в условиях опыта, как это видно из табл. 3 показал очень большую выносливость к напряжению CO_2 .

Эти данные указывают только на то, что в вертикальном распределении отдельных видов зоопланктона превалирующую роль могут играть различные факторы среды. Так например можно думать, что для *Acartia clausi*, как формы с резко выраженным положительным фототропизмом, такую роль будет играть интенсивность света, а для *Podon polyphaemoides*, как и для всех *Cladocera* можно предполагать существенное влияние изменений плотности и вязкости среды. Не подлежит сомнению, конечно, что распределение организмов в море и в частности вертикальное распределение зоопланктона обусловлено целым комплексом разнообразных факторов, влияние которых, однако, далеко не равноценно и в настоящее время

гидробиология только еще стремится подойти к анализу тех сложных взаимоотношений, в которых находятся среда и организм.

Опыт такого анализа в отношении роли кислорода, концентрации водородных ионов и углекислоты дает, однако, возможность прийти к следующим выводам:

1. Непосредственное изучение естественных условий среды и биологии организмов только в некоторых случаях позволяет установить причинную зависимость между теми или иными факторами среды и поведением организма.

Как на один из таких случаев можно указать на отсутствие живых организмов, кроме анаэробов, в глубинах Черного моря как следствие отсутствия на этих глубинах кислорода. Большинство же наблюдений устанавливает только известный параллелизм между наблюдаемыми явлениями, не разрешая вопроса о характере их взаимоотношений. В этих случаях экспериментальный метод позволяет в более чистой форме выяснить влияние отдельных факторов среды на организм.

2. Изучение вертикального распределения кислорода и зоопланктона Черного моря устанавливает известный параллелизм между указанными явлениями.

3. Опыты с различными формами зоопланктона для выяснения необходимого для их выживания *minimum* кислорода показали, что эта величина не одинакова для различных форм зоопланктона и колеблется от 1.7 куб. см/л до 0.17 куб. см/л при 0° и 760 мм.

4. Формы зоопланктона, идущие в своем вертикальном распространении более глубоко, в условиях опыта выживают при более низких напряжениях кислорода, чем формы более верхних слоев моря.

5. На основании результатов опытов с кислородом надо признать, что наблюдаемый в Черном море параллелизм между вертикальным распределением кислорода и зоопланктона обусловлен причинной зависимостью между наблюдаемыми явлениями.

6. Непосредственные наблюдения над вертикальным распределением величины рН и свободной углекислоты в Черном море, наряду с вертикальным распределением зоопланктона — указывает на определенно выраженный параллелизм между этими явлениями.

7. Опыты с различной величиной концентрации Н-ионов, путем введения в морскую воду HCl показали весьма слабое влияние изменений концентрации Н-ионов на организмы зоопланктона, что указывает на незначительную роль этого фактора и в экологическом отношении.

8. Результаты этих опытов, так же как и опытов других авторов в такой постановке не дают права оценивать экологическое значение величины рН в естественных условиях моря, поскольку величина рН является показателем не только величины концентрации Н- и ОН-ионов, но также и величины напряжения CO_2 .

9. Токсичность CO_2 для пресноводных и морских организмов является фактом, установленным целым рядом экспериментальных данных. Наши опыты с выживаемостью различных форм зоопланктона при различных напряжениях CO_2 показали, что чем более выносливой оказывается та или иная форма зоопланктона к напряжению CO_2 , тем ниже может лежать граница ее вертикального распространения в Черном море.

10. Таким путем устанавливается существование причинной зависимости между вертикальным распределением напряжения CO_2 и вертикальным распределением некоторых форм зоопланктона в Черном море.

11. Результаты проделанных опытов, в связи с наблюдениями в естественных условиях моря, так же как и литературные данные, заставляют признать существенную, а в некоторых случаях и решающую роль кислорода и угольной кислоты в комплексе факторов, обуславливающих распределение организмов в море.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. V. Nikitin. Concerning the question of the vertical distribution and the lower limit of extension of plankton in the Black Sea. C. R. Akad. Sci. Russ., 1924, Janvier — Mars.
2. — Sur la distribution du plancton de la mer Noire. C. R. Acad. Sci. Paris, 1925, Novembre.
3. В. Никитин. Вертикальное распределение планктона в Черном море. 1. *Copepoda* и *Cladocera*. Тр. Ос. зоол. лаб. и Сев. биол. ст. Акад. Наук СССР, сер. II, 1926, № 9.
4. — Вертикальное распределение планктона в Черном море. II. Зоопланктон, кроме *Copepoda* и *Cladocera*. Тр. Сев. биол. ст. Акад. Наук СССР, т. I, 1929.
5. — В. Никитин и Е. Скворцов. Гидрологические разрезы, произведенные на Черном море в августе и ноябре 1923 и марте 1924. Зап. по гидрогр., т. 49, 1925.
6. В. Никитин. Гидробиологические исследования Черного моря. (1923—25). Зап. Крымск. общ. естеств., т. VIII, 1925.
7. П. Данильченко и Н. Чигирин. К вопросу о происхождении сероводорода в Черном море. Тр. Ос. зоол. лаб. и Сев. биол. ст. Акад. Наук СССР, сер. II, 1926, № 10.
8. J. Schokalsky et B. [V.] Nikitine. L'océanographie de la mer Noire, d'après les explorations hydrographiques russes. Ann. géogr., 1927, № 203.
9. В. [V.] Nikitine. Les migrations verticales saisonnières des organismes planctoniques dans la mer Noire. Bull. Inst. océanogr., Monaco. 1929, № 540.

10. Н. Чигирин. Концентрация водородных ионов в Черном море. Докл. Акад. Наук СССР, 1927, № 18.
11. — Концентрация водородных ионов, щелочность и свободная углекислота в Черном море. Тр. II Всес. гидр. съезда 1928, III, 1930.
12. В. Вернадский. О размножении организмов и их значении в механизме биосферы. Изв. Акад. Наук СССР, т. XX, 1926, №№ 9 и 12.
13. Н. Vernon. The respiratory exchange of lower marine Invertebrates. Journ. Physiol., vol. 19, 1896.
14. E. Lund. Relation of oxygen concentration and the rate of intracellular oxydation in *Paramecium caudatum*. Biol. Bull., vol. XL, 1921, pp. 351—364.
15. — Oxygen concentration as a limiting factor in the respiratory metabolism of *Planaria agilis*. Ibid., vol. XLI, 1921, p. 203.
16. W. R. Amberson. The influence of oxygen tension upon the respiration of unicellular organisms. Ibid., vol. LV, 1928, № 2, p. 90.
17. W. Amberson. H. Mayerston and W. Scott. The influence of oxygen tension upon metabolic rate in Invertebrates. Journ. Gen. Physiol., vol. VII, № 1.
18. H. Harvey. Biological chemistry and physics of sea water, Cambridge, 1928.
19. M. Henze. Über den Einfluss des Sauerstoffsdrucks auf den Gaswechsel einiger Meerestiere. Bioch. Ztschr., Bd. 26, 1910.
20. F. Hall. The influence of oxygen tension on the oxygen consumption of marine fishes. Anat. Rec., vol. 41, 1928.
21. — The influence of varying oxygen tensions upon the rate of oxygen consumptions in marine Fishes. Amer. Journ. Physiol., vol. 88, 1929.
22. H. Winterstein. Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. I, H. II, 1921.
23. L. Jacobowa und E. Malm. Die Beziehungen einiger Benthos-Formen des Schwarzen Meeres zum Medium. Biol. Zbl., Bd. 51, 1931, № 3.
24. E. B. Powers. The alkali reserve of the blood of fish in relation to the environment. Amer. Journ. Physiol., vol. 61, 1922.
25. — The physiology of the respiration of fishes in relation to hydrogen ion concentration of the medium. Journ. Gen. Physiol., vol. IV, 1922.
26. E. B. Powers and L. Shipe. The rate of oxygen absorbtion by certain marine fishes as affected by the oxygen content and carbon dioxide tension of sea water. Publ. Puget-Sound Biol. Stat., vol. 5, 1928.
27. F. Russel. The vertical distribution of plankton in the sea. Biol. Rev., vol. II, 1927, № 3.
28. Н. Книпович, Н. Труны Каспийской экспедиции 1914—15 гг., Пбг, 1921.
29. А. Лебединцев. Гидрологические и гидрохимические исследования восточной части Балтийского моря. Департ. землед., 1910.
30. — Курсы по исследованию моря в Бергене и причины их успеха. Вестн. рыбопром., 1903, № 12.
31. H. Wattenberg. Die Durchlüftung des Atlantischen Ozeans. Journ. du Conseil perman. intern. pour l'explor. de la mer, vol. IV, 1929, № 1.
32. H. Thomsen. Oxygen in the Tropical Pacific. Nature, vol. 127, 1931, № 3204.
33. I. Schmidt. On the contents of oxygen in the ocean on both sides of Panama. Science, vol. 61, 1925, № 1588.
34. E. Hentschel. Deutsche Atlantische Expedition auf dem Vermessungs- und Forschungsschiff «Meteor». Int. Rev. Hydrobiol. und Hydrogr., Bd. 19 und 21, 1928.
35. W. (B.) Nikitin. Die untere Planktongrenze und deren Verteilung im Schwarzen Meer. Ibid., Bd. 25, 1930.
36. J. Loeb. Über die Reaktion des Seewassers und die Rolle der Hydroxylionen bei der Befruchtung der Seiegeleier. Arch. Ges. Physiol., Bd. 99, 1903.
37. S. Sørensen. Über die Messung und Bedeutung des Wasserstoffionenkonzentration bei biologischen Prozessen. Ergebn. Physiol., 12, 1912.

38. L. Michaelis. Die allgemeine Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration für die Biologie. Oppenheimer's Handbuch der Biochemie, 10, 1913.
39. — Die Wasserstoffionenkonzentration, ihre Bedeutung für die Biologie und die Methoden ihrer Messung, Berlin, 1914 und 1922.
40. J. Mc. Clendon. The composition, especially the hydrogen-ion concentration of sea water in relative to marine organisms. Journ. Biol. Chemistry, vol. 28, 1916.
41. R. Legendre. La concentration en ions hydrogène de l'eau de mer, Paris, 1925.
42. F. Gail. Hydrogen ion concentration and other factors affecting the distribution of fishes. Publ. Puget Sound Biol. Stat., vol. II, 1919.
43. W. Atkins. The hydrogen ion concentration of sea water in its biological relations. Journ. Mar. Biol. Assoc., vol. 12, 1922, and vol. 13, 1923, 1924.
44. E. B. Powers. The variation of the condition of sea-water, especially the hydrogen-ion concentration and its relation to marine organisms. Publ. Puget Sound Biol. Stat. vol. 2, 1920.
45. — Experiments and observations on the behavior of marine fishes toward the hydrogen-ion concentration of the sea water, in relation to their migratory movements and habitat. Ibid., vol. 3, 1921.
46. A. Labbe. La distribution des animaux des marais salants dans ses rapports avec la concentration en ions hydrogène. C. R. Acad. Sci. Paris, t. 135, 1922.
47. W. Allee. Studies in marine ecology. III. Some physical factors related to the distribution of littoral Invertebrates. Biol. Bull., vol. 44, 1923.
48. R. Legendre. Variations de concentration en ions hydrogène de l'eau des mares supralittorales à *Harpacticus fulvus*. C. R. Soc. Biol., t. 89, 1923.
49. — Variations de concentration des ions hydrogène des fonds marins littoraux. Ibid., t. 90, 1924.
50. Е. Успенский. Железо как фактор распределения водорослей. Тр. Бот. инст., Москва, 1925.
51. С. Скадовский. Активная реакция среды в пресных водоемах и ее биологическое значение. Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. Тр. Звенигор. гидрофизиол. ст. Инст. эксп. биол., 1928.
52. J. H. Bodine. Hydrogen-ion concentration of Protozoan cultures. Biol. Bull., vol. 41, 1921.
53. H. S. Pruthi. On the hydrogenion concentration of hay infusions with special reference to its influence on the Protozoan cultures. Ibid., 1921, № 2, p. 73.
54. A. Labbé. Introduction à l'étude des milieux marins hypercalins. Arch. Zool. Exp. Gén., t. 62, 1924.
55. — Contribution à l'étude de l'allélogénèse. Mém. I. Arch. Anat. Micr., t. 21, 1925; Mém. II. Bull. Biol. France-Belgique, t. 60, 1925; Mém. III. Arch. Zool. Exp. Gén., t. 66, 1927; Mém. IV. Bull. Biol. France-Belgique, t. 63, 1929.
56. R. Gurney. Prof. Labbés Copepod «Allomorphs». Nature, vol. 120, 1927.
57. В. Шредер. Морфологическая изменчивость *Euglena gracilis* под влиянием некоторых физико-химических факторов. Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. Тр. Звенигор. гидрофизиол. ст. Инст. эксп. биол., 1928.
58. С. Скадовский. Влияние изменений pH в растворах различных электролитов на выживание личинок *Cyclops languidus*. Там же.
59. H. Stolte. Analyse der Bedingungen für Knospung und Sexualität bei *Hydra attenuata* Pall. Biol. Zbl., Bd. 48, 1928.
60. M. Jacobs. To what extent are the physiological effects of carbon dioxide due to hydrogen ions? Amer. Journ. Physiol., vol. 51, 1920.
61. — The production of intracellular acidity by neutral and alkaline solutions containing carbon dioxide. Ibid., vol. 53, 1920.
62. M. Duval. Recherches physico-chimiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques. Modifications sous l'influence du milieu extérieur. Ann. Inst. Océanogr., t. II, 1925.

63. Е. Малъм. К вопросу о действии алкалоидов на простейших, в связи с концентрацией водородных ионов и явлениями полупроницаемости клеточной оболочки. Тр. Сев. биол. ст., т. II, 1930.
64. К. Гусева. Некоторые данные к физиологии, морфологии и цитологии цикла развития *Oedogonium capillare* Kütz. Русск. арх. протистол., т.: VI, 1927, вып. 1—4. стр. 31.
65. А. Брюхатова. Изменение знака фототаксиса у *Chydorus sphaericus* и *Chydorus ovalis* под влиянием кислот. Тр. Звенигор. гидрофизиол. ст. Инст. эксп. биол., Москва, 1928.
66. Evelyn Howard. The effect of fatty acid buffer systems on the apparent viscosity of the *Arbacia* egg, with especial reference to the question of cell permeability to ions. Biol. Bull., vol. LX, 1931.
67. Walter Root. The influence of carbon dioxide upon the oxygen consumption of *Paramecium* and the egg of *Arbacia*. Biol. Bull., vol. 59, 1930.
68. J. Gray. The mechanism of ciliary movement. Proc. R. Soc. Biol. London, vol. 93, B, 1922; vol. 96, B, 1924.
69. Iun Ichi, Morita and R. Chambers. Permeability differences between nuclear and cytoplasmic surface in *Amoeba Dubia*. Biol. Bull., vol. LVI, 1929, № 1.
70. M. H. Jacobs. The influence of ammonium salts on cell reaction. Journ. Gen. Physiol. vol. 5, p. 181.
71. E. N. Harvey. The relation between the rate of penetration of marine tissues by alkali and the change in functional activity induced by the alkali. Publ. Carneg. Inst., Washington, № 183, p. 133.
72. А. Яценко. Комбинированное влияние активной реакции, температуры и света на размножение *Chydorus sphaericus*. Тр. Звенигор. гидрофизиол. ст. Инст. экпер. биол., 1928, стр. 97.
73. M. Galadziev (M. Galadgieff) et E. Malm. L'influence de quelques facteurs physico-chimiques sur les *Protozoa* marins. C. R. Acad. Sci. USSR, 1929, p. 433.
74. M. Rose. Contribution à l'étude de la biologie du plancton. Le problème des migrations verticales journalières. Arch. Zool. Exp. Gén., t. 64, 1925.
75. — Action du pH extérieur sur le phototropisme des Copépodes pélagiques marins. Arch. Phys. Biol., III, 1924, № 2.
76. T. Mc. Ilvaine. A buffer solution for colorimetric comparison. Journ. Biol. Chem., vol. 49, 1921.
77. G. Kolthoff. Der Gebrauch von Farbenindikatoren, Berlin, 1923.
78. L. J. Henderson and E. J. Cohn. The equilibrium between acids and bases in sea-water. Proc. Nat. Acad. Sci., vol. II, 1916, p. 333.
79. J. Loeb. The control of heliotropic reactions in fresh water Crustaceans by chemicals, especially CO₂. Univ. Calif. Publ. Physiol., vol. II, 1904.
80. G. Nikitinsky. Über die Wirkung der Kohlensäure auf Wasserorganismen. Zbl. Bakteriол. Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, Bd. 73, 1928, p. 481.
81. J. B. Collip. The alkali reserve of marine fishes and Invertebrates. The excretion of carbon dioxide. Journ. Biol. Chem., vol. XLIV, 1920, p. 529.
82. — Studies on molluscan coelomical fluid. Ibid., vol. XLV, 1920, p. 23.
83. — A further study of the respiratory processes in *Mya arenaria* and other marine *Mollusca*. Ibid., vol. IL, 1921, p. 297.
84. E. M. Kreps. Untersuchungen über den respiratorischen Gaswechsel bei *Balanus crenatus* bei verschiedenem Salzgehalt des Aussenmilieus. II. Mitteilung. Über den Einfluss von verschiedenem pH auf den O₂ Verbrauch und über die CO₂-Abgabe bei verschiedenem Salzgehalt des Aussenmilieus. Pflüger's Arch. ges. Physiol., Bd. CCXXII, 1929.
85. T. R. and W. Parsons. Observations on the transport of carbon dioxide in the blood of some marine Invertebrates. Journ. Gen. Physiol., vol. VI, 1923, p. 153.
86. S. Kokubo. Contribution to the research on the respiration of fishes. III. On the change of the alkali reserve of the blood due to the respiratory condition in a fish and some marine Invertebrates. Sci. Rep. Tohoku imp. Univ., vol. V, 1930, № 4, Dec.

87. M. M. Wells. The resistance of fishes to different concentration and combinations of oxygen and carbon dioxide. Biol. Bull., vol. XXV, 1913, p. 323.
 88. V. E. Shelford. Suggestions as to indices of bodies of water for fishes. Trans. Amer. Fish. Soc., 1914, Dec., pp. 27—31.
 89. Edwin B. Powers and George A. Logan. The alkaline reserve of the blood plasma of the Viviparous Perch (*Cymatogaster aggregatus* Gib.) in relation to the carbon dioxide tension, the oxygen tension and the alkalinity of the sea water. Publ. Puget Sound Biol. Stat., vol. 3, 1925, № 71—75.
 90. F. Russel. The vertical distribution of plankton in the sea. Biol. Rev., vol. II, 1927, № 3.
 91. E. B. Powers. Experiments and observations on the behaviour of marine fishes toward the hydrogen-ion of the sea-water in relation to their migratory movements and habitat. Publ. Puget Sound Biol. Stat., vol. 3, 1921, № 57—58.
 92. J. Gray. The mechanism of ciliary movement. V. The effect of ions on the duration of beat. Proc. R. Soc. London, vol. 99, B, 1926.
 93. — The properties of an intercellular matrix and its relation to electrolytes. British Journ. Exp. Biol., vol. III, 1926.
 94. — Ciliary movement, Cambridge, 1928.
 95. Jamanouchi Toshihica. Effect of anions in chemical stimulation in the *Holothuria Caudina chilensis* (Müller). Sci. Rep. Tohoku imp. Univ., vol. IV, 1929, № 4, pp. 603—615.
 96. C. Jucci. Sulla fisiologia del movimento ciliare nelle attinie. I. L'azione degli acidi cloridrico e acetico. Arch. Sci. Biol., vol. XII, 1928, p. 623.
 97. — Su la permeabilità ad elettroliti del tessuto ciliato di Attinie. Arch. Zool. Ital., vol. XIII, 1929.
-

V. Nikitin (B. Nikitine) et E. Malm. L'influence de l'oxygène, des ions hydrogène et du carbon dioxide sur la distribution verticale du zooplancton de la mer Noire

Résumé

Au cours des recherches hydrobiologiques, ayant pour but l'étude du milieu et de l'organisme, nous avons pu observer un certain parallélisme entre le changement de tel ou tel facteur du milieu et la distribution ainsi que la migration des organismes. Mais nous ne pouvons aucunement estimer un pareil parallélisme comme étant le résultat d'une dépendance causale entre les phénomènes observés. Il nous faut encore avoir des données expérimentales nous permettant de fixer le rôle de chaque facteur dans le sens de son influence sur l'organisme.

En étudiant le plancton de la mer Noire nous avons pu établir toute une série de pareils parallélismes. Des organismes vivants (les anaérobies exceptés) ne furent point trouvés en dessous de 125 m dans les parties centrales de la mer Noire et en dessous de 175 m — dans les parties littorales. L'oxygène disparaît également à ces mêmes profondeurs, ce qui nous donne le droit d'affirmer qu'il existe une dépendance directe entre ces deux phénomènes. Dans d'autres cas la

nature d'un pareil parallélisme est plus compliquée, bien qu'elle permette de fixer le rôle prédominant d'un tel ou tel facteur.

Ainsi, par exemple, il nous a semblé possible d'établir une dépendance directe entre les variations annuelles de la température et les migrations verticales saisonnières de plusieurs formes zooplanctoniques de la mer Noire.

L'étude de la distribution du plancton et des conditions hydrologiques dans la mer Noire nous montrent un appauvrissement considérable en formes zooplanctoniques en dessous de 50 m et en même temps une augmentation considérable de salinité, de densité, une diminution de O_2 , une augmentation de la tension de CO_2 et une baisse considérable de la valeur de pH. Le parallélisme entre les changements de O_2 , CO_2 et du pH et l'appauvrissement de la composition du zooplancton nous semble indiquer une dépendance très déterminée entre ces phénomènes. Afin d'éclaircir cette question il nous a fallu, cependant, nous servir de l'expérience pour établir l'influence particulière de chaque facteur sur de différentes formes planctoniques.

L'oxygène

L'importance exceptionnelle de l'oxygène comme facteur, conditionnant la respiration des êtres vivants, a été exprimée par les paroles de l'académicien W. Vernadsky:

«La respiration règle le flot de la vie dans la biosphère, aussi bien qu'elle détermine le volume des organismes et leur faculté de multiplication. Il existe dans la nature une lutte pour l'existence, sous forme d'une lutte pour le gaz, — pour oxygène libre indispensable à une grande majorité d'êtres vivants».

En reconnaissant la signification exceptionnelle de l'oxygène pour les organismes vivants — son rôle comme facteur écologique, en ce qui concerne les organismes aquatiques, ne peut également être considéré comme indifférent.

Les résultats de nombreuses expériences, aussi bien que d'explorations de différents auteurs, nous donnent des degrés très différents d'adaptation des organismes marins à un milieu aux faibles tensions de O_2 . Ainsi, pour les organismes du benthos au moins, la valeur de la tension de O_2 dans le milieu peut jouer un rôle très considérable parmi les facteurs, déterminant la composition de tel ou tel biocénose.

D'après les données de la distribution verticale de l'oxygène dans l'Atlantique, le Pacifique, les mers Baltique, Caspienne et Noire et les fiords Norvégiens, nous voyons qu'à de certaines profondeurs il y a un déficit d'oxygène, allant jusqu'à sa complète disparition. De pareilles conditions de la distribution de l'oxygène doivent influencer la distribution verticale du plancton, mais dans le cas présent nous n'avons que peu d'observations immédiates, ainsi que de données expérimentales nous indiquant l'influence de la tension de O_2 sur les différentes formes planctoniques. Nos expériences sur plusieurs formes du zooplancton de la mer Noire nous ont permis d'établir les quantités minimales de la tension de O_2 , auxquelles ces formes ne peuvent survivre. En comparant les données de l'expérience avec la distribution verticale de l'oxygène et celle des formes zooplancto-

niques dans la mer Noire nous avons obtenu les résultats suivants: les formes planctoniques qui peuvent supporter des quantités minimales de la tension de O_2 sont: les larves de Polychaetes (qui survivent avec un minimum de O_2 de 0.20—0.13 ccm par litre à 0° et 760 mm), *Pseudocalanus elongatus* (0.30 ccm), *Calanus finmarchicus* (0.30—0.20 ccm), *Oithona similis* (0.40—0.30 ccm). Toutes ces formes, dans leur distribution verticale descendent à une profondeur maximale pour la mer Noire, car, toutes, elles atteignent la «limite inférieure» de la distribution du plancton où la quantité d'oxygène varie entre 0.30—0.10 ccm. La limite inférieure de la distribution d'*Oithona nana* et de *Pleurobrachia pileus* se trouve à 75—125 m où la quantité d'oxygène varie entre 1.50 et 1.00 ccm; les expériences prouvent que ces mêmes formes peuvent survivre à un minimum d'oxygène de 1.20—1.00 ccm p. l. Dans ces cas là les conditions de la distribution verticale de l'oxygène dans la mer Noire peuvent être considérées comme un facteur des plus importants, déterminant la limite inférieure de la distribution des formes planctoniques. D'un autre côté, des formes, comme par exemple *Acartia clausii* peuvent survivre dans les conditions de l'expérience avec un minimum de 0.25 ccm. d'oxygène p. l., tandis que dans sa distribution verticale dans la mer elle ne descend guère en dessous de 70—80 m où la quantité d'oxygène surpasse toujours 1.00 ccm. Il est évident que la limite inférieure de la distribution d'*Acartia clausii* est conditionnée non pas par la tension de l'oxygène, mais par quelques autres facteurs, entre lesquels la lumière joue, probablement, un rôle prépondérant, *Acartia clausii* étant une forme avec un phototropisme positif très prononcé.

Les formes planctoniques des couches supérieures de la mer, comme *Podon polyphacoides* et *Centropages kröyeri*, qui vivent dans une eau saturée d'oxygène presque à 100%, montrent dans les conditions de l'expérience une aptitude de survivre à une quantité d'oxygène en dessous de 1.50—1.25 ccm p. l. Bien que la limite inférieure de leur distribution ne dépasse point 30—40 m, elle est conditionnée non seulement par la tension de O_2 , mais, principalement, par la lumière et la température.

Concentration de H-ions

L'importance de la réaction active du milieu, comme facteur, ayant une influence considérable sur la biologie des organismes aquatiques en général et des organismes marins en particulier, fut notée par de nombreuses recherches. Cependant, nous avons trouvé dans la littérature concernant l'étude de l'influence de la concentration des ions hydrogène sur les organismes marins, un désaccord considérable en ce qui concerne l'appréciation du rôle de ce facteur. Le reniement de la signification écologique de ce facteur dans la distribution des organismes zooplanctoniques repose sur des données expérimentales au cours desquelles l'augmentation de la concentration de H-ions fut obtenue par l'addition de l'acide chlorhydrique ou autres acides minéraux à l'eau de mer. En additionnant au cours de nos expériences le HCl à l'eau de mer, nous avons constaté que toutes les formes suivantes, comme: *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Paracalanus parvus*, *Oithona nana*, *Acartia clausii*, *Centropages kröyeri*, *Podon polyphae-*

moides et *Pleurobrachia pileus* peuvent survivre de 5 à 18 heures à un pH 5.8 et de 15 à 20 heures à un pH 6.4. Outre l'influence de la concentration de H-ions il faut noter également l'action de l'augmentation de la tension de CO_2 qui apparaît au moment de l'addition de HCl à l'eau de mer; si nous amenons la tension de CO_2 à l'équilibre avec l'atmosphère environnante—les formes zooplanctoniques peuvent survivre une période de 3 à 4 fois plus longue au même pH=5.8, mais si le pH=6.4 elles ne montrent aucune différence visible avec les formes témoins. Cette influence si insignifiante de la concentration des H-ions sur les organismes, trouve son explication dans la doctrine contemporaine sur la perméabilité de la membrane cellulaire pour les H-et OH-ions. L'expérience mentionnée, ainsi que de nombreuses données de littérature font penser que la concentration des H-ions proprement dite n'a point de signification quelque peu essentielle comme facteur écologique.

Cependant, de pareilles expériences ne nous donnent pas encore de fondement pour déterminer l'importance des changements du pH dans la mer. Dans les conditions naturelles de la mer, les changements du pH dépendent de la tension de CO_2 , c'est pourquoi le pH indique non seulement le degré de la concentration des H-et OH-ions, mais aussi le degré de la tension de CO_2 . Avec le changement de la tension de CO_2 dans l'eau de mer, le degré de la concentration des ions: CO_3 et HCO_3 et des molécules non dissociées de CO_2 et de H_2CO_3 changent également. C'est ainsi que les conditions de l'expérience, au cours desquelles l'augmentation de H-ions peut être atteinte par l'addition de HCl à l'eau de mer—diffèrent radicalement des conditions naturelles du milieu marin où les changements du pH sont accompagnés avant tout par les changements de la tension de CO_2 .

L'acide carbonique

L'influence de CO_2 sur les organismes d'eau douce, aussi bien que sur les organismes marins nous est connue grâce à de nombreuses expériences de différents auteurs. Ces expériences montrent les degrés et le caractère différents de l'adaptation des animaux marins du benthos et en partie du nekton à l'augmentation de la tension de CO_2 dans le milieu. Ces données expérimentales indiquent le rôle important et tout à fait certain, de la tension de CO_2 sur la distribution des organismes du benthos et sur la migration des poissons. En ce qui concerne les organismes planctoniques nous pouvons dire que l'influence de CO_2 n'est pas suffisamment éclairée et le rôle de ce facteur dans la distribution des organismes planctoniques n'est pas suffisamment estimé. Nos expériences, dont le but était de déterminer le temps que peuvent survivre certaines formes planctoniques à de différentes tensions¹ de CO_2 , aboutirent à des résultats suivants:

¹ La tension de CO_2 dans le milieu environnant est déterminée par la valeur du pH. Une saturation complète de l'eau de la mer Noire par l'acide carbonique donne une valeur du pH = 5.4. Aux cours de nos expériences le pH fut déterminé d'après la méthode colorimétrique selon l'échelle de Michaelis et de Mc Ilvaine avec les corrections pour la salinité d'après Kolthoff. L'oxygène fut déterminé d'après Winkler.

Table 1

Formes	CO ₂	CO ₂	CO ₂	CO ₂	HCl	(HCl)
	pH = 5.8	pH = 6.4	pH = 6.6	pH = 7.0	pH = 5.8	pH = 6.4
<i>Calanus finmarchicus</i> . .	3 — 4 m.	13—14 h.	55—60 h.	100—115 h.	17—18 h.	120 h.
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	2 — 3 »	6 — 8 »	31—35 »	67 — 75 »	9—10 »	20—21 »
<i>Paracalanus parvus</i> . .	1 — 2 »	4 — 5 »	12—14 »	36 — 40 »	5 — 6 »	13—15 »
<i>Acartia clausii</i>	3 — 4 »	5 — 6 »	14—17 »	45 — 60 »	4 — 5 »	13—16 »
<i>Oithona similis</i>	2 — 3 »	6 — 7 »	21—23 »	57 — 60 »	—	—
<i>Oithona nana</i>	2 — 3 »	5 — 6 »	18—21 »	49 — 54 »	5 — 7 »	16—18 »
<i>Centropages krøyeri</i> . .	2 — 3 »	—	11—13 »	32 — 37 »	8—10 »	20—22 »
<i>Podon polyphaemoides</i> .	1 — 2 »	5 — 7 »	24—27 »	55 — 63 »	10—12 »	23—25 »
<i>Pleurobrachia pileus</i> . .	20—30 »	10—12 »	48—56 »	—	10—13 »	—
<i>Larvae polychaeta</i> . . .	4 — 6 h.	30—40 »	80—90 »	—	—	—

Ces données expérimentales nous montrent premièrement, qu'à une grande tension de CO₂ (pH—5.8) tous les Copépodes et Cladocères périssent en 2—4 minutes, tandis qu'à une même valeur du pH, obtenue par l'addition de HCl à l'eau de mer—ces mêmes formes survivent pendant plusieurs heures. On observe également, une différence notable, qui augmente à condition d'enlever le surplus du CO₂, qui apparait au moment de l'addition de HCl à l'eau de mer, pour le compte de la «réserve alcaline» de l'eau de mer.

Tout cela signale une faible action des ions hydrogène et une action toxique très élevée des molécules non dissociées de CO₂ et H₂CO₃ sur les organismes marins. Cette différence de l'action des H et OH-ions et des molécules de CO₂, peut être expliquée par la perméabilité de la membrane cellulaire aux molécules de CO₂ et par l'imperméabilité aux H et OH-ions.

Au moment de la diminution de la tension de CO₂ (pH—6.4, 6.6 et 7.0) de différentes formes planctoniques réagissent d'une manière différente. Une grande résistance à la tension de CO₂ montrent les formes «abyssales» (pour la mer Noire): *Larvae Polychaeta*, *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus elongatus*, la limite de la distribution verticale desquelles atteint la «limite inférieure» de la distribution du plancton où la quantité de CO₂ libre atteint 1.16—1.20 ccm p. l. La limite inférieure de la distribution verticale d'*Oithona similis*, d'*Oithona nana* et d'*Acartia clausii* remonte graduellement jusqu'à 75—80 m. *Centropages krøyeri* ne descend point au dessous de 50 m. Nous avons pu observer chez ces Copépodes le même ordre successif dans la diminution de leur résistance à la tension de CO₂. La comparaison de ces

données avec la distribution verticale de CO_2 libre dans la mer Noire¹ nous permet de reconnaître une dépendance causale entre les phénomènes observés; plus la résistance des organismes à la tension de CO_2 est grande plus la limite inférieure de leur distribution dans la mer Noire est profonde. Cependant, quelques formes font exception à cette règle, par exemple: 1) *Paracalanus parvus*, qui descend plus bas qu'*Acartia clausii* et *Oithona nana* et se montre, dans les conditions de l'expérience, moins résistant à la tension de CO_2 , que les formes mentionnées; 2) *Podon polyphaemoides*—une forme des couches supérieures de la mer Noire (jusqu'à 30 m) montre une résistance considérable à la tension de CO_2 . Dans la distribution verticale de ces formes le rôle prévalent doit être rapporté non pas à la tension de CO_2 et de l'oxygène, mais à d'autres facteurs du milieu. En nous basant sur les matériaux de la distribution verticale du plancton, des conditions hydrologiques de la mer Noire, sur les résultats de nos expériences, ainsi que sur de nombreuses données de littérature, nous avons cru pouvoir faire les déductions suivantes:

1. Les organismes marins possèdent un différent degré d'adaptation dans des conditions du milieu aux faibles tensions d'oxygène. C'est pourquoi la tension de l'oxygène peut jouer un rôle très important dans la distribution des organismes marins en général et du plancton, en particulier. Ce rôle de l'oxygène, comme facteur écologique, doit être particulièrement noté dans les cas où l'on peut observer dans sa distribution verticale à telle ou telle profondeur un déficit considérable, allant jusqu'à une disparition complète, comme cela a lieu, par exemple, dans la mer Noire.

2. Les H-ions, même dans des concentrations considérables (10^{-4}) n'ont qu'une faible influence sur les organismes marins; c'est pourquoi la concentration en ions hydrogène dans les conditions de la mer ne peut avoir de signification écologique.

3. Les molécules non dissociées de CO_2 et de H_2CO_3 exercent une action toxique sur beaucoup d'organismes planctoniques. La tension de CO_2 dans les couches supérieures de la mer n'est point constante et varie avec la profondeur; elle a une influence très importante sur la distribution des organismes marins du benthos, aussi bien que du plancton.

4. Autant que la valeur du pH indique non seulement la concentration en ions hydrogène, mais aussi le degré de la tension de CO_2 dans la mer—ses variations doivent être reconnues comme facteur ayant une influence importante sur la distribution et la biologie des organismes marins.

¹ La distribution de CO_2 libre dans la mer Noire a été déterminée d'après la méthode de Krogh par M. N. Chihyrine (Station biologique de Sébastopol) 0 m—0.41 cc/m; 50 m—0.50 cc/m; 100 m—1.06 cc/m; 150—1.16 cc/m; 200 m—1.25 cc/m p. l.