

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ К АККЛИМАТИЗАЦИИ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Доктор биол. наук А. Ф. КАРПЕВИЧ

В настоящее время очень важно рассмотреть и углубить теоретические основы акклиматизации водных организмов в связи с значительным расширением этих работ. Необходимо также наметить основные требования к биологическим и хозяйственным обоснованиям акклиматизации водных организмов и формирования фаун отдельных водоемов, чтобы найти способы предвидения результатов акклиматизации.

В данной статье мы попытались систематизировать мнения различных ученых по теоретическим вопросам акклиматизации водных животных, носящих фенотипический характер, и излагаем наши представления о теоретических основах процесса акклиматизации и терминологии.

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ АККЛИМАТИЗАЦИИ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Проникновение отдельных видов растений и животных в чуждые им области известно давно; так же очень давно проводятся переселения наземных животных и растений для расширения ареала полезных видов, для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур, а также в декоративных и любительских целях и т. д. Процесс акклиматизации многих видов растений и животных уже завершился и, чтобы установить их происхождение, необходимы специальные изыскания.

Вопросы акклиматизации наземных животных и растений широко обсуждались еще до Ч. Дарвина. В трудах Ч. Дарвина «Происхождение видов» и в работах других ученых того времени — А. Де-Кандолля [40], Азо-Грей и др. — этим вопросам также уделялось большое внимание. Тогда же начали определяться и основные понятия и терминология в этой области, которые позднее подверглись существенным изменениям [41, 42 и др.].

Отечественные исследователи В. П. Малеев [28] и В. В. Станчинский [36] обобщили опыт и разработали теоретические основы акклиматизации наземных растений и животных. Многие в их работах полезно до сих пор и может быть использовано при разработке научных основ и терминологии акклиматизации водных организмов.

В области акклиматизации водных животных долгое время не существовало сколько-нибудь твердых теоретических принципов. Более того, считалось ненужным проводить теоретические работы. Некоторые ученые считали, что дешевле переселить организмы из одного водоема в другой и затем убедиться в результатах, чем вести научные исследования и пытаться заранее доказать полезность и целесообразность интродукции. Пока пересадками занимались в ограниченных масштабах и заселяли мелкие водоемы, не имеющие крупного промышленного значения, такая точка зрения была терпима.

Но согласиться теперь с этой точкой зрения, когда решаются задачи реконструкции фаун огромных озер, водохранилищ и даже морских водоемов — Арала, Каспия и др., невозможно. Неправильно выбранный объект может повредить фауне водоема и понизить его промысловую продуктивность, а хорошо подготовленные мероприятия по акклиматизации могут дать большой хозяйственный эффект. Такой способ улучшения качества полезной продукции водоемов и повышения их промысловой продуктивности является одним из путей управления кормовой и промысловой фауной водоема. Естественно, что для этого необходима теоретическая разработка основ акклиматизации водных животных и реконструкции фауны водоемов.

Среди биологов прошлого века существовал взгляд, что в природе не может быть свободных мест, природа предельно насыщена, так как естественный отбор уже привел к максимальной дифференцировке фауны и флоры на данном этапе эволюции.

Этот неверный взгляд не разделяется Ч. Дарвином [8] и нашими учеными [28, 36]. Ч. Дарвин в «Происхождении видов» писал: «появление свободных мест будет зависеть от изменения физических условий».

В. В. Станчинский [36] по этому поводу пишет, что мнение о предельном насыщении природы основано на неверном предположении о всемогуществе и универсальности естественного отбора, уже приведшего к максимальной дифференцировке фауны на данном этапе эволюции. Он считает, что фауна на самом деле неполно насыщена и в ней всегда можно найти свободные экологические места.

Эта, как он называет, теория свободных экологических мест имеет огромное значение для акклиматизационной практики.

Понятие «экологические места» — «ниша» в толковании В. В. Станчинского [36] несколько устарело, но основное его положение, отвергающее идеалистическое представление о всеобщей целесообразности и предельном насыщении фауны, правильно.

Об этом свидетельствуют и все новые факты успешной акклиматизации животных и растений в новых для них областях. Хорошо известно, что в морях разных климатических зон (тропических, субтропических и арктических) число видов, составляющих их фауны, неодинаково.

Количество видов в теплых морях огромно, но численность каждого вида невелика. Наоборот, в бореальных и особенно арктических морях видовое разнообразие заметно меньше, но численность обитающих там видов часто огромна.

Это показывает, что разнообразие форм и, следовательно, «степень насыщения фауны» может быть в отдельных зонах различной и по существу «беспредельной»¹. Причины видового разнообразия зависят от условий окружающей среды и от способности видов ассимилировать эти условия.

В теплых морях условия физико-химической среды, главным образом температурные, благоприятны для обмена веществ, размножения, развития и роста особей многих видов.

Виды, возникшие здесь или проникшие из соседних областей, легко приживаются и дают жизнестойкое потомство, но численность их особей ограничивается недостатком мест для обитания, размножения и главным образом недостатком пищи и избытком врагов (там, где мало корма, усиливается хищничество). Следовательно, в тропических морях абиотические условия, как правило, благоприятны для выжива-

¹ Пределом видового разнообразия, в нашем представлении, может быть такое число видов в водоеме, при котором воспроизводство отдельных видов часто не в состоянии восполнить убыль в данных условиях и эти виды находятся на грани вымирания.

ния многих видов, но степень процветания последних зависит от межвидовых биотических отношений, от наличия пищи для всех стадий развития и от числа врагов. В тропических морях часто соотношение хищников и жертв определяет численность видов.

В арктических морях физико-химические условия жизни главным образом опять-таки температурные, чрезвычайно суровы и только небольшое число видов может их освоить, и ресурсы водоема используются ограниченным числом видов. Поэтому напряженность межвидовых биотических отношений в арктических морях значительно меньшая, чем в тропических, и численность особей видов, приспособившихся к суровым условиям, но имеющих огромные резервы кормов, резко возрастает.

Следовательно, нельзя говорить «о насыщенности фауны» как о конечном результате эволюционного процесса всей водной фауны Земли. Наоборот, освоение жизненных ресурсов некоторых районов с суровыми физико-химическими условиями, например арктических морей, пещерных и высокогорных озер и т. д., еще только начинается. Скорость освоения этих областей и их водоемов зависит от адаптивных свойств видов, уже сюда проникших, от возможности формообразования в новых условиях, а также от преодоления естественных препятствий — импедитных границ (обширные пространства, течения, температурные барьеры и т. д.) и от деятельности человека.

Усилиями людей безусловно будет ускорен процесс разностороннего освоения слабо заселенных водоемов. Одним из путей, ускоряющих этот процесс, и является переселение и акклиматизация новых видов в трудно доступные для них области. Идея трансокеанических акклиматизаций, высказанная Л. А. Зенкевичем [12, 14], должна получить широкую разработку и практическое применение.

Повышение холодоустойчивых, солеустойчивых и других свойств у ценных видов путем направленного их выведения также поможет увеличить разнообразие видового состава фауны и флоры слабо заселенных водоемов. Развивать эти работы необходимо, так как хозяйственное освоение высокогорных, арктических, антарктических и других ранее малодоступных человеку районов и водоемов в настоящее время происходит чрезвычайно быстрыми темпами.

Не следует забывать, что для межпланетных путешествий и заселения планет потребуются особо выносливые виды и новые методы их перевозки с Земли, может появиться возможность переселения с других планет на Землю совершенно новых видов.

Но для этого мы должны уметь определить требования имеющихся видов к среде и найти виды, которые смогут приспособиться к измененным условиям жизни.

Необходимость изучения биологии вида перед его вселением в новый водоем, изучение экологических связей в материнском водоеме в целях предвидения эффекта его акклиматизации в новых условиях признавалась многими учеными, работавшими в этой области [5, 11, 12, 13, 16, 18, 19, 38 и др.]. Но только в 1952 г. на совещании по акклиматизации рыб и беспозвоночных была подчеркнута мысль о необходимости при акклиматизации водных животных исходить из требований вида к среде и из мичуринского принципа — принципа диалектического материализма — единства организма и условий жизни [6, 7, 29, 30, 31 и др.].

Но тезис о единстве организма и среды часто употребляется без ясного понимания его конкретного содержания в каждом отдельном случае, без выявления тонких связей вида и особей отдельных популяций с условиями существования, со средой. Эта неясность приводит к спорам относительно степени важности тех или иных факторов среды при освоении видом новых условий.

В. В. Васнецов [5] указывает, что некоторые авторы (Л. А. Зенкевич, А. Ф. Карпевич и др.) придают первостепенное значение влиянию на переселяемый организм абиотических факторов среды. По его мнению, основное значение имеют биотические отношения, возникающие у переселенца в новых условиях.

Этот спор для теории акклиматизации имеет принципиальное значение и для его правильного решения необходимо внимательно рассмотреть конкретное содержание понятий о взаимоотношении органической и неорганической природы, об единстве организма и условий жизни, а также о взаимоотношении вида и среды при освоении им новых жизненных условий.

Природа являет собой единство противоположностей, так как она состоит из мертвого и живого. Эти атрибуты природы взаимосвязаны и находятся в постоянном диалектическом противоречии: живое $\rightleftharpoons$ мертвое.

Живая материя, живые организмы возникли из неорганической мертвой материи и при своей жизнедеятельности всецело зависят от нее, поэтому в развитии мира ведущей стороной противоречия является мертвая неорганическая материя, а соподчиненной — живая. Именно поэтому обмен веществ организмов не может протекать без ассимиляции элементов неорганической природы. При газообмене организмом поглощается кислород воздуха или кислород, растворенный в воде; белковый и жировой обмен зависит от состава пищи, а эта последняя в конечном итоге состоит из неорганических элементов — азота, фосфора, углерода и т. д.; солевой и водный обмен также протекает только при ассимиляции организмом неорганических элементов внешней среды. Отсутствие или недостаток элементов, необходимых для обмена веществ, приводит организм к гибели.

Но раз возникнув, живое при своем развитии и жизнедеятельности из соподчиненной стороны противоречия становится ведущей, так как живой организм не пассивно, а активно избирает нужные ему элементы неживой природы, или, как считает Т. Д. Лысенко [27], избегает ненужные и вредные для него элементы и условия среды. Водный организм ассимилирует те элементы, которые способствовали его появлению, поддерживают его жизнедеятельность и участвуют в его развитии. Организм с момента своего возникновения предпочитает обитать только в тех условиях, которые полностью удовлетворяют его потребности, где элементы, необходимые для его жизни, имеются в избытке или в достаточном и доступном для его обмена количестве, т. е. организм обитает там, где он может активно избирать нужное ему из окружающей среды. Естественно, что в этом случае внешняя среда становится подчиненной стороной противоречия и часто некоторые элементы среды в развитии растительного и животного мира участвуют даже как бы в снятом виде. Например, при постоянном избытке кислорода в воздухе или в воде элемента, столь необходимого для дыхания почти всех живых существ на земле (за исключением некоторых бактерий), он (кислород) не ограничивает развитие и распространение растений и животных в данной области, так как потребляется ими без усилий.

И только, когда кислород, соли или любые другие элементы, необходимые для обмена веществ данного организма, оказываются в недостаточном количестве и не обеспечивают его жизнедеятельность (отсутствие кислорода или пониженное содержание его в воздухе или воде, слишком низкие или слишком высокие для данного вида температуры, соленость воды и т. д.), тогда главным во взаимоотношении организма и среды становится опять мертвая природа. В таких случаях особи прежде всего стремятся покинуть неблагоприятную зону; если же это невозможно, тогда должна произойти перестройка обмена веществ организма в соответствии с условиями среды, и он опять займет ве-

дущее положение во взаимоотношениях со средой или погибнет. Таким образом в диалектическом противоречии — мертвое $\rightleftharpoons$ живое, среда $\rightleftharpoons$ организм — неорганическая материя занимает главное положение, в этом противоречии неорганическая материя становится главной стороной только в критические для живого моменты: в моменты возникновения и уничтожения живого, а также при появлении новых элементов в среде обитания данного вида или при освоении видом чуждой ему области.

При переселении вида в непривычную для него область или во-доем первыми с новой средой встречаются и вступают во взаимодей-ствие отдельные особи вида. От их выживания и зависит дальнейшее закрепление вида в новом ареале. Выживание же особей возможно только в том случае, если они найдут в новых условиях элементы сре-ды, удовлетворяющие их обмен.

К элементам среды, без которых в организме невозможен азотистый, жировой, солевой и газовый обмен, мы относим кислород, соли, воду, биогенные элементы в неорганическом или органическом веществе (пища) и другие, называя их ассимилируемыми, основными элемента-ми при взаимоотношении организма и среды.

Наличие или отсутствие какого-либо из этих элементов определяет и возможность выживания вселенца. К перечисленным основным эле-ментам среды мы относим главным образом абиотические элементы и пищу — пищу в значении биохимического ее состава, пригодного для поддержания обмена веществ данного организма. Для особей каждого вида состав основных элементов среды и диапазон их количественных выражений может быть специфичным.

Как правило, различия в новой и старой для данного организма среде редко происходят по линии всех элементов, чаще эти различия возникают при изменении какого-либо одного или нескольких элемен-тов (или факторов) — солёности, содержания в воде кислорода, пищи и т. д. На это обращает особое внимание В. В. Станчинский [36] и дру-гие ученые.

Однако важно, чтобы особи не только выжили в новой среде, но и дали потомство. Мы считаем, что организм на всех этапах развития может выжить только в том случае, если уровень его обмена веществ в новых условиях будет поддерживаться на достаточной для воспроиз-ведения потомства высоте. А это возможно в том случае, когда, кроме основных элементов среды, и другие окажутся благоприятными. К ним, в первую очередь, относятся те условия среды, которые не ассимили-руются организмом и не входят в состав его тела, но без них и не возможна необходимая интенсивность обмена.

Например, температура, грунты, субстрат для откладки яиц, те-чения и другие элементы не могут быть ассимилированы особями, но они определяют интенсивность их обмена, темп их жизнедеятельности, развития и роста. Эти поддерживающие, не ассимилируемые организ-мом элементы мы называем факторами абиотической среды.

Ведущие факторы среды и их сочетания для особей каждого вида и каждого этапа их развития также могут быть разными. Они и со-ставляют необходимые для жизни особей условия физико-химической среды.

Следовательно, в первый период акклиматизации вида при воз-никновении взаимоотношений его особей с новой средой прежде всего должно быть поддержано или восстановлено ведущее положение орга-низма по отношению к абиотической среде и способность вселенных особей избирать для своего обмена основные и поддерживающие эле-менты, в том числе пищу. Иными словами, абиотические отношения (в новом понимании с включением биохимически пригодной пищи) орга-низма определяют исход выживания вселенных особей и, следователь-

но, исход собственно акклиматизации. Поэтому при переселении вида в непривычные для него условия следует заранее учитывать наличие новых для его особей элементов и факторов среды в заселяемом водоеме и следует определить их влияние на обмен вселенца. При переселении черноморских нерид в Каспий, где иное соотношение ионов в воде и более слабая общая их концентрация, прежде всего и выяснялось, возможна ли у вселенцев осморегуляция, заранее определялся их солевой и энергетический обмены и другие связи с неорганической средой.

Если протекание физиологических процессов в организме окажется в новых условиях обеспеченным и особи смогут выживать на всех этапах развития, то основные элементы среды как бы отодвигаются на второй план и первостепенное значение приобретают факторы среды, которые поддерживают протекание обмена веществ особей на уровне, необходимом для воспроизведения потомства, что и способствует образованию популяции в новых условиях.

Взаимоотношения популяции со средой более сложные, чем у особи. В круг этих взаимоотношений входят не только физико-химические условия и пища. Среди них большое место уже занимают и биотические отношения популяции, в первую очередь пищевые отношения, доступность корма, его общие запасы и количество на одну особь. При недостатке корма выступают конкурентные отношения вселенца с другими видами, появляются враги, хищники, паразиты и т. д. Враги, паразиты, как и абиотические факторы среды — температура, течения и т. д., не могут быть включены в обмен веществ особей, а потому их мы относим к факторам среды (биотические факторы среды).

Биотические и абиотические факторы среды определяют темп нарастания численности популяции в пределах ареала и района массового скопления особей, а биотические отношения популяции определяют количественное процветание вида в новых условиях и, следовательно, хозяйственный эффект акклиматизации. Она будет положительной только, если популяция и вид станут главной стороной противоречия: вид ↔ среда.

В. В. Васнецов [5] охарактеризовал эти отношения в более общей форме, советуя для правильного представления об отношениях со средой, в которые вступает новый вселенец, в водоеме пользоваться понятием «ниши».

«Ниша — это система отношений вида к биотическим и абиотическим условиям среды, система, которая собственно и определяет существование вида и в которой выражается единство вида и среды» [4].

Конкретизируя это положение, прибавим, ниша — это система отношений, в которой организм остается главной стороной противоречия при взаимоотношениях живого и мертвого, а вид — главной стороной его противоречивых отношений с биотической и абиотической средой.

«При вселении в водоем новый вид создает новые отношения, очень близкие к отношениям, свойственным вообще виду — создает свою нишу, — пишет В. В. Васнецов [5]. Но для этого необходимы определенные условия среды. Если же их нет, то должны переделаться отношения, создаться новые, и тогда образуется новая форма того или иного систематического значения, или же вид не удержится в новом водоеме, исчезнет в более или менее короткий срок». Мы принимаем эти положения В. В. Васнецова, но раскрываем конкретное их содержание. Только в этих целях мы разделяем процесс акклиматизации на этапы, выделяя отношение организма и популяции к абиотическим и биотическим факторам, уточняем толкование понятия «ассимилируемые факторы среды» (понятие, примененное Т. Д. Лысенко [27]).

Кратко резюмируем изложенное:

1) все то, что ассимилируется организмом в процессе его обмена веществ, лучше называть элементами, а не факторами, тогда основны-

ми, или ассимилируемыми, элементами среды будет все то, что включается в тело организма при помощи биохимических процессов обмена веществ. От освоения этих элементов зависит выживание или гибель особи;

2) поддерживающими, неассимилируемыми, элементами является все то, что не включается в процессы обмена веществ, но стимулирует или сдерживает их протекание; а следовательно, стимулирует или сдерживает развитие популяции, размножение и рост особей, а также все, что влияет на распространение популяции в пределах ареала и количественное развитие вида — эти элементы среды лучше называть факторами среды.

3) условия жизни вида, его ниша, в нашем понимании, определяются отношением особей к ассимилируемым элементам среды и взаимоотношением популяции с неассимилируемыми или поддерживающими факторами абиотической и биотической среды, от этих последних и особенно от биотических отношений зависит процветание вида;

4) при наличии благоприятных условий физико-химической среды и наличии усвояемой по своему химическому составу пищи переселенные в новые условия особи выживут. Однако даже ведущее положение организма по отношению к ассимилируемым элементам среды, его активное избирание условий существования не определяют хозяйственного эффекта акклиматизации. Этот эффект зависит от взаимоотношений популяции с поддерживающими факторами среды, в том числе и от ее биотических отношений с аборигенами в новом водоеме. Если и в биотических отношениях популяция вселенца займет ведущее положение, то ее численность увеличится настолько, что окажется возможным ее хозяйственное использование. В том случае, когда положение популяции вселенца окажется подчиненным, его численность будет ограниченной и его промысловая ценность пониженой;

5) акклиматизация вида представляет собой единый процесс освоения им новой среды и приспособления к ней, но этот процесс имеет как бы две стороны и две ступени:

приспособление и выживание особей на всех стадиях их развития при ассимиляции ими новых элементов физико-химической среды и биохимически подходящей пищи;

приспособление, «пришлифовка» вида к новым факторам среды, его утверждение в ней, численное развитие, т. е. избирание условий существования — создание ниши.

ОСНОВНЫЕ СЛУЧАИ ОСВОЕНИЯ НОВОЙ СРЕДЫ ОСОБАМИ И ПОПУЛЯЦИЕЙ

1. В новых условиях имеется (хотя бы) один элемент, который не может быть освоен организмом (вредный элемент). Например, повышенное содержание иона K^+ в воде Балхаша препятствует освоению этого водоема многими видами беспозвоночных. Или, наоборот, недостает какого-либо элемента, необходимого для обмена веществ, например света для растений, кислорода для дыхания животных и т. д., а без него невозможен обмен веществ. В этом случае особи не смогут преодолеть диалектическое противоречие: организм $\rightleftharpoons$ среда, они погибнут на первом же этапе акклиматизации, при их адаптации к новым физико-химическим условиям. В таком случае акклиматизация не даст положительных результатов.

2. Количественные показатели (пределы колебаний) некоторых элементов среды в новом водоеме выходят за пределы видовых возможностей особей или отсутствует необходимый для обмена элемент, но замена его, обеспечивающая нормальное протекание обмена, хотя и на новой основе, возможна. В этом случае первый этап акклиматизации

пройдет успешно. Например, компенсация одновалентных ионов солей двухвалентными, по-видимому, произошла у солоноватоводных дрейссен (*Dreissena angusta*), проникавших из солоноватой в пресную воду, что привело к качественному изменению солевого обмена и образованию нового вида *Dreissena polymorpha*, способного обитать в пресной и солоноватой воде [19, 20].

Однако освоение новых элементов среды, входящих в группу основных, часто сопровождается появлением изменений в морфологии и физиологии вселенца. Эти изменения зависят от глубины перестройки обмена веществ. При ассимиляции новых элементов происходит качественная перестройка обмена и образование нового вида [20] с новыми свойствами и новыми адаптациями, а следовательно, и новыми качествами. В этом случае особи вида могут утратить те свойства, из-за которых их переселили в новую область, или они приобретут неожиданные черты в морфологии, темпе роста и т. д. Такие случаи возможны при переселении особей в водоемы с иным солевым, газовым составом воды, новой по химическому составу пищи¹ по сравнению с материнским и т. д.; особенно при продвижении вида в зоны с сублетальными для него условиями среды (температура, соленость, кислород и др.).

3. Вид, переселенный в новые условия, встречается здесь с привычными элементами среды, с тем же солевым составом, но с иным их напряжением (иная концентрация солей) и новыми пределами их колебаний, чем это имело место в материнском водоеме. Крайние точки концентраций элементов должны находиться в пределах физиологических возможностей вида. В этом случае, по-видимому, качественных изменений в обмене веществ особей не происходит, а будут происходить количественные изменения, т. е. увеличивается или уменьшается интенсивность газообмена, солевого или белкового обменов и т. д.

В таких условиях у переселенных особей проявляются видовые свойства, ранее находившиеся в скрытом (потенциальном) состоянии; их проявление у данной экологической группы не вызывалось прежними локальными условиями среды [19, 20, 21, 22].

Это положение хорошо прослеживается на примере морфо-физиологических различий у отдельных разновидностей одного вида дрейссен Северного Каспия. Экологические варианты *Dreissena polymorpha*, var. *tipica*, var. *tschapurica* и var. *marina*, обитающие в воде разной солености, возникают именно потому, что тип их солевого обмена остается тем же «пресноводным», но каждая экологическая группа ассимилирует одновалентные ионы солей Na, K, Cl и двухвалентные — Ca и др. из растворов разной концентрации, вследствие чего изменяется количественная сторона протекания процесса осморегуляции.

Изменение скорости протекания физиологических процессов при обитании особи даже при наличии привычных элементов и факторов среды (температуры, солености и т. д.), но в другом их диапазоне может вызвать изменения в темпе роста особи, в скорости созревания ее гонад, развития ее зародышей и т. д., а также и в морфологии. Например, у щуки, переселенной из Франции в более теплые воды Испании, увеличился темп роста. Возможно изменение и в биологическом цикле (сдвиги в сроках нереста и т. д.). Черноморские кефали, по наблюдениям С. Н. Пробатова [35], переселенные в Каспий, изменили сроки размножения: остронос (*Mugil saliens*) из-за раннего прогрева воды береговой зоны Каспия мечет икру в относительно мелководной зоне в июне—июле, а нерест *M. auratus* из-за летнего перегрева воды открытой зоны отодвигается на конец августа—сентябрь. По этой причине и возникло значительное различие в росте молоди этих кефалей.

¹ Пища, новая по химическому составу, особенно важна для растений.

В таких случаях возможно некоторое изменение ценного признака, из-за которого особей данной экологической группы переселяют в новый водоем.

5. Вполне вероятны случаи, когда особи вида окажутся жизнеспособными в новых условиях, но численность популяции и ее распространение ограничиваются отсутствием подходящего субстрата для размножения (стерлядь в Западной Двине) или при благоприятных условиях размножения и жизни численность популяции на первых этапах развития будет велика, но из-за недостатка кормов для молоди темп их роста и упитанность будут пониженными, и особи потеряют свои промысловые качества.

6. Вселенные особи могут встретить в водоеме абиотическую среду, более или менее близкую к привычной или пригодной для выживания особей, но биотическое окружение может оказаться резко отличным. В этом случае первый этап акклиматизации может пройти успешно, а последующее нарастание численности популяции будет всецело зависеть от биотического окружения: врагов, конкурентов и т. д. В одних случаях вселенные особи могут погибнуть от врагов и паразитов или выжить в ничтожном числе, а в других—при отсутствии запасов корма или при большом числе видов, живущих за счет кормов, необходимых и вселенцу, его особи выживут, но не дадут массового развития или снизят темп роста.

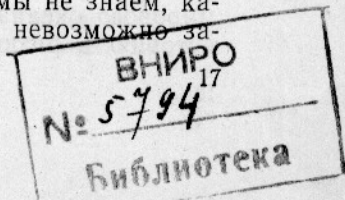
7. Условия нового водоема таковы, что возможно выживание только какой-либо стадии вселенца. Например, выращивание осетровых в Балтийском, Аральском морях, в Пролетарском осолоненном водохранилище и других водоемах, выращивание акул и крабов в пресной воде (в Китае), выращивание молоди рыб и других видов для дальнейшего их вывоза в другие водоемы и т. д. может иметь хозяйственное значение.

Таким образом, при переселении особей вида в новые для них условия жизни (а не только в новый водоем), со своеобразной физико-химической средой на первом этапе акклиматизации вида первостепенное значение для выживания его особей имеют их взаимоотношения с основными элементами неорганической среды (кислород, соли, вода и т. д.). Без включения этих элементов в обмен веществ невозможно и выживание особей, а следовательно, и невозможна их акклиматизация.

Поэтому при переселении особей вида в новый водоем, обладающий близкими условиями физико-химической среды к прежним условиям, первый этап акклиматизации проходит успешно. Но хозяйственный эффект акклиматизации часто зависит от второго этапа, когда происходит освоение видом неассимилируемых элементов—факторов среды и при установлении биотических отношений вселенца с аборигенами. Этот вывод и является ответом на возникший спор: что важнее—изучение абиотических или биотических связей организма со средой. Как мы видим, такая постановка вопроса была неправильной и она возникла вследствие недостаточного раскрытия противоречивых взаимоотношений организма и среды в применении к проблеме акклиматизации. Отсюда ясно, что результаты акклиматизации возможно определить заранее только исходя из морфо-физиологических особенностей и адаптаций отдельных экологических групп переселяемого вида и биоэкологических условий заселяемого водоема.

Однако наши знания и в той и в другой области несовершенны и потому мероприятия по акклиматизации ценных видов еще не могут быть полностью обоснованы и часто таят в себе известный риск.

В. В. Васнецов [5] указывает, что самое трудное—заранее предугадать результаты акклиматизации, так как фактически мы не знаем, какие отношения со средой возникнут у вселенца, также невозможно за-



ранее определить нишу вселенного вида, так как на разных этапах развития рыб требования к среде изменяются, поэтому для определения ниши вида рыб, который предполагается акклиматизировать, надо выяснить требования этого вида на всех этапах его развития. Это последнее положение остается важным и правильным, пока слабы наши знания о видовых требованиях особей, предъявляемых на разных этапах их развития к ассимилируемым и неассимилируемым элементам среды и пока недостаточно изучены особенности заселяемых водоемов. Но на основе уже имеющихся данных все же были проведены правильные биологические обоснования по акклиматизации черноморских кефалей, нерид и синдесмии в Каспийском море, сигов Чудского озера в разные озера и т. д.

При отборе видов для акклиматизации следует исходить из того положения, что виды существуют в форме рас, подвидов [36], разновидностей [27], в форме экологических групп [21] и т. д.

Каждая экологическая группа, как правило, встречается с меньшим разнообразием факторов среды и главным образом с ограниченными пределами колебаний основных элементов и факторов среды (температуры, солености, кислорода, химизма кормов, видовым разнообразием врагов и т. д.), чем вид в целом во всем его ареале. Следовательно, у отдельных экологических групп проявляются не все возможности вида, а только те, которые вызываются воздействием окружающих конкретных условий. Отдельные экологические группы в данных условиях не могут использовать все морфо-физиологические наследственные свойства вида. Поэтому, намечая вид для переселения, необходимо подбирать особей из определенной экологической группы, наиболее подходящих по своим свойствам для переселения в данный водоем. Но в новых условиях у них могут появиться ранее скрытые свойства, которые более или менее изменят их первоначальный облик. Пути и характер этих изменений в новой среде рассмотрены выше.

Предусмотреть возможные изменения у переселенных особей можно, если известны свойства вида и его требования к среде при изучении их методом экологического анализа, т. е. путем изучения свойств его отдельных экологических групп как в природе, так и в эксперименте [21, 22]. Кроме того, при отборе форм для акклиматизации и изучении их свойств следует принимать во внимание происхождение, историю и распространение данного вида. С этих позиций легче подойти к выбору новых видов для данного водоема и заранее определить возможные направления его изменений в новых условиях.

В этом отношении чрезвычайно важным является положение Ч. Дарвина [8] о процессе дивергенции фаун, связанных единством происхождения, но в последующем изолированных и развивавшихся самостоятельно. Несмотря на то, что отдельные виды приобрели особые морфо-физиологические свойства у них, как нами показано, остаются в потенции черты предков, например, дрейссена (*Dreissena polymorpha*), обитающая в пресной воде, способна переносить соленую воду именно потому, что она солоноватоводного происхождения; аральская сердцевидка (*Cardium edule*) обитает при солености воды 10—12‰, но в потенции сохраняет способность жить при океанической солености и т. д. [20]. В этом кроется исключительно важная возможность переселять виды казалось бы в совершенно чуждые им области и не подходящие условия среды.

Используя положение Дарвина о дивергенции видов, Л. А. Зенкевич [14] выдвинул очень интересную и важную идею о трансокеанической акклиматизации, основываясь на общности происхождения фауны мирового океана, отдельные ветви которой затем прошли длинную историю в разных условиях обитания. Он считает возможным допол-

нить фауну Арктики за счет Антарктики, Атлантического океана за счет Тихого и наоборот. Вследствие того, что разобщенные неритические фауны Арктики и Антарктики, умеренных и тропических поясов, дают в первом приближении 14 неритических комплексов Атлантического и Тихого океанов, 8 районов умеренных поясов и 4 тропических. Они обнаруживают черты большого сходства внутри каждой группы и, следовательно, могут быть использованы как акклиматизационный фонд даже для внутренних морей.

Это положение открывает огромные, почти неисчерпаемые возможности для акклиматизации ценных видов рыб, кормовых и промысловых беспозвоночных и водорослей в морские водоемы с водами океанической солености, в морские солоноватые водоемы и в пресноводные водоемы различных стран и даже климатических зон.

Наши исследования о сохранении некоторых видовых свойств беспозвоночных в скрытом состоянии дают теоретическую основу и направление дальнейших исследований при выборе видов из отдаленных областей для их акклиматизации в наших водоемах.

Некоторую опасность представляет конвергенция признаков видов разного происхождения, но развившихся в сходных условиях, так как при переселении в новые районы они могут проявить неожиданные свойства. Поэтому при отборе форм для акклиматизации очень важно знать происхождение избранного вида, его свойства и адаптации, проявляемые и потенциальные.

В свете изложенного акклиматизация водных животных и растений вырастает, с одной стороны, в крупнейшую теоретическую эколого-физиологическую проблему, в основе которой лежит разработка видо- и формообразования при специфических взаимоотношениях организма (и вида) и среды, и с другой стороны, в крупнейшую хозяйственную проблему мирового значения.

Прежде чем перейти от общих теоретических предпосылок, необходимых для дальнейшей разработки теории акклиматизации и обоснования мероприятий по акклиматизации водных организмов, а также к рассмотрению собственно процесса акклиматизации, следует уточнить терминологию в этой области исследований.

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ В ОБЛАСТИ АККЛИМАТИЗАЦИИ

Малеев [28] специально останавливается на терминологии исследований по акклиматизации растений.

В области акклиматизации водных животных и растений также важно уяснить содержание основных терминов и понятий.

В настоящее время чаще всего встречаются следующие термины: 1) интродукция, 2) вселение (зарыбление), 3) акклиматизация и 4) натурализация.

Интродукция

«Всякое введение растения,—пишет В. П. Малеев [28],—принадлежащего к определенной систематической единице, виду или одной из низших категорий, в страну, где оно до сих пор еще не существовало, независимо от того, происходит ли это растение из страны с аналогичными или с сильно отличающимися естественно-историческими условиями, а также независимо от тех методов, при помощи которых осуществляется приспособление этого растения к условиям данной страны, мы будем в дальнейшем в соответствии с общепринятой терминологией называть интродукцией».

Следовательно, интродукция предусматривает любое введение организма в новое для него место будет ли это вселение или акклиматизация.

Мичурин И. В. [29] различал понятия «акклиматизации» и «вселения» и под последним понимал перенос особей вида в область, мало отличающуюся по своим условиям от старого их местопребывания.

Х. Майр [41] и А. Павари [42] (по Малееву [28]) фактически это же понятие именовали как натурализацию и под последней подразумевали интродукцию растений в страны, обладающие весьма близким, почти тождественным комплексом естественно-исторических условий.

С таким определением натурализации В. П. Малеев [28] не согласен. Он пишет: «Из данного выше определения натурализации следует, что натурализация представляет чисто механический акт переноса растения в новое местонахождение, хотя и лежащее за пределами естественного ареала, но совсем или почти не сопровождающийся изменением условий существования и потому не требующий какого-либо приспособления растения к условиям нового местонахождения».

Мы также считаем, что термин натурализация в том смысле, как трактует его Майр, не следует употреблять, тем более что значительно ранее Майра Де-Кандолль [40] дал иное толкование этому термину (см. ниже).

По-видимому, при «вселении» вида в новую для него область или водоем, в понимании Мичурина, не предполагается значительных сдвигов даже в количественных показателях обмена веществ и не может быть стимула для проявления скрытых потенциальных свойств особей вида.

При «вселении» вида расширяется его ареал, осваивается им новое местообитание, а не новые условия. Акт вселения помогает виду преодолеть климатические, географические и другие препятствия, и в практике акклиматизации водных животных такие мероприятия носят наименование «зарыбление», например вселение мизид в Цимлянское водохранилище [17].

Акклиматизация

В современной главным образом зарубежной литературе термин «акклиматизация» часто употребляется в очень узком значении этого слова: когда определяют привыкание особи к изменяющимся физико-химическим условиям или привыкание к отдельным факторам среды или чаще к новым для особей данной группы диапазонам колебаний (температура, соленость и другие) и их крайним напряжениям. Процесс привыкания особей к измененным условиям более точно определяется понятием «аккомодация» и французским словом «acclimation», как указывает Д. Н. Кашкаров [25], что соответствует понятию «физиологическая адаптация», «физиологическое привыкание» организма к измененным факторам среды [20]. «Acclimation», или физиологическое привыкание особи, — это только первый этап освоения новой среды вселенным организмом.

Наряду с этим, термин «акклиматизация» «acclimatisation» издавна используется и в более широком смысле, а именно: при определении выживания вида в новой для него области [5, 8, 12, 28, 36, 41].

В. П. Малеев [28] пишет: «Под акклиматизацией следует понимать интродукцию растения в страну с более или менее отличающимся от его родины комплексом естественно-исторических условий и приспособление его к этим новым для него условиям существования». Далее он показывает, что при акклиматизации происходит приспособление растения к изменившимся условиям существования.

По Майру [41] «Акклиматизацией называют приспособление (аккомодацию) к климату; вопрос об акклиматизации или приспособлении к климату ставится только тогда, когда древесная порода переносится

за пределы своей родины и свойственной ей климатической зоны в новое местонахождение, климат которого отличается от климата всех местонахождений, в которых эта порода растет на своей родине», цитировано по Малееву [28].

Майр в своем определении подчеркивает, что при акклиматизации должно произойти приспособление вселенца к климату, т. е. абиотическим условиям, а В. П. Малеев, как и другие авторы, имеет в виду приспособление вселенца к новому для него комплексу естественно-исторических условий, т. е. в нашем понимании к ассимилируемым элементам и неассимилируемым факторам среды, в том числе и к биотическим условиям.

В. В. Станчинский [36] пишет: «Акклиматизацией животных мы называем такое производимое человеком переселение диких или домашних животных из областей их естественного распространения в другие страны, при котором эти животные не теряют своей жизнеспособности и способности давать плодовитое потомство. При этом нами подразумевается приспособление не только к климатическим условиям новых мест обитания, но вообще приспособление ко всяким другим условиям существования».

И. В. Мичурин [29], как мы указывали, различает: 1) акклиматизацию, когда организмы, попадая в новую область, должны перестроиться, развить новые адаптации, и 2) вселение, когда условия нового места обитания не отличаются от старых (см. выше).

Л. А. Зенкевич [12] пишет: «Под акклиматизацией следует понимать успешное существование и развитие какой-либо растительной или животной формы в новом для нее ареале в естественных условиях».

Автор различает акклиматизацию в условиях естественной природы и акклиматизацию в условиях культурного хозяйства и считает, что возможны два вида акклиматизации:

а) акклиматизация замещения, когда вновь вселенный вид вытесняет туземца и

б) акклиматизация внедрения, когда вновь вселенный вид распространяется в водоеме, конкурируя с многими местными видами, не вытесняя ни одного из них. Это деление примерно совпадает с классификацией Станчинского [36].

Васнецов В. В. [6] указывает: «Акклиматизация — это вселение организма в новые условия, приспособление вида к новой среде».

Из приведенных цитат можно видеть, что большинство авторов, объясняя сущность понятия «акклиматизация», считают обязательным наличие двух моментов: 1) интродукции — перенос организма из его обычного места обитания (водоема) в новый и 2) успешного существования вида (а не особи) в новой среде [5, 8, 12, 28, 29 и др.].

Далее некоторые авторы¹ подчеркивают еще третью, очень существенную сторону этого понятия — особей вида переносят не только в новое для них место обитания, а в новые, отличные от прежних условия существования. Новые условия потребуют от переселенного вида приспособления к ним [5] и перестройки его адаптаций, а также и появления новых свойств у особей вида.

Таким образом, при акклиматизации имеется в виду изменение количественной и даже качественной стороны процессов обмена веществ и изменение отношения вселенного организма к ассимилируемым — основным элементам и неассимилируемым — поддерживающим факторам среды.

Отсюда под акклиматизацией водных организмов следует понимать такое переселение особей вида в новый для них водоем, когда происходит освоение ими новых элементов среды или непривычных для

¹ В. В. Васнецов, Б. И. Черфас, П. А. Дрягин и др.

них количественных напряжений элементов и факторов среды. Акклиматизация может быть успешной, когда вселенные особи вида станут главной стороной противоречия: организм $\rightleftharpoons$ ассимилируемые элементы среды, а хозяйственный эффект акклиматизации возможен только в том случае, когда образовавшаяся популяция вида при построении своей ниши станет главной стороной противоречия: вид $\rightleftharpoons$ абиотическая и биотическая среда. Иными словами, недостаточна акклиматизация особей, необходимо приживание и натурализация вида в водоеме.

Натурализация

По Де-Кандоллю (цитировано по Малееву, [28]) натурализация означает высшую степень акклиматизации, когда растение, не существовавшее раньше в данной стране, затем существует в ней со всеми признаками дикорастущих туземных растений. С этим определением можно согласиться, если дополнить его содержанием следующим: натурализация видов возможна и при «вселении» особей вида в новую область и при их «акклиматизации» в новых условиях.

В период акклиматизации решающим является приспособление особей к ассимилируемым физико-химическим элементам и пище на всех этапах их развития, а при натурализации вида решающим является освоение и приспособление популяции вида к неассимилируемым факторам среды, главным образом биотическим. Часто запасы корма и их доступность для особей на всех этапах развития, а также враги, паразиты и т. д. определяют численность популяции. Если новые отношения вида со средой, особенно его пищевые отношения способствуют размножению и развитию особей, наступает период натурализации вида в новых условиях. Этот период определяет хозяйственный эффект и последующее хозяйственное использование вселенца в новых условиях.

Из практики акклиматизации водных организмов можно привести много фактов, когда переселенные формы прошли фазу акклиматизации и вступили в фазу натурализации. Например, креветки, кефали, нереиды в Каспийском море, креветки в Аральском море, сазан в озере Балхаш, сига в Уральских озерах и др.

В. В. Станчинский [36] и некоторые другие авторы различают два вида акклиматизации: генотипическую и фенотипическую. Первая основана на скрещивании и выведении пород, способных освоить новые условия, для которых их и создают. Вторая, как мы видели, носит экологический характер и основана на максимальном использовании свойств видов и их адаптивных способностей.

Н. Стоянов [37] считает, что акклиматизация осуществляется только методами селекции и генетики, в то время как натурализация проводится методами географических и экологических переселений.

Эту точку зрения мы не разделяем, так как акклиматизация может вестись всеми доступными методами. В настоящей статье показан ход приспособления организма, вселенного в новые условия без вмешательства в его наследственные свойства, — фенотипическая акклиматизация. Более того, при современной практике переселения водных животных не предусматривается даже специальная подготовка особей к новым условиям. Метод Мичурина [29] предварительного направленного воспитания переселяемых особей, к сожалению, пока занимает очень небольшое место.

В практике акклиматизационных мероприятий мы предлагаем пользоваться следующими терминами:

Ин т р о д у к ц и я — любое введение особей в новое место обитания в целях расширения ареала вида.

Вселение (зарыбление для рыб) — переселение особей вида в новое место обитания, условия жизни в котором мало отличаются от условий в материнском водоеме.

Акклиматизация — переселение особей вида в новые для них условия, в которых им необходимо освоить новые элементы и факторы среды.

Поэтапная акклиматизация — вселение особей вида в новые условия, в которых возможно только выживание особи на каком-либо этапе развития.

Натурализация, или высший этап акклиматизации вида, наступает, когда уже определились взаимоотношения акклиматизанта со средой, его численность и возможность хозяйственной эксплуатации в новых условиях.

ПРОЦЕСС АККЛИМАТИЗАЦИИ И НАТУРАЛИЗАЦИИ ВСЕЛЕНЦА В НОВОМ ВОДОЕМЕ

Акклиматизация вида в новом водоеме, а также его натурализация являются единым процессом, но в нем возможно различить узловые моменты.

Л. А. Зенкевич [12], описывая общий ход приживания переселенного вида в новых для него условиях, выделил 8 фаз. Из них на основе всего изложенного можно оттенить пять наиболее важных узловых фаз процесса акклиматизации и натурализации вида в новых условиях.

I фаза — выживание особей вида в новых для них условиях

(период физиологической адаптации особей к новым условиям
«собственно акклиматизация»)

При вселении группы особей в новый водоем с измененными условиями физико-химической среды важнейшим является процесс ассимиляции особями непривычных элементов среды, определяющих протекание обмена веществ у вселенца (газовый, солевой, белковый обмен и т. д.). В этот период происходит и освоение новых факторов среды или их новых диапазонов (колебания температуры, скорости течений, газового и других физико-химических факторов) и пищи. В этот период определяются и новые физиологические сдвиги в организме на всех этапах его развития. Эта фаза длится от момента вселения до появления жизнестойкого и плодовитого потомства. Длительность ее зависит от биологического цикла вселенца, от стадии, на которой производилась пересадка, и от воздействия новой среды. Эта последняя может изменить протекание процессов обмена, а следовательно, изменить и темпы развития и роста вселенца.

II фаза — построение ниши видом, освоение биотопа и увеличение численности

Если ассимилируемые, основные для обмена веществ элементы среды оказались благоприятными, в том числе и пища по своему биохимическому составу удовлетворяет потребности организма на всех этапах его развития, то начинается беспрепятственное размножение особей, освоение подходящего для их обитания биотопа — грунтов или другого субстрата, пригодного для размножения, оседания личинок, прикрепления или зарывания особей и т. д. Но размножение, созревание и рост особей, т. е. увеличение численности, может быть успешным только при наличии значительных запасов пригодного и доступного корма. Следовательно, ведущим в этот период становится освоение отдельных поддерживающих факторов среды и запасы кормовых организмов.

Межвидовые биотические отношения еще не играют первостепенного значения, так как численность развивающейся популяции еще невелика, она не может потеснить аборигенов и не может стать для них основной жертвой¹. При наличии больших запасов корма и его доступности в биотопе, удобном для жизни и размножения вселенца, происходит постепенное расширение его ареала и быстрое (соответственно его жизненному циклу) увеличение численности.

III фаза — максимальная численность вселенца

Для многих переселенных видов отмечен период колоссального повышения их численности [3, 12, 38]. Диатомовая водоросль ризосоления (*Rhyzosolenia calcar avis*), моллюск (*Mytilaster lineatus*), креветка (*Leander adpersus*) и другие имели период максимального развития в Каспийском море. Это возможно благодаря: 1) беспрепятственному использованию вселенными особями ранее накопленных и мало потребляемых в данном водоеме (биотопе) пищевых ресурсов и 2) слабому напряжению биотических отношений в первый период акклиматизации (отсутствие паразитов, малое количество врагов и конкурентов из-за пищи, слабо заселенный биотоп и т. д.). Если же один из этих факторов окажется неблагоприятным (отсутствие резерва пищи, отсутствие субстрата для размножения или острая конкуренция из-за места, наличие паразитов или врагов), то резкого повышения численности может и не произойти. В этот период определяется и ареал вида.

IV фаза — обострение противоречий вида с биотической средой и уменьшение численности вселенца

При очень большой численности вида постепенно происходит более или менее полное использование доступных вселенцу кормовых ресурсов в новом водоеме, включая в значительной мере и кормовые резервы, ранее накопленные в нем. Питание особей в этом случае начинает протекать только за счет пополнения кормовой базы водоема, а не за счет его резервов и тогда обостряются противоречия популяции при ее отношении со средой, обостряются межвидовые, а затем и внутривидовые отношения.

Ограниченность пищевых ресурсов становится препятствием для повышенного темпа роста и дальнейшего увеличения численности особей популяции, а иногда и причиной ее сокращения. Новый вид начинает переходить на заменяющие корма, вследствие чего усиливается и напряженность межвидовых отношений (пищевых, за жизненное пространство и т. д.) с местной фауной. В местах больших концентраций особей возможны эпизоды появления врагов — потребителей вселенца на разных этапах его жизни. Привлечение врагов и их массовое развитие может стимулировать сам вселенец, так как при значительной численности его популяции на определенной стадии развития он сам оказывается обильным и доступным кормом для хищника.

Все эти обстоятельства в конечном итоге и приводят к сокращению численности популяции вселенца. Иногда после вспышки численности она может резко сократиться, но затем произойдет постепенное ее восстановления до более или менее постоянной величины, обусловленной условиями жизни в водоеме. И только после этого наступает последняя фаза акклиматизации — натурализация.

¹ Только при очень большой численности партий переселяемого вида, или при вселении особей на первых стадиях развития, биотические отношения могут иметь решающее значение — хищники могут начисто выесть икру или личинок, выпущенных с целью их акклиматизации.

V фаза — натурализация вида в новых условиях

В период натурализации у вида определяются и условия его существования во всем многообразии связей с окружающей средой, определяется его ниша. Впредь ареал вида и его численность будут зависеть от колебания элементов и факторов физико-химической среды нового водоема, от наличия и доступности корма, от отношений вида с аборигенами и от воздействия человека. К этому времени должны определиться и новые черты физиологии, биологии и морфологии вселенного вида.

Дальнейшее существование и развитие вида решают только крайние отклонения физико-химических условий среды, приближающиеся к летальным значениям, но, как правило, развитие и численность будут зависеть от запасов корма и биотических отношений в водоеме.

Мы изложили наше представление о наличии и последовательности отдельных фаз акклиматизации и натурализации вида в новых условиях. Можно видеть, что в каждой предыдущей фазе этого процесса начинается подготовка к последующей. Таким образом выявляется и теоретическая основа процесса акклиматизации вида. Этой основой, по нашему мнению, является закон диалектики единства и борьбы противоположностей, который проявляется при взаимоотношениях живого и мертвого, организма и среды и вида и среды.

ВАЖНЕЙШИЕ ТРЕБОВАНИЯ К ОБОСНОВАНИЮ ОТДЕЛЬНЫХ МЕРОПРИЯТИЙ ПО АККЛИМАТИЗАЦИИ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

После всего изложенного возможно определить основные требования, которые следует предъявлять к обоснованию отдельных актов акклиматизации.

I. Цель акклиматизации всегда утилитарна — особой ценного вида или его экологической группы пересаживают в новый водоем в расчете на расширение его ареала и последующее использование его особой как пищевого продукта, кормового объекта или промышленного сырья. В связи с этим главной целью вселения или акклиматизации является:

- 1) сохранение ценных видов рыб (белорыбицы, осетровых и др.),
- 2) расширение ареалов промысловых рыб (сазана, сигов, кефалей и др.),
- 3) повышение продуктивности водоема путем введения таких форм, которые более полно использовали бы его кормовые резервы, сокращали бы пищевую цепь рыб и улучшали бы состав промысловой и кормовой фауны и флоры (салака, мизиды в Аральском море; нереиды, синдемия, кефали в Каспии и др.).

II. При подготовке акта акклиматизации необходимо, с одной стороны, подобрать подходящий материал для поставленной цели — объект акклиматизации (или несколько объектов) и определить его требования к среде, а с другой стороны, необходимо изучить среду заселяемого водоема с точки зрения ее пригодности для вселенца. Кроме того, для оценки возможного эффекта акклиматизации или переселения необходимо определить целесообразность этого мероприятия с хозяйственной точки зрения.

III. При отборе форм желательно учитывать происхождение вида и естественно-исторические условия его формирования. Эти данные позволяют в общих чертах определить его требования к среде и его наследственные свойства. Например, виды пресноводного, солоноватоводного и морского происхождения легко разделяются по их отношению к солевой среде; виды арктического и тропического происхождения наиболее требовательны к температурному режиму и т. д.

Кроме того, Ч. Дарвин в «Происхождении видов», Л. А. Зенкевич [12] и другие считают, что виды, широко распространенные, полиморф-

ные легче приживаются в новых условиях, чем виды специализированные, эндемичные и реликтовые. Л. А. Зенкевичем было высказано предположение, что реликтовая фауна менее жизнеспособна, чем океаническая. Однако это положение не является общим правилом. Хорошо известно, какие огромные биомассы образуют реликтовые мизиды, корофииды и другие раки в авандельте Волги, Дона и других рек, в Северном Каспии, в опресненных зонах лиманов и заливов Черного и Азовского морей. Плодовитость дрейссены полиморфа не уступает плодовитости морских форм (кардиуму, митилястеру и т. д.). Следовательно, при отборе форм для акклиматизации желателно учитывать общую жизнестойкость, плодовитость и пластичность вида. Эти свойства могут быть выявлены при изучении его отдельных экологических групп в полевых и экспериментальных условиях.

IV. Необходимо определить требования и приспособительные свойства особей экологической группы к ассимилируемым элементам среды. Исходя из этих требований, легко определить, какой элемент из необходимых для обмена избранной формы отсутствует или находится в минимуме в новых условиях. Для выявления отношения к нему вселенца следует провести специальные исследования. Анализ экологических требований вида к среде поможет определить, приживутся ли его особи в новых условиях.

V. Необходимо заранее определить возможную численность вселенца и примерный его ареал в новом водоеме. Для этого нужно выявить величину площадей, ограниченных лимитирующими элементами и факторами среды: субстратом для его развития, запасами корма и их доступностью в новом водоеме, а также наличием врагов и конкурентов на всех этапах развития особи.

Эта задача чрезвычайно трудная, так как невозможно заранее изучить все абиотические и особенно биотические связи вида в новых условиях, но вполне возможно заранее определить элементы, благоприятные и лимитирующие развитие вселенца, т. е., следуя терминологии Станчинского [36] факторы, «определяющие и ограничивающие» выживание и развитие вида. Иными словами, до пересадки вида в новый водоем необходимо определить специфические его требования к обычной для него среде и заранее определить его отношение к новым элементам (ведущим и лимитирующим), которые могут оказаться в новых условиях.

VI. Для сохранения определенных качеств вида следует подбирать особи такой экологической группы, которая обитает в условиях, наиболее близких к условиям заселяемого водоема, в данном случае проводится вселение особей, а не их акклиматизация.

VII. Сохранение вида и расширение его ареала требует проведения его акклиматизации в водоемах с самыми разнообразными условиями, но такими, которые могут быть освоены видом при проявлении и его потенциальных свойств. В этом случае возможно возникновение новых экологических групп и форм.

VIII. Вселенный вид в одних случаях может освоить свободные или мало заселенные районы и вступить в такие отношения со средой, которые не отразятся вредно на туземных видах. В других случаях новый вид может несколько потеснить аборигенов, вступив с ними в конкуренцию из-за места обитания питания и т. д. [12].

Остается спорным вопрос: может ли вселенец вытеснить из водоема некоторые виды местной фауны? Имеющиеся факты не позволяют пока положительно решить этот вопрос. Но следует заранее предвидеть, какие формы из местной фауны нужно поддерживать и охранять, а какие могут быть потеснены при вселении новых видов. Вселение новых видов в водоем с чрезвычайно разнообразной фауной, где кормо-

вые ресурсы используются достаточно полно, может не дать желательного хозяйственного эффекта, хотя особи и найдут для обмена и развития подходящие условия. Акклиматизация новых мирных видов в тропические моря почти бесцельна, и только хищники могут там иметь успех. Наоборот, акклиматизация новых видов в изолированных водоемах с ограниченным составом промысловой и кормовой фауны и флоры может дать очень большой хозяйственный эффект (Аральское, Каспийское, Балтийское, Азовское и другие моря, озера Балхаш, Иссык-Куль и др.). В этом случае пользу могут принести как мирные, так и хищные виды, если для последних имеются не использованные пищевые ресурсы. Например, в Азовском море остается неиспользованным резерв бентоса и мелких непромысловых рыб — тюльки, перкарины, атерины и др., поэтому в этот водоем следует ввести как ценных рыб — бентофагов, так и хищников. В Аральское море следует вводить беспозвоночных во все звенья пищевой цепи и мирных рыб.

При составлении биологического обоснования мероприятий по акклиматизации водных объектов, что обсуждается во многих работах [12, 24, 33, 38], необходимо следующее:

1. Бонитировка заселяемого водоема и обоснование необходимости и целесообразности пополнения его фауны. Для многих водоемов уже имеются достаточные материалы в научно-исследовательских институтах, и только для вновь возникающих (главным образом водохранилищ) требуются новые исследования.

2. Выбор вида или лучшей для данного случая экологической группы, его биологическая и экологическая характеристики и промысловые или другие ценные качества.

3. Установление вероятности выживания вселенца в новых условиях, его вероятный ареал и возможность сохранения ценных качеств, из-за которых его переселяют, или возникновения новых промысловых или пищевых особенностей.

4. Обследование паразитов и бактериальной флоры вселенца и определение их болезнетворности для местных форм, а также определение возможности заболевания вселенца в новых условиях.

5. Перед проведением акклиматизационных работ должны быть выбраны и подготовлены районы высадки, разработаны методы транспортировки и определены формы наблюдения за вселенным организмом.

6. Все работы по акклиматизации должны проводиться в плановом порядке, и все акты акклиматизации следует строго учитывать.

Когда необходимо создать весь фаунистический комплекс вновь возникающего водоема (например, водохранилища) или слабо заселенного водоема (Аральское море), следует, исходя из особенностей климатической зоны, где расположен водоем, его физико-химических условий и возможных стихийных вселенцев, подобрать наиболее выгодный с биологической и хозяйственной точки зрения комплекс ихтиофауны, кормовых и промысловых животных и растений (см. наши статьи по Аральскому морю в этом сборнике).

В заключение следует сказать, что уровень современных знаний о требованиях видов и их взаимоотношениях со средой еще не позволяет заранее вполне достоверно определять успех акклиматизации и направление в изменении вселенного организма и его взаимоотношений со средой. Нашу попытку найти основы для такого рода предвидения мы рассматриваем как первые шаги, организующие работы в области акклиматизации.

В этом сборнике публикуются примеры биологически направленных обоснований для видов, предназначенных к вселению в наши некоторые моря и озера (Аральское, Каспийское и др.).

ВЫВОДЫ

1. Расселение видов и их акклиматизация в новых для них областях и водоемах рассматривается как эколого-физиологическая проблема, основанная на изучении требований вида к среде и его адаптациях. Решение этой проблемы преследует практические цели.

2. Раскрытие некоторых сторон закона «Единство организма (вида) и среды» послужило теоретической основой для проблемы акклиматизации.

3. В процессе акклиматизации вида возможно выделить 5 узловых фаз.

I. Выживание особей вида в новых условиях, когда происходит физиологическая адаптация особи к ассимилируемым элементам среды (элементы физико-химической среды и пищи, без которых невозможен обмен веществ особи). Акклиматизация в этом случае может быть успешной только тогда, когда при взаимоотношениях с новой средой особи станут главной стороной диалектического противоречия.

II. Построение ниши видом, освоение биотопа и накопление числа особей, которое зависит главным образом от взаимоотношений вида с поддерживающими факторами среды, в том числе и с биотическим окружением.

III. Максимальная численность вселенца возможна в период использования кормовых резервов водоема при еще ослабленных противоречиях с биотической средой.

IV. Обострение противоречий вида с биотической средой в новом для него биотопе сдерживает нарастание его численности.

V. Натурализация вида в новых условиях — установление пределов колебания его численности и хозяйственной эксплуатации.

4. Хозяйственный эффект акклиматизации может быть обеспечен только в случае, если вид в новых условиях станет главной стороной диалектического противоречия при своих взаимоотношениях с ассимилируемыми и неассимилируемыми факторами среды, в том числе при своих взаимоотношениях с биологической средой — с другими видами.

5. Основные понятия в области акклиматизации водных организмов: а) интродукция — любое введение особей вида в районы или водоемы, ранее ими не освоенные (расширение ареала вида); б) вселение (зарыбление) — это переселение особей вида в новое место обитания, условия жизни которого существенно не отличаются от условий материнского водоема. В таком случае у переселенца не может возникнуть качественной или существенной количественной перемены в обмене веществ и его биологии, а его свойства и промысловые качества в новых условиях существенно не изменяются; в) акклиматизация водных организмов — такое переселение особей вида, при котором необходимо освоение новых элементов среды и морфо-физиологическое приспособление вида к новым факторам и элементам среды. Освоение новых условий может вызвать качественные и количественные перемены в обмене веществ особей и, следовательно, в его биологии, промысловых и ценных качествах; г) натурализация, или высший этап акклиматизации вида, когда уже сформировалась его ниша и определились его взаимоотношения со средой. Этот этап определяет хозяйственный эффект акклиматизации и допускает хозяйственную и плановую эксплуатацию вселенца; д) поэтапная акклиматизация — воспитание или выращивание особей на определенной стадии их развития в новых условиях с последующим их использованием в хозяйственных целях.

6. При обосновании акклиматизации вида (или экологической группы) в новых для него условиях следует исходить из биологической и хозяйственной целесообразности.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. В., Предварительные итоги акклиматизации Азово-Черноморских рыб в Каспии, «Рыбное хозяйство», 1933, № 3.
2. Арнольд И., К вопросу об акклиматизации сазана в Ленинградской области, «За рыбную индустрию Севера», 1933, № 8.
3. Броккая В. А. и Неценгевич М. Р., Распространения *Mytilaster lineatus* в Каспийском море, Зоологический журнал, т. XX, вып. 1, Изд. АН СССР, 1941.
4. Васнецов В. В., Экологические корреляции, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 4, Изд. АН СССР, 1938.
5. Васнецов В. В., Об акклиматизации рыб р. Амура в водоемах Европейской части СССР, Труды института морфологии животных им. А. Н. Северцева, вып. 5, Изд. АН СССР, 1951.
6. Васнецов В. В., Выступление в прениях, Труды совещания по проблеме акклиматизации рыб и беспозвоночных, № 3, Изд. АН СССР, 1954.
7. Гербильский Н. Л., Биологические основы и методика заготовки посадочного материала для акклиматизации рыб, Труды совещания по проблеме акклиматизации рыб и беспозвоночных, вып. 3, АН СССР, 1954.
8. Дарвин Ч., Происхождение видов, Сельхозгиз, 1938.
9. Жуковский Н. Д., Работы по акклиматизации каспийского пузанка в Арале, Бюллетень Рыбного хозяйства № 2, Пищепромиздат, 1930.
10. Журавель П. О., Нова для системи Дніпра мизид *Hemimysis anomala* Sars. в Дніпровському водоймищі Доповіді АН УССР, № 1, 1959.
11. Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А., О возможных мероприятиях по повышению продуктивных свойств Каспия и Арала, «Рыбное хозяйство», 1934, № 3.
12. Зенкевич Л. А., Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых (для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки, Бюллетень Московского общества испытателей природы, т. XLIX, вып. 1, 1940.
13. Зенкевич Л. А., Теоретические обоснования, Акклиматизация нереис в Каспийском море, т. 48, вып. 33, МОИП, 1952.
14. Зенкевич Л. А., Биологическая таксация океана и проблемы трансокеанических акклиматизаций (тезисы), Юбилейная сессия МОИП, 1955.
15. Ильин Б. С., Акклиматизация рыб в морях в связи с гидростроительством, Труды совещания по проблеме акклиматизации рыб и беспозвоночных, № 3, АН СССР, 1954.
16. Иоганзен Б. Г. и Петкевич А. И., Акклиматизация рыб в Западной Сибири, Труды Барабинского отдела ВНИОРХ, т. V, изд. Главсибрыбпром, Новосибирск, 1951.
17. Иоффе Ц. И., Обогащение донной фауны Цимлянского водохранилища, Известия ВНИОРХа, т. 45, Пищепромиздат, 1958.
18. Карпевич А. Ф., Итоги и перспективы работ по акклиматизации рыб и беспозвоночных в СССР, Зоологический журнал, т. 27, № 6, Изд. АН СССР, 1948.
19. Карпевич А. Ф., Прогноз изменения кормовой базы рыб южных морей в связи с гидростроительством, Труды Всесоюзной Конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.
20. Карпевич А. Ф., Некоторые данные о формообразовании у двустворчатых моллюсков, Зоологический журнал, т. 34, № 1, Изд. АН СССР, 1955.
21. Карпевич А. Ф., Реконструкция рыбного хозяйства Азовского моря, Введение, Труды ВНИРО, т. XXXI, вып. 1, Пищепромиздат, 1955.
22. Карзинкин Г. С. и Карпевич А. Ф., Задачи гидробиологии в области развития рыбного хозяйства в бассейнах южных морей СССР, Вопросы ихтиологии, вып. 3, Изд. АН СССР, 1955.
23. Карпевич А. Ф., Экологическое обоснование прогноза изменений ареалов рыб и состава ихтиофауны при осолонении Азовского моря, Труды ВНИРО, т. XXXI, вып. 2, Пищепромиздат, 1955.
24. Карпевич А. Ф., Биологическое обоснование акклиматизации мизид в Аральское море, Аннотации к работам, выполненным ВНИРО, Сборник 4, МРП, Пищепромиздат, 1957.
25. Кашкаров Д. Н., Основы экологии животных, Учпедгиз, 1944.
26. Логвиненко Б. М., Новейшие вселенцы в Каспийское море, «Природа», № 2, Изд. АН СССР, 1959.
27. Лысенко Т. Д., Новое в науке о биологическом виде, Философские вопросы современной биологии, Изд. АН СССР, 1951.
28. Малеев В. П., Теоретические основы акклиматизации, Сельхозгиз, 1933.

29. Мичурин И. В., Сочинения, т. 1, Сельхозгиз, 1948.
 30. Новинский И. И., Проблема единства организма и условий жизни в мичуринской биологии и в учении И. П. Павлова, Философские вопросы современной биологии, Изд. АН СССР, 1951.
 31. Никифоров Н. Д., Прения по докладам, Труды совещания по проблеме акклиматизации рыб и беспозвоночных, № 3, АН СССР, 1954.
 32. Никольский Г. В., Прения по докладам, Труды совещания по проблеме акклиматизации рыб и беспозвоночных, № 3, АН СССР, 1954.
 33. Пирожников П. Л., Некоторые теоретические предпосылки работ по обогащению кормовой фауны озер, водохранилищ и рек (Тезисы), Третья экологическая конференция, ч. IV, Киевский государственный университет, 1954.
 34. Пирожников П. Л., К вопросу обогащения кормовой фауны озер и водохранилищ, Зоологический журнал, т. 34, вып. 2, Изд. АН СССР, 1955.
 35. Пробатов С. Н., Кефали в Каспийском море (диссертация) 1955.
 36. Станчинский В. В., Теоретические основы акклиматизации животных, Труды института сельскохозяйственной гибридизации и акклиматизации животных в Аскании-Нова, т. 1, 1933.
 37. Стоянов Н., Акклиматизационная проблема в Болгарии, Годишник на Софийск., Университет Агрономо-Лесовъдски факултет, VIII, 1929—1930.
 38. Шорыгин А. А. и Карпевич А. Ф., Новые вселенцы в Каспийское море и их значение для биологии этого водоема, Крымиздат, 1948.
 39. Трифонова А. Н., Повышение общей жизнестойкости при адаптации, Журнал общей биологии, т. XIX, № 3, Изд. АН СССР, 1958.
 40. De-Candolle A., L'origine des plantes, 1882.
 41. Mayr H., Waldbau auf naturgeschichteicher Grundlage. 2 Aufl, Berlin, 1925.
 42. Pavarì A., Studio preliminare sulla coltura die specie forestali esotiche in Italia I u II, 1916.
-