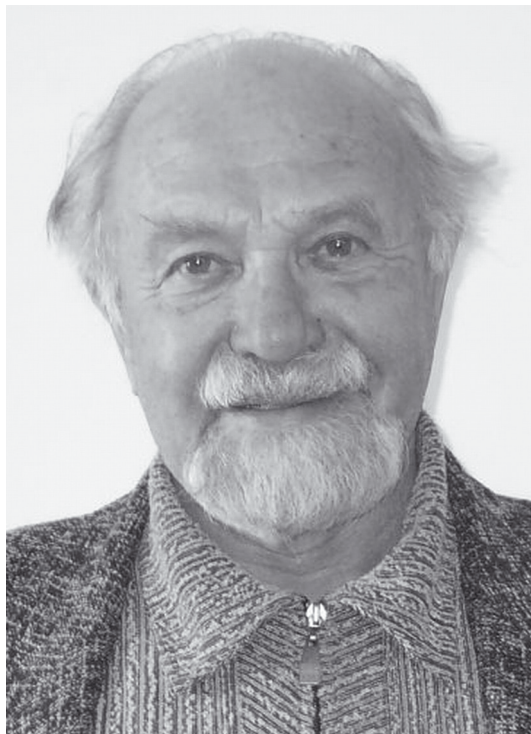

ПОТЕРИ НАУКИ

ВЛАДИСЛАВ ВИЛЬГЕЛЬМОВИЧ ХЛЕБОВИЧ

(27.02.1932–22.02.2024)



Владислав Вильгельмович Хлебович — советский и российский биолог, естествоиспытатель, автор концепции критической солености биологических процессов, создатель научной школы, изучающей закономерности соленостных адаптаций и осморегуляции водных организмов, специалист по биологии и систематике многощетинковых червей, эволюционист, популяризатор науки. В.В. Хлебович внес весомый вклад в разработку вопросов о значении фенотипических адаптаций и эпигенетической наследственности.

Владислав Вильгельмович Хлебович (рис. 1) родился 27 февраля в 1932 г. в городе Воронеже в семье заместителя директора Воронежского заповедника Вильгельма Казимировича Хлебовича и наблюдателя метеостанции Веры Михайловны Хлебович (ур. Лопыревой). В 1939 г. его отец перешел на преподавательскую работу доцентом в Воронежский государственный университет, и Владислав Вильгельмович стал учиться в 5-й Воронежской школе. В 1942 г. семья, кроме ушедшего в ополчение отца, в последний момент перед приходом немецких войск эвакуировалась в оказавшийся в прифронтовой полосе Воронежский заповедник. В 1945 г. семья Хлебовичей переехала

в город Браслав Полоцкой (ныне Витебской) области Белоруссии. В 1949 г. Владислав Вильгельмович окончил здесь школу с серебряной медалью и летом этого же года поступил на биолого-почвенный факультет Ленинградского университета, где специализировался на кафедре зоологии беспозвоночных. По предложению заведующего кафедрой В.А. Догеля Владислав Вильгельмович стал изучать фауну полихет Дальнего Востока под руководством П.В. Ушакова — ведущего специалиста в стране по этой группе животных. В 1954 г. им была защищена дипломная работа по фауне полихет острова Парамушир. Еще летом 1952 г., после третьего курса, В.В. Хлебович временно работал в Зоологическом институте АН СССР (ЗИН) лаборантом, а сразу после окончания университета он поступил в аспирантуру Зоологического института. Под руководством П.В. Ушакова Хлебович занимался изучением полихет литорали Курильской гряды. В 1959 г. Владислав Вильгельмович защитил кандидатскую диссертацию “Многощетинковые черви (Polychaeta) литорали Курильских островов”. По словам Владислава Вильгельмовича, работа над диссертацией позволила ему для дальнейшего исследования выбрать группу nereid (Nereididae). Она привлекла его разнообразием

форм размножения и личиночного развития, а также разнообразными отношениями ее представителей к солености водной среды, в которой они обитают. Еще в аспирантуре у Владислава Вильгельмовича проявился интерес к изучению влияния солености на гидробионтов. Первые опыты в этом направлении были сделаны им на биостанции ЗИН АН СССР в поселке Рыбачий на Куршской косе (Калининградская область). Объектами его исследований были не только многощетинковые черви, но также инфузории, копеподы, олигохеты и моллюски. Чтобы сосредоточиться на “соленостной” теме, В.В. Хлебович в 1962 г. перешел из ЗИНа на работу в Биологический научно-исследовательский институт ЛГУ, где он руководил лабораторией экспериментальной гидробиологии. Однако уже в 1965 г. Владислав Вильгельмович вернулся на работу в ЗИН и возглавил переданную институту из Карельского филиала АН СССР Беломорскую биологическую станцию на мысе Картеш с полномочиями формировать научные направления. С 1965 по 1978 г. В.В. Хлебович руководил Беломорской биостанцией ЗИН на мысе Картеш (ББС). По мнению многих гидробиологов, в то время она была лучшей морской биостанцией страны, не в последнюю очередь, по причине наличия аквариальных комнат с регулируемой температурой, которые позволяли круглогодично содержать морские организмы в комфортных для них условиях и проводить исследования при стандартных параметрах.

На ББС Владислав Вильгельмович смог сосредоточиться на изучении влияния солености на гидробионтов. Настоящую славу ему принесла разработка в 1960–1970-х гг. концепции “критической солености” в биологии. Ранее благодаря исследованиям Адольфа Ремане (Adolf Remane) была установлена особая значимость солености примерно 5–8‰ для поддержания состава фауны и обеспечения выживаемости отдельных видов гидробионтов. Ремане показал, что при более низкой солености преобладают пресноводные виды, а при более высокой — морские. Впоследствии Л.А. Зенкевичем были получены сходные данные для донных фаун Азовского и Каспийского морей. Кроме того, в ряде публикаций были сделаны частные заключения о соленостных границах выживания и личиночного развития, вместе указывающие на особую роль этого барьера.

Владислав Вильгельмович был одним из первых исследователей, кто занялся изучением зависимости осмотического давления внутренней среды водных организмов от солености, т.е. внешней среды. Осмотическое давление прямо связано с температурой замерзания жидкости, т.е. чем выше давление, тем ниже температура замерзания.

Исследователи обычно строили графики зависимости температуры замерзания полостной жидкости организмов от солености среды. Хлебович заметил, что если осмотическое давление внутренней среды организмов выразить в тех же единицах измерения солености внешней среды (промилле), то переломы кривых на графиках осморегуляции и выживаемости организмов при изменении солености среды совпадут. Переломы кривых приходятся на соленость 5–8‰. Проведенные им эксперименты и анализ литературных данных показали, что, с некоторыми оговорками, это предположение соответствует действительности. Сделанное В.В. Хлебовичем открытие позволило ему обобщить известные на тот момент данные о вселении морских групп в пресные воды и проследить происхождение пресноводной фауны.

В концепции “критической солености” также была отмечена связь гидрохимических показателей воды с биологическими процессами. Задолго до А.П. Лисицина, предложившего концепцию “маргинального фильтра океанов”, Владислав Вильгельмович писал, что в водоемах по разные стороны от зоны, соответствующей солености 5–8‰, характер органического осадкообразования может быть совершенно различным. Позднее в 1980–1990-х гг. В.В. Хлебовичем был опубликован ряд статей, в которых рассматривалась нелинейность физико-химических и биологических процессов в эстуариях рек. Концепция “критической солености” была изложена в монографии В.В. Хлебовича “Критическая соленость биологических процессов”, изданной в 1974 г.

Изучение солености закономерно привело Владислава Вильгельмовича к изучению явления акклимации животных к изменению солености, а затем и к другим факторам среды. Первоначально, как справедливо указал В.В. Хлебович, под акклимацией понимали процедуру предварительного выдерживания организмов, сравниваемых по физиологическим показателям, в лабораторных условиях при стандартных значениях факторов внешней среды. Однако при этом сроки и дозы фактора подбирали интуитивно. Осознание акклимации как биологического явления побудило Владислава Вильгельмовича и его учеников на ББС начать ее изучение. В результате были описаны характерные черты этого биологического явления и сделан вывод о том, что срок акклимации конечен и занимает, как правило 10–15 суток. Полученный результат сразу помог решить методическую проблему со сроками и дозами фактора при акклимации. Владиславом Вильгельмовичем и его учеником А.П. Кондратенковым был предложен метод ступенчатой акклимации. Другим значительным достижением стало экспериментальное

подтверждение генорегуляторной природы акклимации. Результаты изучения различных аспектов акклимации были изложены в монографии В.В. Хлебовича “Акклимация животных организмов”, вышедшей в свет в 1981 г.

В 1976 г. вышла совместная статья Ю.А. Лабаса и В.В. Хлебовича “Фенотипическое окно” генома и прогрессивная эволюция”. Анализируя такие проблемы, как акклимация организмов, ответ организма на стресс, морфогенетическая дискретность онтогенеза, авторы связали их с регуляцией генной активности и пришли к выводу, что *“геном как единое целое представляет собой (на уровне под-вергающейся ассоциирующему естественному отбору популяции) обучающуюся систему, способную решать логические задачи, основанные на дихотомизирующих выборах — “да” — “нет”*”.

В 1978 г. Владислав Вильгельмович оставляет руководство станцией и переходит на должность старшего научного сотрудника в отделение высших червей и мшанок лаборатории морских исследований ЗИН, в котором начинался его путь в науке.

В 1980-е гг. Хлебович вместе с учениками проводил полевые исследования на морях Дальнего Востока СССР и лабораторные эксперименты на биостанции ЗИН в поселке Рыбачий на Куршской косе. За это время им и его учениками были сделаны два значительных открытия.

Изучение фауны эстуариев Южного приморья дало возможность выявить в них группу физиологически пресноводных видов морского происхождения. Во взрослом состоянии они способны длительно выживать в практически пресной воде благодаря способности к гиперосмотической регуляции, но размножение таких видов происходит только во время нагонов морской воды в эстуарии, в результате чего соленость воды становится выше 5‰.

Кроме того, были выполнены лабораторные исследования по внекишечному поглощению растворенных органических веществ морскими организмами. В результате выяснилось, что этот процесс зависит от солености воды. У различных морских организмов он является наиболее интенсивным при соленостях выше 10–20‰ и прекращается при солености ниже 5‰. Иными словами, было показано, что поглощение растворенных органических веществ свойственно именно морским организмам, а у пресноводных животных оно практически отсутствует.

Во второй половине 1980-х гг. Владислав Вильгельмович активно работал по комплексной программе ликвидации последствий аварии на Чернобыльской атомной электростанции. Эти работы были отмечены сначала советским, а затем и российским правительствами: в 1987 г. он награжден

почетной грамотой, а в 1997 г. — медалью “За спасение погибавших”.

В трудные для науки 1993 и 1994 гг. В.В. Хлебович возглавлял международные арктические экспедиции. По результатам этих экспедиций в соавторстве с отечественными и зарубежными исследователями был опубликован ряд статей, в которых впервые были подробно описаны гидрохимические и биологические особенности существования фауны арктических эстуариев.

Владислав Вильгельмович никогда не прекращал исследования по систематике многощетинковых червей. Особое внимание он уделял любимым со студенческих лет нереидам. В 1996 г. в серии “Фауна России и сопредельных стран” вышла его монография “Многощетинковые черви Nereididae России и сопредельных вод”. На протяжении своей долгой жизни он руководил несколькими аспирантами, которые изучали многощетинковых червей, в том числе и из Китая.

Во второй половине 1990-х гг. В.В. Хлебович стал активно заниматься изучением дискретных адаптивных норм (термин Б.Н. Медникова) — адаптивных модификаций в животном и растительном мире, которые, в отличие от градуальных адаптивных норм, реализуются при достижении пороговых значений фактора четко и резко, без переходов, и различаются по принципу “да или нет”, т.е. каждое изменение четко адаптировано к определенному воздействию. Это один из видов модификационной изменчивости. Его интересовали как механизмы проявления дискретных адаптивных норм, так и их эволюционное значение. Он, совместно со своими учениками и аспирантами, провел ряд опытов, с помощью которых было доказано, что в основе явления дискретных адаптивных норм лежат относительно независимые генетические программы. В результате В.В. Хлебович пришел к тому же выводу, что и известный эволюционист Г.Ф. Гаузе: “Адаптивная модификация ...уже в силу своей адаптивности указывает на то, что случайно возникшая похожая на нее мутация будет подхвачена отбором и будет эволюционно закреплена”. Владислав Вильгельмович с 1970-х гг. был сторонником гипотезы о том, что источником происхождения как акклимации, так и дискретных адаптивных норм, являются дубликации генов. Результаты исследований и воззрения на появление и эволюцию дискретных адаптивных норм изложены в серии работ В.В. Хлебовича, вышедших с конца 1990-х гг. и до 2010 г.

В год перед своим 80-летием Владислав Вильгельмович решил обобщить свои взгляды на некоторые вопросы адаптации животных, к которым он пришел за долгую научную жизнь, и написал книгу “Очерки экологии особи (очерки фенотипических

адаптаций животных)”, которая была издана в 2012 г. после его юбилея. Основу книги составили материалы лекций, которые он читал студентам магистратуры на Биолого-почвенном факультете Санкт-Петербургского университета. Книга включает изложение его собственных, более чем полувековых, исследований по отношению организмов к солености среды, концепции критической солености, исследований явления акклимации, принципов гомеостаза и модификационной изменчивости.

После 2012 г. Хлебович выпустил серию статей, в которой критично пересмотрел свои некоторые взгляды с учетом вновь появившихся новых биологических данных и гипотез. В частности, он, с учетом гипотезы Ю.В. Наточина о роли ионов калия на ранних этапах эволюции жизни на Земле, уточнил концепцию критической солености. Еще в 1974 г. В.В. Хлебович отметил, что активность $K^+ - Na^+ - \text{АТФазы}$ исчезает при уменьшении окружающей клетку солености ниже 5‰. Отсюда и возникает необходимость пресноводным и наземным животным иметь внутреннюю соленость не менее 5‰ (правило Бидла). В настоящее время известно, что нуклеиновые кислоты могут оставаться в нативном состоянии только в калиевой среде. Ю.В. Наточин предположил, что становление жизни происходило во внешней среде с доминированием этого иона. В.В. Хлебович отметил, что по мере нарастания во внешней среде ионов натрия возникала опасность вытеснения ими ионов калия из окружения нуклеиновых кислот. Проблему, по-видимому, решило образование на мембране выкачивающего из клетки натриевого насоса в виде $K^+ - Na^+ - \text{АТФазы}$. В дальнейшем, на основе этого фермента выработались другие механизмы трансмембранного транспорта, и, как следствие, они в своем большинстве оказываются натрий-зависимыми. Таким образом, натрий превратился в обязательный ион вокруг клетки, которого должно быть не меньше, чем в морской воде с концентрацией 5‰.

Последнее десятилетие своей жизни Владислав Вильгельмович боролся с прогрессирующей слепотой. Тем не менее он писал статьи до того момента, пока мог хоть как-то видеть. Последняя его научная работа была написана и опубликована в 2019 г. Однако и после потери зрения он участвовал в научной жизни: диктовал рецензии и делал онлайн-доклады на конференциях. Оценкой научных достижений Владислава Вильгельмовича может служить то, что в 2008 г. Президиум РАН присудил В.В. Хлебовичу вместе с его учеником Н.В. Аладиным за их работы по проблеме “Фактор солености в зоологии” премию им. академика Е.Н. Павловского.

Владислав Вильгельмович занимался просветительской деятельностью. В 1987 г. вышла его книга

“Пока еще не домашние”. В ней он рассказал о новых подходах к одомашниванию диких животных и высказал собственные оригинальные взгляды на описываемую проблему. Книга получила высокую оценку: автору предложили возглавить в АН СССР отдел по одомашниванию животных. В книге “Агрозоология”, изданной в 1991 г., В.В. Хлебович доступно описал, чем полезны, а чем вредны для человека животные от простейших до млекопитающих и птиц, и как использовать полезные свойства животных для эффективного развития сельского хозяйства.

В.В. Хлебович писал не только научные и научно-популярные тексты. В последние два десятилетия своей жизни он опубликовал интересные биографические материалы. В 2007 г. вышла книга “Картеш и около”, в которой он рассказал о работавших в Зоологическом институте и на Беломорской биологической станции на мысе Картеш людях. В 2010 г. Владислав Вильгельмович опубликовал книгу “Кадры жизни одного зоолога”, которая широко описывает реалии советского времени, свидетелем которых был автор. Ее второе дополненное издание вышло в 2017 г. Последние, написанные им воспоминания “В науке и около”, увидели свет в 2018 г.

Тонкий наблюдатель природы, Владислав Вильгельмович опубликовал свои наблюдения о животных в небольшой книге “Животные и мы”, которую с удовольствием читают и взрослые, и дети.

Среди личных качеств Владислава Вильгельмовича необходимо отметить его постоянный интерес к происходящему не только в науке, но и в окружающем мире и социуме и целеустремленность в решении поставленных задач. Он обладал обостренным чувством справедливости, тяжело переживал неправду и ложь. Владислав Вильгельмович воспитал большое количество учеников и радовался их успехам. Он старался помогать людям и способствовал публикации работ своих коллег. Особенно хочется отметить его теплое отношение и благодарность к техническому персоналу, без которого никакое проведение научных работ было бы невозможным.

Увы, больше не удастся услышать его приветливое “Здравствуй, как я рад тебя слышать. Расскажи поподробнее, над чем ты сейчас работаешь...”.

БИБЛИОГРАФИЯ РАБОТ В.В. ХЛЕБОВИЧА

- Хлебович В.В., 2020. “Древо жизни”-животные-человек-наука // Русский орнитологический журнал. Т. 29. № 1923. С. 2192–2195.
- Хлебович В.В., 2019. О зарождении и судьбе цивилизаций // Успехи современной биологии. Т. 139. № 2. С. 206–208.

- Хлебович В. В., 2018. В науке и около. СПб.: Изд. Зоол. ин-та РАН. 100 с.
- Хлебович В. В., 2018. О стратегических решениях живой природы // Успехи современной биологии. Т. 138. № 6. С. 627–630.
- Хлебович В. В., Иванов В. В., 2018. Эстуарные экосистемы и их место в устьевых природных комплексах Арктики (на примере устьевой области Енисея) // Успехи современной биологии. Т. 138. № 2. С. 218–224.
- Хлебович В. В., 2017. Адаптивные реакции организма в меняющейся среде // Наука – школе. Сборник научных публикаций. Санкт-Петербург. С. 33–46.
- Хлебович В. В., 2017. Кадры жизни одного зоолога. Воспоминания. М.: Новый хронограф. 336 с.
- Хлебович В. В., 2017. Акклимация животных организмов: основы теории и прикладные аспекты // спехи современной биологии. Т. 137. № 1. С. 20–28.
- Khlebovich V.V., 2017. Acclimation of animal organisms: basic theory and applied aspects // Biology Bulletin Reviews. Т. 7. С. 279–286.
- Хлебович В. В., 2016. О таксоценах хищник-жертва // Биосфера. Т. 8. № 2. С. 151–154.
- Khlebovich V.V., 2015. Applied aspects of the concept of critical salinity // Biology bulletin reviews. Т. 5. № 6. С. 562–567.
- Хлебович В. В., 2015. Животные и мы. М.: Издательство КДУ. 92 с.
- Хлебович В. В., 2015. Новое окно в эпигенетику // Русский орнитологический журнал. Т. 24. № 1231. С. 4639–4653.
- Хлебович В. В., 2015. Особь как квант жизни // Русский орнитологический журнал. Т. 24. № 1188. С. 3265–3273.
- Хлебович В. В., 2015. Критическая соленость как маркер смены калиевой эпохи развития жизни на натриевую // Успехи современной биологии. Т. 135. № 1. С. 18–20.
- Хлебович В. В., 2015. Зарождение жизни и животных // Природа. № 6. С. 69–71.
- Хлебович В. В., 2015. Прикладные аспекты концепции критической солености // Успехи современной биологии. Т. 135. № 3. С. 272–278.
- Хлебович В. В., 2015. Презумпция морского начала в физиологии и экологии животных // Труды Зоологического института РАН. Т. 319. № 4. С. 536–544.
- Хлебович В. В., 2014. Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции // Русский орнитологический журнал. Т. 23. № 1037. С. 2555–2571.
- Хлебович В. В., 2014. Контурсы протоэволюции // Природа. № 8. С. 93–94.
- Хлебович В. В., 2014. Этапы и принципы эволюции водно-солевых отношений организмов // Биосфера. Т. 6. № 2. С. 170–175.
- Хлебович В. В., 2013. Критическая соленость – гомеостаз – устойчивое развитие // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 3. С. 3–6.
- Хлебович В. В., 2013. Опыт анализа графиков экспериментальных и полевых гидробиологических данных // Астраханский вестник экологического образования. № 2(24). С. 71–81.
- Хлебович В. В., 2012. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). СПб.: Изд. Зоол. ин-та РАН. 143 с.
- Хлебович В. В., 2012. Рост числа индивидуальностей в эволюции Вселенной // Биосфера. Т. 4. № 4. С. 493–494.
- Хлебович В. В., Аладин Н. В., 2010. Фактор солености в жизни животных // Вестник РАН. Т. 80. № 5–6. С. 527–532.
- Telesh I.V., Khlebovich V.V., 2010. Principal processes within the estuarine salinity gradient: a review // Marine Pollution Bulletin. Т. 61. № 4–6. С. 149–155.
- Хлебович В. В., 2009. Дискретные адаптивные нормы: механизмы и роль в эволюции // Труды ЗИН РАН. Приложение № 1. С. 219–231.
- Хлебович В. В., 2007. Уровни гомеостаза // Природа. № 2. С. 61–65.
- Хлебович В. В., 2007. Картеши и около. М.: WWF России. 72 с.
- Хлебович В. В., 2006. Новое окно в эпигенетику // Природа. № 7. С. 22–29.
- Хлебович В. В., 2005. Уровни гомойотермии и гомойоосмии и вероятные причины, их определяющие // Журнал общей биологии. Т. 66. № 5. С. 431–435.
- Хлебович В. В., Дегтярев А. В., 2005. Механизм образования оборонительных морф у *Daphnia pulex* (Cladocera, Daphniidae) // Доклады Академии наук. Т. 404. № 1. С. 139–141.
- Хлебович В. В., Дегтярев А. В., 2005. Механизм образования оборонительных морф у *Scenedesmus acutus* (Chlorophyceae, Scenedesmaceae) // Доклады Академии наук. Т. 403. № 5. С. 715–717.
- Хлебович В. В., Кулангиева Л. В., Дегтярев А. В., 2004. Влияние актиномицина D на соленостную акклимацию *Paramecium calkinsi* (Ciliophora, Peniculia) // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 1. С. 1–7.
- Хлебович В. В., Орлова М. И., 2004. Причины и тенденции антропогенного расселения эстуарных организмов // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М. – СПб.: Товарищество научных изданий КМК. С. 214–221.
- Хлебович В. В., Дегтярев А. В., 2003. Механизм образования оборонительных морф у *Euplotes aediculatus* (Ciliata, Hypotrichida) // Доклады Академии наук. Т. 392. С. 571–573.

- Хлебович В.В., 2003. Из истории беломорских биостанций // Biological Communications. № 4. С. 96–102.
- Khlebovich V.V., Komendantov A. Y., 2002. Temporary variation of paragnath arrangement in *Hediste diversicolor* and *H. japonica* (Polychaeta, Nereididae) // Зоологический журнал. Т. 81. № 4. С. 503–505.
- Хлебович В.В., 2002. Долговременное привыкание как частный случай акклимации // Доклады Академии наук. Т. 384. № 1. С. 139–141.
- Хлебович В.В., 2002. Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции // Успехи современной биологии. Т. 122. № 1. С. 16–25.
- Березина Н.А., Хлебович В.В., Панов В.Е., Запорожец Н.В., 2001. Соленостная резистентность интродуцированной в бассейн Финского залива (Балтийское море) амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) // Доклады Академии наук. Т. 379. № 3. С. 414–416.
- Khlebovich V.V., 2001. Caecal glands in Nereididae and a new tribe of the subfamily Nereidinae (Polychaeta, Phyllodocida) // Zoosystematica Rossica. Т. 10. № 1. С. 33–35.
- Khlebovich V.V., Abramova E. N., 2000. Some problems of crustacean taxonomy related to the phenomenon of Horohaliniticum // Hydrobiologia. Т. 417. С. 109–113.
- Орлова М.И., Панов В.Е., Крылов П.И., Телеш И.В., Хлебович В.В., 1999. Изменения в планктонных и донных сообществах восточной части Финского залива Балтийского моря в связи с биологическими инвазиями // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 279. С. 1–305.
- Хлебович В.В., 1999. Адаптивные нормы и генетические триады // Эволюционная биология: история и теория. Санкт-Петербург: Изд. СПбФИН-ЕТ. С. 93–101.
- Кержнер И.М., Хлебович В.В., Камелин Р.В., 1999. Систематика как основа исследований биологического разнообразия // Сохранение биологического разнообразия (материалы конф.). М.: РАН. С. 35–40.
- Хлебович В.В., Фокин С.И., Селеннова Т.В., 1999. Соленостная акклимация эвригалинных инфузорий *Paramecium calkinsi* и *P. woodruffi* (Ciliophora, Hymenostomatida) // Зоологический журнал. Т. 78. № 4. С. 421–425.
- Хлебович В.В., Селеннова Т.В., 1999. Соленостная акклимация эвригалинных инфузорий *Fabrea salina* и *Condylostoma arenarium* (Ciliophora, Heterotrichida) // Зоологический журнал. Т. 78. № 2. С. 142–145.
- Orlova M. I., Khlebovich V.V., Komendantov A. Y., 1998. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // Aquatic Ecology. Т. 7. С. 17–28.
- Khlebovich V.V., 1997. Selection and criteria for biological indicator species for Arctic monitoring // Marine pollution bulletin. Т. 35. № 7–12. С. 381–383.
- Khlebovich V.V., Ivanov V.V., Makeyev V. M., 1997. Assessment aspect of contamination of the Arctic estuary ecosystems // Marine pollution bulletin. Т. 35. № 7–12. С. 222–225.
- Хлебович В.В., 1996. Многощетинковые черви семейства Nereididae морей России и сопредельных вод. Фауна России и сопредельных стран. Многощетинковые черви. Т. 3. Л.: Наука. 221 с.
- Хлебович В.В., 1996. Гидробиологические проблемы арктических эстуариев // VII съезд Гидробиологического общества РАН: Материалы съезда. Т. 1. Казань: Полиграф. С. 172–177.
- Khlebovich V.V., 1996. *Portlandia aestivalis* (Mosseswitsch), Bivalvia, Nuculanidae and its relation to salinity // Ruthenica: Русский малакологический журнал. Т. 6. № 2. С. 167–172.
- Khlebovich V.V., 1996. The susceptibility to loss of diapause capacity in hydrobionts of ephemeral waterbodies // Hydrobiologia. С. 83–84.
- Khlebovich V.V., 1996. On various types of antifreezes in active and resting stages of organisms // Hydrobiologia. Т. 320. № 1. С. 81–82.
- Baskaran M., Asbill S., Santschi P., Davis T., Brooks J., Champ M., Makeyev V., Khlebovich V., 1995. Distribution of $^{239,240}\text{Pu}$ and ^{238}Pu Concentrations in Sediments from the Ob and Yenisey Rivers and Kara Sea // Applied Radiation and Isotopes. Т. 46. № 11. С. 1109–1119.
- Хлебович В.В., 1993. Биотические отношения в таксоценозах // Успехи современной биологии. Т. 113. № 5. С. 532–541.
- Комендантов А.Ю., Хлебович В.В., 1992. Галопреферendum у *Lycastopsis augeneri* (Polychaeta: Nereididae) // Исследования фауны морей. Т. 43. № 51. С. 142–144.
- Хлебович В.В., 1991. Агрозоология. М.: Агропромиздат. 176 с.
- Хлебович В.В., 1990. Изучение соленостных отношений // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 219. С. 87–100.
- Khlebovich V.V., 1990. Some physico-chemical and biological phenomena in the salinity gradient // Limnologia. Т. 20. № 1. С. 5–8.
- Хлебович В.В., Ардабьева А.Г., Катунин Д.Н., Таталинцева Т.А., 1989. Корреляция между величиной солёности, концентрацией кремния и развитием фитопланктона // Труды зоологического института АН СССР. Т. 196. С. 51–63.
- Комендантов А.Ю., Хлебович В.В., 1989. Солёностная зависимость поглощения водными беспозвоночными растворённых органических веществ // Труды зоологического института АН СССР. Т. 196. С. 22–50.

- Хлебович В. В., 1989. Критическая соленость и хорога-линикум: современный анализ понятий // Труды зоологического института АН СССР. Т. 196. С. 5–11.
- Хлебович В. В., 1987. Пока еще не домашние. М.: Агро-промиздат. 160 с.
- Зюганов В. В., Лабас Ю. А., Хлебович В. В., 1987. Ион-ные каналы, гены и эволюция // Природа. № 9. С. 92–99.
- Хлебович В. В., 1986. К биологической типологии эстуа-риев Советского Союза // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 141. С. 3–9.
- Аладин Н. В., Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., 1986. Криоскопический метод в гидробиологии // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 141. С. 127–135.
- Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., 1986. Низкая осмо-тическая концентрация крови как общее свойство двустворчатых моллюсков, проникающих в прес-ные воды // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 152. С. 50–56.
- Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., 1985. О физиоло-гически пресноводных беспозвоночных морского происхождения // Журнал общей биологии. Т. 46. № 3. С. 331–335.
- Комендантов А. Ю., Хлебович В. В., Аладин Н. В., 1985. Особенности осмотической и ионной регуляции двустворчатых моллюсков в зависимости от фак-торов среды // Экология. № 5. С. 35–42.
- Хлебович В. В., 1985. О разнообразии типов размноже-ния и развития полихет в связи с их географиче-ским распространением // Исследования фауны морей. Т. 34. № 42. С. 132–135.
- Хлебович В. В., Аладин Н. В., Комендантов А. Ю., 1983. Осмотическая регуляция у *Dreissena polymorpha* при разных сочетаниях температуры и солености среды // Моллюски: систематика, экология и за-кономерности распространения. Сб. 7. Л.: Наука. С. 223–224.
- Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., Яковишина Л. А., 1983. Осмотическая регуляция у *Lycostopsis augeneri* и *Tylorrhynchus heterohattis* (Polychaeta, Nereidae) в водах различной солености // Зооло-гический журнал. Т. 62. № 5. С. 796–799.
- Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., Яковишина Л. Я., 1982. Соленостная зависимость поглощения рас-творенного в воде глицина беломорскими и япо-номорскими *Mytilus edulis* // Зоологический жур-нал. Т. 61. № 5. С. 783–787.
- Хлебович В. В., 1981. Акклимация животных организ-мов. Л.: Наука. 136 с.
- Кондратенков А. П., Хлебович В. В., 1981. Динамика ак-климации и деакклимации гидробиологии // Биология моря. № 4. С. 55–58.
- Хлебович В. В., Яковишина Л. А., Комендантов А. Ю., 1981. Изменение содержания электролитов в мантийной жидкости и гемолимфе беломорской мидии при длительном опреснении внешней сре-ды // Биология моря. Т. 2. С. 86–89.
- Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., Шкляревич Г. А., 1980. Самостоятельность *Nereis virens*, *N. grandis*, *N. brandti* (Annelida, Polychaeta) и изменчивость числа их парагнат // Зоологический журнал. Т. 59. № 11. С. 1617–1624.
- Луканин В. В., Хлебович В. В., 1979. Влияние ингиби-торов синтеза белка на метаморфоз и адаптив-ную способность сцифомедузы *Aurelia aurita* (L.) при воздействии на них опреснения // Онтогенез. Т. 10. № 1. С. 80.
- Наточин Ю. В., Михайлова О. Ю., Лаврова Е. А., Хлебо-вич В. В., 1979. Содержание воды и электролитов в клетках аддуктора мидии *Mytilus edulis* в широ-ком диапазоне солености морской воды // Биоло-гия моря. Т. 15. № 4. С. 54–60.
- Бергер В. Я., Ковалева Н. М., Михайлова О. Ю., Нато-чин Ю. В., Хлебович В. В., 1979. Влияние ингиби-торов на ионный состав и объем клеток мышц морских моллюсков // Биология моря. Т. 15. № 4. С. 47–53.
- Хлебович В. В., Станкявичус А. Б., 1979. Пределы сту-пенчатой адаптации к опреснению *Macoma balthica*, *Mytilus edulis* и *Mya arenarea* из восточной части Балтийского моря // Моллюски. Основные результаты их изучения. Л. С. 42–43.
- Наточин Ю. В., Михайлова О. Ю., Лаврова Е. А., Хлебо-вич В. В., 1979. Вода и электролиты клеток аддук-тора мидии *Mytilus edulis* в широком диапазоне солености морской воды // Биология моря. Т. 15. № 4. С. 19–24.
- Зюганов В. В., Хлебович В. В., 1979. Анализ механиз-мов, определяющих различное отношение спер-миев морской и пресноводной форм трехиглой колюшки к солености среды // Онтогенез. Т. 10. № 5. С. 506–509.
- Луканин В. В., Хлебович В. В., 1979. Влияние ингиби-торов синтеза белка на метаморфоз и адаптив-ную способность сцифомедузы *Aurelia aurita* (L.) при воздействии на них опреснения // Онтогенез. Т. 10. № 1. С. 80.
- Berger V. Y., Khlebovich V. V., Kovaleva N. M., Natochin Y. V., 1978. The changes of ionic composition and cell volume during adaptation of molluscs (*Littorina*) to lowered salinity. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 60(4), 447–452.
- Старобогатов Я. И., Хлебович В. В., 1978. Проблемы типологии солоноватых вод // Гидробиологиче-ский журнал. Т. 14. № 6. С. 3–6.
- Хлебович В. В., 1978. О трудностях удаленных стацио-наров // Вестник Академии наук. № 3. С. 52–54.
- Бергер В. Я., Хлебович В. В., 1977. Об абсолютном и относительном критериях устойчивости

- к абиотическим факторам среды // Журнал общей биологии. Т. 38. С. 836–840.
- Хлебович В.В., 1977. Осмотические и соленостные отношения в онтогенезе // Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука. С. 257–292.
- Хлебович В.В., 1977. Приспособления животных к изменениям солености и ионного состава воды // Океанология. Биология океана. Т. 1. М.: Наука. С. 26–35.
- Хлебович В.В., Виноградов Г.А., Дирин Д.К., Львова Т.Г., 1977. Натриевый и кальциевый обмен икры горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) в первые часы после ее оплодотворения в водах разной минерализации // Вопросы ихтиологии. Т. 17. № 3. С. 566.
- Хлебович В.В., Шкляревич Г.А., 1977. О происхождении *Nereis virens* Sars в Белом море // Зоологический журнал. Т. 56. № 3. С. 464–467.
- Хлебович В.В., Аладин Н.В., 1976. Гипотоническая регуляция у морских ветвистоусых ракообразных *Evadne nordmani* и *Podon leuckarti* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 12. № 6. С. 591–592.
- Хлебович В.В., Михайлова О.Ю., 1976. Осмотическая толерантность и адаптация к гипотоническому воздействию у *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala, Echinorhynchidae) // Паразитология. Т. 10. С. 5.
- Хлебович В.В., 1976. Активность некоторых беломорских беспозвоночных при раздельном изменении ионной силы и общей осмотической концентрации среды // Исследования фауны морей. Т. 17. С. 226–321.
- Лабас Ю.А., Хлебович В.В., 1976. “Фенотипическое окно” генома и прогрессивная эволюция // Исследования фауны морей. Т. 17. С. 4–25.
- Хлебович В.В., Бергер В.Я., 1975. Некоторые аспекты изучения фенотипических адаптаций // Журнал общей биологии. Т. 36. № 1. С. 11–25.
- Хлебович В.В., Орфеев Ю.В., 1975. О вероятном экологическом стимуле формирования протозойной колониальности и становления многоклеточности // Проблемы эволюции. Т. 4. С. 11–14.
- Хлебович В.В., Михайлова О.Ю., 1975. Влияние периодических изменений солености на активность *Hydrobia ulvae* // Зоологический журнал. Т. 54. № 10. С. 1452–1456.
- Хлебович В.В., 1975. О реакциях беломорских организмов на понижение солености в связи со сбросом пресных вод в морские заливы // Гидробиологический журнал. Т. 11. № 5. С. 88.
- Хлебович В.В., 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука. 235 с.
- Хлебович В.В., 1973. Активность *Hydrobia ulvae* (Pennant) и планул *Aurelia aurita* (L.) при раздельном изменении ионной силы и общей осмотической концентрации среды // Доклады АН СССР. Т. 208. № 5. С. 1221–1223.
- Khlebovich V.V., Kondratenkov A.P., 1973. Stepwise acclimation — a method for estimating the potential euryhalinity of the gastropod *Hydrobia ulvae* // Marine Biology. Т. 18. № 1. С. 6–8.
- Хлебович В.В., Кондратенков А.П., 1971. Потенциальная эвригалинность беломорского моллюска *Hydrobia ulvae* // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Т. 4. С. 37–38.
- Бергер В.Я., Луканин В.В., Хлебович В.В., 1970. Действие актиномицина D на способность личинок *Aurelia aurita* и *Ephera vineta* к акклимации при изменении к солености среды // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 6. С. 636–638.
- Хлебович В.В., Богданов В.Е., Кузьмина В.Г., 1970. Эвригалинность и осморегуляция беломорских *Mysis oculata* и *M. litoralis* (Crustacea, Mysidacea) // Зоологический журнал. Т. 49. № 7. С. 1085–1088.
- Хлебович В.В., Луканин В.В., 1970. Выживаемость сперматозоидов некоторых моллюсков в морской воде разной солености // Доклады АН СССР. Т. 192. № 1. С. 203–204.
- Khlebovich V.V., 1969. Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal State // Marine Biology. Т. 2. № 4. С. 338–345.
- Khlebovich V.V., 1968. Some peculiar features of the hydrochemical regime and the fauna of mesohaline waters // Marine Biology. Т. 2. С. 47–49.
- Хлебович В.В., 1968. Выживаемость беломорской мидии в условиях длительного опреснения и высыхания // Моллюски и их роль в экосистемах, Л.: Наука. С. 45–46.
- Хлебович В.В., 1968. Осмотическая регуляция трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. в воде различной солености // Зоологический журнал. Т. 47. № 4. С. 591–594.
- Хлебович В.В., 1968. Класс многощетинковые черви, Polychaeta // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность. С. 96–104.
- Русанова М.Н., Хлебович В.В., 1967. О влиянии на фауну Белого моря аномальных условий 1965–1966 годов // Океанология. Т. 7. № 1. С. 164–167.
- Хлебович В.В., 1966. Зависимость изменений оптической плотности растворов тканевых белков некоторых пресноводных животных от солености среды // Цитология. Т. 8. № 3. С. 401–403.
- Хлебович В.В., Бергер В.Я., 1965. Опыт электрокондуктометрического исследования водносолевого обмена некоторых гидробионтов // Гидробиологический журнал. Т. 1. № 5. С. 57–61.
- Хлебович В.В., 1964. Многощетинковые черви (Polychaeta) из северной части Гренландского моря и района островов Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа // Труды ААНИИ. Т. 259. С. 167–180.

- Хлебович В. В., 1963. К биологии *Nereis virens* Sars в Кандалакшском заливе Белого моря // Труды Кандалакшского заповедника. Т. 4. С. 250–257.
- Хлебович В. В., 1963. О систематическом положении nereиды Каспийского моря // Зоологический журнал. Т. 42. № 1. С. 129–131.
- Хлебович В. В., 1963. Гистохимическое исследование сукцинооксидазной системы некоторых гидробионтов // Доклады Академии наук СССР. Т. 148. № 4. С. 966.
- Хлебович В. В., Баолин У, 1962. Многощетинковые черви Желтого моря. III. Семейство Nereidae (Polychaeta, Errantia) // Studia Marina Sinica. Т. 1. С. 33–53.
- Хлебович В. В., Баолин У, 1962. Многощетинковые черви Желтого моря. V. Дополнения к фауне Nereidae (Polychaeta, Errantia) // Acta Zoologica Sinica. Т. 14. № 2. С. 267–278.
- Хлебович В. В., 1962. Особенности состава водной фауны в зависимости от солёности среды // Журнал общей биологии. Т. 23. № 2. С. 90–97.
- Хлебович В. В., 1962. Пелагические половые стадии полихет, пойманные на свет в районе Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. Т. 8. С. 167–180.
- Наточин Ю. В., Хлебович В. В., Крестинская Т. В., 1961. Сукциндегидраза в транспортирующих натрий органах беспозвоночных животных // Доклады Академии наук СССР. Т. 137. № 6. С. 1474–1476.
- Хлебович В. В., 1961. Нахождение архианнелиды *Nerilla antennata* O. Schmidt на побережье Баренцева моря // Зоологический журнал. Т. 40. № 1. С. 130.
- Хлебович В. В., 1961. Многощетинковые черви (Polychaeta) литорали Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. Т. 7. С. 151–260.
- Хлебович В. В., 1960. О скорости гибели некоторых пресноводных и морских беспозвоночных в солоноватой воде различных концентраций // Доклады Академии наук СССР. Т. 135. № 3. С. 732–735.
- Хлебович В. В., 1959. Новая система классификации солоноватых вод // Зоологический журнал. Т. 38. № 9. С. 1437.
- Хлебович В. В., 1959. Новый случай хищничества у полихет // Природа. № 9. С. 118.
- Хлебович В. В., 1959. Новые и впервые отмечаемые для фауны СССР виды многощетинковых червей (Polychaeta) с литорали Курильских о-вов // Зоологический журнал. Т. 38. № 2. С. 167–180.
- Хлебович В. В., 1958. Анализ фауны многощетинковых червей (Polychaeta) литорали Курильских островов // Доклады АН СССР. Т. 120. № 6. С. 1370–1373.
- Хлебович В. В., 1958. О двух формах полихеты *Cirratulus cirratus* (O.F. Müller) // Доклады АН СССР. Т. 123. № 2. С. 375–376.
- Хлебович В. В., 1957. Наблюдения над морозостойкостью многощетинковых червей Курильской гряды // Доклады АН СССР. Т. 112. № 3. С. 542–544.

**И. С. Плотников*, А. В. Смирнов,
А. О. Смуров, Н. В. Аладин**

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

**e-mail: igor.plotnikov@zin.ru*