

ГЕОЭКОЛОГИЯ

В.В. Дроздов, Н.П. Смирнов, Э.Г. Гасанова

ВЛИЯНИЕ СОЛЁНОСТИ ВОДЫ НА ВИДОВОЙ СОСТАВ БИОЦЕНОЗОВ И ФОРМИРОВАНИЕ ЭКОТОНОВ В БАЛТИЙСКОМ МОРЕ

V.V. Drozdov, N.P. Smirnov, E.G. Gasanova

IMPACT OF SEA WATER SALINITY ON COMPOSITION OF COMMUNITIES AND FORMING ECOTONES IN THE BALTIC SEA

В Балтийском море градиенты факторов среды проявляются с севера на юг и от районов эстуариев к открытому морю. Целью исследования является нахождение экотонных зон как зон контакта и взаимодействия между пресноводными, солоноватоводными и океаническими сообществами. Рассмотрены особенности солёности воды как важного физиологического и экологического фактора. Изучены связи между значениями солёности на различных горизонтах и составом планктона, сообществ донных беспозвоночных и рыб. Показано, что выраженные зоны экотонных зон располагаются в районах Южной Балтики.

In the Baltic Sea, there are considerable environmental gradients from north to south and from estuaries to the open sea. The purpose of the research is to reveal ecotones as zones of the contact and interaction between biological communities belonging to fresh-water, brackish and ocean ecological groups. Aspects of salinity of sea water as the major physiological and ecological factor are investigated. The relationships between distributions of salinity in different layers and composition of plankton, macro invertebrates and fish communities were examined. The results obtained indicate that pronounced ecotones are located in the Southern Baltic Sea.

Балтийское море принадлежит к бассейну Атлантического океана и является крупнейшим внутриматериковым водоёмом севера Европы и крупнейшим пресноводно-солонатоводным водоёмом мира.

История Балтийского моря тесно связана с многочисленными изменениями океанологических условий и соответствующими колебаниями количественных значений важнейших абиотических факторов среды, таких как солёность и температура воды. В силу крупномасштабных климатических и тектонических изменений на протяжении последних 8 – 10 тысяч лет возникла и исчезла связь с соседними морями: Северным, входящим в бореальную область, и Белым, принадлежащим к арктической области. В связи с этим существенно менялся режим Балтийского моря, что выражалось, в частности, в стадиях его последовательно-

го осолонения и опреснения. Эти процессы оказали определяющее влияние на формирование современной фауны Балтийского моря, в состав которой входят виды, генетически связанные как с океаническими условиями, так и с пресными водами континентальных водоёмов.

Характерной чертой современной Балтики является пониженная солёность водных масс вследствие значительного объёма речного стока и ограниченной связи с океаном. Солёность поверхностных вод уменьшается по направлению с запада на восток. В районе пр. Каттегат солёность вблизи поверхности составляет 14 – 15 ‰, у восточного побережья Дании не превышает 10 ‰, у о. Борнхольм – около 8 ‰, в Центральной части моря и у о. Готланд – 6–7 ‰, а в Финском и Ботническом заливах снижается до 3 – 5 ‰ (рис. 1).

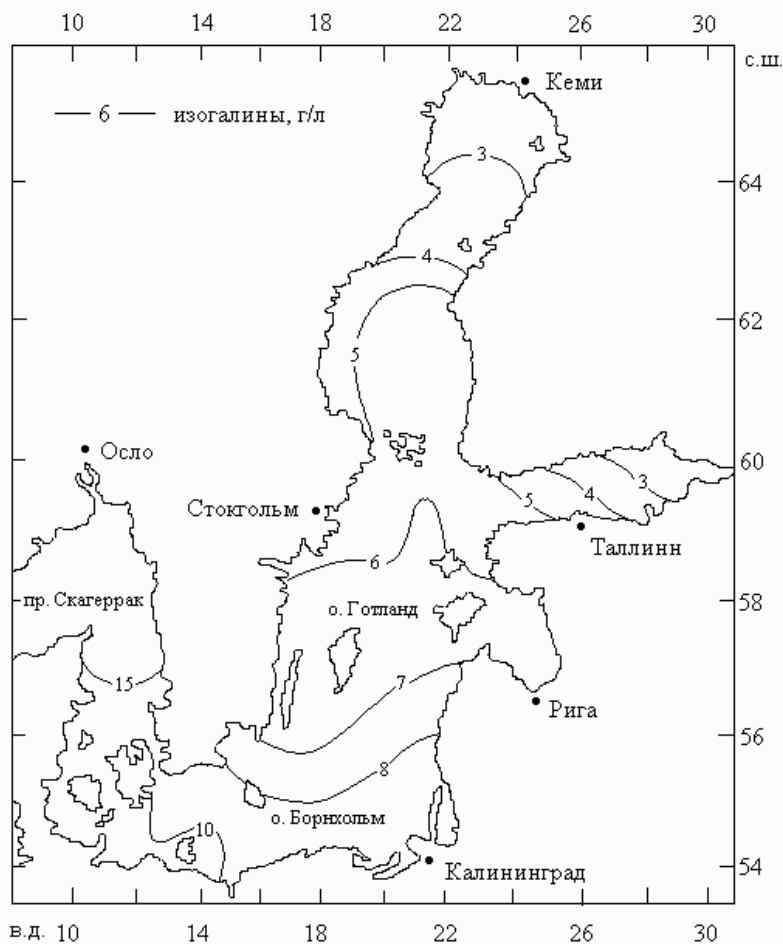


Рис. 1. Распределение значений солёности на поверхности Балтийского моря летом [6]

Океанологические условия в глубинных и придонных горизонтах во многом определяются вторжениями высокосолёных водных масс из Северного моря. Солёность у дна достигает более высоких значений (рис. 2). В Арконской впадине она колеблется от 14 до 16 ‰, в Борнхольмской впадине – от 12 до 14 ‰, в Готландской – от 11 до 13 ‰, в западной части Финского залива – от 6 до 7 ‰. Вершины Финского и Ботнического заливов могут, по-видимому, считаться самыми опреснёнными участками моря – здесь солёность не превышает 3 ‰. Для значений солёности в поверхностных и придонных горизонтах свойственна значительная сезонная и многолетняя изменчивость. В силу выраженной плотностной стратификации водных масс вертикальный водообмен с поверхностными слоями, обладающими высоким содержанием растворённого кислорода, замедлен, поэтому в придонных горизонтах глубоководных впадин часто наблюдается его дефицит. Сложный характер береговой линии и рельефа дна, наличие многочисленных глубоководных впадин и порогов между ними, сложный характер циркуляции глубинных и поверхностных вод на фоне климатических различий приводят к выраженной территориальной дифференциации природных условий Балтийского моря.

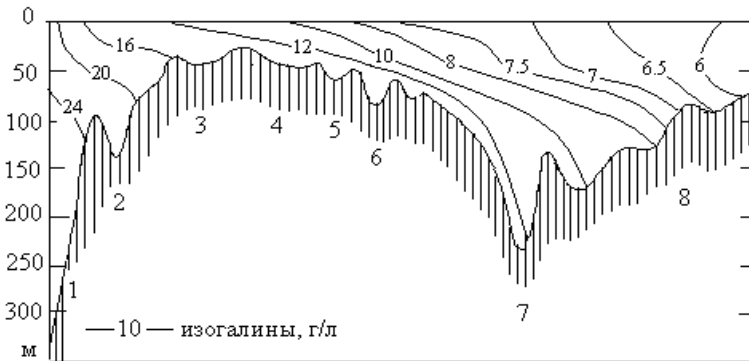


Рис. 2. Распределение значений солёности в толще вод Балтийского моря [6].

1 – пр. Скагеррак; 2 – пр. Каттегат; 3 – пр. Большой Бельт; 4 – пр. Малый Бельт; 5 – Арконская впадина; 6 – Борнхольмская впадина; 7 – Готландская впадина; 8 – Западная часть Финского залива.

Среди различных направлений исследований в области общей экологии постепенно происходит формирование новой тенденции к изучению структурно-функциональных особенностей популяций отдельных видов гидробионтов и водных биоценозов в целом, расположенных в зоне градиентов факторов среды [1, 7, 8, 18, 19, 21 – 24]. В этих районах происходит соприкосновение двух или более значительно отличающихся друг от друга местообитаний и формируется особая переходная зона, называемая экотон. Понятие «экотон» достаточно часто используется в отечественных и зарубежных научных изданиях. Согласно Н.Ф. Реймерсу, «экотон – это переходная зона между физиономически различны-

ми сообществами». В качестве примера приводится опушка леса как сочетание лесного и лугового сообществ. Э. Пианка определяет экотон как «пространственно-ограниченное сообщество, образующее переход между другими различающимися сообществами». Здесь под экотоном понимается не только определённое местообитание с достаточно выраженными границами, но и характерное уникальное сообщество, в состав которого входят представители обоих контактирующих сообществ. Известный американский эколог Ю. Одум определяет экотон как «переход между двумя или более контактирующими сообществами, например, между лесом и степью или между твёрдыми и мягкими грунтами на дне моря».

Большинство экологов говорит об экотонах как о вполне конкретных природных образованиях – особых сообществах, возникающих в районах с достаточно выраженными неоднородностями условий среды. На границе контактирующих сообществ в зоне экотона возникает, как правило, тенденция к увеличению биоразнообразия, т.е. наблюдается так называемый «краевой эффект». Объясняется это тем, что многим видам нужны в качестве местообитаний или районов, где проходят разные стадии их жизненного цикла, такие условия, которые создаются в двух или более соприкасающихся и часто значительно отличающихся друг от друга местообитаниях. Например, представители типично морских донных рыб, такие, как балтийская треска (*Gadus morhua* L.), морская камбала (*Pleuronectis platessa* L.), камбала-лиманда (*Limanda limanda* L.) и тюрбо (*Rhombus maximus* L.), в условиях Балтики вынуждены размножаться в глубинных горизонтах глубоководных впадин при повышенной солёности (11 – 12 ‰), необходимой для успешного развития их икры. Рост и развитие этих рыб до половозрелого состояния происходит главным образом в прибрежных высокопродуктивных пресноводно-солонатоводных сообществах [2, 4].

Целью данной работы является установление пространственной локализации зон экотонов и выявление их характерных особенностей в Балтийском море на основе анализа территориальной неоднородности значений солёности воды и состава пелагических и донных сообществ. Учитывая высокую экономическую значимость некоторых видов, прежде всего морских рыб, составляющих основу в суммарных уловах и значительную роль рыболовства в экономике, с практической точки зрения представляется весьма важным установить не только расположение основных зон экотонов, т.е. более или менее выраженных границ между различными фаунистическими комплексами, но и оценить характер динамики этих границ с целью предвидения возможной локализации промысловых скоплений морских и пресноводных видов рыб.

В Балтийском море солёность, в силу своей выраженной региональной и временной изменчивости, принадлежит к числу основных экологических факторов, влияющих на жизнедеятельность и распределение организмов и их сообществ. Как известно, в пресной воде не встречаются представители типов и классов радиолярий, сифонофор, коралловых полипов, гребневеков, головоногих моллюсков, плеченогих, погонофор, иглокожих и оболочников. Полностью или

преимущественно пресноводными животными являются олигохеты, пиявки, коловратки, мшанки, большинство отрядов насекомых, жаброногие раки, двоякодышащие рыбы и амфибии. Известно ограниченное число видов, обладающих выраженной эвригалинностью, т.е. способностью обитать как в морской, так и в пресной воде. Причиной этого, по-видимому, является сдерживающая роль фактора солёности. При этом различные авторы выделяют солёность в диапазоне от 5 до 8 ‰ как разделяющую группы организмов морского и пресноводного происхождения и одновременно узкую грань их стыка, которая и является экотонем. В предложенной Гринем [28] в 1968 г. классификации фаунистических комплексов типичных эстуариев солёность 8 ‰ указывается в качестве пограничной дважды: как нижняя граница для одного из комплексов морских эвригалинных животных и как верхняя граница для одного комплекса пресноводных животных. Различают солоновато-морскую зону с солёностью от 16,5 до 8 ‰, типично солоновато-водную с солёностью от 8 до 5 ‰ и лимно-солоновато-водную с солёностью не более 5 ‰. Тем самым подчёркивается преимущественно морской характер фауны при солёности выше 8 ‰ и преимущественно пресноводный при солёности менее 5 ‰. Относительно чёткий пограничный характер солёности около 8 ‰, разделяющий морской и пресноводный планктон в Балтийском море, был установлен в работах многих авторов. В частности, А. Ярвекюльг [23] показал, что в бухте Матсалу на западном побережье Эстонии морские и солоноватоводные виды преобладают при солёности выше 6 ‰, а пресноводные – при солёности ниже 4 ‰. Данная закономерность свойственна для большинства солоноватоводных акваторий и эстуариев, находящихся на весьма значительном удалении от Балтийского моря в совершенно иных физико-географических условиях [7, 22, 27 и др.].

Таким образом, можно с уверенностью говорить о том, что морская и пресноводно-солоновато-водная фауны контактируют друг с другом и формируют более или менее широкую переходную зону экотона в узком солёностном спектре от 5 до 8 ‰. Очевидно, здесь проявляется исторически сложившаяся закономерность, связанная с особенностями осмотической регуляции, так как внутренняя среда организмов (кровь, лимфа и межклеточная жидкость) всегда содержит определённое количество растворённых органических и минеральных веществ. У гиперосмотичных пресноводных и солоновато-водных животных деятельность осморегуляторных механизмов направлена на предотвращение избыточного проникновения пресной воды в ткани. Для гипоосмотичных генетически морских животных свойственна осморегуляторная активность, направленная на предотвращение чрезмерного проникновения высокосолёной воды из внешней среды. При этом физиологически пресноводные животные способны обитать и нормально размножаться в среде с солёностью в основном менее 5 ‰, а морские животные всегда обитают при солёности более 5 ‰. На данную схему накладываются особенности солёностной толерантности, свойственные для определённых стадий жизненного цикла гидробионтов. Как правило, взрослые особи способны

обитать при более широком диапазоне солёностей, чем их молодь и личинки. Например, у морских полихет *Neries diversicolor*, обитающих около западного побережья Швеции при солёности около 20 ‰, нижний солёностный предел оплодотворения приходится на 6 ‰. Тот же вид в опреснённой части Финского залива обитает при солёности, не превышающей 6 ‰, а оплодотворение возможно даже при 2 ‰, но для нормального развития яиц необходима солёность не менее 5 ‰. В Балтийском море (бухта Висмар) одиночные асцидии *Ciona intestinalis* встречаются во взрослом состоянии при солёности около 8 ‰, однако нормальное развитие зигот и личинок происходит при солёности не менее 11 ‰.

Для выделения зон экотонов в Балтийском море и установлении их характерных особенностей рассмотрим особенности пространственного расположения сообществ планктонных организмов, донных беспозвоночных и рыб, генетически связанных с океаном и с водами суши.

Фитопланктон Балтийского моря по происхождению, экологическим особенностям и характеру распространения видов можно разделить на три основных комплекса. Это, во-первых, морской арктический комплекс, представители которого достигают наибольшего развития в северно-восточной части моря, в Рижском и Финском заливах в период с начала апреля по май при оптимальной температуре воды от 3 до 6 °С и солёности от 5 до 7 ‰. Доминирующими видами здесь являются *Achananthes taeniana*, *Melosira arctica*, *Navicula vanhoeffenii*, *Nitzschia frigida*, *Goniaulax catenata* и др. Во-вторых, морской бореальный комплекс, представители которого наиболее многочисленны в Юго-западной Балтике и получают развитие весной и осенью при температуре воды от 3 – 4 до 8 – 10 °С и солёности от 8 до 10 ‰. Данный комплекс характеризуют виды *Skeletonema costatum*, *Coscinodiscus granii*, *Thalassiosira baltica*, *Chaetoceros holsaticus*, *Ch. wighamii*, *Ch. danicus*, *Peridinium pellucidum*, *Peridinium achromaticum*, *Ebria tripartita*.

В-третьих, это пресноводно-солонатоводный комплекс фитопланктонных организмов с максимумом развития в центральных опреснённых районах крупных заливов при солёности около 3 ‰. Типичными его представителями являются такие виды, как *Aphanizomenon flosaquae*, *Nodularia spumigena*, *Diatoma elongatum*, *Oocystis submarina*, *Gomposphaeria lacustris*, *Microcystis aeruginosa*, *Oscillatoria limnetica* и др.

По мере продвижения из зоны Датских проливов по направлению к Борнхольмскому району наблюдается заметное сокращение разнообразия и численности морских видов фитопланктона. В пр. Каттегат и западной части Большой и Малый Бельт при солёности от 12 до 14 ‰ встречаются почти исключительно морские формы североморского происхождения (*Biddulphia pulchella*, *Chaetoceros atlanticus*, *Ch. lacinosus*, *Peridinium brevipes* и др.) [31]. В центральной части Бельтов присутствуют уже более эвригалинные виды, такие, как *Cerataulina pelagica*, *Ditylum brightwelli*, *Rhizolenia alata*, *Dinophysis hastate* и др. Район Дарсского порога является восточной границей их распространения [11]. Восточнее, при солёности не более 10 ‰, встречаются уже виды, обладающие более широкой толерант-

ностью и принадлежащие в основном к морскому бореальному комплексу. В Ботническом, Финском и Рижском заливах, в районах эстуариев крупных рек, фитопланктон состоит в основном из представителей пресноводно-солонатоводного комплекса [30].

Зоопланктонное сообщество Балтики по происхождению также неоднородно и включает в свой состав реликты Иольдиева моря, морскую фауну представителей атлантических шельфовых районов, солонатоводные и пресноводные виды. Результаты многочисленных работ свидетельствуют о том, что при продвижении с юго-запада на северо-восток численность и видовой состав морских видов уменьшаются, а солонатоводных увеличиваются. При этом нижней границей распространения морских видов является солёность от 7 до 8 ‰, а пресноводные формы встречаются при солёности не более 3 – 4 ‰. Типично морские сообщества, в состав которых входят такие виды, как *Aurelia aurita*, *Biddulphia pulchella*, *Chaetoeseros atlanticus*, *Ceratoulina pelagica*, *Peridinium brevipes*, *Oithona similis*, располагаются в юго-западной части моря, в проливах Каттегат, Большой и Малый Бельт и в проливе Эрессун (Зунд), что объясняется близостью данного района к Северному морю и, соответственно, относительно высокой (до 14 – 16 ‰) солёностью. Как правило, восточной границей распространения сугубо морских сообществ является район Дарсского порога, к востоку от которого в составе сообществ начинают появляться солонатоводные виды.

В Южной и Центральной открытой частях моря при солёности от 7 до 10 ‰ основу видового состава зоопланктона составляют морские, а также некоторые солонатоводные виды, такие, как *Pseudocalanus elongatus*, *Temora longicornis*, *Acartia spp.*, *Centropages hamatus*, *Bosmina coregoni maritima*, *Evadne nordmani*, *Fritillaria borealis*, *Pleurobrachia pileus*, *Sagitta ssp* и др. Сходный состав зоопланктона наблюдается и в Гданьском заливе. В более опреснённых Рижском и Финском заливах доминируют солонатоводные виды: *Acartia biflosa*, *Bosmina coregoni maritima*, *Eurytemora hirundoides*, *Limnocalanus grimaldii*, *Podon polyphemoides*, *Keratella spp*, *Synchaeta spp*. В сильно опреснённых Куршском и Вислинском заливах зоопланктон состоит преимущественно из пресноводных видов, таких, как *Daphnia spp*, *Diaptomus spp.*, *Mesocyclops leucarti*, *Leptodora kindtii* [9, 10].

Значительное влияние на видовой состав зоопланктона Южной части Балтийского моря оказывают затоки водных масс из пролива Каттегат, приносящие планктон североморского происхождения. Распространение этих организмов ограничено, как правило, районами Арконского и Борнхольмского бассейнов. Особый интерес, в связи с этим, представляют такие виды, как *Sagitta elegans baltica*, *Oithona similis* и *Halitholus cirratum*, оптимальное развитие которых осуществляется при солёности не менее 10 – 12 ‰. В силу этой особенности данные виды могут служить своеобразными индикаторами поступления и дальнейшего продвижения каттегатских вод [21].

Не менее важным фактором формирования видового состава планктона является приток пресных вод. В годы возрастания суммарного речного стока в Балтийское море расширяются границы обитания солоноватоводных и генетически пресноводных видов.

В составе фауны донных беспозвоночных Балтийского моря, по причине пониженной солёности его вод, морские виды, широко распространённые в других морях, относительно немногочисленны. В особенности слабо представлены группы *Anthozoa*, *Bryozoa*, *Hydrozoa* и *Asterioidea*. Видовое разнообразие донной фауны и численность морских видов уменьшаются по мере снижения солёности от зоны Датских проливов по направлению к центральным и восточным районам моря. Наименьшее видовое разнообразие донной фауны свойственно для наиболее опреснённых Северных районов моря, в частности для Ботнического залива, где преобладают почти исключительно пресноводные виды [23, 24].

В прибрежных Юго-восточных и Восточных районах моря при солёности от 5 до 8 – 10 ‰ доминируют по биомассе морские эвригалинные виды зообентоса, такие, как *Macoma baltica*, *Mytilus edulis*, *Corophium volutator*, *Bathyporeia pilosa*, виды родов *Gammarus* и *Idotea*, *Pugospio elegans*, *Glitellio arenarius*. В зоне глубин от 30 до 80 м преобладают морские виды *Pontoporeia affinis*, *P. femorata*, а глубже 80 м в Южных и Центральных районах моря доминирует *Scoloplos armiger*. [13, 26]. Последний вид мало требователен к содержанию растворённого кислорода и способен обитать в условиях, близких к анаэробным, но весьма требователен к солёности и чувствителен к её изменениям. Диапазон оптимальных значений заключён в интервале от 8 до 10 ‰. По мере уменьшения значений солёности поверхностных водных масс по направлению с юго-запада на северо-восток наблюдается увеличение максимальных глубин обитания. Граница распространения *Scoloplos armiger* на северо-восток ограничивается примерно параллелью 58° с.ш., проходящей через о. Сааремаа. Дальнейшему распространению в восточном направлении препятствует низкая солёность. Аналогичная особенность свойственна и для других морских видов, таких, как *Astarte borealis*, *Harmathoe sarsy* и *Pontoporeia femorata* [21]. При этом сообщества морских донных беспозвоночных соприкасаются с солоноватоводными сообществами, которые располагаются на меньших глубинах при солёности от 7 до 5 ‰.

В Восточных и Северных районах Балтики (в особенности в заливах) увеличивается роль солоноватоводных биоценозов, в которых доминируют реликтовые арктические *Mesidotea entomon* и *Pontoporeia affinis*, в то время как морской биоценоз с доминированием *Macoma calcarea* отсутствует, а *Astarte borealis* обнаруживается только на небольшой территории около Южного Готланда. В наиболее опреснённых районах, приуроченных к устьям рек, формируются преимущественно пресноводные биоценозы, которые, тем не менее, находятся в тесном контакте и взаимодействии с солоноватоводными сообществами.

В Юго-западных районах моря, на фоне более выраженных градиентов солёности, наблюдается повышенное видовое разнообразие и создаются наибольшие предпосылки для формирования смешанных сообществ экотон. Так, в

проливе Каттегат при солёности около 15 ‰ в фауне в донных сообществах доминируют виды, распространённые и в Северном море, среди которых встречаются типично морские виды полихет, такие, как *Fabricia sabella* Ehr., *Harmothoe sarsy*, *Neries diversicolor*, *Scoloplos arminger*, морские виды разноногих ракообразных (*Isopoda*), такие как *Jaera albifrons* Leach и *Idotea baltica*, морские равноногие ракообразные (*Amphipoda*), такие, как *Calliopius laevisculus* (Kroyer), *Corophium volutator* Pall, *Gammarus oceanicus* Segerstr, *Pontoporeia femorata* (Kroyer), *Mysis mixta* Lillieb, морские двустворчатые моллюски (*Bivalvia*), среди которых можно отметить *Mytilus edulis* L., *Mya arenaria* L., *Macoma calcarea* Chemnitz. В периоды возрастания солёности, не исключено также проникновение в данный район и незначительного количества особей морских звёзд. Однако уже у восточного побережья Дании в составе донных сообществ начинают преобладать солоноватоводные полихеты, такие, как *Manaynkia aestuarina*, *Streblospio shrub-soli* (Buch), солоноватоводные изоподы и амфиподы, среди которых *Idotea helespes* (Pall), *Mesidotea entomon* (L.), *Bathyporeia pilosa* (Lind), *Pontoporeia affinis* (Lindstr.), *Mysis oculata relict*a (Loven). В устье крупной реки Одры (Свиноуйсьце) доминируют уже пресноводные виды, например, изоподы *Asellus aquaticus* (Racow), *Jaera prae-hirsuta* (Forsman), *Jaera albifrons* (Bocquest) [21].

В ихтиофауне Балтики доминирующее положение занимают виды генетически связанные с фауной Атлантического океана, некоторые из которых приспособились жить в солоноватых водах и за счёт этого смогли существенно расширить свой ареал. К их числу принадлежат прежде всего массовые промысловые породы рыб, такие, как балтийская сельдь (*Clupea harengus membras* L.), шпрот (*Sprattus sprattus balticus*), балтийская треска (*Gadus morhua callaris* L.), камбаловые (*Limanda limanda* L., *Platessa platessa* L., *Pleuronectes flesus* L.) [14, 16]. Однако опреснённые воды Балтийского моря являются всё же значительным препятствием для проникновения и широкого распространения большинства морских рыб, например, таких как сарган (*Belone belone* L.), пикша (*Gadus aeglefinus* L.), сайда (*Pollachius virens* L.), кефаль (*Mugil capito* Cuv.), скумбрия (*Scomber scombris* L.), пинагор (*Cyclopterus lumpus* L.), липарис (*Liparis liparis* L.) и др. В связи с этим их локализация, как правило, ограничивается Юго-западными районами моря. Наблюдается значительное сокращение видового разнообразия морских рыб, по мере продвижения с запада на восток. Так, в проливе Скагеррак, при солёности около 25 ‰, встречаются более 100 видов морских видов рыб, в проливе Каттегат, при солёности менее 20 ‰ – 75 видов, в проливах Большой и Малый Бельт, при солёности менее 15 ‰ – 55 видов, в Борнхольмском бассейне – 27 видов, в Финском и Ботническом заливах – не более 20 видов [21]. Морских рыб, постоянно живущих и размножающихся в солёной воде, можно подразделить на пелагических, населяющих толщу воды (например, сельдь и шпрот), и донных (треска и камбаловые).

К группе пресноводных и солоноватоводных рыб, населяющих наиболее опреснённые районы моря, такие, как эстуарии рек, заливы и бухты в Восточной

Балтике, принадлежат не более 40 видов. Среди них можно выделить типичных представителей пресноводной ихтиофауны, таких, как плотва (*Rutilus rutilus L.*), лещ (*Abramis brama L.*), густера (*Blicca bjoerkna L.*) голавль (*Leuciscus cephalus L.*), язь (*Leuciscus idus L.*), чехонь (*Pelecus cultratus L.*), ёрш (*Acerina cernua L.*), окунь (*Perca fluviatilis L.*), судак (*Lucioperca lucioperca L.*), щука (*Esox lucius L.*) и полупроходных рыб, заходящих для размножения в низовья рек, но нагуливающих в солоноватой воде, например, морской сиг (*Coregonus lavaretus lavaretus L.*), ряпушка (*Coregonus albula L.*), корюшка (*Osmerus eperlanus L.*), сырть (*Vimba vimba L.*) и др.

Рассмотрим далее главные черты экологии и расположение ареалов основных морских и пресноводных рыб в Балтийском море.

Балтийская треска, согласно Г.В. Никольскому [17], близка к атлантической, от которой отличается меньшими размерами (самцы обычно 35 – 40 см, самки 40 – 50 см), более ранним созреванием и другими признаками. На основе морфометрических и других биологических признаков, а также по расположению основных районов нагула и нереста принято подразделять на две популяции: западно-балтийскую и восточно-балтийскую [2]. Западная популяция распространена к западу от о. Борнхольм до южной части пролива Каттегат, а восточная располагается к востоку от о. Борнхольм до 62 ° с.ш. В условиях пониженной солёности Балтики успешный нерест трески, а также других донных рыб морского происхождения, в частности, камбалообразных, возможен только в глубинных горизонтах глубоководных впадин, в частности, в Борнхольмской и Готландской, при солёности не менее 11 ‰. При меньшей солёности икра донных рыб, которая является пелагической, т.е. свободно вымётывается в толщу воды, в силу определённых плотностных отношений опускается ко дну, попадает в зону с дефицитом или отсутствием растворённого кислорода и, как правило, погибает. В западных районах моря, где значения солёности близки к оптимальному уровню, размножение донных рыб происходит на меньших глубинах, чем в восточных. Взрослые особи трески и камбалообразных способны обитать в условиях более низкой солёности (6 – 7 ‰) и нагуливать в некоторых мелководных прибрежных районах с хорошей кормовой базой, в том числе в Западной части Финского и Южной части Ботнического заливов. Восточные границы распространения донных рыб и их основные нерестилища показаны на рис. 3.

Балтийская сельдь (*Clupea harengus membras L.*) по происхождению связана с атлантической [2]. Балтийское море заселено как весенне-нерестующими, так и осенне-нерестующими сельдями. Основными популяциями весенней сельди являются следующие: сельдь Северной части Ботнического залива, сельдь Центральной части Ботнического залива, сельдь Западной и Восточной частях Финского залива, сельдь Рижского залива, открытой части Северо-восточной Балтики, Восточной Балтики, прибрежная весенняя сельдь Южной Балтики, сельдь о. Рюген, сельдь Датских проливов, восточного побережья Швеции, сельдь района о. Готланд [2].

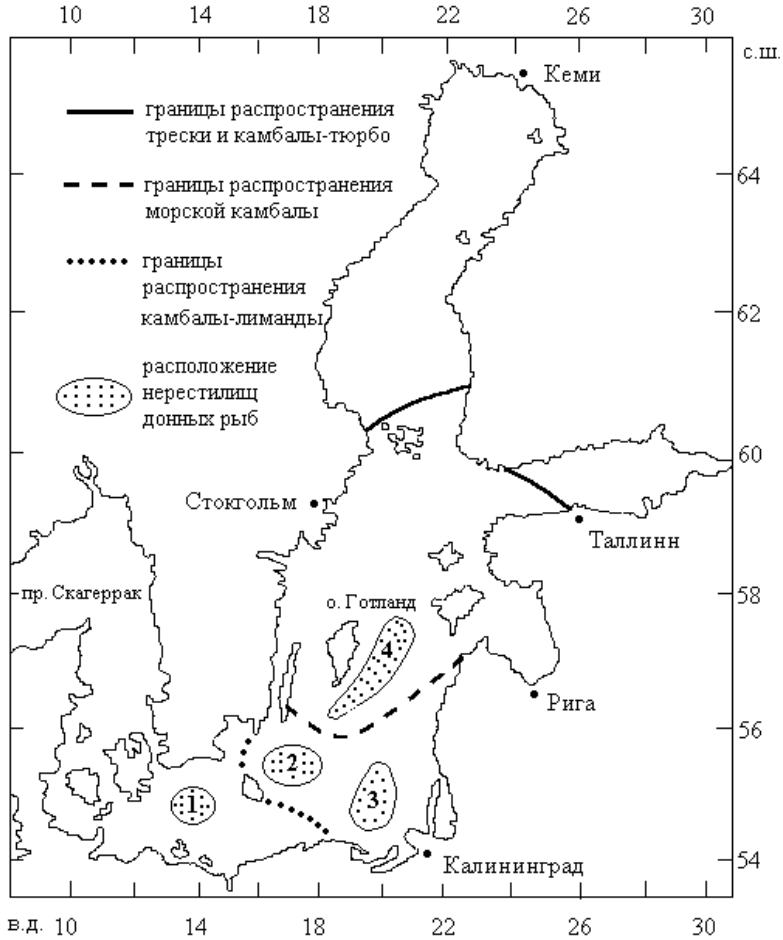


Рис. 3. Расположение восточных границ обитания и основных нерестилищ морских донных рыб в Балтийском море [2, 4, 5].
 1 – Арконское нерестилище; 2 – Борнхольмское нерестилище;
 3 – Гданьское нерестилище; 4 – Готландское нерестилище.

В Рижском заливе нерест весенне-нерестующей сельди наиболее интенсивен в мае, около побережья, при температуре воды от 8 до 15 °С и солёности от 3 до 5 ‰. У берегов Литвы, в районах Клайпеды и Паланги, нерест осуществляется при солёности от 4 до 6 ‰.

В Вислинском заливе нерест протекает со второй декады марта по конец мая при температуре воды от 6 до 14 °С и солёности от 3 до 4 ‰. В Финском заливе нерест сельди происходит с начала мая до конца июня при температуре от 5 до 12 °С и солёности от 2 до 5 ‰. В Ботническом заливе сельдь нерестится с июля по октябрь, в Гданьской бухте и в Юго-западной Балтике размножение происхо-

дит в период с апреля по август при температуре воды от 12 до 16 °С и при солёности от 5 до 10 ‰ [21].

Таким образом, мы видим, что атлантическая сельдь, проникнув в Балтийское море, смогла эффективно приспособиться к разнообразным местным условиям, и прежде всего к пониженной солёности вод. Распространение балтийских сельдей ограничено только в тех районах, которые расположены в непосредственной близости от устьев крупных рек, где солёность на протяжении большей части года не превышает 2 ‰.

Балтийский шпрот (*Sprattus sprattus baltica*) является подвидом европейского шпрота, приспособившегося к жизни в условиях пониженной солёности Балтийского моря [17]. Популяция балтийского шпрота включает в свой состав несколько субпопуляций, располагающихся в наиболее продуктивных районах. Крупные популяции данного вида расположены в Кильской бухте (Германия), в Борнхольмском и Гданьском районах, в Северо-восточной Балтике и Финском заливе. Шпрот, являясь эвригалинной рыбой, освоил для нереста различные экосистемы: в весенний период нерест осуществляется в придонных слоях, летом – в поверхностных, значительно отличающихся по солевому, температурному и кислородному режимам. Весенне-нерестующий шпрот размножается при солёности от 10 до 22 ‰ и температуре воды от 4 до 8 °С. Летне-нерестующий шпрот нерестится при солёности от 5 до 8 ‰ и температуре от 10 до 17 °С. Различия в солёности и температуре воды оказывают значительное влияние на диаметр икры шпрота, и в поверхностном слое в условиях низкой солёности она значительно крупнее, чем в придонном. В пределах Балтийского моря, в придонных слоях, по мере продвижения от Юго-западных к Северо-восточным районам, на фоне уменьшения солёности от 22 до 10 – 12 ‰, наблюдается соответствующее увеличение диаметра икры шпрота от 1,2 до 1,6 мм, что обеспечивает её лучшую плавучесть и оптимальное развитие в опреснённых слоях. Аналогичные адаптационные изменения в диаметре икры характерны и для донных рыб.

Балтийский шпрот, подобно сельди, получил, в силу своей эвригалинности, достаточно широкое распространение в Балтийском море. Однако особи шпрота весьма чувствительны к характеру термического режима поверхностных и глубинных горизонтов и избегают опреснённых районов с достаточно суровыми климатическими условиями, таких, как Северная часть Ботнического залива и Восточная часть Финского.

Семейство скумбриевые (*Scombridae*) включает большое число видов морских пелагических рыб, распространённых в тропических и умеренных морях Мирового океана. В морях Северной Европы обитает несколько видов, заходящих в эти районы во время сезонных миграций.

Скумбрия (*Scomber scombrus L.*) широко распространена в Северной Атлантике, способна формировать обширные скопления у поверхности воды в районах над континентальным шельфом. Длина взрослых особей может превышать 50 см, а масса достигать 2 кг и более. Совершает сезонные миграции в прибрежные районы. В летний период смещается к северу, обратная миграция по направле-

нию к умеренным и южным районам начинается с зимним охлаждением вод. Нерест происходит с мая по август. Икра и личинки пелагические. Имеет существенное промысловое значение [14].

Балтийское море является северо-восточной окраиной ареала скумбрии в Атлантике. В солоноватоводных районах Балтики скумбрия наиболее широко распространена в летний период нагульных миграций, когда она заходит в этот высокопродуктивный водоём из районов Бискайского залива и Северного моря. В зимний период скумбрия совершает обратную миграцию по направлению к более тёплым океаническим водам. Взрослые особи скумбрии демонстрируют значительную толерантность к низкой солёности, в связи с чем, атлантическая скумбрия обитает не только в Юго-западных районах моря, но и в Центральной Балтике. В период своего максимального сезонного распространения особи скумбрии встречаются в уловах в районе о. Готланд, а также у юго-западного побережья Финляндии и у Аландских островов. Однако далее на север, в Ботнический залив, скумбрия не проникает [5]. Таким образом, скумбрия способна нагуливаться в водах с солёностью несколько менее 10 ‰ и соседствовать с типичными солоноватоводными видами. По характеру своего распространения в море она во многом напоминает треску (рис. 4).

Синий тунец (*Thunnus thunnus*) принадлежит к семейству скумбриевые. Многочисленный вид крупных тунцов, обитающих в североευропейских водах, достигает длины 4 м и массы до 900 кг, однако обычно длина не превышает 2,6 м, а масса 300 кг. Синий тунец широко распространён как в Северной, так и в Южной Атлантике. Формирует стаи у поверхности воды, редко встречается на глубинах более 100 м. Обитает в открытых районах на внешней границе континентального шельфа, совершает продолжительные сезонные миграции. В водах Северной Европы синий тунец появляется не ранее июля – августа. Весьма чувствителен к изменениям температуры воды и солёности. Большинство рыб мигрируют с наступлением лета из районов побережья Северной Африки и из Средиземного моря на север. Размножается в Средиземном море и у берегов Испании [17].

В Балтийском море синий тунец появляется в летний период в процессе своей нагульной миграции из южных районов. Так как данный вид обладает малой толерантностью к термическим условиям и солёности, его область распространения в Балтийском море ограничена относительно тёплыми Юго-западными районами с повышенной солёностью, такими, как пролив Каттегат, проливы Малый и Большой Бельт, Арконская впадина и, отчасти, Борнхольмский район [5].

Пелагида (*Sarda sarda* L.) – многочисленный представитель семейства скумбриевые, широко распространённый в водах Южной и Северной Европы. Достигает длины 90 см. и массы 4 кг. Пелагида практически не встречается в районах с температурой менее 15 °С. Размножается в начале весны у берегов Северной Африки и в Средиземном море. После нереста совершает кормовые миграции в высокопродуктивные районы, в том числе и к Северу Европы [14, 17].

В Балтийском море пеламида появляется только в летний период при достаточном прогреве вод. Здесь её распространение как теплолюбивого и стеногалинного вида ограничивается только юго-западными районами, включающими пролив Каттегат, Датские проливы и Арконскую впадину [5]. Восточная граница ареала пеламиды в Балтийском море представлена на рис. 4.

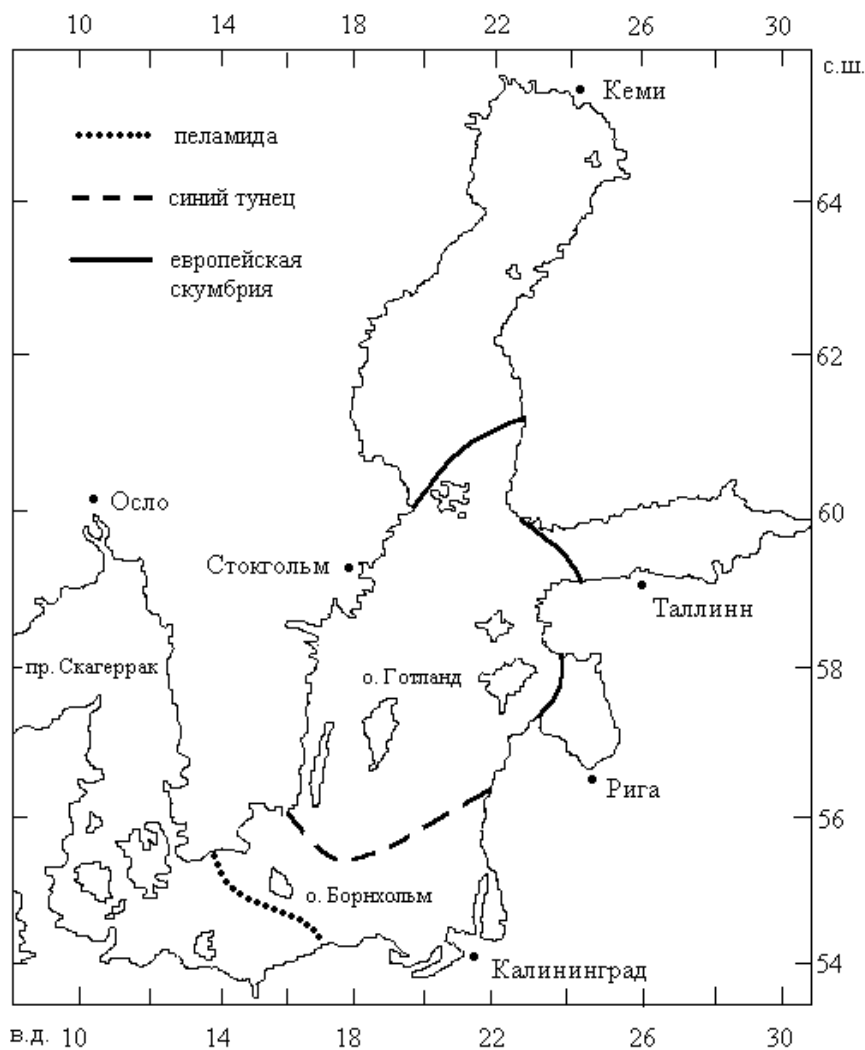


Рис. 4. Расположение восточных границ ареалов представителей семейства скумбриевые в Балтийском море [5, 18].

Семейство кефалевые (*Mugilidae*) включает многочисленные виды морских рыб, распространённых в тропических и умеренных морях. В умеренных широ-

тах, в регионе Северной Европы, некоторые кефалевые способны обитать в эстуариях крупных рек. Это подвижные стайные рыбы средних размеров.

Толстогубая кефаль (*Chelon labrosus L.*) достигает длины 75 см и массы 4 кг. Данный вид распространён почти во всех прибрежных европейских водах, за исключением самых северных районов. Совершает миграции. По мере летнего прогрева вод перемещается к северу, в осенне-зимний период направляется в более южные районы [14].

В Балтийском море толстогубая кефаль встречается не далее Борнхольмского района, куда заходит во время летней миграции. Её распространение ограничивается водными массами с солёностью не менее 14 – 16 ‰ и температурой воды летом от 18 до 14 °С.

Сингиль (*Lisa aurata L.*) достигает в длину 45 см. Встречается в проливе Ла-Манш, у юго-западных берегов Великобритании. Может входить в гавани и бухты, встречается около устьев рек, но в пресную воду заходит редко. Питается водорослями и детритом. К северу от Бискайского залива не размножается [18]. Заходит в Балтийское море в летний период из более южных районов после нереста. Распространение ограничивается районами Южной и Центральной Балтики. Восточная граница ареала в Балтийском море проходит примерно вдоль линии, соединяющей г. Устка (Польша), о. Борнхольм и г. Истад на южном побережье Швеции [5].

Рамада (*Liza ramada L.*) достигает в длину 60 см и массы 2,5 кг. Это наиболее многочисленный вид кефалей в водах Северной Европы. Широко распространена в водах Бискайского залива, но в водах Ла-Манша численность её меньше. Нерест осуществляется в весенне-летний период, причём даже в таких северных районах, как южное побережье Великобритании. После нереста совершает сезонную миграцию и проникает далее на север. С началом охлаждения вод смещается в южные районы. Обитает вблизи берегов, входит в лагуны и устья рек. Рамада способна надолго проникать в слабосолёные воды, демонстрируя свою высокую эвригалинность [18].

В Балтийском море рамада встречается не только в южных районах, что характерно для других видов североευропейских кефалей, но также и в Центральной и Восточной частях моря. Обладая способностью обитать не только в морской, но и в солоноватой воде, при солёности менее 10 ‰, а также в условиях достаточно широкого диапазона температур, рамада в своём летнем распространении достигает Рижского и Западной части Финского залива, напоминая в этом отношении европейскую скумбрию. Однако в опреснённые и холодные воды Ботнического залива она, по-видимому, не заходит [5].

Охарактеризуем далее возможность и степень распространения в Балтийском море представителей отряда акулообразные (*Selachiformes*), принадлежащих к группе хрящевых рыб (*Chondrichthyes*). На первый взгляд, распространение в Балтике акулообразных как типично морских рыб представляется крайне маловероятным. Тем не менее, анализ литературных источников [5, 14, 17, 18]

позволяет прийти к выводу, что акулообразные всё же встречаются в данном водоёме, но в весьма незначительном количестве и только в отдельных ограниченных районах.

С точки зрения физиологии и экологии представляет большой интерес осморегуляторный аппарат акул. В отличие от всех других рыб у акулообразных осмотическое давление полостных жидкостей обеспечивается не только за счёт минеральных солей, но и за счёт мочевины. Акулам свойственна гипертония полостных жидкостей по отношению к окружающей среде. У костистых рыб, почки задерживают мочевины, и её выделение происходит в основном через жабры. У хрящевых рыб жабры плохо проницаемы для мочевины, что и приводит к её накоплению в теле. Перемещение акулы из условий с океанической солёностью в пресную воду приводит через непродолжительное время к резкому снижению осмотического давления крови и к быстрой гибели рыб [14, 18].

В Северном море и в непосредственной близости от западных границ Балтийского моря обитают несколько видов акулообразных. Среди них сельдевая акула (*Lamna nasus*), обыкновенная морская лисица (*Alopias vulpinus*), обыкновенная кошачья акула (*Scyliorhinus canicula*), серая акула (*Prionace glauca*), звездчатая кунья акула (*Mustelus asterias*), полярная акула (*Somniosus microcephalus*), чёрный электрический скат (*Torpedo nobiliana*), звездчатый скат (*Raja radiata*), круглый скат (*Raja circularis*). Данные виды встречаются в незначительном количестве в проливах Скагеррак и Каттегат [5]. Они являются стеногалинными, т.е. обитают в воде с солёностью не менее 25 – 28 ‰ и весьма чувствительны к её снижению. Дальнейшему их распространению к востоку, в собственно Балтийское море, препятствует всё более заметная опреснённость водных масс. Однако не все виды акулообразных рыб оказываются столь чувствительны к пониженной солёности. Так, некоторые представители семейства катрановые акулы (*Squalidae*), как известно, широко распространены в Чёрном море, при солёности около 18 ‰. Среди них есть также виды, обитающие в морях Северной Европы. К таковым, в частности, принадлежит пятнистая колючая акула (*Squalus acanthias*). Данный вид достигает длины 120 см, а максимальная масса составляет около 9 кг, но обычно не превосходит 6,5 кг. Встречается у дна на мягких грунтах на глубинах от 10 до 200 м, а также у самой поверхности воды. Пятнистая колючая акула очень широко распространена как в прибрежной, так и в открытой зонах североευропейских морей. Многочисленна в Северном море. Формирует большие стаи, состоящие, как правило, из особей одного пола. Активный хищник [17].

В Балтийском море пятнистая колючая акула, будучи относительно толерантной к солоноватым водам, смогла распространиться в юго-западных районах. Балтика, в силу своей высокой рыбопродуктивности и наличия плотных скоплений пелагических рыб, является хорошей кормовой базой для такого относительно крупного хищника. Однако более широкое распространение колючей акулы к востоку сдерживается преобладанием водных масс с солёностью менее

13 – 15 %. В связи с этим восточная граница её ареала в Балтийском море, как показано на рис. 5 располагается не далее о. Борнхольм [5].

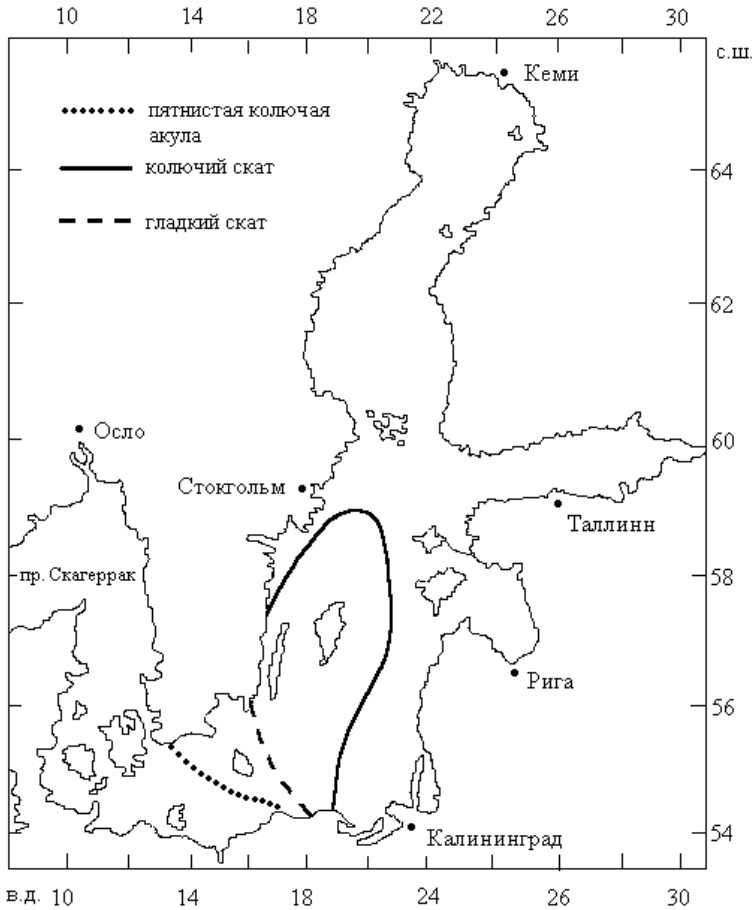


Рис. 5. Расположение восточных границ ареалов акулообразных рыб в Балтийском море [5, 17, 18].

Представители семейства скатовые (*Rajidae*) являются типичными донными плоскими хрящевыми рыбами. Некоторые скаты ведут полупридонный образ жизни и для питания поднимаются в толщу воды. В Северно-Восточной Атлантике обитает около 20 видов скатов. Только несколько из них способны проникать в Балтийское море восточнее пролива Каттегат.

Гладкий скат (*Rajia batis*) принадлежит к числу наиболее крупных видов семейства в водах Северной Европы. Длина взрослых самок достигает 2,8 м, самцов до 2,05 м. Масса рыб может превышать 100 кг. Обитает на глубинах от 30 до 600 м. Молодь живёт на меньших глубинах, чем взрослые особи. Широко распространён в водах Средиземного моря, у берегов Португалии, в Бискайском

заливе, а также в Северном море, около Исландии и в Норвежском море. Гладкий скат – активный хищник, питается рыбой как у дна, так и в толще воды [14, 17].

В Балтийском море гладкий скат, согласно данным известного английского ихтиолога Алвина Вилера (Alwyne Wheeler), распространён в Юго-западных и Южных районах. Данный вид встречается в зоне Датских проливов, в районе Арконской впадины и в Борнхольмском районе при солёности от 20 до 15 ‰. Восточной границей его распространения, как показано на рис. 5, приблизительно является линия, проходящая через южную оконечность о. Эланд и г. Лемборк, расположенный вблизи побережья Северной Польши к западу от Гданьского залива.

Колючий скат (*Rajia clavata*) характеризуется наличием шипов по всей спинной части туловища. Максимальные размеры взрослых особей достигают 85 см длины и 60 см ширины, а масса может превышать 17 кг. Данный вид широко распространён в морях Южной и Центральной Европы. Обитает в Чёрном море, в Западной части Средиземного, вдоль побережья северной и западной Африки, у берегов Франции, Великобритании, в Южной части Северного моря, а также у Южной и Западной Норвегии. Колючий скат живёт на илистом или песчаном дне, преимущественно в мелководной прибрежной зоне, на глубинах от 10 до 60 м. Размножение происходит в весенний период. Обладая значительной эвригаллиностью, колючий скат способен обитать как в океанических, так и в солоноватых водах внутренних морей, при солёности от 30 до 12 ‰. Эвритермность данного вида позволяет ему расселяться в районах с умеренным климатом [5, 18].

В Балтийском море колючий скат получил значительно более широкое распространение, чем другие акулообразные. Он обитает не только в Южных, но и в Центральных районах моря. Наиболее часто встречается в районах, расположенных к западу от о. Борнхольм и вдоль южного побережья Швеции. Вблизи опреснённых заливов Восточной Балтики данный вид, по-видимому, отсутствует. Приблизительная северо-восточная граница распространения колючего ската показана на рис. 5.

Рассмотрим, наконец, характер распространения в Балтийском море некоторых типичных пресноводных рыб из семейства карповые.

Представители семейства карповые (*Cyprinidae*) наиболее многочисленны в пресных водоёмах Европы, Северной Америки, Азии и Африки. Это одно из самых крупных семейств костистых рыб, насчитывающее несколько тысяч видов.

Лещ (*Abramis brama*) достигает длины 40 см и более, массы более 3 кг. Населяет европейские реки с медленным течением, низменные озёра, встречается в солоноватоводных заливах Балтийского и Азовского морей, в бассейне и устье Волги. Способен обитать в водах с солёностью до 5 ‰ [18]. Северная граница континентального ареала располагается примерно вдоль северных границ Финляндии. Лещ является важной промысловой породой.

В Балтийском море лещ является достаточно обычным видом в акваториях опреснённых заливов: Финского, Рижского, в северной части Ботнического.

Предпочитает районы с высокой численностью донных беспозвоночных и зарослями прибрежной растительности. Наиболее многочисленные популяции леща располагаются в устьевых зонах рек, причём как в Восточной, так и в Южной Балтике. Ареал обитания леща в Балтийском море в составе сообществ карповых рыб показан на рис. 6.

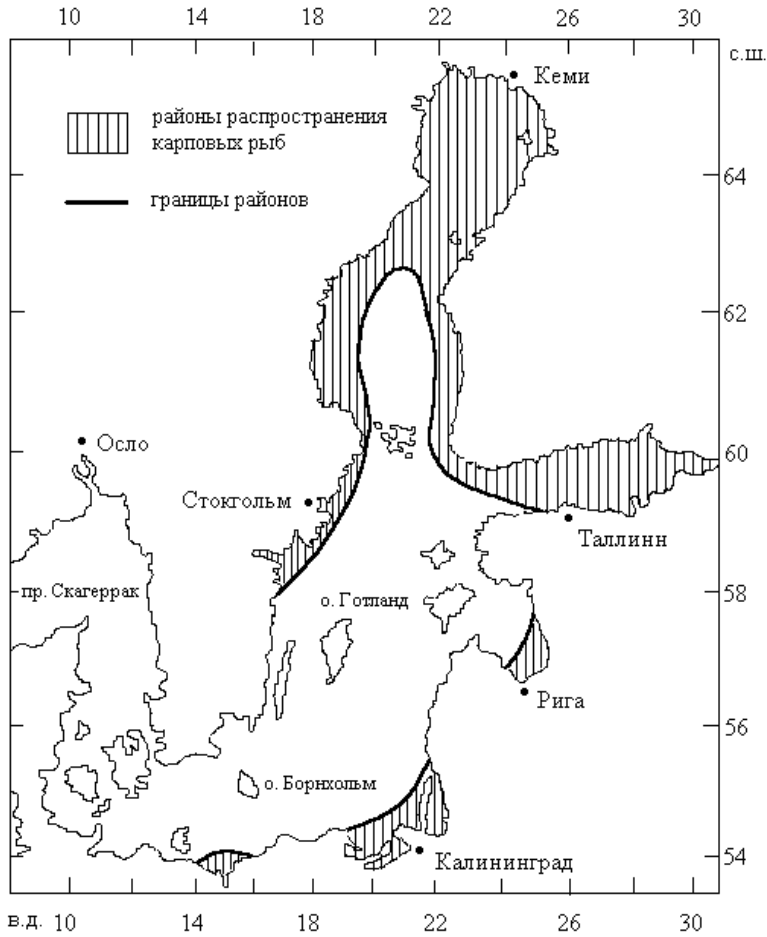


Рис. 6. Ареал сообщества карповых рыб в Балтийском море [5, 18, 22].

Плотва (*Rutilus rutilus*) в зависимости от района, обеспеченности пищей и плотности популяции достигает длины от 20 до 35 см и более, массы свыше 1 кг. Обитает в равнинных реках и озёрах. Обладает высокой степенью адаптации к условиям внешней среды. Способна жить в умеренно-загрязнённых районах и в солоноватоводных условиях при солёности до 4 – 5 ‰. Распространена в бассейнах Балтийского, Чёрного, Каспийского и Аральского морей. Нерестится с апреля по июнь на мелководье, откладывая икру в заросли подводной растительности. Пи-

тается насекомыми и их личинками, ракообразными и моллюсками. Благодаря своей высокой численности и способности к выживанию в неблагоприятных условиях среды плотва приобрела важное значение в речном и озёрном рыбном хозяйстве [17, 18].

В пределах Балтики многочисленные популяции плотвы располагаются, главным образом, в опреснённых Финском и Ботническом заливах, а также в устье р. Даугавы. В Южной Балтике популяции плотвы приурочены к устьям крупных рек, таких, как Висла, Одра и др. [5, 18]. К представителям семейства карповые, получившим значительное распространение в опреснённых районах Балтики, принадлежат также такие виды, как чехонь, елец, пескарь. В наиболее чистых прибрежных водах встречается язь.

В опреснённых и солоноватых водах Балтийского моря обитают представители пресноводных окунеобразных рыб (*Perciformes*). К их числу принадлежат такие виды, как ёрш (*Gymnocephalus cernuus*), окунь (*Perca fluviatilis*) и судак (*Stizostedion lucioperca*).

Судак достигает длины до 130 см и массы до 12 кг, однако обычная длина взрослых особей не превышает 60 см. Крупный активный хищник, многочислен в озёрах и реках Европы. Широко распространён в солоноватых водах Балтийского, Азовского и Каспийского морей. Нерестится в период с апреля по июнь на песчаном или каменистом дне. Судак является важной промысловой рыбой в водоёмах Европы.

Ископаемые находки свидетельствуют о том, что судак получил широкое распространение в водах пресного Анцилового озера – предшественника современной Балтики. Однако с началом стадии осолонения водоёма ареал судака стал сокращаться. В настоящее время судак образует только локальные популяции, расположенные в большинстве прибрежных районов Балтийского моря. Распространение судака ограничено только в самых северных холодноводных районах Ботнического залива и в Юго-западных районах моря, по причине повышенной солёности. Однако в целом судак терпимо относится к солоноватым водам. Взрослый судак иногда может встречаться при солёности до 10 ‰ [29], но это, скорее, исключение. В большинстве районов его постоянного пребывания в Восточной Балтике солёность не превышает 4 – 5 ‰. Согласно исследованиям А.М. Кукурадзе, нормальное развитие икры и личинок судака возможно только при значениях солёности не более 2,5 – 3 ‰. В целом популяции судака расположены преимущественно в пределах границ ареала карповых рыб в Балтийском море.

Сформулируем теперь некоторые обобщающие выводы.

Во-первых, в Балтийском море, в силу его природных особенностей, получили распространение только те представители морской и пресноводной фауны, которые обладают, как правило, значительными адаптационными возможностями.

Во-вторых, для подавляющего большинства распространённых в пределах Балтики морских рыб данный водоём представляет собой северо-восточную ок-

раину их обширного атлантического ареала. Некоторые морские виды, такие, как треска и рассмотренные камбалообразные, смогли полностью адаптироваться и сформировать здесь устойчивые местные популяции. Другие виды морского происхождения, в частности, рассмотренные выше представители семейств скумбриевые и кефалевые, по-видимому, не смогли сформировать в Балтийском море местных популяций. Синие тунцы, европейская скумбрия, пелакиды, сингиль, рамада и кефали появляются в Южной Балтике только в период своих летних нагульных миграций из Атлантики.

В-третьих, всех рыб, обитающих в окрестностях и в пределах Балтийского моря, представляется возможным подразделить на группы в зависимости от степени их распространения в море и чувствительности к низким или высоким значениям солёности воды. Прежде всего это стеногалинные виды, способные жить и размножаться только при солёности от 33 до 22 ‰. В связи с этим, их распространение ограничивается водами проливов Скагеррак и Каттегат. К данному *стеногалинному океаническому* комплексу принадлежит большинство видов акулобразных рыб, широко распространённых в Северной Атлантике, в частности, сельдевая акула, морская лисица, серая акула, полярная акула и др. Кроме того, в этот комплекс входят также представители семейства мерлузовых рыб, семейства аргентиновых, морские окуни из семейства скорпеновых и т.д. Можно выделить также группу рыб, имеющих океаническое происхождение, но в силу своих особенностей, сумевших сформировать местные популяции в собственно Балтийском море, или способных сезонно проникать в его южные районы в период своих летних нагульных миграций из Атлантики. К этому *толерантному океаническому* комплексу необходимо отнести тех рыб, для жизни или размножения которых необходима солёность не менее 12 – 14 ‰, т.е. балтийскую треску, балтийских камбаловых, синего тунца, скумбрию, пелакиду, кефаль, сингиль, рамаду, пятнистую колючую акулу, гладкого и колючего ската. В пределах Балтики эти рыбы распространены примерно от датского о. Лесё в проливе Каттегат до северных районов Готландской впадины в Центральной части моря. Выделяется также группа морских рыб, которые смогли сформировать многочисленные популяции как в южных и центральных, так и в восточных районах моря, для жизни или размножения которых требуется солёность не менее 5 – 6 ‰. В этот *морской солоновато-водный* комплекс входят эвригалинные балтийская сельдь и шпрот, для которых свойственно наиболее широкое распространение. Северная граница локализации представителей данного комплекса ограничивается примерно параллелью 65 ° с.ш., проходящей через порт Шеллефтео (северо-восточная Швеция) и порт Коккола (Финляндия), восточная граница располагается примерно вдоль меридиана 28 ° в.д., проходящего через окрестности города Выборг и о. Сескар в Восточной части Финского залива, юго-восточная и южная границы проходят вдоль побережья Латвии, Литвы, Польши и Германии, за исключением сильно опреснённых участков Рижского и Гданьского заливов и устья р. Одры. К западу представители морского солоноватовод-

ного комплекса обитают до зоны Датских проливов включительно. Кроме того, в Балтийском море обитают некоторые виды пресноводного происхождения, характерные для континентальных пресных водоёмов Европы, способные, тем не менее, во взрослом состоянии обитать в водах с солёностью от 3 до 6 ‰. К этому континентальному солоноватоводному комплексу принадлежат в основном перечисленные выше представители семейства карповых рыб.

В-четвёртых, анализируя относительное расположение границ различных рассматриваемых комплексов рыб, становится ясно, что в условиях постепенно меняющихся значений такого важного фактора среды как солёность, и по причине высокой способности к адаптации, свойственной для большинства видов балтийских рыб, наблюдается определённое перекрывание границ между соседствующими комплексами, что особенно характерно для районов Северной и Восточной Балтики. В Центральной части Ботнического залива, в состав сообществ рыб входят представители как континентального солоноватоводного, так и морского солоноватоводного комплексов. Аналогичная ситуация складывается и в Центральной части Финского залива. В районе Готландской впадины в состав сообществ рыб входят представители как толерантного океанического, так и морского солоноватоводного комплексов. Наиболее заметные границы между комплексами проявляются в Южной Балтике, где в районах Гданьского залива и устья р. Одры в близком соседстве располагаются сообщества континентального солоновато-водного и толерантного океанического комплексов.

Теперь, когда мы рассмотрели особенности природной среды и фауны Балтийского моря, теоретические основы концепции экотона, роль солёности как важного экологического фактора, мы можем с достаточной степенью обоснованности подойти к выделению зон экотон в рассматриваемом водоёме.

В Балтийском море градиенты солёности наблюдаются как по горизонтали, так и по вертикали. В наибольшей степени они выражены в Южной и Центральной частях моря. Поэтому представляется правомерным говорить о наличии зон экотон, располагающихся вблизи поверхности и в толще водных масс.

Как уже было отмечено выше, распространение в Балтийском море типично морских планктонных организмов, таких, как *Biddulphia pulchella*, *Chaetoceros atlanticus*, *Peridinium brevipes*, *Cerataulina pelagica*, *Sagitta elegans*, *Oithona similis* и др., ограничено проливами Каттегат, Малый и Большой Бельт. Восточной границей их распространения, как правило, является район Дарсского порога или, в зависимости от текущей гидрологической ситуации, о. Борнхольм. В этих же районах обитают представители донной фауны, обычные для океанических вод Северного моря, которые, тем не менее, приспособились к жизни в условиях с меньшей солёностью. К их числу принадлежат полихеты *Fabrica sabella* Ehr., *Harmothoe sarsy*, *Neries diversicolor*, *Scoloplos armiger*; изопода *Idotea baltica*; амфиподы, среди которых *Calliopius laevisculus*, *Corophium volutator*, *Gammarus oceanicus*, *Pontoporeia femorata* и др., морские двустворчатые моллюски *Mya arenaria*, *Macoma calcarea* и др. Данные виды в Юго-западной Балтике обитают на относительно небольших глубинах, в условиях достаточно высоких значений

солёности. По направлению к центральным районам поверхностная солёность заметно снижается, что вынуждает эти виды обитать на больших глубинах, где уровень солёности выше (см. рис. 2). В Центральных районах моря морские бентосные организмы вступают в контакт с солоноватоводными сообществами, обитающими на меньших глубинах при более низкой солёности. Виды рыб, принадлежащие, согласно предложенной здесь классификации, к толерантному океаническому комплексу (скумбриевые, кефалевые, акулообразные) распространены преимущественно в юго-западных районах моря. Однако постоянно обитающие в Балтике донные рыбы, такие, как балтийская треска, лиманда глубинно-нерестующая речная камбала, смогли приспособиться к жизни и в некоторых районах Центральной Балтики. Но здесь успешное воспроизводство их поколений становится возможным только в придонных горизонтах глубоководных впадин при солёности не менее 11 ‰. Особи из популяций трески и речной камбалы, расположенные к западу от о. Борнхольм, нерестуют на меньших глубинах, где уровень солёности достаточен. Кроме того, в Центральной Балтике получили определённое распространение и некоторые другие виды океанического происхождения, такие, как камбала-тюрбо, европейская скумбрия, рамада из семейства кефалевые, а также колючий скат (см. рис. 3, 4, 5). Здесь они также вынуждены обитать на больших глубинах.

В целом расположение сообществ донных беспозвоночных океанического происхождения достаточно точно соответствует рассмотренному ареалу рыб толерантного океанического комплекса.

Гидробионты морского происхождения, обладающие более широкой экологической толерантностью к факторам среды и, прежде всего, к солёности, начинают преобладать к востоку от Дарского порога и достаточно широко распространены уже в Борнхольмском районе. В Центральных и Северо-восточных районах моря планктон представлен почти исключительно эвригалинными солоноватоводными видами, способными обитать в диапазоне солёности от 5 до 10 ‰. К таковым видам принадлежат *Temora longicornis*, *Centropages hamatus*, *Acartia bifilosa* и др. В составе сообществ зообентоса, начиная с восточного побережья Дании и района Арконской впадины, начинают преобладать солоноватоводные полихеты, такие, как *Manaynkia aestuarina* и *Streblospio shrubsoli* и солоноватоводные виды изопод и амфипод, среди которых *Mesidotea entomon*, *Idotea helepes*, *Pontoporeia affinis*, *Mysis oculata*, а также двустворчатый моллюск *Macoma baltica*. Данные виды обитают в поверхностных прибрежных и умеренно глубоководных районах в Центральной, Северной и Восточной Балтике, за исключением опреснённых участков, расположенных в устьях рек и вершинах заливов с солёностью менее 2 ‰. Солоноватоводные морские рыбы, для жизни и размножения которых требуется солёность не менее 5 – 6 ‰, смогли сформировать многочисленные популяции как в южных, центральных, так и в восточных районах моря.

В опреснённых районах заливов Балтики, в устьях и эстуариях крупных рек в составе планктонных сообществ доминируют пресноводные виды, верхней

границей нормальной жизнедеятельности которых являются значения солёности, как правило, не превышающие 4 ‰. К числу некоторых таковых, принадлежат следующие формы фито- и зоопланктонных организмов: *Microcystis aeruginosa*, *Oscillatoria limnetica*, *Melosira granulata*, *Daphnia magna*, *Leptodora*, *Bosmina* и др. Среди пресноводных представителей зообентоса в аналогичных районах доминируют такие виды, как *Asellus aquaticus*, *Jaera prae-hirsuta*, *Jaera albifrons* и др. В прибрежной зоне широко распространены также типичные пресноводные брюхоногие моллюски.

В Балтийском море обитает более 10 видов рыб пресноводного происхождения, которые являются также типичными представителями ихтиофауны континентальных водоёмов Европы. Размножение этих рыб успешно осуществляется при солёности, не превышающей 3 – 5 ‰, однако взрослые особи, в особенности судака, могут обитать, согласно упомянутым выше исследованиям, и при большей солёности. Пресноводные виды населяют преимущественно прибрежные мелководные районы как в Южной, так и в Восточной и Северо-Восточной Балтике. Те из них, которые способны совершать активные нагульные или нерестовые миграции, могут встречаться также в открытых районах Финского и Ботнического заливов. В целом локализация различных пресноводных организмов, обитающих в Балтийском море, в основном соответствует границам обитания рыб континентального солоноватоводного комплекса, что свидетельствует о едином характере воздействия определённых значений солёности на распределение различных таксономических групп организмов.

Таким образом, мы можем выделить и охарактеризовать следующие зоны экотон в Балтийском море. На рис. 7 обозначены границы зон экотон в поверхностных водах. Как видно из данного рисунка, одна из зон экотона формируется в Центральной части пролива Каттегат, где встречаются и контактируют сообщества *стеногалинного океанического* и *толерантного океанического* комплексов. Именно здесь, при солёности от 25 до 20 ‰ возникают предпосылки для формирования смешанных сообществ, в состав которых входят как типично океанические виды, такие, как обитающие в Северной Атлантике акулообразные, мерлузовые, скорпеновые, аргентиновые рыбы, полихеты и планктонные организмы, для которых данный район является предельной восточной границей распространения, так и виды, обладающие океаническим происхождением, но сумевшие приспособиться к постоянному или сезонному обитанию в водах с меньшей солёностью, такие как, балтийская треска, морская камбала, камбала-лиманда, сингиль, пеламида, скумбрия и др.

Восточная граница обитания представителей толерантного океанического комплекса в поверхностных водах имеет вид изогнутой линии и во многом согласуется с положением изогалины 8 ‰ (см. рис. 1). На западе она располагается примерно в 150 км от южной оконечности о. Эланд (Швеция), проходит через Борнхольмский район и на востоке достигает порта Лиепая (Латвия). Далее к северо-востоку снижающаяся поверхностная солёность вынуждает виды, относящиеся к данному комплексу, обитать в глубинных и придонных горизонтах, под-

верженных влиянию высокосолёных североморских вод. Поэтому в районе Борнхольмской впадины, как показано на рис. 7, образуется зона экотона, связанная с формированием смешанных сообществ, состоящих из представителей толерантного океанического и морского солоноватоводного комплексов.

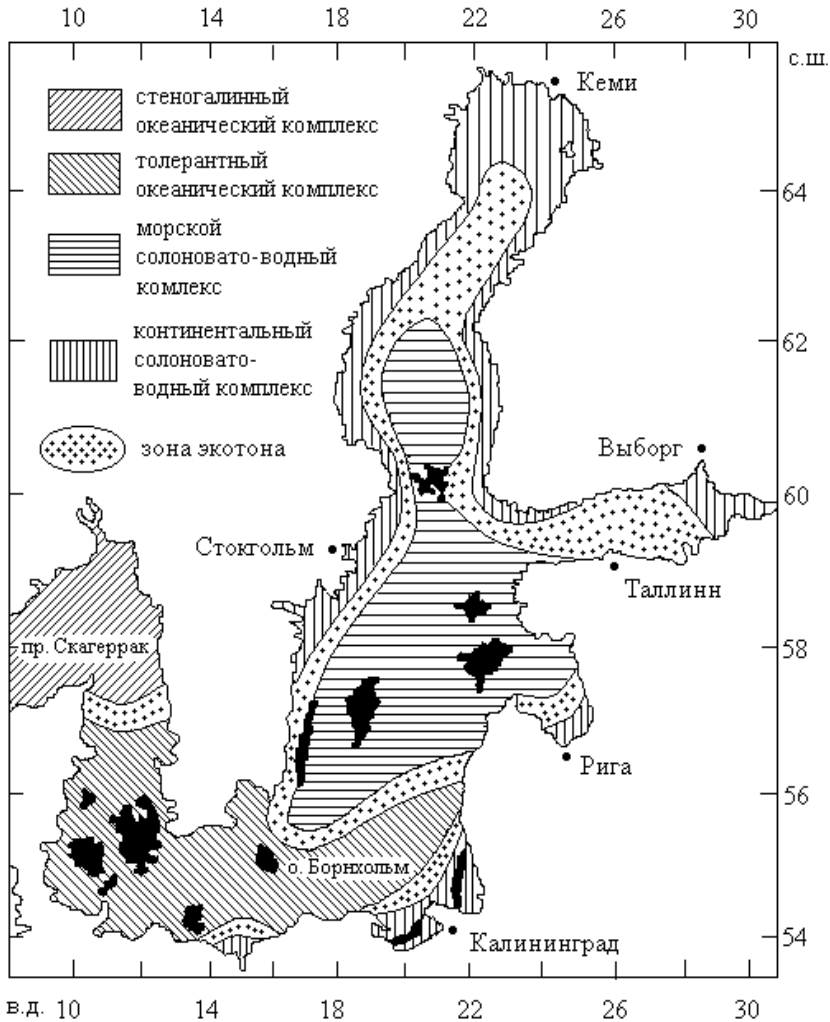


Рис. 7. Расположение зон экотонов в поверхностных водах Балтийского моря.

В поверхностных или прибрежных мелководных водах виды рыб, зообентоса и планктонные организмы из морского солоновато-водного комплекса контактируют с сообществами континентального солоноватоводного комплекса. Как видно из рис. 7, в данном случае формируется наиболее протяжённая зона экотона, располагающаяся вдоль береговой линии в Центральной, Северной и Восточ-

ной частях моря. При этом в Финском заливе и в северных районах Ботнического залива наблюдается значительное перекрывание границ между данными комплексами по причине слабо выраженной пространственной изменчивости значений поверхностной солёности. В результате здесь формируются наиболее обширные по площади зоны экотон.

Экотон, располагающийся в толще вод Балтийского моря, примерно соответствует положению изогалины 8 ‰ (см. рис. 2). Данная зона экотона, располагается в районе о. Борнхольм в приповерхностных водах, но к востоку от данного района имеет тенденцию к заглублению и располагается в дальнейшем на глубинах от 20 до 80 – 120 м в Центральной Балтике. Как было отмечено выше в соответствующих примерах, именно значения солёности в интервале от 8 до 10 ‰ являются минимально необходимыми для нормальной жизнедеятельности и распространения гидробионтов, принадлежащих к толерантному океаническому комплексу. Выше положения изогалины 8 ‰ при солёности до 5 ‰ распространены преимущественно представители морского солоноватоводного комплекса. Однако некоторые виды океанического происхождения, в особенности те из них, которые являются активными пловцами и ведут хищный образ жизни, в состоянии ограниченное время пребывать и в приповерхностных водах, а отдельных представителей морского солоноватоводного комплекса можно встретить и в глубоководных районах при повышенной солёности. Именно пограничный характер солёностных условий в районе Борнхольмской впадины обеспечивает формирование здесь уникальных смешанных сообществ экотона, в состав которого могут входить пятнистая колючая акула и балтийская треска, гладкий скат и речная камбала, балтийская сельдь и североморская пелагида.

Перечислим теперь главные особенности, свойственные зонам экотон в Балтийском море, которые формируются по причине пространственной неоднородности значений солёности воды.

Во-первых, наиболее широкие зоны экотон, где формируются сообщества, состоящие из представителей различных фаунистических комплексов, формируются в тех районах моря, где наблюдаются плавные и постепенные градиенты солёности. К таковым районам принадлежат прежде всего Финский залив и северная часть Ботнического залива. В Финском заливе зона контакта между представителями континентального солоноватоводного и морского солоноватоводного комплексов занимает большую часть акватории. Но наиболее выраженная зона экотона располагается здесь, в Восточной части залива, где контактируют между собой водные массы с солёностью от 0,1 до 4 ‰ и с солёностью от 5 до 8 ‰. Первый диапазон значений солёности наиболее свойствен для района от Невской губы до о. Сескар. Здесь сохраняются наиболее благоприятные условия для обитания и размножения пресноводных видов. Второй диапазон значений солёности, характерен для районов, расположенных преимущественно к западу от о. Сескар, и является нижним пределом для обитания и размножения морских солоноватоводных видов.

Во-вторых, максимальная по протяженности зона экотона в Балтийском море располагается вдоль западного побережья Швеции, начинаясь в Северной части Ботнического залива и заканчиваясь примерно у северной оконечности о.

Эланд в Центральной части моря. Данная особенность, очевидно, определяется тем, что вдоль всего восточного и юго-восточного побережья Швеции располагаются устья полноводных рек. Значительный речной сток определяет пониженную солёность в прибрежной зоне этих районов, как хорошо видно из рис. 1, что создаёт относительно благоприятные условия для обитания пресноводных видов в соседстве с морскими солоноватоводными. Протяжённость данной зоны экотона с севера на юго-запад составляет не менее 600 км.

В-третьих, наибольшее видовое разнообразие фауны, принадлежащей к различным фаунистическим комплексам, характерно для Южной Балтики. В этой части моря выделяется район устья крупной р. Одры. Именно для данной зоны контакта значительного объёма поступающих пресных вод и трансформированных высокосолёных водных масс североморского происхождения характерны наиболее выраженные градиенты солёности как по горизонтали, так и по вертикали. В связи с этим здесь формируется, по-видимому, наиболее узкая зона экотона с максимальным видовым разнообразием сообщества, в которое, на определенных стадиях своего жизненного цикла, входят представители как толерантного океанического, морского солоноватоводного, так и континентального солоноватоводного комплексов.

В-четвертых, в периоды интенсивного затока североморских вод, что имело место в 1951, 1962, 1971, 1977, 1993, 1997, 2003 гг., на фоне повышения солёности в глубинных и приповерхностных горизонтах, наблюдается расширение к востоку ареала представителей толерантного океанического комплекса. В то же время ареал континентального солоноватоводного комплекса при этом подвержен сокращению.

Таким образом, на основе всех имеющихся данных по биологии и экологии фауны Балтийского моря удалось представить схему расположения экотонных в поверхностных водах моря и их описание, которые можно рассматривать как основу дальнейших исследований и практического использования в целях рационального рыбного промысла на Балтике.

Литература

1. Антонов А.Е. Крупномасштабная изменчивость гидрометеорологического режима Балтийского моря и её влияние на промысел. – Л.: Гидрометеоздат, 1987. – 248 с.
2. Бирюков Н.П. Балтийская треска. – Калининград: АтлантНИРО, 1970. – 166 с.
3. Бирюков Н.П. Сельди Балтийского моря. – Калининград: АтлантНИРО, 1970. – 209 с.
4. Грауман Г.Б. О значении отдельных нерестилищ в воспроизводстве балтийской трески. // Труды АтлантНИРО. – 1971. – Вып. 35, с. 69 – 75.
5. Вилер А. Определитель рыб морских и пресноводных Северо-Европейского бассейна М.: Лёгкая и пищевая промышленность, 1983. – 428 с.
6. Залогин Б.С., Косарев А.Н. Моря. – М.: Мысль, 1999. – 400 с.
7. Карневич А.Ф. Выживаемость и дыхание мизиды *Mesomysis kowalevsky* в водах солоноватых водоёмов СССР // Зоол. журнал. – 1958. – Т. 37, № 8, с. 1121 – 1135.
8. Карандеева О.Г. Процессы обеспечивающие осморегуляцию у водных беспозвоночных. // В кн.: Физиология морских животных. – М.: Наука, 1966. – С. 176 – 233.

9. *Костричкина Е.М.* Распределение, сезонная и многолетняя динамика зообентоса в Балтийском море // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. – 1980. – Вып. 15. – С. 118 – 129.
10. *Костричкина Е.М.* Многолетние изменения зоопланктона в Балтийском море и влияние эвтрофикации на его структуру, плодовитость и распределение // *Fischerei – Forschung.* – 1982. – Jg. 20, Н. 1. – Р. 59 – 64.
11. *Кель Ф.* Фитопланктон // Очерки по биологической продуктивности Балтийского моря. – М., 1984. Т. 2, С. 5 – 54.
12. *Лагановская Р.Ю.* Видовой состав зоопланктона Рижского залива // Биология Балтийского моря. Т. 1. – Рига, 1974. – С. 199 – 217.
13. *Лукиенас Ю.К.* Биоценозы и трофические группировки донных беспозвоночных южной части Балтийского моря // *Океанология.* – 1969. – Т. 9, Вып. 6, – с. 1078 – 1086.
14. *Моисеев П.А., Азизова Н.А., Куранова И.И.* Ихтиология. – М.: Изд. «Лёгкая и пищевая промышленность», 1981. – 384 с.
15. *Николаев И.И.* Основные эколого-географические комплексы фитопланктона Балтийского моря и их распределение // *Ботанический журнал.* – 1950. – Т. 35, № 6. – С. 602 – 611.
16. *Никольский Г.В.* Частная ихтиология. – М.: «Высшая школа», 1971. – 472 с.
17. *Никольский Г.В.* Экология рыб. – М.: «Высшая школа», 1974. – 368 с.
18. *Оявеер Э.А.* Об экологических основах дифференциации внутривидовых группировок пелагических рыб Балтийского моря // *Проблемы современной экологии.* – Тарту, 1978. – С. 104 – 105.
19. *Привольнев Т.И.* Отношение пресноводных и проходных рыб к различной солёности среды // *Изв. Всесоюз. института озёрного и речного рыб. хозяйства.* Т. 58, 1964, с. 58 – 98.
20. Проект «Моря СССР». Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. III – Балтийское море. – Вып. 1 – 2. – СПб.: Гидрометеоздат, 1992.
21. *Турпаева Е.П.* Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абиотических факторов среды // *Труды Института океанологии,* 1954, Т. 11. – С. 33 – 55.
22. *Хлебович В.В.* Критическая солёность биологических процессов. – Л.: «Наука», 1974, 233 с.
23. *Ярвекюльг А.А.* О замене солоноватоводной фауны пресноводной в бухте Матсалу (зап. побережье Эстонии). В кн.: *Гидробиологические и ихтиологические исследования внутренних водоёмов Прибалтики.* Вильнюс: «Минтис», 1968. – С. 87 – 94.
24. *Ярвекюльг А.А.* Зообентос Центральной и Восточной Балтики // «Очерки по биологической продуктивности Балтийского моря». – М., 1984. – Т. 3, с. 155 – 234.
25. *Ackefors H.* Ecological zooplankton investigates in the Baltic proper // *Rep. Inst. Mar. Res., Lysekil, Ser. Biol.* – 1969. – N. 18. – P. 1 – 139.
26. *Andersin A., Lassig J., Sandler H.* Community structures of soft bottom macro fauna in different parts of the Baltic // *Biol. Benthic Org. 2nd Eur. Mar. Biol., Galway,* 1976. – Oxford, 1977. – P. 7 – 20.
27. *Day J.H.* The ecology of South African estuaries. I. A review of estuarine conditions in general. *Trans. Roy. Soc. S. Africa,* 1951, vol. 33, № 1: 53 – 91.
28. *Green J.* The biology of estuarine animals. Univ. Wash Press, Seattle: 1968. – P. 1 – 401.
29. *Lehtonen H., Hansson S., Winkler H.* Biology and exploitation of pikeperch, *Stizostedion lucioperca (L.)*, in the Baltic Sea area. // *Ann. Zool. Fennici, Second Inter. Percid Fish Symp., Vaassa, Finland,* 1996, v. 33, P. 525 – 535.
30. *Niemi A.* Ecology of phytoplankton in the Tvarminne area, SW coast of Finland // *Acta Bot. Fennica.* – 1975. – N 105. – P. 1 – 73.
31. *Ringer Z.* Phytoplankton of the southern Baltic Sea // *Pol. Archiw Hydrobiol.* – 1973. – v. 20, N 3. – P. 371 – 378.