

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

О. А. Тучковенко

ОСНОВИ ГІДРОБІОЛОГІЇ

Конспект лекцій

Одеса
Одеський державний екологічний університет
2016

ББК 28.082
Т92
УДК 574.5 /6

Рекомендовано методичною радою Одеського державного екологічного університету Міністерства освіти і науки України як конспект лекцій (протокол № 10 від 04.07. 2016 р.)

Тучковенко О.А.

Основи гідробіології: конспект лекцій. Одеса, Одеський державний екологічний університет, 2016. 98 с.

У конспекті лекцій викладені загальні відомості про особливості функціонування водних систем, базові знання фундаментальних розділів гідробіології, методи ведення гідробіологічних досліджень середовища існування гідро біонтів, гідробіоценозів і водних екосистем. Наводяться дані про їхню структуру, роль у формуванні біологічної сировини та якості водного середовища. Конспект лекцій складено для студентів денної і заочної форми навчання за напрямом підготовки 6.040106 Екологія, охорона навколишнього середовища та збалансоване природокористування

ISBN 978-966-186-064-2

© Тучковенко О.А., 2016
© Одеський державний екологічний університет, 2020

Навчальне електронне видання

Тучковенко Оксана Аркадіївна

ОСНОВИ ГІДРОБІОЛОГІЇ

Конспект лекцій

Видавець і виготовлювач

Одеський державний екологічний університет

вул. Львівська, 15, м. Одеса, 65016

тел./факс: (0482) 32-67-35

E-mail: info@odeku.edu.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи

ДК № 5242 від 08.11.2016

ЗМІСТ

ВСТУП		4
1	ГІДРОБІОЛОГІЯ ЯК НАУКА. ПРЕДМЕТ ТА ЗАВДАННЯ"ГІДРОБІОЛОГІЇ	5
1,1	Основні завдання гідробіології як науки	5
1,2	Особливості існування гідробіонтів	5
1,3	Значення температури для гідробіонтів	11
2	ЖИТТЄВІ ФОРМИ ГІДРОБІОНТІВ	16
3	ЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ ГІДРОБІОНТІВ	24
3,1	Роль світла в житті гідро біонтів	24
4	ПРОЦЕС ДИХАННЯ ГІДРОБІОНТІВ І ЙОГО ОСОБЛИВОСТІ	33
5	БІОЛОГІЧНА ПРОДУКТИВНІСТЬ ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ	42
5,1	Структура та функціональні особливості гідро екосистем	42
5,2	Відтворення біологічних ресурсів гідросфери	48
6	ЖИТТЄВІ ФОРМИ ГІДРО БІОНТІВ ПЕЛАГІАЛІ І БЕНТАЛІ	56
6,1	Пелагіаль	56
6,2	Зонування пелагіалі Світового океану	56
6,3	Життєві форми бенталі	57
6,4	Пристосування гідробіонтів для життя в бентосі й перифітоні	65
7	ЗАБРУДНЕННЯ ВОДОЙМ ТА РОЛЬ ГІДРОБІОНТІВ У ЇХ ОЧИЩЕННІ	68
7.1	Органічне забруднення	68
7.2	Процеси самозабруднення і самоочищення водойм	72
7.3	Природна і антропогенна евтрофікація водойм	74
7.4	Цвітіння» води як гідробіологічний процес, зумовлений евтрофікацією	76
7.5	Токсичне забруднення і реакція гідробіонтів на токсичний вплив	79
7.6	Методи оцінки, біологічна індикація та моніторинг контролю токсичності водного середовища для гідробіонтів	85
7.7	Природна радіоактивність водних об'єктів і вплив на гідро біонти радіонуклідного забруднення	91
7.8	Термофікація («Теплове забруднення») водного середовища	95
	ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА	97

ВСТУП

Гідробіологія- походить від грецьких слів"гідор" - вода, "біос" - життя, "логос" - наука, тобто це наука, яка вивчає взаємодію мешканців вод (гідробіонтів) між собою та з неживою природою.

Гідробіологія- це екологічна наука, предмет якої складає біологічне вивчення гідросфери з метою оптимізації її природокористування і охорони середовища. Становлення гідробіології як самостійної науки відноситься до середини ХІХ сторіччя, коли саме життя змусило відмовитися від такої заспокійливої точки зору, як невичерпність біологічних ресурсів водойм. Виникла необхідність в реальній оцінці запасів промислових організмів і взагалі в екологічному вивченні гідробіонтів. Поштовхом для розвитку гідробіології також став швидкий розвиток промисловості і транспорту, що призвело до забруднення водойм, особливо прісних. Разом з тим, у1869-1870 рр. німецькі вчені Мюллер і Кон звернули увагу на величезну роль гідробіонтів в процесах самоочищення водойм. В подальшому Кольквітцем і Марссоном, Нікитинським, Долговим була уточнена роль окремих організмів в процесах біологічного самоочищення водойм і розроблений принцип індикації їх забруднення за присутністю в них різних гідробіонтів з різною вимогою до чистоти води.

Велику роль в становленні гідробіології зіграло створення в другій половиніХІХ сторіччя великої кількості морських і прісноводних біологічних станцій, а також винахід і використання знарядь, необхідних для обліку концентрації гідробіонтів. Працюючи в Північному морі(1887 р.), професор Гензен вперше використав для обліку кількості організмів в одиниці об'єму води спеціальну конічну сітку із дрібночарункуватого шовкового сита,, газу". Пізніше, в1909 р. Петерсен сконструював і використав для обліку концентрації донних організмів знаряддя - донний черпак. В подальшому були проведені багато чисельні гідробіологічні дослідження морів, прісних водойм, створена широка мережа науково-дослідних інститутів гідробіології.

На сучасному етапі дослідження в гідробіології проводяться на рівнях: організмів, популяційному і біоценотичному, що призвело до виникнення 3-х підрозділів у гідробіології:

- 1– аутекологія, яка займається вивченням особин окремих видів, їх взаємодією з оточуючим середовищем без розгляду морфології і фізіології самих організмів;
- 2 – демекологія, яка займається вивченням взаємодії популяцій з оточуючим середовищем, їх структури і між популяційних відносин;
- 3 – синекологія, яка вивчає біоценози, їх структурні і функціональні особливості.

1 ГІДРОБІОЛОГІЯ ЯК НАУКА. ПРЕДМЕТ ТА ЗАВДАННЯ"ГІДРОБІОЛОГІЇ

Основними методами гідробіології є обчислення кількості різних груп гідробіонтів в межах місця існування та оцінка функціональної ролі цих груп в екосистемах. Ці методи дозволяють:

- виявити реакцію особин до факторів середовища;
- отримати відомості про структуру популяцій і біоценозів, динаміку їх стану;
- дати сумарну оцінку ролі тих чи інших організмів в різноманітних екосистемних процесах, зокрема в трансформації речовин і енергії.

1.1 Основні завдання гідробіології як науки

Основні завдання гідробіології як науки полягають у:

- 1- вивчення екологічних процесів в гідросфері з метою її освоєння і винахідлих форм ставлення людей до водних екосистем, при яких користь від екосистем була б найбільшою, а шкода – найменшою;
- 2 - збільшення біологічної продуктивності водойм, отримання з них найбільшої кількості біологічної сировини;
- 3 - розробка біологічних основ забезпечення людей чистою водою, оскільки потреба в ній з ростом цивілізації постійно збільшується;
- 4 - експертна оцінка екологічних наслідків перерозподілу і перекидання стоку річок, антропогенної зміни гідрологічного режиму водойм;
- 5 - гідробіологічна експертиза впливу існуючих і новостворюваних промислових, сільськогосподарських і інших підприємств на водні екосистеми з метою їх охорони.

Гідросфера як середовище життя поділяється на більш або менш відокремлені один від одного ділянки- біотопи. Мешканці того чи іншого біотопу набувають подібні адаптації до існування в межах цієї ділянки, утворюючи характерні життєві форми.

1.2 Особливості існування гідробіонтів

У водоймах розрізняють такі біотопи:

- нейсталь- це поверхневий шар води, що межує з атмосферою. Життєві форми цього біотопу називають нейстоном.
- пелагіаль- товща води. Життєві форми, які населяють пелагіаль /пелагос/ поділяються на:
 - плейстон- це пелагічні організми, частина тіла яких знаходиться у воді, а частина- над її поверхнею. Типовими представниками плейстону є ряска,
 - латаття біле, глечики жовті;

- планктон- це пелагічні організми, які в незначній мірі або зовсім не здатні до активного руху, тому не можуть протидіяти токам води, якими вони переносяться з місця на місце. Це водорості, найпростіші, коловертки, рачки і інші дрібні форми тварин;
- нектон- це великі тварини, рухова активність яких достатня для подолання водних течій. Це риби, кальмари, ссавці;
- пелагобенталь- це біотоп, який населяють організми, здатні одночасно жити на дні водойми і підніматися в товщу води.

Відповідно життєві форми пелагобенталі називають пелагобентосом. Це краби, камбала, креветки, морські зірки.

Бенталь- це дно водойми з прилеглим до нього шаром води. Життєві форми бенталі називають бентосом(губки, личинки комах, молюски);

- перифітон- це організми, які оселяються на підводних спорудах, днищах кораблів, прикріплюються до водоростей(корали, п'явки, актинії, устриці).

Елементи середовища, що безпосередньо впливають на існування населення, називаються екологічними факторами, які за своєю природою поділяються на:

- абіотичні- це фізико-хімічний вплив неживого середовища;
- біотичні- це вплив одних елементів населення на інші;
- антропогенні- це вплив людини на живу природу як свідомий, так і мимовільний.

Особини кожного виду можуть існувати тільки в певних межах мінливості окремих елементів середовища. Діапазон коливань фактору, який здатний витримувати вид, називається його екологічною валентністю. Форми з широкою екологічною валентністю називають **еврибіонтними**, з вузькою - **стенобіонтними**. Прикладом стенобіонтних форм можуть бути рифові корали, які існують тільки в морях на твердих ґрунтах при температурі не нижче 20°C і які не переносять навіть легкого опріснення води. В якості еврибіонтного виду можна назвати кореніжку *Cyphoderia ampulla*, котра зустрічається в морях, засолених болотах і прісних водоймах, в теплих і холодних озерах.

Ступінь екологічної валентності виду можна оцінювати не тільки по відношенню до широкого комплексу факторів, але й до кожного фактору окремо. Наприклад, по відношенню до:

- температури: евритермні і стенотермні;
- солоності: евригалінні і стеногалінні;
- тиску: еврибатні і стенобатні;
- наявності кисню: евриоксидні і стенооксидні.

Екологічна валентність виду тим ширше, чим мінливіше середовище. З цієї причини, наприклад, в морях прибережні форми більш евритермні і евригалінні, ніж мешканці відкритої зони, де температурні і сольові умови більш стійкі.

Населення окремих ділянок гідросфери неоднакове, так як вони різняться за фізико-хімічними і іншими характеристиками. Кожний вид потребує для свого існування певних умов і не може процвітати там, де їх немає.

Фактори середовища, які виключають або обмежують процвітання виду, називають лімітуючими. У 1840 р. Ю Лібих сформулював "закон мінімуму", згідно якого величина продукції залежить від кількості поживних речовин, що знаходяться в мінімумі. Лімітуюче значення факторів проявляється не на всіх, а тільки на деяких стадіях розвитку організму, коли екологічна валентність мінімальна. Найменша екологічна валентність у гідробіонтів звичайно спостерігається на ранніх стадіях розвитку, тому що лімітуюча дія абіотичних факторів в цей час проявляється в найбільшій степені.

Із великої кількості фізико-хімічних факторів, що впливають на водне населення гідросфери, лише деякі мають ведуче екологічне значення. До таких факторів, перш за все, відносяться фізико-хімічні властивості самої води.

Молекула води складається з двох атомів гідрогену і одного атома кисню. Проте гідроген має 3 ізотопні форми, а кисень - 6 і тому може існувати 36 різновидів води, із яких у природі зустрічається лише 9. Основну масу природної води утворюють молекули $^1\text{H}_2^{16}\text{O}$ (99,7%). В значно меншій кількості (0,2%) зустрічаються молекули $^1\text{H}_2^{18}\text{O}$ і ще рідше ті, до складу яких входять дейтерій (H_2), тритій (H_3) і важкі ізотопи кисню. За своїми властивостями важка вода (молекулярна маса більше 18) відрізняється від звичайної: так, вода, що вміщує дейтерій має густину більшу на 1%; замерзає при $3,8^\circ\text{C}$, кипить при $101,4^\circ\text{C}$. При $^\circ\text{C}$ густина чистої води дорівнює 1 г/см^3 . Густина природної води може збільшуватись за рахунок розчинення в ній солей до $1,347 \text{ г/см}^3$, а також при підвищенні температури. При цьому треба враховувати, що густина гідробіонтів звичайно відрізняється від одиниці лише в другому або навіть в третьому знаку після коми. Тому температурні коливання густини води в межах -го, 4-го знаків значать дуже багато в житті пелагічних організмів в плані зміни умов плавання.

Велике екологічне значення має аномальна властивість прісної води розширюватися при охолодженні нижче $^\circ\text{C}$. Коли температура поверхневого шару вода наближається до $^\circ\text{C}$ в порівнянні з найближчим глибинним шаром, то починається вирівнювання густини. Більш густі поверхневі води заглиблюються, а глибинні піднімаються до верху і відбувається їх змішування, яке супроводжується суттєвою зміною умов існування гідро-біонтів. Дуже важлива для них і властивість води розширюватися при замерзанні. Завдяки цьому в зимовий період лід, плаваючи на поверхні води, ізолює її від холодного повітря і попереджає промерзання до дна навіть не дуже глибоких водойм.

У порівнянні з іншими рідинами вода має відносно невисоку в'язкість, що обумовлює її рухомість і полегшує організмам зависання в товщі води. Вода володіє відносно високим коефіцієнтом поверхневого натягу. Поверхнева плівка є фактично опорою для організмів, використовуючи наявність якої організми виробляють специфічні адаптації, зокрема змочуваність і незмочуваність покривів тіла. Організми з незмочуваними покривами, знаходячись в плівці, підтримуються нею, і будучи важчими за воду, не тонуть. Гідробіонти, більш легкі, ніж вода, можуть утримуватися в ній, упираючись в плівку, що знаходиться над ними. Вода має дуже високу теплоємність, яка дорівнює $4,9 \times 10^3$ Дж/кг. Завдяки цьому вода повільно охолоджується і нагрівається при зміні періодів року, а також часу доби, відіграючи роль регулятора температури. Підтриманню термостабільності води сприяє дуже висока теплота пароутворення і плавлення льоду. Коли надходження тепла в водойми зростає і вода починає нагріватися, збільшується випаровування, внаслідок чого підвищення температури загальмовується. При охолодженні води нижче 0°C і утворенні льоду, тепло, що виділяється загальмовує подальше зниження температури.

У порівнянні з повітрям вода набагато менш прозора і тому, світло, що потрапило до неї, досить швидко поглинається і розсіюється. Короткі хвилі сильніше розсіюються, але слабше поглинаються. Довгі хвилі (620-820 нм) - швидко поглинаються і повільніше розсіюються. Чиста вода розсіює переважно короткохвильові промені і тому у відповідності до спектрального складу світлового потоку, що з неї виходить, здається блакитною. Із збільшенням у воді кількості завислих часток зростає розсіювання довгохвильових променів і вода набуває жовтуватого або брунатного відтінку. Таким чином, по кольору води можна судити про її чистоту і про кількість мікроорганізмів та дрібних твердих часток, що в ній знаходяться. Природна вода існує не просто у вигляді хімічної сполуки, що складається тільки з H і O_2 , а уявляє собою складне тіло, до складу якого також входять різноманітні речовини. Найбільше екологічне значення для гідробіонтів мають ступінь насиченості води різними газами, концентрація іонів мінеральних солей, органічних речовин, склад і концентрація завислих речовин.

Із розчинених газів найбільше значення для гідробіонтів мають кисень, вуглекислий газ, сірководень і метан. Кисень потрапляє у водойму за рахунок його інвазії(вторгнення) із атмосфери і внаслідок фотосинтетичної діяльності рослин. Втрата оксигену спостерігається внаслідок його евазії(виходу) із води в атмосферу і використання на окислювальні процеси, зокрема на дихання.

Розчинність оксигену в воді залежить від температури й атмосферного тиску. Чим більші температура і тиск, тим менше вміст розчиненого оксигену й навпаки. Дефіцит оксигену викликає смерть

гідробіонтів за умови відсутності адаптації до дефіциту цього газу. Якщо загибель гідробіонтів набуває масового характеру і спостерігається на значній акваторії, то говорять про таке явище як замор. Наявність кисню у водоймі впливає на її самоочищувальну здатність. Від його концентрації залежить повнота розкладу органічної речовини у водоймі.

Вуглекислий газ. Забезпечення води CO_2 відбувається в результаті дихання гідробіонтів, за рахунок інвазії з атмосфери та виділення із солей вугільної кислоти. CO_2 необхідний для:

- проходження темної фази фотосинтезу;
- регуляції метаболізму і синтезу органічних сполук;
- регуляції обмінних процесів в організмах гідробіонтів.

У той же час, у високих концентраціях CO_2 отруйний для гідробіонтів і з цієї причини вони часто відсутні в джерельних водах, перенасичених вугільною кислотою.

Сірководень у водоймах утворюється біогенно, тобто за рахунок діяльності різних бактерій. Для багатьох гідробіонтів він смертельний навіть у невеликих концентраціях, а в великих кількостях спричиняє замори. Чорне море вміщує дуже багато H_2S . Тільки поверхневий шар у 150-250 м вільний від нього, вся ж товща води вміщує цей газ і тому майже позбавлена життя.

Метан також отруйний для більшості гідробіонтів. Він утворюється при мікробіальному розкладі органічних речовин. Частка метану, що утворюється у водоймах надходить у атмосферу, частина окислюється бактеріями до вугільної кислоти. Особливо багато метану виділяють ґрунти ставів і озер з високим вмістом органічних сполук.

Мінеральні солі. Сумарну концентрацію всіх мінеральних іонів у воді називають її солоністю. За ступенем солоності всі природні води, згідно Венеціанської системи, прийнятої у 1958 році, поділяють на:

- прісні солоність яких до 0,5 %;
- солонуваті (0,5 – 30%);
- морські (30 – 40%);
- розсоли або ропи (понад 40%).

До прісних водойм відносять річки і більшість озер, до морських – Світовий океан, до солонуватих і пересолених – деякі озера і окремі ділянки Світового океану.

Значення мінеральних іонів у житті гідробіонтів полягає у забезпеченні процесів біосинтезу; впливові на сольовий склад гідробіонтів (дифузія через зовнішні покрови); визначенні тонічності зовнішнього середовища водних організмів, умов їх осморегуляторної роботи; забезпеченні умов існування гідробіонтів з вапняковим скелетом (молюски, корали) для створення їх черепашок.

Розчинені органічні речовини представлені в основному водним гумусом, цукрами, вітамінами, амінокислотами та іншими рухомими фракціями органічної речовини, більшість з яких виділяється у воду в процесі життєдіяльності гідробіонтів. Внаслідок хімічної стійкості основна маса розчиненої у воді органіки більшістю гідробіонтів не використовується в їжу, тільки гриби й бактерії є виключенням. Більшість гідробіонтів використовують легкокорозчинні речовини (вітаміни, амінокислоти, цукри).

Крім фізичних властивостей і хімічного складу води існування гідробіонтів у великій степені визначається особливостями фізико-хімічних явищ, що виникають внаслідок взаємодії гідросфери з іншими оболонками Землі. До екологічно найбільш важливих треба віднести тиск, гідродинаміку та температуру. Тиск з глибиною дуже швидко зростає. У придонних шарах Світового океану він може перевищувати 10^8 Н/м². Величина тиску сигналізує тваринам глибину їх знаходження і вони самі її обирають. У багатьох гідробіонтів підвищення тиску викликає позитивний фототаксис (підняття до поверхні водойми), а падіння тиску – негативний фототаксис (занурення вглиб водойми).

Органами сприйняття тиску у гідробіонтів є зазвичай різні газові камери (плавальний міхур у риб, газові включення в цитоплазмі найпростіших, повітряні порожнини в підшві деяких медуз, в черепашках головоногих і черевоногих моллюсків). Зміна тиску газу в камерах, що сприймається різними рецепторами, служить датчиком глибини їх знаходження і дозволяє активно її контролювати.

До основних елементів гідродинаміки відносять течію, хвилювання і перемішування вод. У річках течії пов'язані з ухилом русла, в озерах і моря викликані іншими причинами. Дуже великий вплив на траєкторію течій оказують сили Каріоліса. Якщо потік рухається проти руху Землі (зі сходу на захід), то його лінійна швидкість падає, центробіжна сила зменшується і потік зміщується в бік полюса. У іншому випадку він зміститься до екватора.

З цих причин у всіх річок північної півкулі правий берег звичайно більш крутий, ніж лівий, а в південній – навпаки. Рух води має для гідробіонтів пряме і опосередковане значення. Пряме значення проявляється в перенесенні пелагічних організмів у горизонтальному напрямку, переміщенні їх по вертикалі і на вимиванні бентосу з ґрунту. Побічне значення виявляється через принос їжі і кисню, винос метаболітів, вирівнюванні температурних і гідрологічних градієнтів, а також через вплив на формування ґрунтів. У областях сильних придонних течій ґрунти більш рухомі, зазнають взмучування, тому донні осади тут не нагромаджуються. Зворотна картина там, де течії слабкі або їх зовсім немає.

Рух води гідробіонти сприймають за допомогою рецепторів: риби оцінюють швидкість і напрямок течії органами бічної лінії, ракоподібні – антенулами. Хвилювання води в основному пов'язане із взаємодією повітряних і водних мас, а в морях – з припливно-відпливними явищами. Рідше виникають сейсмічні хвилі (цунамі), які досягають величезної висоти і великої руйнівної сили.

Перемішування вод спричиняється вітром або зануренням більш густих холодних і солоних вод, а також переміщенням гідробіонтів у товщі води. При цьому велику роль має фільтраційна здатність водних мешканців – молюсків, ракоподібних, котрі за декілька днів здатні пропустити крізь свої фільтруючі апарати весь об'єм води, в якому вони існують.

Як екологічний фактор температура впливає на:

- географічне поширення і зональне розподілення організмів;
- швидкість і характер протікання різних життєвих процесів;
- має сигнальне значення.

Адаптація стенотермних організмів йде двома шляхами: вироблення евритермності та вибір місць існування зі стійким температурним режимом або така їх зміна, при якій організми уникають впливу граничних температур. Так, більшість безхребетних і риб мігрують восени із холодних вод прибережної зони у відкриті зони водойм, а навесні – у зворотному напрямку. З цією ж метою можуть відбуватися і вертикальні міграції для знаходження оптимальних температурних умов на тій чи іншій глибині.

У багатьох гідробіонтів, які періодично відчують на собі дію від'ємних температур, виробляються адаптації, які запобігають замерзанню клітинних соків тіла. В основному вони зводяться до зниження точки замерзання соків і підвищення їх здатності до переохолодження. Завдяки таким адаптаціям більшість організмів прибережної зони витримують зниження температури до -10°C . Замерзання соків тіла запобігається виробленням спеціальних антифризів – глікопротеїдних молекул, які послаблюють структуру льоду так, що він тоне. Чим частіші і сильніші періодичні зміни температури в водоймах, тим вище стійкість гідробіонтів до холодних і теплових пошкоджень.

1.3 Значення температури для гідробіонтів

Здатність організмів існувати при тих або інших температурах тісно пов'язана із впливом останніх на «слабкі зв'язки», що грають найважливішу роль у біологічних системах (сили Ван-дер-Ваальса, водневі та іонні зв'язки, гідрофобні взаємодії). Ці зв'язки визначають вищі рівні структура білків, структуру мембран і води, взаємодії між ліпідами, ланцюгами нуклеїнових кислот і т.п. Впливаючи на взаємодії,

температурні зрушення, зокрема, змінюють швидкість протікання різних метаболічних реакцій і при відсутності ефективної регуляції порушують гомеостаз організмів. Відхилення температур за межі деяких критичних можуть вести до руйнування тих або інших структур в організмах і викликати їхню загибель.

Види, що адаптувалися до існування в широкому температурному діапазоні (більше 10–15°C), називаються *евритермними* (наприклад, молюск *Hydrobia anopensis* живе при температурі від –1 до +60°C), у вузькому – *стенотермними*. Останні можуть бути теплолюбними, або *термофільними* (наприклад, рачок *Thermosbaena mirabilis* живе при 45–48°C, не витримує охолодження до +30°C), і холодолюбивими, або *криофільними* (багато приполярних організмів, що не зустрічаються при позитивних температурах). Чим варіабільніше термічні умови в даному місцеперебуванні, тим евритермніше його населення.

Адаптація пойкилотермних гідробіонтів до мінливості температурних умов у гідросфері йде по двох лініях: одна з них – вироблення евритермності, інша – вибір місць перебування зі стійким температурним режимом або такою їхньою зміною, при якій організми уникають впливу крайніх температур. Так, багато безхребетних і риб ідуть восени з вод прибережжя, що охолоджуються, у відкриті зони водойм, а навесні мігрують у зворотному напрямку. З тією же метою відбуваються і вертикальні переміщення для знаходження оптимальних температурних умов на тій або іншій глибині. У зв'язку з різними вимогами до температури на різних стадіях онтогенезу може спостерігатися просторова роз'єднаність місць знаходження молодих і дорослих стадій. Звичайно, морські організми менш евритермні, ніж мешканці континентальних водойм, де температурні коливання виражені різкіше. видів.

Наслідком адаптивної зміни теплотривкості білків і клітин є розходження терморезистентності особин з популяцій, що живуть у більш холодних або більш теплих водах. Наприклад, холодове заціпеніння медуз *Aurelia aurita*, що живуть у берегів Флориди ($t = 29^{\circ}\text{C}$), настає при 7,7–11,8°C, а тепловий шок – при 36,4°C; у тих же медуз у берегів Нової Шотландії ($t=14^{\circ}\text{C}$) холодове заціпеніння настає вже при 1,4°C, а тепловий шок – при 29–29,7°C.

Ще більше екологічне значення, ніж вплив на структуру живого, має температура як фактор, що впливає на рівень метаболізму. Як відомо, з підвищенням температури все більша частина молекул стає реакційноздатною, і швидкість протікання реакцій закономірно зростає, причому набагато швидше, ніж підвищується кінетична енергія всієї сукупності молекул (непропорційно зростає частка активованих молекул). Було знайдено, що в ряді випадків підвищення швидкості багатьох біологічних процесів зі зростанням температури відповідає емпіричному правилу Ван-Гоффа (підвищення швидкості хімічних реакцій в 2–3 рази зі

зростанням температури на 10°C). Тому що коефіцієнт Ван-Гоффа (Q) у різних ділянках температурного діапазону різний, С. Аррениус запропонував використовувати стосовно до біологічних явищ рівняння:

$$K_2 = K_1 \cdot e^{\frac{\mu}{2} \left(\frac{T_2 - T_1}{T_1 T_2} \right)} \quad \mu = 4,6 \frac{\ln K_2 - \ln K_1}{\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2}}, \quad (1.1)$$

де K_2 і K_1 – швидкості процесів при температурах T_1 і T_2 по абсолютній шкалі, μ , – константа, e – основа натуральних логарифмів. А. Крог, осереднивши великий фактичний матеріал, побудував емпіричну криву залежності газообміну від температури, що часто використовується для температурних корекцій і приблизно передається наступними величинами Q_{10} у своїх різних ділянках:

Інтервал температур, °C	0–5	6–10	11–15	16–20	21–25	26–30
Q_{10}	10,9	3,5	2,9	2,5	2,3	2,2

Таким чином, використання кривої Крога, а також інших універсальних засобів для оцінки можливих змін обміну з підвищенням температури досить обмежено. При температурах, придатних для життя, ковалентні зв'язки розриваються і утворюються вкрай повільно, і хімічні перетворення, що лежать в основі метаболізму, можливі лише завдяки присутності біологічних каталізаторів, що прискорюють протікання реакцій в 10^8 – 10^{12} разів. Рівень метаболізму пойкилотермних тварин визначається «інтересами» самих організмів, і температурні впливи, особливо коли вони не носять раптового характеру, у значній мірі знижуються біологічними засобами. Останніх тим більше, чим довше час для пристосування; у евритермних організмів, еволюційно адаптованих до температурних перепадів, аклімація відбувається швидше, ніж у стенотермних.

Стабілізація метаболізму при зміні температури, насамперед, може досягатися збільшенням або зменшенням концентрації ферментів (регуляція швидкості їхнього утворення і розщеплення). Інший шлях підтримки гомеостазу – зміна набору ферментів, зокрема поява їхніх варіантів – ізоферментів, що розрізняються по спорідненості до субстратів у різних ділянках температурного діапазону. Наприклад, у райдужної форелі піруваткіназа та ацетилхолінестераза існують в «тепловому» і «холодовому» варіантах, що синтезуються переважно під час аклімації відповідно до тепла і холоду. «Теплові» ізоферменти проявляють високу спорідненість до субстрату при 15–20°C, втрачаючи його при 10°C, коли найбільше ефективно працюють «холодові» варіанти. При 12°C синтезуються обидва варіанти ізоферментів; з переходом від зими до літа

синтез «холодових» ізоферментів припиняється і починають вироблятися «теплові» варіанти. Третій шлях зняття температурних ефектів – модуляція (зміна) активності наявних ферментів. Наприклад, у райдужної форелі, акліматизованої відповідно до 2 й 18°C, спорідненість ацетилхолінестерази до ацетилхоліну було найбільшим відповідно при 3 і 20°C. У евритермної риби *Gillichthys*, що живе при 4–30°, у літоральних моллюсків, у деяких кальмарів, які щодня мігрують крізь термоклін в 10°, здатність піруваткінази зв'язувати субстрат дуже мало залежить від температур, які на них впливають у природних умовах. Підвищення активності ряду ферментів зі зниженням температури відзначено у багатьох видів риб, крабів та інших гідробіонтів. Відповідність температури найбільшої спорідненості ферментів з їхніми субстратами і тієї, яка характерна для місцеперебувань гідробіонтів, відзначена для антарктичних і тропічних риб. Зміна активності існуючих ферментів є основним засобом негайної компенсації температурних впливів на метаболізм. Широкий набір біохімічних засобів для підтримки гомеостазу в умовах коливних температур у сполученні з різними поведінковими й анатомічними адаптаціями значною мірою дозволяє гідробіонтам здійснювати той рівень обміну, що відповідає їх «інтересам» незалежно від того, в теплих або холодних водах вони живуть. Є форми, що швидко ростуть в арктичних і антарктичних морях, у помірних і тропічних водах. Раніше згадувана медуза *A. aurita* у берегів Нової Шотландії не міняє частоти плавальних скорочень у діапазоні від 4 до 20°C. Майже не залежить від температури обмін у безхребетних літоралі, які протягом доби поперемінно піддаються значному охолодженню і нагріванню. Слабко розрізняється рівень основного обміну в приполярних і тропічних риб, що живуть відповідно при температурах, близьких до 0° і при 25–30°C. Не перетерплює зміни на тих або інших відрізках температурної шкали інтенсивність дихання в багатьох ракоподібних та інших безхребетних.

У ряді випадків зі зниженням температури рівень обміну та росту падає, але це часто порозумівається не фізико-хімічними, а біологічними закономірностями. Наприклад, узимку зниження обміну, коли їжі мало, охороняє гідробіонтів від виснаження. Точно так само енергетично вигідніше знизити метаболізм після відгодівлі в поверхні і наступного занурення в більш холодні глибинні шари, де мігранти не харчуються.

Значно сильніше, ніж на обміні та рості, позначається підвищення температури на швидкості розвитку організмів. У результаті дуже часто простежується здрибнення особин у більш теплих водах. Аналогічна реакція на підвищені температури виявляється і в лабораторних умовах.

Багато гідробіонтів періодично піддаються дії негативних температур, і в них виробляються адаптації, що попереджають замерзання соків тіла. В основному вони зводяться (якщо не говорити про реакції запобігання небезпечних зон) до зниження точки замерзання соків і

підвищенню їхньої здатності до переохолодження. Завдяки таким адаптаціям багато літоральних організмів витримують зниження температури до -10°C . Наприклад, такі температури витримують мідії. Оживає після тривалого вмерзання в лід риба далія. Активний спосіб життя при -2°C ведуть арктичні і антарктичні риби, зокрема сайка, нототенія та ін. Замерзання соків тіла попереджається виробленням спеціальних антифризів – глікопротеїдних молекул, які, впливаючи на водневі зв'язки між гідролями, послабляють структуру льоду так, що він тоне. Концентрація антифризу в крові риб пропорційна небезпеці замерзання. У деяких безхребетних роль антифризу виконує гліцерин, що знижує точку замерзання і переохолодження. Його гідроксильні групи, взаємодіючи з водою, зменшують агрегацію молекул останньої, знижують її структурованість і можливість утворення льоду.

Питання для самоперевірки

1. Що є предметом науки гідробіології? Яке походження має гідробіологія як наука?
2. Винахід яких знарядь сприяв розвитку гідробіології як самостійної науки?
3. Які завдання вирішує сучасна гідробіологія?
4. Які підрозділи включає гідробіологія як наука і що вони вивчають?
5. Назвіть біотопи водойм і характерні для них життєві форми.
6. Роль лімітуючих факторів у житті гідробіонтів. Що називають екологічною валентністю виду?
7. Дайте характеристику фізико-хімічним властивостям води. Яке їх значення для гідробіонтів?
8. Які фізико-хімічні явища мають провідне значення для існування гідробіонтів?
9. В чому полягає значення температури для гідробіонтів?
10. Які існують адаптації гідробіонтів до різних температурних умов?
11. Що описує Рівняння Ареніуса?

2 ЖИТТЄВІ ФОРМИ ГІДРОБІОНТІВ

Життєві форми– це сукупності організмів різного систематичного положення, які наділені принципово подібними адаптаціями, що дозволяють їм існувати в певних біотопах.

В пелагіалі життєві форми представлені *планктоном* і *нектоном*, на твердих субстратах– *бентосом* і *перифітоном*, в зоні контакту бенталі і пелагіалі– *пелагобентосом*, в поверхневому шарі води– *нейстоном* і *плейстоном*.

До планктонних організмів належать гідробіонти, які не здатні до активних рухів або в разі володіння ними в силу малих швидкостей пересування не здатні протидіяти токам води. Деякі представники планктонних організмів наведені на (Рис.2.1).

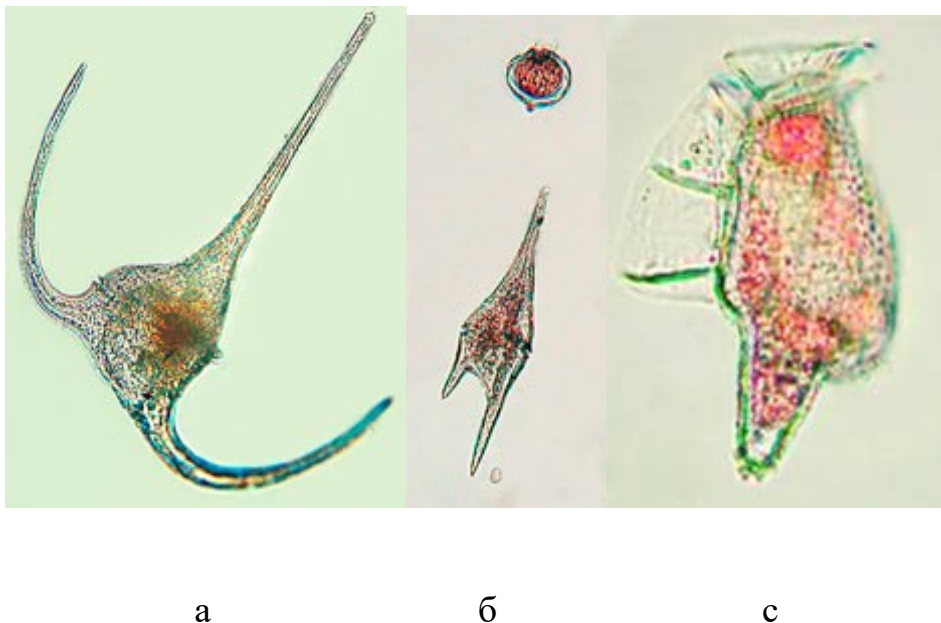


Рис.2.1 – Представники планктонних організмів а) *Ceratium tripos* б) *Ceratium furca*, с) *Dinophysis caudata*

Вони характеризуються розчленованістю свого тіла, наявністю великою кількістю виступаючих органів, поганою обтічністю, що забезпечує їм добре виражений парашутний ефект і утворює високий опір при поступальних рухах.

За ступенем прихильності організмів планктону до водної товщі розрізняють:

- голопланктон;
- меропланктон;
- кріопланктон.

До голопланктону належать організми, які все своє активне життя проводять у товщі води і тільки стадії, що знаходяться в спокої(бруньки, яйця) можуть знаходитися на дні.

До меропланктону відносяться форми, які існують у товщі води тільки впродовж певного відрізка свого активного життя, а іншу частину життя проводять в інший спосіб. Це пелагічні личинки донних тварин, ікра, личинки риб.

Кріопланктон– це населення талої води, яка утворюється під променями сонця в порожнинах снігу та тріщинах льоду. Вдень ці організми ведуть активний спосіб життя(джгутиконосець, що забарвлює сніг у червоний колір), а вночі знову вмерзають у лід.

Пристосування планктонів та нектонів до пелагічного способу життя зводяться до:

- забезпечення плавучості;
- активного і пасивного руху;
- вертикальних і горизонтальних міграцій.

Плавучість планктонних організмів розглядається як занурення з найменшою швидкістю і тоді формула плавучості за законом Освальда набуває такого вигляду:

$$a = v / c \cdot d \quad (2.1)$$

де: a – швидкість занурення; v – залишкова маса(різниця між масами організму і води, що витиснута цим організмом); c – в'язкість води; d – опір форм.

Із цієї формули випливає, що організми можуть збільшувати свою плавучість, підвищуючи тертя о воду і зменшуючи залишкову масу. Яким же чином досягається підвищення тертя о воду? Чим більша питома поверхня тіла, тим повільніше внаслідок тертя о воду організми занурюються у воду. Оскільки із зменшенням розмірів тіла питома поверхня збільшується, то найхарактернішою рисою планктону є малі і мікроскопічні розміри утворюючих його організмів, що і забезпечує їх довготривале паріння в товщі води.

Крім того, збільшення питомої поверхні організмів досягається сильною розчленованістю тіла, утворенням різноманітних виростів, шипів і інших придатків.

Зменшення залишкової маси досягається зменшенням кількості кісткової тканини, білку в тканинах, заміною іонів важких солей на більш легкі, відкладанням великої кількості жиру, утворенням порожнин, заповнених повітрям. Так, у багатьох радіолярій кремeneві голки стають порожнистими, планктонні діатомові мають дуже тонкі кремeneві оболонки; у багатьох глибоководних риб значно зменшується кількість білку(до 5 % від маси замість 20 - 25%). У багатьох водоростей і безхребетних замість важких іонів магнію, кальцію, сульфат-іону в їх тілах нагромаджуються більш легкі іони натрію, калію, амонію. Але найбільш

поширений спосіб зменшення щільності у гідробіонтів— це накопичення жиру. Жирові краплі є в ікрі цілого ряду риб(скупбрія, кефалеві, камбала). Жир замість важкого крохмалю відкладається в якості запасної поживної речовини у діатомових і зелених водоростях. У акул так багато жиру, що вони без будь-яких додаткових активних рухів утримуються у поверхні води і живляться планктоном.

Також ефективним способом підвищення плавучості є газові включення в цитоплазмі або спеціальні повітряні порожнини. Газові вакуолі є у багатьох водоростей, газовий пухирець є у амеб, гідр та каракатиць. Плавальний міхур, заповнений газом, характерний для багатьох риб. Завдяки йому вони легко змінюють глибину, а також він є резервуаром повітря.

Активний рух у гідробіонтів частіше за все проявляється у формі плавання, значно рідше спостерігається стрибання, сковзання. Деякі пелагічні тварини, розганяючись у воді, вистрибують з неї і здійснюють політ у повітрі (летючі риби). Плавання здійснюється за допомогою джгутиків і війок, шляхом згинання тіла, греблею кінцівками та реактивним способом.

Вертикальні пересування у воді можуть здійснюватись за рахунок зміни щільності організмів. Пересування за допомогою війок і джгутиків спостерігається тільки у мікроскопічних організмів. Гребля кінцівками характерна для плаваючих комах. Шляхом згинання тіла плавають риби та ссавці. Плавання реактивним способом характерно для джгутикових, інфузорій, медуз. Вони мають дзвоноподібне тіло, яке скорочуючись, виштовхує воду, що його наповнює.

Для забезпечення швидкості руху у нектонтів виробляється обтічна форма тіла і розвиваються органи, що скеровують рухи тіла. У риб регуляторами глибини є плавці і хвіст. Також високій швидкості руху сприяє виділення слизу, що зменшує тертя о воду.

Плаваючі тварини, як правило, мають від'ємну та позитивну плавучість. Від'ємна плавучість— це посилена здатність до занурення, а позитивна плавучість— це посилена здатність до виштовхування з води. Гідробіонти повинні виробити певні пристосування для того, щоб запобігти або виштовхуванню з води, або зануренню у воду. У зв'язку з цим тіло тварин з від'ємною плавучістю, як правило, більш опукле зверху, внаслідок чого під час руху утворюється підйомна сила, а у тварин із позитивною плавучістю більш опукле черево і тому під час їхнього руху виникає заглиблююча сила.

Цікаво, що у тюленів, які мають позитивну плавучість, черево не може бути опуклим, оскільки б воно заважало тваринам лежати на льоду або пересуватися на березі. У зв'язку з цим тюлені плавають черевом догори і більш опукла спинна сторона створює потрібну заглиблюючу силу.

До стрибальних рухів здатні коловертки, ракоподібні, личинки комах, риби, ссавці. Під час стрибка швидкість руху на багато більша, ніж при плаванні. Так, кальмари, розганяючись у воді, можуть пролітати над її поверхнею понад 50 м зі швидкістю 50 км/год. Таким чином вони рятуються від хижаків. Так само рятуються і летючі риби. Вистрибуючи з води, вони можуть утримуватися в повітрі близько 10 с і пролітати відстань до 100 м.

Вертикальні рухи здійснюються за рахунок зміни щільності організмів шляхом поперемінного нагромадження в клітинах важких або легких іонів. Такі рухи характерні для водоростей. Убезхребетних зміна щільності і відповідне переміщення по вертикалі досягається утворенням тимчасових газових камер. У більш крупних організмів, які мають постійні газові камери є здатність регулювати їх об'єм, завдяки чому вони переміщуються вгору або вниз.

Пасивні рухи пов'язані з рухом водних мас та дією зовнішніх сил. Планктонні організми пересуваються за рахунок дії зовнішніх сил у більшому масштабі, ніж нектонні. Гідробіонти широко використовують переміщуючі природні сили для розселення, зміни біотопів, забезпечення харчування, розмноження тощо, компенсуючи таким шляхом недостатність засобів активного пересування або економлячи енергію. Пасивні рухи сприяють:

- більш широкому розселенню гідробіонтів,
- порушенню генетичної ізоляції окремих популяцій,
- обміну спадковим матеріалом, збагаченню генофонду і процвітанню виду.

Величезний за своїми масштабами переніс гідробіонтів токами води океані. Морські течії, які володіють великою протяжністю та високою швидкістю, здатні переміщувати рослини і тварин на тисячі кілометрів. Наприклад, личинки вугра із центральної частини Атлантичного океану (Саргасове море) переносяться Гольфстрімом у північно-східному напрямку на 8 тис. км.

Планктонти здатні переміщуватись і повітряними течіями, наприклад, коли водойми пересихають. Здіймаючи пил з ґрунту, що висох, вітер разом з ним переносить і мікроскопічні організми планктону, забезпечуючи їх розселення в інших водоймах. Вмерзаючи в лід, переносяться разом з ним представники морського і прісноводного планктону. Таким же переміщуючим субстратом можуть бути днища кораблів, а також різноманітні гідробіонти, до яких тимчасово прикріплюються планктонні організми.

Популяціям багатьох представників планктону і нектону властиві масові переміщення, які регулярно повторюються в часі і просторі.

Вони здійснюються у вертикальних і горизонтальних напрямках в ті частини ареалу, де на даний час найбільш сприятливі умови. Таким

чином, міграції дозволяють популяції більш ефективно використовувати життєві ресурси.

Вертикальні міграції бувають:

- добові;
- сезонні;
- онтогенетичні(вікові).

Мігранти переміщуються під контролем різних факторів, із яких головними є освітленість та температура.

Добові вертикальні міграції пов'язані, в першу чергу, з живленням гідробіонтів та самозахистом. В темній період доби планктонні тварини перебувають у верхніх шарах води, де спостерігається найбільша концентрація водоростей, а на світлий період доби переміщуються вглиб, тим самим різко зменшуючи свою доступність для зрячих риб. Риби також піднімаються до поверхні в вечірній час і використовують присмерки для інтенсивного живлення.

Масштаби міграції планктонів і нектонів в морях звичайно досягають 50-200 м і більше, в прісних водоймах з мало прозорою водою-декілька десятків сантиметрів. Тобто, чим прозоріше вода, тим амплітуда міграції вища.

Сезонні і вікові вертикальні міграції відповідно пов'язані з сезонними змінами різних гідрологічних показників і з переїнами в стані самих організмів. Наприклад, рачки *Euphyra baikalensis* в озері Байкал зимують на глибині 200-300 м, а навесні піднімаються в поверхневі шари озера.

Горизонтальні міграції здійснюють, головним чином, представники нектону, особливо риби і ссавці. Йдуть на нерест з моря до річок риби (осетрові, лососеві), періодично підходять до берегів океанічний оселедець, тріска. З річок до морів на нерест плывуть вугри.

За біологічним значенням виділяють: **кормові**, **нерестові** та **зимувальні** міграції, які можуть комбінуватися. Наприклад, навесні на відгодівлю із Чорного моря до Азовського входить хамса, а восени повертається назад на зимівлю в більш теплі води. Мігрують на північ кальмари, які живляться сардиною і знову повертаються для відкладання ікри до берегів Японії.

Горизонтальні міграції нектонів можуть досягати дуже значних величин. Креветка *Penaeus plebeus* долає відстань до тисячі кілометрів і більше. Гренландські тюлені живляться серед плавучих льодів, а восени мігрують на південь, де розмножуються на льоду і залишаються тут до весни. Шлях у 7-8 тис. км пропливають вугри, які йдуть із річок Північної Європи до Саргасового моря, де після нересту гинуть. Долаючи величезні відстані під час міграцій, тварини виявляють різочі навігаційні здібності. Наприклад, риби незмінно йдуть на нерест в одні й

ті ж самі місця, вибираючи серед десятків і сотень приток річки ту, в якій з'явилися на світ.

Бентосні організми мешкають на поверхні ґрунту і в його товщі. До найбільш масових представників бентосу слід віднести бактерій, актиноміцет, водорості, гриби, найпростіших(корененіжки, інфузорії), губки, корали, ракоподібних, моллюсків, личинок комах.

До перифітону(обростання) звичайно відносяться усі організми, які мешкають на твердих субстратах за межами придонного шару води, тобто на вкритих водою поверхнях різних гідротехнічних споруд, днищах кораблів, на стінках водоводів, рослинах і тваринах, на плаваючих у воді предметах.

До складу перифітону входять бактерії, водорості, особливо діатомові, гриби, найпростіші, двостулкові моллюски і інші безхребетні.

Пристосування гідробіонтів до бентосного і перифітонного способу життя зводяться до:

- розвитку засобів утримання на твердому субстраті;
- захисту від засипання завислими речовинами;
- розробки найбільш ефективних засобів захисту.

Організми бентосу і перифітону мають здатність протидіяти рухам водних мас, гравітаційним силам завдяки утворенню важкого масивного скелету. Прикріплення до субстрату може бути тимчасовим або постійним. Морфологічно прикріплення буває:

- пневматичним(моллюски, п'явки, актинії) – присмокування;
- у вигляді суцільного приростання, яке у свою чергу може бути вапняковим(одиначні корали, устриці) або хітиновим (рогоподібним) у вусоногих раків.
- коренеподібним, за допомогою коренів і ризоїдів(характерно для багатьох водоростей і основної маси вищих рослин);
- ниток бісуса(моллюски, зокрема мідії).

Заглиблення в субстрат відбувається в формі часткового або повного закопування в ґрунт, а також впровадження в тверді породи шляхом висвердлювання та проточування. Здатні закопуватись в ґрунт моллюски, олігохети, личинки комах і навіть деякі риби. До тимчасового закопування в ґрунт пристосувались краби, креветки, головоногі моллюски, морські зірки, деякі риби, наприклад, камбала.

Усім прикріпленим до ґрунту організмам загрожує небезпека захоронення під шаром осадів внаслідок постійного осідання на дно завислих у воді мінеральних і інших часток. Тому у всіх бентонтів виробляється в якості запобіжного заходу припідняття над ґрунтом за рахунок відповідної форми тіла і витягування до верху в процесі росту.

Найбільш поширена форма тіла у донних організмів – конусоподібна, лійкоподібна, грибоподібна, тобто в усіх випадках більш

тонка знизу. Така форма властива губкам, коралам, морським ліліям. Рослин рятує відзасипання швидке наростання стебел.

За ступенем рухливості серед бентосних і перифітонних організмів виділяють такі форми:

- бродячі(краби, восьминоги, морські зірки);
- лежачі(молюски, морські їжаки), які не роблять значних пересувань і в основному лежать на ґрунті;
- прикріплені(губки, корали).

Виходячи з цього, можна зазначити, що у організмів бентосу і перифітону здатність до активних рухів виражена набагато слабкіше, ніж у пелагічних організмів. Мала рухливість, характерна для багатьох бентонтів і перифітонтів в дорослому віці зазвичай компенсується високою мобільністю їхньої молоді, яка веде пелагічний спосіб життя.

Залишаючи ґрунт, бентонти можуть деякий час знаходитися в товщі води, спливати на поверхню або пересуватися в горизонтальному напрямку за допомогою греблі кінцівками, вигинанням тіла або іншими способами.

Рух по поверхні твердого субстрату відбувається шляхом бігання або ходіння, повзання, стрибання, ковзання. Бігання і ходіння на ґрунті властиве ракоподібним, комахам і їх личинкам. Повзання відбувається за допомогою кінцівок, скорочення тіла, війок. Дуже часто воно здійснюється шляхом підтягування тіла до місця прикріплення з послідовним перенесенням тіла вперед по ходу руху. Наприклад, восьминіг присмоктується щупальцями до того чи іншого субстрату, потім підтягує до місця прикріплення все тіло, після чого щупальця знову викидаються вперед і прикріплюються до субстрату.

Здатні стрибати окремі види черевоногих молюсків. Ковзання характерне для багатьох комах, які зачіплюючись лапками, можуть пересуватись по абсолютно гладких поверхнях.

У ґрунті тварини пересуваються в вузьких ходах, в проміжках між часточками ґрунту, розсуваючи їх або ковтаючи з наступним виведенням через анальний отвір. Таким чином пересуваються дуже дрібні організми (інфузорії, нематоди, личинки двокрилих комах).

Для багатьох представників бентосу характерне явище "хоумінгу"– повернення до місця постійного існування. Залишаючи свої сховища заради пошуку їжі та інших цілей, тварини кожного разу повертаються додому, користуючись роботою самих різноманітних органів чуття.

Як і для пелагічних організмів бентонтам характерні горизонтальні і вертикальні міграції, які відбуваються по дну, в товщі ґрунту та шляхом підняття в товщу води. Горизонтальні міграції в основному проходять для відгодовування організмів. Вертикальні міграції в товщі ґрунту носять добовий або сезонний характер.

Добові міграції пов'язані з:

- захистом від виїдання,
- розселенням,
- живленням,
- здобуванням кисню.

Сезонні міграції викликані погіршенням кисневого режиму і зниженням харчової активності ворогів, для чого бентонти переміщуються в поверхневі шари ґрунту.

Організми пелагобентосу існують в зоні контакту водної товщі з дном і мають здатність плавати, пересуватися по ґрунту або закопуватися в нього. В залежності від розмірів і ступеня рухливості представники пелагобентосу відносяться до:

- нектобентосу(вищі раки і риби);
- планктобентосу(поперемінно живуть у воді та в ґрунті личинки комаря, жуки, ряд коловерток, синьо-зелені водорості).

Приповерхневий шар води є біотопом нейстону та плейстону. Суттєва різниця цих двох життєвих форм полягає в тому, що нейстон – це мікроскопічні або дрібні організми, які існують на поверхні водної плівки або безпосередньо під нею, а плейстон– це організми крупних або середніх розмірів, частина тіла котрих занурена у воду, а частина виступає над поверхнею води.

Життєві форми нейстону поділяють на:

- епінейстон– це організми, які існують на верхньому боці плівки натягу води(клопи водоміри, жуки вертячки, мухи). Плівка під лапками бігаючих комах прогинається, але не рветься, чому сприяє незмочуваність їх зовнішніх покривів тіла. Умови життя представників епінейстону характеризуються посиленою сонячною радіацією, високою вологістю повітря. Велика концентрація органічних речовин, що скупчуються на поверхневій плівці і під нею, створюють сприятливі умови для живлення цих гідробіонтів. Але, з іншого боку, вони самі дуже уразливі для ворогів, тому що можуть піддаватися нападу з води і повітря, а будь-яких сховищ гідробіонти позбавлені.

- гіпонеїстон– це сукупність організмів, що населяють верхній шар води товщиною 5 см з нижнього боку плівки натягу води. Цей шар води ще називають "інкубатором", тому що в ньому поглинається до 50% усієї сонячної радіації, яка потрапляє у воду, концентрація кисню із-за контакту з повітрям постійно висока, велика концентрація органічних речовин. Тому в цьому біотопі присутні яйця і молодь гідробіонтів. Поверхнева плівка завдяки своїй пружності є опорою гіпонеїстонним організмам, які підвішуються до неї або упираються в неї знизу.

Гіпонеїстон існує в складних біотичних умовах, тому що знаходиться начебто під дією подвійного пресу: з повітря(летючі миші, птахи) та з води (гідробіонти). Захист від хижаків обмежений високою

освітленістю води, відсутністю сховищ, а також неможливістю руху ввєрх із-за плівки. Це сприяло виникненню адаптацій у представників гіпонеїстону, таких як:

- змочуваність зовнішніх покривів тіла;
- позитивний фототропізм(світлолюбиві);
- прозорість тіла;
- пігментація, яка захищає від ультрафіолетових променів.

До складу гіпонеїстону входять бактерії, найпростіші, ракоподібні, молюски, комахи, молодь риб. Ці гідробіонти ведуть нейстонний спосіб життя періодично, тобто в ті чи інші години доби, в ті чи інші сезони року.

Для представників плейстону(латаття біле, глєчики жовті) характерна подвійність адаптацій, оскільки частина їх тіла знаходиться у воді, а частина – у повітрі. Так, дихання у плейстонних рослин відбувається як за рахунок поглинання кисню з атмосферного повітря, так і розчиненого у воді. Характерно, що продихові клітини утворюються тільки на верхньому боці листкової пластинки. Від змочування їх водою захищає восковий наліт та опуклість листкової пластинки

Питання для самоперевірки

1. Що називають життєвою формою?
2. Назвіть усі відомі Вам життєві форми гідробіонтів та біотопи, в яких вони мешкають.
3. Якими пристосуваннями досягається покращення плавучості планктону та нектону?
4. Поясніть сутність та біологічне значення вертикальних та горизонтальних міграцій пелагічних гідробіонтів.
5. У яких формах проявляються активні рухи планктонів і нектонів?
6. Які гідробіонти є типовими представниками бентосу та перифітону?
7. Якими шляхами гідробіонти прикріплюються до субстратів?
8. Які адаптації виробили бентонти для захисту від засипання завислими часточками?
9. Порівняйте рухливість пелагічних і бентосних гідробіонтів.
10. У чому відмінність нейстону від плейстону?

3 ЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ ГІДРОБІОНТІВ

3.1. Роль світла в житті гідро біонтів

Світло прямо або опосередковано є однією з найнеобхідніших умов життя гідробіонтів. Значення світла для органічного світу полягає в тому, що:

- воно необхідне для існування зелених рослин, котрі є джерелом харчування водних тварин;
- світло безпосередньо впливає на хід обміну речовин, добовий ритм активності, способу здобуття їжі, захисту від ворогів;
- світло впливає і на дозрівання статевих продуктів. Ряд гідробіологів вважають, що підйом риб та інших тварин із статевими продуктами, що дозрівають, до поверхневих шарів водойми обумовлений впливом ультрафіолетових променів;
- з умовами освітлення водойм пов'язані риси будови водних тварин, ступінь розвитку органів зору та інших органів чуття, забарвлення гідробіонтів тощо.

Гідробіонти мешкають в різних умовах освітлення: в верхніх добре освітлених горизонтах; при сутінковому освітленні; в умовах повної темряви(в абісали морів і океанів, підземних водах). У більшості гідро біонтів реакція на світло змінюється в процесі розвитку. Молоді стадії, як правило, мешкають в умовах більш яскравого освітлення, ніж дорослі. Проте, спостерігається і протилежне явище: наприклад, у молоді лососевих і деяких інших риб має місце захисна реакція- вони ховаються під камені.

Основним джерелом світла у водоймах є сонячні промені і лише у незначній степені- промені інших небесних тіл(місяця, зірок). У самій водоймі джерелом світла є світні рослини і тварини. В глибинах абісали світні організми виявляються єдиним джерелом світла.

Вода- це середовище дуже щільне і світло воно пропускає погано. Світло у водоймі швидко поглинається і розсіюється, а частково перетворюється в теплоту. Процеси поглинання і розсіювання залежать від спектрального складу випромінювання Сонця. Сонячний промінь, як відомо, складається із променів видимого й невидимого спектру. До видимої частини спектру належать усі промені, які вловлюються нашими органами зору- від червоних до фіолетових включно. До невидимої частини спектру відносяться ультрафіолетові і теплові інфрачервоні промені. Найбільшу довжину хвилі мають інфрачервоні промені. По мірі просування до ультрафіолетової частини спектру довжина світлової хвилі поступово зменшується.

Світлові промені з різною довжиною хвилі поглинаються і розсіюються водним середовищем неоднаково. Найбільш інтенсивно поглинаються інфрачервона і ультрафіолетова частини спектру. Практично уся радіація цих видів поглинається у верхньому метровому шарі води. Із видимої частини спектру найбільш інтенсивно поглинаються водою промені з великою довжиною хвилі.

В чистій воді на глибину 10 м проникає всього 2 % червоних променів, жовтогарячих— 8%, жовтих- 32%, а синіх- 75%. На глибинах понад 500 м присутні лише фіолетові промені- вони розповсюджуються до глибини близько 1500 м.

Проникненню світла вглиб водойм перешкоджає і процес розсіювання сонячних променів. Розсіювання світла відбувається завдяки відбиттю світлових променів від різних завислих у воді часточок, а також внаслідок відбиття їх від молекул самої води. Розсіюються переважно короткохвильові промені.

Забарвлення водойм залежить від тих променів, котрі завдяки процесу розсіювання світла виходять із води і потрапляють у око спостерігача. Із чистої води виходять переважно сині промені. Тому, чим прозоріша води, тим вона здається більш блакитною. У воді, в якій міститься багато зависей, розсіюються переважно жовті, зелені промені. Тому така вода сприймається нами як зелена чи брунатна.

З умовами освітлення дуже тісно пов'язане вертикальне розподілення рослинності як донної, так і пелагічної. У процесах фотосинтезу найбільше значення мають червоні і жовті промені, тобто промені, котрі водою поглинаються найшвидше. Тому зрозуміло, що рослини можуть існувати тільки в тих шарах водойм, куди ці промені проникають в достатній для фотосинтезу кількості.

У морських водоймах межею масового розповсюдження рослин є глибини близько 100 м— тут повністю зникають червоні, жовтогарячі та жовті промені і залишаються лише сліди зелених. Лише деякі рослинні організми мешкають на глибинах 200-350 м.

В прісних водоймах внаслідок їх значно меншої прозорості рослинність звичайно зустрічається не нижче 30 м. У зв'язку з великою різноманітністю континентальних водойм ця межа дуже коливається. Наприклад, в прозорих гірських озерах водорості звичайно бувають дуже багато чисельні на глибині і 75 м. Навпаки, в рівнинних водоймах з малою прозорістю води межа розповсюдження водоростей і квіткових рослин проходить на глибині всього 1-2 м.

Умови освітлення мають дуже великий вплив на розподілення різних систематичних груп донних рослин. Особливо яскраво проявляється цей вплив на вертикальному розподіленню донної рослинності в морських водоймах.

Різні систематичні групи червоних, бурих, зелених водоростей, які населяють прибережну частину моря, не утворюють на дні барвистого килиму, а розміщуються в певній послідовності. Зелені водорості мешкають до глибини 5-6 м, далі йде пояс бурих водоростей- вони переважають на глибинах до 20-30 м, а нижче, в слабко освітленій зоні, мешкають червоні водорості. Нижньою межею їх поширення є глибини близько 200 м. Проте, деякі види червоних водоростей мешкають і на малих глибинах, в прибережній зоні.

Ця специфічна закономірність отримала пояснення завдяки дослідженням Гайдукова. Він встановив, що рослини, які мають крім хлорофілу й інші пігменти, найбільш інтенсивно використовують для фотосинтезу ті промені сонячного спектру, котрі є додатковими до їх забарвлення. Наприклад, зелені водорості з усіх променів спектру найбільш енергійно використовують червоні і частину фіолетових, майже безслідно пропускаючи зелені. Переважна більшість зелених водоростей і мешкає на глибині 5-6 м.

Червоні водорості використовують для фотосинтезу головним чином промені жовто-зеленої частини спектру, котрі в значних кількостях присутні ще на глибинах до 100 м. Тому червоні водорості можуть мешкати на такій глибині, де зелені водорості існувати не можуть.

У бурих водоростей максимальна асиміляція вуглекислоти відбувається при поглинанні жовтогарячих і частково жовтих променів, котрі у великій кількості присутні тільки до глибини 50-60 м.

Будова органів зору водних тварин відрізняється великою різноманітністю. Добре розвинені очі, як правило, у хижих тварин, які активно переслідують свою здобич. Навпаки, тварини прикріплені або малорухомі, а також багато планктонних організмів, нерідко позбавлені очей. Наприклад, із планктонних тварин не мають органів зору багато медуз, крилоногі молюски.

Ряд глибоководних і печерних тварин зовсім позбавлені органів зору. Проте у таких сліпих риб добре розвинені органи бічної лінії та органи дотику (видовжені промені плавців, вуса).

Кількість очей у водних тварин різна: від 1, 2-х, 4-х до декількох сотень. Сильно коливаються і розміри очей: від мікроскопічно малих до гігантських. Органи зору багатьох мешканців сутінкової зони розвинені дуже сильно: очі досягають величезних розмірів і мають складну будову. Наприклад, діаметр ока деяких глибоководних риб складає 40 і навіть 50 % довжини голови. У багатьох глибоководних риб розвинені телескопічні очі.

Очі у риб різного кольору. У морського півня- блакитні, у меч-риби- темно-сині, у мулового стрибунка- червоні, у бризкуна- яскраво-жовті з великою чорною зіницею посередині, у білоочки- білі, у зеленоочки- зелені.

Спектр світла, який сприймається очима більшості риб та безхребетних інший, ніж у людини. Тільки у риб, які мешкають у верхніх шарах водойми, шкали світло сприйняття наближаються до людських. Риби ж, котрі мешкають у сутінковій зоні і в абісали, сприймають лише незначну кількість променів сонячного спектру.

Більшість риб(крім акул) розрізняють кольори, бо сітківка їхнього ока містить колбочки(нервові клітини, що розрізняють кольори) і палички (клітини, нечутливі до кольору). У риб, які володіють кольоровим зором, відмічається приваблююча дія світла певного кольору. Це світло має, як правило, сигнальне значення. Наприклад, на чорноморську ставриду найбільш привабливо діє жовтогаряче-червоний колір, який асоціюється з ранковим забарвленням верхніх горизонтів води, в умовах котрого здійснюється живлення ставриди. Чорноморського ж обапола приваблює зелено-синій колір, який асоціюється з кольором прибережних заростей, де ця риба мешкає.

Яку ж інформацію отримують риби за допомогою органів зору? У прозорій воді риби бачать на відстані до 15 м. Вони чітко розрізняють предмети, їхню форму, колір і навіть відтінки кольорів у межах 1-1,5 м.

Особливості будови очей риб дають їм змогу спостерігати за значною частиною навколишнього середовища. Не повертаючи тіла, риби можуть бачити предмети кожним оком у секторі близько 150° , а по горизонталі- у секторі близько $160-170^\circ$. Проте найчіткіше вони розрізняють ті адводні предмети, що розташовані безпосередньо над ними, під кутом лизько 97° .

Решту предметів риби бачать у спотвореному виглядію Добре бачити надводні і прибережні предмети ридам допомагає те, що світловий промінь, відбившись від сітківки ока риби, при переході із води у повітря заломлюється, внаслідок чого край берега не перешкоджає рибі бачити розташовані неподалік від берега предмети.

Органи зору водних тварин відіграють важливу роль у пошуку їжі. Від гостроти зору залежить їх пошукова здатність у різні періоди доби, а також склад їжі. Планктонні риби, які користуються тільки зором при вловлюванні здобичі вночі перестають харчуватися.

Із зором риб пов'язані дуже важливі реакції такі як, рух риб на світло, на штучні приманки, сприйняття рибою забарвлення сіток, що особливо важливо при організації промислу.

Забарвлення водних рослин і тварин дуже різноманітне. Особливо яскраво забарвлені мешканці прибережної області тропічних морів. В помірних та полярних областях організми забарвлені більш однотонно.

Широко розповсюджені серед водних тварин різні форми захисного забарвлення, яке робить їх непомітними для ворогів і здобичі. Одним з

прикладів захисного забарвлення є повна прозорість і безколірність багатьох планктонних тварин, які мешкають в верхніх шарах. В цих горизонтах зустрічається також багато тварин, які забарвлені в синій або блакитні тони. У більшості риб забарвлення верхньої частини тіла темне, а нижньої- світле, що має маскувальне значення. Рибоїдні птахи зверху не бачать їх темну спину на темному фоні дна, а хижаки не можуть розгледіти біле черево на тлі світлого неба.

Забарвлення риб залежить від наявності в їхній шкірі, під прозорою лускою, особливих клітин- хроматофорів(кольороносіїв), що містять різноманітні(жовті, червоні, жовтогарячі, чорні та інші) зернятка пігменту; а також від присутності кристаликів особливої речовини — гуаніну, які залежно від їх кількості і розміщення можуть давати білі, сріблясті чи райдужні кольори. У поєднанні з чорним пігментом гуанін дає сині й зелені металеві відблиски. Найяскравіше забарвлення у риб під час розмноження(здебільшого яскравішими є самці).

Деякі тварини- ракоподібні, моллюски, риби- володіють унікальною здібністю активно змінювати забарвлення в залежності від кольору оточуючого середовища. Серед ракоподібних найбільший інтерес в цьому відношенні представляє невелика креветка *Hippolytevagians* (довжина 2,5 см), яка широко розповсюджена в прибережній зоні морів, а саме в заростях морських трав та водоростей. На червоних водоростях креветка має червоне забарвлення, на морській траві- набуває зелений колір, на бурих водоростях - брунатний. Вночі ж усі креветки, незалежно від денного забарвлення, стають прозорими і набувають дуже гарного блакитного кольору. Якщо креветку перенести на водорості іншого кольору, вони починають поступово змінювати забарвлення і через декілька днів набувають колір нового основного фону.

Змінювати своє забарвлення можуть і багато риб. Особливо яскраво ця здатність виражена у камбалових. Як відомо, у камбал обидва ока знаходяться на одному боці. Нижня частина тіла, яка звернена до ґрунту, звичайно світла, верхня ж сторона, на якій знаходяться очі, забарвлена в залежності від кольору субстрату. Камбали володіють здатністю не тільки відтворювати забарвлення ґрунту, але й його рисунок. Якщо ґрунт плямистий, то верхня сторона тіла камбали стає теж плямистою, причому абсолютно точно повторюються навіть розміри плям.

Здатність до активної зміни забарвлення досягається у всіх цих тварин тим, що в шкірі їх розсіяна велика кількість дрібних клітинок, які містять різний пігмент: зелений, блакитний, червоний тощо. Зміна забарвлення тіла відбувається завдяки тому, що змінюється форма пігментних клітин, а також і розподілення пігменту в середині їх. Наприклад, у креветки *Hippolyte* в кожній клітині міститься 3 пігменти: червоний, синій, жовтий. Ці кольори можуть сполучатися різним чином. Якщо червоний пігмент заповнює усю клітину, рачок видається нам

червоним. Нічне блакитне забарвлення креветок визначається тим, що червоний і жовтий пігменти зосереджені в середині клітини у вигляді маленької крапочки, а синій пігмент розповсюджується по всій клітині. Цей процес регулюється нервовою системою.

Явище світіння моря привертає до себе увагу людини з далекої давнини. І дійсно, картина нічного моря, уся поверхня котрого спалахує зеленим або блакитним світлом, уявляє незабутнє видовище.

Явище світіння, або біолюмінесценція, відоме й на суші. Проте, тут число світних організмів невелике: декілька видів бактерій, грибів і небагато комах. В морських водоймах світні організми, навпаки, є багато чисельними і зустрічаються в різних систематичних групах- від бактерій до риб включно.

Здатністю світитися володіють організми, які ведуть і планктонний, і донний спосіб життя, і рухомі, і прикріплені форми тощо.

Море світиться по-різному і різним світлом, в залежності від самої природи світних організмів. Лише невелика кількість організмів світяться безперервно— тільки бактерії. Це світло звичайно зеленувато-блакитне, рідше біле.

Переважає більшість організмів світиться окремими спалахами, то загоряючись, то затухаючи під впливом механічного подразнення: ударів хвиль, зіткнення один з одним, руху корабля тощо. Спалахи світних організмів тривають від декількох часток секунди до декількох десятків секунд.

Найбільш поширені серед світних організмів різні світні джгутикові, які мешкають в верхніх шарах водойми. Маса цих організмів з'являється навесні, наприкінці літа і восени. Виключно великої сили досягає світіння, яке викликається джгутиковими із класу *Dinoflagellatae* (*Peredinium*, *Ceratium*).

Звичайно наприкінці літа і восени перидінеї розвиваються в таких кількостях, що викликають "цвітіння" моря. Скупчення перидінеї утворюють на поверхні моря великі червонуваті й брунатні плями та смуги. Вночі в цих районах спостерігається світіння: уся поверхня моря здається вкритою розплавленим сріблом і сяє блідим світлом. Світло, яким світяться перидінеї зеленуватий або білий.

Світіння перидінеї іноді буває настільки інтенсивним, що при його спалахах можна читати. Перидінеї поширені в морях різних температурних областей. Поряд з перидінеями дуже широко розповсюджений і інший представник дінофлагеллят ночесвітка *Noctiluca*, яка мешкає в морях помірних та тропічних областей.

Великі організми –медузи, ракоподібні, головоногі молюски та інші при механічному подразненні світяться досить яскравими спалахами.

Інтенсивність світіння в поверхневих шарах води буває дуже істотною, особливо в тропічних морях.

В глибинах океану біоломінесценція дуже інтенсивна. Наприклад, освітленість на глибинах понад 500 м завдяки присутності світних організмів виявляється в 2-5 разів вищою, ніж сила нічного світла на поверхні моря.

Відомі три типи світіння морських тварин і рослин:

- внутрішньоклітинне;
- позаклітинне;
- бактеріальне- через опосередкованість симбіотичних мікроорганізмів.

У першому випадку світяться спеціальні клітини, які знаходяться в тілі організму. Це найбільш поширений тип світіння: він зустрічається як у водних, так і наземних тварин і рослин. В водоймах внутрішньоклітинне світіння зустрічається у представників різних систематичних груп від найпростіших до риб. У таких високоорганізованих форм, як ракоподібні, головоногі моллюски, риби, внутрішньоклітинне світіння буває зосередженим в спеціальних органах-фотофорах. Ці органи мають складну будову, часто наділені справжнім рефлектором, вкритим шаром пігменту, і мають свого роду лінзу, за допомогою якої світло збирається і концентрується. Багато тварин мають здатність управляти своїми органами світіння і можуть включати і виключати їх як електричну лампочку. Світні органи розміщуються на різних ділянках тіла тварин: на голові, по боках тощо.

Часто вони розташовуються в декілька рядів. У другому випадку світиться рідина або слиз, які виділяються організмами і виробляються спеціальними залозами. Позаклітинне світіння здійснюється шляхом рефлекторного викидання світних хмар або світних завіс. Цей тип світіння притаманний, головним чином, глибоководним тваринам.

Світіння за допомогою симбіотичних мікроорганізмів виявлено тільки у головоногих моллюсків і кісткових риб. Бактерії знаходяться в спеціальних органах і випромінюють безперервне світло.

Усе світло, що випромінюється світними організмами, належить до видимої частини спектру: в ньому немає ні теплової інфрачервоної, ні ультрафіолетової невидимої складових. Відповідно, світло, що випромінюється організмами, холодне.

Реакція біоломінесценції дає величезну кількість світла. Наприклад, 1 г сухої світної речовини черепашкового рачка *Cypridina* дає видиме світло при розчиненні в 1700 т води.

Як показують багаточисельні дослідження, у переважної більшості організмів процес світіння дуже тісно пов'язаний з процесом дихання і за відсутності кисню не відбувається. Проте є організми, які здатні до світіння і в без кисневому середовищі: деякі медузи, радіолярії.

У ряду організмів біоломінесценція- процес ферментативний. Світло виникає при окисненні особливої складної органічної речовини- люциферину в присутності ферменту люциферази. Проте у багатьох світних організмів(бактерії, ночесвітка, ряд ракоподібних, деякі риби) не вдалося виявити ні люциферин, ні люциферазу.

Біологічне значення світіння для організмів ще не до кінця вивчено, але воно полягає:

- у приваблюванні здобичі;
- у захисті від ворогів;
- органи світіння служать свого роду розпізнавальними ознаками, які дозволяють тваринам розпізнавати особин свого виду.

Явище світіння має велике практичне значення для мореплавства та рибного промислу:

- Завдяки світінню навіть в умовах повної темряви можна своєчасно помітити з судна берег, рифи, скелі, тому що в місцях із сильним хвилюванням моря світіння буває найбільш інтенсивним. Проте під час військових дій світіння часто відіграє демаскуючу роль, видаючи присутність затемнених кораблів або субмарин світним слідом.
- Світіння допомагає виявити косяки риб. Здавна рибалки при нічному лові судять про присутність зграй риб по посилюючому світінню з характерними одиночними спалахами, котрі спричинені стрімким рухом окремих риб. Але в той же час, сильне світіння може демаскувати знаряддя лову- сітки, пастки. Відомо, наприклад, що в Чорному морі при сильному світінні сітки перетворюються у справжню вогняну завісу, яка відлякує риб.

Питання для самоперевірки

1. У чому полягає значення світла для органічного світу?
2. Що є основним джерелом світла у водоймах? Від чого залежать процесипоглинання і розсіювання світла у водоймах?
3. Від чого залежить забарвлення води водних об'єктів?
4. Чи мають вплив умови освітлення на розподілення різних систематичнихгруп донних рослин?
5. Особливості будови органів зору гідробіонтів. Чи розрізняють рибикольори?
6. Яку інформацію отримують гідробіонти за допомогою органів зору?
7. Від чого залежить забарвлення риб?
8. Чи мають здатність гідробіонти змінювати своє забарвлення?
9. У чому полягає сутність явища біоломінесценції?
10. Біологічне та практичне значення явища світіння.

4 ПРОЦЕС ДИХАННЯ ГІДРОБІОНТІВ І ЙОГО ОСОБЛИВОСТІ

Під диханням гідро біонтів у широкому сенсі розуміється як процес біологічного окиснення, що вивільняє енергію, причому як окислювач, тобто акцептор електронів, може використовуватися молекулярний кисень (аеробне дихання) або інші субстрати (анаеробне дихання, бродіння).

Оксиген і нітроген- основні гази, що містяться у воді прісноводних і морських водойм. В значно менших кількостях розчинена вуглекислота.

Крім цих газів, у водоймах можуть бути присутні сірководень, метан, аміак, вільний водень. Проте, високий вміст цих отруйних для переважної більшості організмів газів спостерігається рідко.

Водне середовище на відміну від суші містить лише невелику кількість повітря. В 1 л води навіть при достатній її аерації міститься не більше 20-25 см³ повітря. Основних джерел газів у водоймах два:

- інвазія з атмосфери;
- утворення в самій водоймі в результаті життєдіяльності організмів, а також при чисто хімічних процесах.

У районах інтенсивної вулканічної діяльності, де мають місце підводні виверження, такі гази як вуглекислий, надходять у водойми із земної кори.

Розчинення газів із атмосфери- процес в більшості випадків фізичний, що залежить від ряду причин. Велике значення мають властивості самих газів: розчинність різних газів неоднакова. Так, кисень розчиняється значно краще, ніж N₂. Тому кількісні співвідношення між киснем і нітрогеном у водоймах інші, ніж між цими ж газами в атмосфері.

У повітрі співвідношення O₂ до N₂=21 : 78, тобто приблизно 1:4, а у воді це співвідношення складає 34:66, тобто приблизно 1:2. Таким чином, у воді кисену відносно більше, а нітрогену менше, ніж в атмосферному повітрі.

Ступінь розчинності газів залежить також від температури, солоності, атмосферного тиску. Чим нижче тиск, температура та солоність, тим кількість розчиненого газу більша. Розчинення фізичним шляхом відбувається у всіх газів, за виключенням CO₂. Розчинення CO₂ уявляє собою фізичне явище тільки в тих випадках, коли вода має кислу реакцію.

Якщо ж реакція води лужна, що має місце в більшості водойм, то частина CO₂ по мірі розчинення і утворення H₂CO₃ вступає в реакцію з різними солями, які містяться у воді, і переходить у зв'язаний стан.

Гази, розчинені в поверхневих шарах води, розповсюджуються вглиб водойми двома шляхами:

- завдяки різним формам перемішування води;

- завдяки дифузії.

Проте процес дифузії газів здійснюється дуже повільно, тому істотної ролі в аерації водойм не відіграє.

Величезний вплив на газовий режим водойм має життєдіяльність організмів. Особливо важливу роль відіграють організми в утворенні вільного кисню. Завдяки високій розчинності кисень у великих кількостях надходить у водойми з атмосфери. Але поряд з цим існує і друге дуже потужне його джерело-фотосинтез. Процеси фотосинтезу відбуваються, як відомо, тільки в умовах достатньої освітленості. Тому виділення O_2 рослинами здійснюється не безперервно- воно припиняється у нічні години. У процесах збагачення водойм киснем особливо значна роль фітопланктону. В періоди максимального розвитку- так званого "цвітіння", планктонні водорості перенасичують поверхневі шари водойми киснем. Вміст його стає в 3-4 рази більшим, ніж могло б надійти за тих же умов з атмосфери.

Явище перенасичення води киснем буває особливо значним в прісноводних водоймах. В морях і океанах максимальний вміст кисню звичайно не перевищує 110-120 %. Найбільше перенасичення спостерігається в штиль; але достатньо перемішування вітром, щоб перенасичення зникло.

Зниження вмісту кисню у водоймах відбувається в результаті:

- хімічних процесів(окислення органічних і мінеральних речовин);
- біологічних явищ(поглинання O_2 гідробіонтами в процесі дихання).

Найістотніше значення в процесах, які викликають зменшення вмісту кисню у водоймах, має життєдіяльність бактерій. Поглинання кисню бактеріями в процесах дихання нерідко досягає 90-95% від усієї його кількості, що споживається водними організмами. Значний дефіцит кисню спостерігається в періоди масового відмирання населення водойм. При розкладі органічних решток у водоймі зростає вміст розчинених органічних речовин, а це сприяє посиленому розвитку бактерій. Нітроген надходить з атмосфери і утворюється внаслідок різних біологічних процесів, в яких важливу роль відіграють мікроорганізми.

Вільний нітроген утворюється при відновленні сполук нітрогену денітрифікуючими бактеріями, а також при розкладі різних органічних залишків. Проте надходження N_2 з атмосфери має значно більше значення, ніж накопичення нітрогену у водоймі в результаті біологічних процесів. CO_2 в значних кількостях виділяється в процесі дихання усіма водними організмами. Велика кількість CO_2 виділяється при розкладі органічних залишків під впливом деяких груп мікроорганізмів.

Крім кисню, нітрогену і CO_2 у водоймах іноді є такі отруйні для більшості гідробіонтів гази як сірководень, метан, аміак. Найважливіше джерело цих газів- різні біологічні процеси.

Найсприятливіші фактори для накопичення цих газів- погана аерація і утворення застійних областей в глибинах водойми.

Необхідною умовою нормального існування переважної більшості гідробіонтів є присутність у воді достатньої кількості вільного кисню, з котрим пов'язані процеси дихання тварин і рослин. Лише деякі мікроорганізми не потребують для своєї життєдіяльності кисню. Це бактерії та найпростіші.

В широкому розумінні дихання гідробіонтів- це біологічне окислення, що вивільнює енергію. В якості окислювача, тобто акцептора електронів, може використовуватися молекулярний кисень або інші субстрати. У зв'язку з цим, усі організми, як водні, так і наземні в залежності від їх потреби в кисні поділяються на аеробів та анаеробів.

Дихання аеробних організмів можливе в результаті окислення жирів, білків та вуглеводів, що входять до складу їх тіла. У анаеробів розщеплення вуглеводів відбувається в результаті бродіння(при бродінні має місце гліколіз- поступове розщеплення гексоз до 2 молекул піровиноградної кислоти). Використання білків і в особливості жирів здійснюється анаеробами в дуже незначній степені. Енергетичний ефект процесів анаеробного розщеплення в десятки разів нижче, ніж при окислювальних процесах.

Розрізняють 2 групи аеробів:

- евриоксидні(карась, лин, сазан, в'юн)
- стенооксидні(форель)

Евриоксидними є, наприклад, більшість прісноводних веслоногих ракоподібних, личинки комара і хірономід та деяких інших двокрилих. Усі вони мешкають як у водоймах, збагачених киснем, так і при дуже значному його дефіциті. У евриоксидних організмів нерідко має місце частковий перехід від аеробного обміну речовин до анаеробного. Так, деякі мешканці припливно-відпливної зони, що закопуються в ґрунт або ведуть прикріпленій спосіб життя(двостулкові молюски, вусоні ракоподібні) під час відпливу переходять до анаеробного існування.

До стенооксидних належать гідробіонти або дуже чистих вод, які потребують значної кількості кисню, або ті, хто мешкають в забруднених водах при вмісті кисню в декілька десятків мг/л.

Вміст кисню при низьких температурах, як відомо, вищий, тому умови дихання в водоймах помірних та приполярних зон більш сприятливі, ніж в тропічній зоні. Можливо, що цей факт є однією з причин того, що населення холодних вод за чисельністю особин значно багатше, ніж населення тропіків.

Дихання у водних тварин здійснюється двома основними шляхами: - усією поверхнею тіла через зовнішні покрови(так зване дифузне дихання); - за допомогою спеціальних органів- зябер.

Нерідко ці два способи дихання комбінуються(наприклад, у амфібій, риб, деяких личинок комах). Спостерігається і проміжний між цими двома способами тип дихання- через кишечник(у малощетинкових червів, деяких ракоподібних і личинок комах).

Дихання усією поверхнею тіла- процес дуже повільний. Видатний гідробіолог Зернов порівнював таке дихання з вентиляцією домів тільки через стіни. Дифузне дихання можливе тільки у організмів, тіло котрих має велику питому поверхню: у всіх найпростіших, губок, багатьох червів, деяких молюсків, а також ряду членистоногих. Дихання усією поверхнею тіла широко розповсюджено у прикріплених тварин, обмін речовин котрих відбувається не так інтенсивно, як у організмів рухомих.

Спеціальні органи дихання- зябра. Вони розташовуються на передньому, задньому кінці, з боків, на спинній стороні, по всьому тілу. Часто зябра знаходяться на кінцівках, наприклад, у ракоподібних на грудних або черевних кінцівках. Щоб процеси дихання відбувалися нормально, необхідне постійне оновлення води, яка омиває усе тіло тварини. У більшості водних тварин дихання поєднується з активним рухом.

Значна частина комах- вторинноводні організми(перейшли жити із суші у воду), які пристосувалися до водного дихання. Трахейна система у цих тварин закінчується трахейними зябрами.

У ряду найпростіших, губок, кишковопорожнинних та нижчих червів в тканинах мешкають рослинні організми. І тварина, і рослина мають від цього симбіозу взаємну користь: рослини використовують для живлення продукти обміну речовин тварин, а тварини споживають кисень, що виділяється водоростями в процесі фотосинтезу. Експериментально було доведено, що ці тварини в темряві споживають значно більше кисню, ніж на світлі, де кисень виділяється симбіотичними рослинами.

Більшість вторинноводних тварин(личинки комах, легеневі молюски, ссавці) дихають атмосферним повітрям. Періодично вони піднімаються до поверхні водойми і захоплюють повітря, необхідне для дихання. У комах, які дихають атмосферним повітрям, трахейна система відкрита і сполучається з оточуючим середовищем через спеціальні отвори- дихальця або стигми.

Стигми часто розташовані на кінці довгих дихальних трубок, наприклад, у личинок комара *Culex* та мулової мухи. Зазвичай стигми оточені не змочуваними волосками, щетинками, виростами. Коли комаха піднімається до поверхні води, ці щетинки і волоски підхоплюються поверхневою плівкою, котра не дає комасі можливості випірнути і в той же час тримає стигми широко відкритими.

Одна частина комах, які мають відкриту трахейну систему, дихають безпосередньо атмосферним киснем(личинки двокрилих), інша

частина (жуки, клопи), а також водяні павуки уносять із собою певний запас повітря, котрий потім поступово витрачається під водою.

У водних ссавців легені у порівнянні з наземними тваринами більш об'ємні, носові отвори, як правило, зсунуті далеко назад і вверх. Це дає можливість тваринам спокійно вбирати атмосферне повітря, не висовуючи з води голову. Водні ссавці можуть залишатися досить довго над водою, наприклад, кашалот- до 1 год.20 хвилин, а беззубі кити- 20-50 хвилин.

У наземних рослин газообмін здійснюється листками через отвори — продихи, число котрих досягає 700 на 1 мм² листової поверхні.

У занурених водних рослин(елодея, кушир, рдест) листки позбавлені продихів, але епідерміс дуже тоненький і є проникним для газів. Успішному газообміну цих рослин сприяє також збільшення листової поверхні.

Рослини з плаваючим листям(латаття, глечики, ряска, стрілолист) звичайно мають продихи на верхньому боці листової пластинки. Кількість продихів у цих рослин дуже значна і іноді досягає 1300 на 1 мм² поверхні.

Ефективність гідробіонтів до газообміну досягається: збільшенням площі і газопроникності дихальних поверхонь; аерацією дихальних поверхонь.

Гідробіонти, які позбавлені спеціальних органів дихання, звичайно мають тіло з великою питомою поверхнею. Один з найпростіших шляхів її збільшення- зменшення розмірів тіла. Невеликі розміри характерні для найпростіших , коловерток, копепод, кліщів тощо. Ікринки у риб в озерах з пониженим вмістом кисню часто дрібніші, ніж у риб в озерах з більш сприятливими умовами для дихання.

Збільшення поверхні тіла часто досягається його сплюсненням, витягуванням, утворенням виростів тощо. З цим у великій степені пов'язаний гідроморфоз рослин, коли підводні листки розчленовані значно сильніше надводних, які знаходяться в більш сприятливих умовах для дихання.

Ступінь розвитку дихальних поверхонь часто залежить від респіраторних умов. Так, личинки одноденки *Baetis*, які мешкають у непроточних водоймах, мають відносно більшу поверхню зябер, ніж одноденки, які мешкають у річках і струмках, де кисневі умови значно кращі. Іноді тварини самі активно збільшують дихальну поверхню за рахунок зміни форми тіла.

Наприклад, олігохети в несприятливих умовах дихання сильно витягуються у довжину, витончуються і завдяки цьому поверхня їхнього тіла збільшується. Гідри і актинії при нестачі кисню сильно витягують своє тіло і щупальця.

Ступінь розвитку дихальних поверхонь вище у більш активних форм. Наприклад, у активного плавця- оселедця *Menchadden* площа зябер на 1 кг маси = 16 дм² ; у менш рухомого оселедця *Opsanus* - 3-4 дм², у донної жаби-риби- всього 1,4 дм²

Швидкість дифузії газів визначається не тільки величиною дихальної поверхні, але й товщиною покровів, через які відбувається газообмін. В силу цього витончення покровів дихальних поверхонь є однією з основних адаптацій до газообміну. Дуже тонкі покрови на зябрах, в легенях та інших спеціальних утвореннях, що функціонують як органи дихання. Якщо спеціальних органів дихання немає, то витончуються покрови всього тіла.

Наприклад, у личинок комах ручейників, одноденок, хірономід та інших епікутикула, яка в найбільшій степені загальмовує газообмін, або не виражена зовсім, або є тільки на деяких ділянках тіла.

Аерація дихальних поверхонь досягається:

- вибором місця існування, де вода достатньо насичена киснем;
- періодичним оновленням води поблизу тіла.

У випадку різкого погіршення респіраторного середовища багато організмів переміщуються навіть у несприятливій для них біотопі.

Наприклад, інфузорія *Vorticella nebulifera* при дефіциті кисню утворює заднє кільце війок, відокремлюється від стебла і веде планктонний спосіб життя до тих пір, доки респіраторна обстановка у дна не покращиться.

Черви *Nereis*, личинки комара *Chironomus* та ряд інших тварин виповзають на поверхню ґрунту, коли респіраторні умови в його товщі різко погіршуються. Вибір місця з більш сприятливими умовами дихання спостерігається і у пелагічних тварин, коли вони залишають ділянки водойми з недостатньою концентрацією кисню.

Універсальна адаптація гідробіонтів до аерації дихальних поверхонь шляхом оновлення контактуючої з ними води. Це оновлення може забезпечуватися:

- природними токами води;
- переміщенням організмів в її товщі;
- завдяки спеціальним дихальним рухам.

Існування в проточній воді- найбільш економічний спосіб оновлення води навколо організму. Таким способом користуються мешканці річок - черві, личинки одноденок, веснянок та інші організми.

Оновлення води за рахунок поступальних рухів самого організму здійснюється рядом ракоподібних, найпростішими, черв'яками, личинками комах та багатьма іншими тваринами.

Зміна води біля поглинаючих кисень поверхонь зустрічається у представників усіх типів тварин. Дихальні рухи, які здійснюються усім тілом, притаманні багатьом черв'якам, личинкам комах і деяким

рибам. Із зменшенням вмісту кисню у воді темп дихальних рухів зростає, що сприяє підтриманню необхідного рівня газообміну. Наприклад, личинки *Tubifex* не здійснюють дихальних рухів, коли концентрація кисню становить 5 мг/л,

коли ж концентрація падає до 3-1 мг/л, то личинка здійснює 40-48 коливань за 1 хвилину.

У ряді випадків спостерігається аерація дихальних поверхонь газоподібним киснем з його захопленням з атмосфери, підлідних скупчень, повітроносних тканин рослин, із пухирців, що утворюються в товщі води.

Захоплення кисню із атмосфери здійснюється або шляхом періодичного спливання тварин до поверхні води, або висуванням у повітря спеціальних дихальних трубок. Спливання для захоплення кисню зустрічається у ряду комах та їх личинок, у молюсків, риб та багатьох інших тварин.

Газоподібним киснем гідробіонти можуть дихати не тільки на поверхні води, але і в її товщі. Так, павуки будують над водою дзвін і заповнюють його повітрям, що приноситься з поверхні. Знаходячись в такому дзвіні, павук довгий час може не спливати для дихання.

Багато тварин, які мешкають на дні, дихають атмосферним киснем не спливаючи до поверхні. Наприклад, черв'як *Alma emine*, який мешкає в мулі, позбавленому кисню, звичайно поглинає кисень заднім кінцем тіла із атмосфери. Личинки мухи-криски, які мешкають в мілких, дуже забруднених водоймах, виставляють над водою дихальну трубку до 5 см довжиною при довжині тварини 2 см. Довга дихальна трубка, з одного боку, дозволяє личинкам існувати у воді, майже або повністю позбавленої кисню, а з іншого- не витратити час на здобуття кисню спливанням.

Іноді тварини використовують кисень, який безпосередньо виділяється рослинами. Так, німфи бабок можуть загортатися в килим із нитчастих водоростей і поглинати кисень, що ними виділяється.

Багато гідробіонтів комбінують повітряне і водне дихання, що дозволяє їм мобільніше використовувати різні респіраторні ситуації. Наприклад, легеневі молюски *Limnaea ovata*, які мешкають в умовах прибірного узбережжя, де вони не можуть спливати для забору повітря, наповнюють водою порожнину легень і переходять до водного дихання. Електричні вугри *Nurorotus*, захоплюючи в воді пухирці повітря, переміщують їх у зябра, таким чином додатково аеруючи зябра. В інших випадках пухирці повітря затримуються в ротовій порожнині і аерують її спеціалізовані ділянки з густою мережею капілярів. Багато сомів, в'юнів і деякі інші риби проштовхують повітря, що ковтнули, через кишечник, частина котрого спеціалізується для поглинання кисню.

Переважає більшість гідробіонтів з комбінованим диханням мешкає в тропічній та субтропічній зонах, де висока вологість повітря полегшує можливість перебування поза водою і вміст кисню дуже часто виявляється значно нижче нормального.

Енергійне споживання кисню водними організмами в процесі дихання, а також поглинання його при гнитті і розкладі органічних речовин може спричинити значне зменшення цього газу у водоймі.

Виникнення дефіциту кисню нерідко спричиняє задуху. ЗАДУХА - це випадки масової загибелі населення водойм, спричинені нестачею або повною відсутністю кисню у воді. Автоматично із зменшенням у воді вмісту кисню збільшується вміст CO₂, сірководню, метану- отруйних для гідробіонтів.

Задухи спостерігаються у водоймах різного типу: в морях, озерах, ставах, річках. В одних водоймах задуха регулярно повторюється із року в рік, в інших- зустрічається рідко. Іноді задуха охоплює значні акваторії і спричиняє значних збитків рибництву.

Під час задухи в першу чергу гинуть форми, менш стійкі до дефіциту кисню, потім більш витривалі і в решті решт найстійкіші, якщо катастрофічне погіршення умов дихання затягується на тривалий термін,

Задуха буває літньою і зимовою. Літня задуха звичайно співпадає з максимальним розвитком фітопланктону, тобто з періодом "цвітіння" водойми. В невеликих озерах та ставах, що добре прогріваються, літні замори настають як правило вночі і раптово. Вдень вода в таких водоймах буває перенасиченою киснем завдяки інтенсивному фотосинтезу рослин, а вночі вміст кисню різко падає, внаслідок чого і має місце задуха.

Основна причина нічних задух- споживання великих кількостей кисню для дихання масою тварин, бактерій і водоростей.

Літні замори також мають місце і в деяких солонуватих водоймах, наприклад, Азовському та Балтійському морях. В Азовському морі задухи спостерігаються як правило з травня по серпень під час тихої погоди, коли із-за відсутності циркуляції води вміст кисню в товщі та особливо у дна падає до десятих часток мг в 1 літрі. Зниження концентрації кисню у дна спричиняється розкладом відмерлих тут водоростей. Під час задух в масі гине риба та інші гідробіонти, зокрема молюски. У берегів Перу раз в 11-12 років має місце масова загибель зоопланктону і риб внаслідок нестачі кисню, коли сюди починає підходити тепла екваторіальна течія Ель-Ніньйо.

Зимові задухи на відміну від літніх наступають поступово. Основна їх причина— поглинання кисню при окисненні донних відкладів, збагачених органічними речовинами. Зимові замори звичайні у водоймах, дно котрих вкрите потужним шаром мулу. В більшості випадків

задухи мають місце наприкінці зими і цілий ряд ознак засвідчують про її наближення. Вже при відносно невеликій нестачі кисню у воді до ополонок та інших джерел атмосферного кисню починають підходити водяні клопи: спочатку *Coixidae*, потім *Nera* і через декілька днів клопи-гладіші. Значно пізніше у ополонок заявляється риба. Більш витривалі до нестачі кисню водні жуки: вони підходять до джерел атмосферного кисню вже при сильній задусі. Усі перелічені комахи дихають атмосферним повітрям. Безперечно, що під час задухи зникає кисень не тільки розчинений у воді, але й знищуються і всі його підлідні скупчення.

Донні тварини більш пристосовані до існування в умовах дефіциту кисню і тому страждають під час задухи менше, ніж пелагічні форми.

Зимові задухи також виникають при сильному забрудненні водойм промисловими і комунально-побутовими стоками.

Зимові замори спостерігаються не тільки в стоячих водоймах, але й в річках. Наприклад, грандіозні за своїми масштабами щорічні зимові задухи в р. Об. Грунтові води, котрими вона живиться, містять дуже мало кисню і багато гумінових речовин із-за сильно заболоченої водозбірної площі. Коли після скресання річки атмосферна аерація води практично припиняється, невеликі кількості розчиненого кисню швидко витрачаються на окислення гумінових речовин, і виникає задуха. Вміст кисню під час задухи падає до 2-3% від нормального і багато гідробіонтів, особливо риби, гинуть від асфікції.

Пиатання для самоперевірки

1. Від чого залежить ступінь розчинності газів у воді?
2. Чи впливає на газовий режим водойм життєдіяльність організмів?
3. Що собою представляє процес дихання гідробіонтів? Які групи аеробів Ви знаєте?
4. Назвіть основні шляхи дихання водних тварин.
5. Які Ви знаєте органи дихання водних тварин?
6. Як здійснюється газообмін у макрофітів?
7. Яким чином досягається ефективність газообміну у гідробіонтів?
8. Чи здатні гідробіонти комбінувати повітряне і водне дихання?
9. Які чинники можуть спричинити явище задухи? Які види задухіснують?

5 БІОЛОГІЧНА ПРОДУКТИВНІСТЬ ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ

5.1. Структура та функціональні особливості гідро екосистем

Популяції різних видів тісно взаємопов'язані не тільки між собою, але й зумовами середовища існування. Зокрема, вони вилучають з навколишнього природного середовища речовини, необхідні їм для підтримання нормальної життєдіяльності, та виділяють туди ж продукти обміну. Таким чином, угруповання організмів утворюють із фізичним середовищем певну систему – екосистему.

Поняття “екосистема” було введено в екологію англійським вченим А.Тенслі у 1935 році. А.Тенслі стверджував, що живі істоти неможливо розглядати окремо від умов середовища існування та вважав, що екосистеми – це одиниці природи на поверхні Землі, що можуть охоплювати будь – які ділянки біосфери.

За сучасними уявленнями гідроекосистема – це історично сформований комплекс живих істот, пов'язаних між собою трофічними зв'язками, та неживих компонентів середовища їх існування, які залучаються в процесі обміну речовин і енергії.

У 1940 році В.М.Сукачов запропонував поняття “біогеоценоз” (трансформоване з розвитком гідробіології у гідробіоценоз) як сукупність гідробіоценозу та біотопу. Біотоп - це об'єм води, у якому підтримується однорідний набір організмів.

Гідробіоценоз (від грец. біос – життя та кайнос – загальний) – це історично сформоване угруповання популяцій водних організмів, які зв'язані між собою різноманітними взаємовідносинами та населяють певний біотоп.

Гідробіоценоз та екосистема – поняття подібні, але не тотожні. В обох випадках це взаємодіючі сукупності живих організмів і середовища, але екосистема – поняття безрозмірне. Акваріумне угруповання, болото,

Світовий океан – усе це екосистеми. В той же час, гідробіоценоз, на відміну від екосистеми, є більш конкретним, територіальним поняттям. Іншими словами, гідробіоценоз – певний ранг екосистеми.

У кожній екосистемі є два основних компоненти: організми, з однієї сторони, і фактори неживої природи – з іншої. Тому виділяють біотичну та абіотичну частини гідроекосистеми (гідробіоценозу).

До складу абіотичної частини входять такі компоненти: - неорганічні сполуки (вуглекислий газ, кисень, азот, вода, сірководень тощо), які включаються у біогенну (тобто за участю живих істот) міграцію речовини;

- органічні сполуки (відмерлі рештки рослин і тварин, продукти життєдіяльності організмів), які зв'язують між собою абіотичну та біотичну частини біогеоценозу;

- мікроклімат (середньорічна температура, вологість, рельєф місцевості тощо), який визначає умови існування організмів.

Біотичну частину біогеоценозу складають різні екологічні групи популяцій організмів, поєднані між собою трофічними та просторовими зв'язками:

- продуценти (від лат. *producentis* – той, що виробляє, створює) – популяції автотрофних організмів, здатних синтезувати органічні сполуки з неорганічних (водорості, зелені джгутикові, вищі рослини);

- консументи (від лат. *consumo* - споживаю) – популяції гетеротрофних організмів, які споживають інші організми або мертву органічну речовину (фітофаги, хижаки, паразити, сапротрофи);

- редуценти (від лат. *reducentis* – той, що повертає, відновлює) – популяції організмів, які живляться органічною речовиною залишків чи продуктів життєдіяльності організмів, розкладаючи її до простих неорганічних сполук (гриби, бактерії, тварини-детритофаги).

Функціонування будь-якої екосистеми (біоценозу) пов'язане з перетворенням енергії. Енергія витрачається живими організмами на процеси росту, розмноження, рухову активність і т.д.

Гідробіоценози є відкритими системами. Вони потребують постійного надходження речовини і енергії ззовні. Основним джерелом цієї енергії є сонячне світло, яке фотосинтезуючі організми вловлюють і перетворюють на енергію хімічну синтезованих органічних речовин. При цьому лише близько 1% світлової енергії, що падає на рослину, переходить в потенціальну енергію органічних речовин. Решта розсіюється у вигляді тепла. Коли тварини поїдають рослини, то більша частина енергії, що міститься в кормах, витрачається на різні процеси життєдіяльності, перетворюючись при цьому на тепло і розсіюючись. Лише 1/10 енергії кормів переходить у новозбудовану речовину тіла тварин. Те саме спостерігається при поїданні трав'янистих тварин хижакими.

Таким чином, в природі не існує такого виду організмів, який би не був пов'язаний з іншим. Живлячись за рахунок інших істот, організми отримують енергію. Внаслідок цього у природі виникають ланцюги живлення.

Ряди взаємопов'язаних видів, в яких кожний попередній є об'єктом живлення наступного, називають ланцюгами живлення.

Кожний ланцюг живлення складається з певної кількості ланок. Кількість ланок ланцюгів живлення обмежена і, як правило, не перевищує чотирьох–п'яти, оскільки при передаванні енергії з попередньої ланки до наступної більша частина її втрачається для організмів.

Будь-яка популяція організмів займає в ланцюзі живлення певне місце – трофічний рівень. На початку ланцюгів живлення завжди знаходяться продуценти. Рослиноїдні тварини займають наступний трофічний рівень (консументи I порядку), далі йде рівень хижаків(консументи II порядку) тощо.

Ланцюги живлення поділяються на 2 типи. Один тип ланцюгів живлення починається з рослин і йде до рослиноїдних тварин і далі до хижаків. Це так званий ланцюг виїдання(пасовищний). Другий тип починається від рослинних і тваринних залишків, екскрементів тварин і йде до редуцентів. В результаті діяльності редуцентів утворюється напіврозкладена маса– детрит. Такий тип ланцюга живлення називається детритним(розкладання).

У будь-якому гідробіоценозі різні ланцюги живлення не існують окремо один від одного, а взаємо переплетені, тому що один і той самий вид одночасно може бути ланкою різних ланцюгів живлення. Переплітаючись, ланцюги живлення формують трофічну сітку. Її існування забезпечує стійкість гідроекосистеми(гідробіоценозу), оскільки якщо змінюється чисельність популяцій певних видів, то легко змінюються кормові об'єкти і сумарна продуктивність біоценозу залишається сталою.

Трофічну структуру ланцюга живлення можна представити графічно у вигляді екологічних пірамід. Залежно від показника, покладеного в основу, розрізняють три основні типи екологічних пірамід:

- піраміда чисел, яка відображає чисельність окремих організмів на послідовних трофічних рівнях, причому з кожним наступним рівнем кількість особин зменшується;

- піраміда біомаси, яка відображає закономірності переходу маси органічної речовини з одного трофічного рівня на інший. На кожному наступному рівні біомаса особин зменшується.

- піраміда енергії відповідає величині потоку енергії на послідовних трофічних рівнях. Потік енергії зменшується при переході на наступний трофічний рівень.

Таким чином, для усіх трьох типів екологічних пірамід виконується правило екологічної піраміди: на кожному попередньому трофічному рівні кількість біомаси та енергії, що запасуються організмами за одиницю часу, значно більша, ніж на наступних.

Піраміди чисел і біомаси можуть бути оберненими(або частково оберненими), тобто основа піраміди може бути вужчою, ніж один або кілька верхніх поверхів. Так буває, коли середні розміри продуцентів менші, ніж розміри консументів.

Піраміда енергії не може бути оберненою, оскільки кожний наступний трофічний рівень існує тільки за рахунок енергії попереднього рівня.

Кожний біоценоз характеризується певною продуктивністю, яку виражають в одиницях маси або енергії. Розрізняють продуктивність первинну і вторинну, створену відповідно автотрофними та гетеротрофними організмами. При цьому продуценти значну частину синтезованої продукції (40 – 70% сумарної) споживають для забезпечення власних процесів життєдіяльності, а та, що залишилась, становить чисту первинну продукцію – приріст рослин за одиницю часу. Це той резерв, який можуть споживати *консументи і редуценти*.

Отже, гетеротрофні організми існують завдяки чистій первинній продукції біогеоценозу. Усі популяції організмів, які входять до складу певного гідробіоценозу, пов'язані між собою більш або менш тісними зв'язками, які забезпечують його існування. Зв'язки між популяціями можна поділити на антагоністичні, мутуалістичні та нейтральні.

При антагоністичних взаємозв'язках(конкуренція, аменсалізм, хижацтво, паразитизм) кожна із взаємодіючих популяцій зазнає негативного впливу іншої.

Конкуренція(від лат.conspirencia – стикатись) - це взаємозв'язки між особинами популяцій одного(внутрішньовидова) або різних(міжвидова) видів, за яких використання певного ресурсу навколишнього середовища одними із них зменшує його доступність для інших. Форми конкурентних взаємодій можуть бути найрізноманітнішими – від прямої боротьби до опосередкованого впливу(наприклад, спільне споживання певної їжі). Найгостріше конкуренція відбувається між особинами одного виду або різних видів з подібними екологічними потребами.

Існує правило конкурентного виключення Гаузе: популяції двох видів з однаковими екологічними потребами не можуть тривалий час існувати в одному гідробіоценозі: або один вид витіснить інший, або ж їхні екологічні ніші стануть менш подібними. Більш конкурентноспроможним, як правило, є той вид, який швидше пристосується до змін навколишнього середовища.

Так в Україні останнім часом має місце витіснення широкопалого річкового раку довгопалим, який виявився витривалішим щодо зростаючого антропогенного впливу на річкові екосистеми: цей вид менш вибагливий до забруднення водойм, вмісту кисню у воді і плодючіший за широкопалого рака.

Аменсалізм – це одностороння негативна дія однієї популяції на іншу без будь-якої користі для себе. Наприклад, щорічно біля берегів Флориди під час “червоного припливу” гинуть мільйони риб від токсичних виділень червоних водоростей.

Паразитизм (від грец. parasitos – дармоїд) – форма співжиття двох організмів різних видів, коли один з них(паразит) живе за рахунок іншого (живителя).

Хижацтво— це форма взаємовідносин між організмами різних видів, з яких один(хижак) поїдає іншого(жертва). З екологічної точки зорустосунки хижак— жертва є сприятливі для одного виду і несприятливі для іншого. Водночас обидва види формують такий спосіб життя і таке чисельне співвідношення, які врешті-решт забезпечать їм нормальне співіснування. Особливістю хижацтва є те, що в цих стосунках один вид витрачає багато енергії і кмітливості, щоб схопити і з'їсти жертву, а інший вид— щоб втекти.

Перший і другий у процесі тривалої еволюції екологічно адаптувалися: хижак розвинув такі якості, як гострота органів чуття, блискавична реакція і швидке плавання тощо, а жертва, в свою чергу— захисне забарвлення, панцирі, шипи, голки, отруйні викиди і т.д.

Співвідношення особин популяцій хижака і жертви, як правило, є таким, що забезпечує безмежно тривале співіснування видів, а отже, і біологічну регуляцію популяцій. Хижаки є санітарами популяцій, якими вони живляться, регуляторами їх чисельності. Чисельність хижаків у десятки й сотні разів менша, ніж їх жертв. При відсутності хижака відбувається різке збільшення чисельності деяких популяцій, яке часто має форму вибуху.

Виділяють чотири фактори, які сприяють стабілізації стосунків хижак— жертва:

- 1 – неефективність хижака(або втеча жертви);
- 2 – екологічні обмеження, які накладаються зовнішнім середовищем на ту чи іншу популяцію;
- 3 – наявність у хижака альтернативних кормових ресурсів;
- 4 – зменшення запізньєнь у реакції хижака.

При мутуалістичних взаємозв'язках(мутуалізм, коменсалізм, протокооперація) кожен із взаємодіючих видів дістає певну користь.

Мутуалізм – форма взаємовигідного симбіозу організмів різних видів, при якій існування обох партнерів або одного з них неможливе без взаємозалежного співжиття. Наприклад, співжиття гриба і водорості в лишайниках.

Коменсалізм - особлива форма взаємин між двома видами, коли один із них(коменсал) користується якимись перевагами за рахунок іншого, не завдаючи йому прямої шкоди. Коменсал може використовувати хазяїна як місце існування, засіб пересування або жититися рештками його їжі. Прикладом коменсалів можуть слугувати веслоногі рачки *Serpuliduoла* в трубках червів поліхет. Рачки живляться секретом епідермальних залоз і фекальними грудочками червів, не завдаючи їм шкоди.

Протокооперація - це симбіотичні зв'язки організмів двох видів, при яких спільне існування не обов'язкове, але вигідне для обох

видів. Наприклад, у черепашці рака самітника *Prida* оселяються черв'яки *Nereis*, які звільняють м'яке черево рака від паразитів.

При нейтральних взаємозв'язках існування двох популяцій різних видів на спільній території не спричиняє для кожної з них ніяких наслідків.

Нейтралізм – форма співіснування популяцій двох видів, за якої жоден із них не відчуває на собі безпосереднього негативного або позитивного впливу іншого. Наприклад, хижаки, які живляться різними видами здобичі, не конкурують між собою, однак стан їх популяцій опосередковано залежить від стану популяцій рослин, якими живиться здобич.

Отже, між популяціями різних видів, які входять до складу певного гідробіоценозу, виникають складні і різноманітні взаємозв'язки, які можуть бути більш або менш тісними. Їхня сукупність забезпечує функціонування гідробіоценозу як єдиної цілісної системи та його саморегуляцію. Чим різноманітніші й розгалуженіші ці взаємозв'язки, тим стабільніший біогеоценоз. Таким чином, рівень видової різноманітності прямо визначає рівень гомеостазу гідробіоценозу.

Не зважаючи на те, що гідроекосистеми (гідробіоценози) певною мірою здатні до підтримання гомеостазу, в них можуть відбуватися циклічні або поступальні зміни.

Циклічні зміни - це результат пристосувань екосистем до періодичних (добових, сезонних, річних) змін навколишнього середовища. В основі цього явища лежать адаптації популяцій окремих видів, які можуть проявлятися як періодичні зміни густоти окремих популяцій; як зміни вікової структури популяцій або періодичні зміни активності особин різних популяцій тощо.

Поступальні зміни відбуваються під час відновлення зруйнованих екосистем. Спричинюють ці зміни процеси, які відбуваються всередині екосистем.

Спрямовані послідовні зміни одних угруповань іншими називають сукцесією (від лат. *successio* – послідовність, зміна).

Угруповання організмів, які існують на початкових етапах сукцесії, мають незначне видове різноманіття, слабо розгалужену трофічну сітку, різкі коливання чисельності та густоти окремих популяцій, низьку здатність підтримувати гомеостаз. Тому вони швидко заміщуються стійкішими угрупованнями. Цей процес триває, аж поки не сформується екосистема із максимально можливим у даних умовах ступенем стійкості.

Крім впливу зовнішніх факторів причиною сукцесії може бути неповнота кругообігу речовин. Унаслідок процесів життєдіяльності кожен організм змінює навколишнє середовище, бо забирає з нього певні речовини і виділяє туди продукти обміну речовин. Внаслідок неповноти кругообігу речовин у екосистемі накопичується значна маса не

перероблених консументами і редуцентами решток організмів і продуктів їхньої життєдіяльності. Ця кормова база створює умови для інтродукції(вселення) в неї нових видів.

Під час сукцесії збільшується видове різноманіття, одні види заміщуються іншими, більш конкурентноспроможними в даних умовах. Внаслідок цього підвищується стійкість гідроекосистем(гідробіоценозів), їхня здатність до саморегулювання. Види, які беруть участь у процесі сукцесії, не лише пристосовуються до умов існування, але й самі здатні їх змінювати.

Сукцесії характеризуються певними закономірностями:

1 – процес сукцесії відбувається в одному напрямку: він не може зупинитись на певному етапі і повернутися до вихідного стану;

2 – під час сукцесії зростає видове різноманіття організмів; розгалужується трофічна сітка;

3 – споживається все більша частка первинної продукції.

Процес сукцесії триває, аж поки екосистема не досягне значної видової різноманітності, що дає змогу стабілізувати кругообіг речовин і перетворення енергії. При цьому вселення нових видів або зникнення тих, які існували раніше, не спричинюватимуть змін середовища існування. Звичайно в зрілій екосистемі можуть відбуватися певні зміни, але істотно на умови існування вони не впливатимуть.

Під час сукцесії поступово уповільнюються темпи приросту біомаси. Ускладнення трофічних зв'язків між компонентами зрілої екосистеми, яке проявляється в розгалуженні трофічної сітки, призводить до споживання гетеротрофними організмами майже усієї чистої первинної продукції.

Таким чином, сукцесії сприяють формуванню зрілих(клімакських) екосистем із розвиненими механізмами саморегуляції і здатністю до самовідтворення.

5.2. Відтворення біологічних ресурсів гідросфери

В результаті росту і розмноження гідробіонтів у водоймах відбувається безперервне новоутворення біомаси. Це екосистемне явище називають біологічною продуктивністю, сам процес новоутворення біомаси – біологічним продукуванням, а новоутворену біомасу – біологічною продукцією.

У біологічну продукцію не включають ту органічну речовину, яка утворюється гідробіонтами, але в них не нагромаджується(продукти розкладу, прижиттєві виділення тощо). Таким чином, біологічна продукція – це тільки частина біоорганічної продукції, всієї органічної речовини, створеної організмами в процесі своєї

життєдіяльності. Синтезована, але не акумульована в гідробіонтах органічна речовина, нагромаджуючись у воді, суттєво підвищує біоенергетичний потенціал екосистеми.

Біопродуктивність екосистем реалізується в формі утворення організмів, корисних, нейтральних або шкідливих для людини. Розрізняють продукцію первинну і вторинну. Первинна продукція уявляє собою результат біосинтезу органічної речовини із неорганічної в процесі життєдіяльності гідробіонтів- автотрофів. Вторинна продукція утворюється в процесі трансформації вже синтезованої органічної речовини організмами - гетеротрофами.

Біопродуктивність – властивість екосистем, що проявляється в тій чи іншій формі в залежності від особливостей біотопу і біоценозу(подібно до того, як продуктивність сільськогосподарських угідь залежить, з одного боку, від особливостей ґрунту і клімату, а з іншого – від урожайності культури, що вирощується, біологічних особливостей об'єктів, що культивуються).

Біопродуктивність водних екосистем можна розглядати в 2-х аспектах:

- природному(біосферному);
- соціально-економічному.

У першому випадку результати продукування оцінюють як одну з особливостей кругообігу речовин в екосистемі. З соціально-економічної точки зору біопродуктивність характеризується величиною вилову гідробіонтів, що використовуються людиною. У цьому випадку продуктивність визначається як властивостями самих екосистем, що експлуатуються, так і формою їх господарського освоєння. Наприклад, одне й те ж саме озеро може бути високопродуктивним, якщо обловлюється раціонально, менш продуктивним, при погіршенні організації промислу, і зовсім непродуктивним, коли промисел відсутній. Тобто, враховуючи соціально-економічний аспект, можна говорити про біогосподарську продукцію – біомасу організмів, що мають промислове значення.

Відповідно, біогосподарська продукція залежить від:

- величини вилову;
- від цінності різних гідробіонтів.

Треба зазначити, що біологічна продуктивність визначається не тільки абсолютними якостями водних організмів, але й відбиває еволюцію потреб людини і можливостей їх задоволення, причому для різних народів у відповідності до національних особливостей одні й ті ж самі гідро біонти можуть мати різну цінність.

Організми, що є об'єктами промислу, утворюють біологічні ресурси водойм. Біоресурси – поняття соціальне, яке відбиває ставлення людини до окремих рослин і тварин як до можливих предметів праці. У

історичному процесі становлення природи для людини все більша кількість гідробіонтів залучається до сфери виробництва і стає біоресурсами людей.

Освоюючи водойми в промисловому відношенні, людина прагне отримати з них якомога більше біопродуктів, подібно до того як вона намагається найбільш повно використати природні біотичні багатства суші (організувати полювання або збір корисних рослин).

Зростаюча технічна озброєність людей робить реальним перенесення на водойми тих принципів господарювання, які склалися в процесі освоєння суші і дозволили отримувати з неї біопродуктів у сотні і тисячі разів більше, ніж вона давала в природному стані. Промисел гідробіонтів усе більше доповнюється їх розведенням, виникає нова галузь народного господарства – аквакультура, що здійснюється як на прісних водоймах, так і на морях.

Треба зазначити, що аквакультура не є аналогом агрокультури, тому що на відміну від неї орієнтована в основному на отримання продуктів не рослинного, а тваринного походження. У більшій степені аквакультура подібна до пасовищного тваринництва, яке поєднує підвищення урожайності пасовищ з покращенням використання їх продукції.

Новоутворення органічної речовини з мінеральних уявляє собою основу усіх продукційних процесів, що відбуваються у водоймах. Тому вірне уявлення про величину первинної продукції і факторах, що її обумовлюють, важливі як одна з основних передумов раціонального пошуку шляхів підвищення біопродуктивності водойм. Вивчення процесів утворення первинної продукції має і самостійне значення:

- водні рослини є промисловими об'єктами;
- під час бурхливого розвитку водні рослини сильно ускладнюють

експлуатацію водойм і виникає необхідність у розробці спеціальних заходів для боротьби з ними;

- утворення кисню в процесі первинного продукування має величезне значення для аерації водойм, формування якості питних вод і посилення самоочисної здатності водойм.

Первинна продукція водойм, поверхня яких освітлюється приблизно однаково, може різнитися в десятки і сотні разів. Вона залежить від:

- видового складу рослин у водоймі;
- кількості рослин і їх розподілу в товщі води;
- оптичних властивостей води;
- концентрації біогенів;
- температури води.

З просуванням в глибину в різних водоймах умови освітлення погіршуються неоднаково залежно від прозорості води. У Світовому океані понад 75% первинної продукції створюється в поверхневому шарі товщиною 40 – 50 м, де освітленість складає не менше 400 Лк, глибше 100-200 м із-за світлового голодування водоростей первинна продукція фотосинтетиків практично дорівнює нулю.

Із-за збільшення концентрації водоростей величина первинної продукції звичайно зростає, але не лінійно, а по згасаючій кривій, поступово наближаючись до певної межі. Це в першу чергу пов'язано із самозатіненням водоростей при їх високій концентрації.

Величезний вплив на ефективність первинного продукування має забезпеченість водоростей біогенами. З відхиленням їх концентрацій від оптимальної темп продукування починає знижуватись аналогічно тому, як це відбувається при світловому голодуванні. З дефіцитом азоту і фосфору зокрема, пов'язана оліготрофність цілого ряду районів світового океану.

Первинна продукція ставів та інших водойм звичайно різко зростає після внесення солей фосфору і азоту.

Розглянемо методи визначення первинної продукції. Мірою величини продукції фотосинтезу служить швидкість утворення органічної речовини в процесі фотосинтезу. Одночасно з фотосинтезом відбувається і дихання рослин, в процесі якого органічна речовина руйнується, споживається кисень і виділяється вуглекислий газ. У темряві фотосинтез припиняється, тобто не відбувається поглинання CO_2 , виділення вільного кисню і утворення органічної речовини. Дихання продовжується і в темряві, з тією ж швидкістю, що і на світлі. Тому шляхом порівняння результатів двох процесів життєдіяльності водних організмів – фотосинтезу і дихання в денний і нічний час – можна отримати уявлення про величину первинної продукції.

Розрізняють валову і чисту первинну продукцію. Під валовою первинною продукцією розуміють усю органічну речовину, що утворюється в процесі фотосинтезу. Чиста продукція дорівнює валовій за відрахуванням тієї її частини, що витрачається на дихання рослин.

Інтенсивність фотосинтезу вираховується за кількістю кисню, що виділився, або за кількістю синтезованої органічної речовини (вуглецю). На основі цих показників розроблені 2 основні методи, якими користуються при визначенні первинної продукції:

- кисневий
- радіовуглецевий.

Кисневий метод відрізняється простотою і зручністю використання у польових умовах, тому його частіше використовують. Сутність цього метода зводиться до наступного. У водоймі, що вивчається, батометром відбирають з різних глибин воду. Об'єм склянок в

залежності від ступеня розвитку фітопланктону коливається від 60 до 500 мл. Якщо в евтрофних водоймах користуються склянками об'ємом 60-100 мл, то в оліготрофних – відповідно склянками об'ємом 250-500 мл. "Темрява" в склянках досягається обертанням їх фольгою або чорною щільною матерією. За допомогою різних пристосувань (штатив, кільця) склянки підвішують на тросі на відповідних глибинах. Тривалість перебування склянок у водоймі звичайно дорівнює 24 години. При цьому враховується те, що на протязі доби починаються і закінчуються циклічні зміни освітлення та інших умов.

Різниця між вмістом кисню в світлій і затемненій склянках після експозиції показує величину фотосинтезу фітопланктону. Первинну продукцію в мг O₂/л год розраховують за формулами:

$$\text{валова продукція } P_{\text{вал}} = V_c - V_T / t \quad (5.1)$$

$$\text{чиста продукція } P_{\text{чист}} = V_c - V_{\text{сп}} / t \quad (5.2)$$

$$\text{деструкція } D = V_{\text{сп}} - V_T / t \quad (5.3)$$

У Світовому океані величина первинного продукування в різних ділянках коливається від декількох мг до десятків часток граму вуглецю за день на м² і в основному обумовлюється ступенем перемішування вод (виніс в поверхневий шар біогенів). За продуктивністю виділяють три зони Світового океану:

- відкрита зона;
- прибережні води;
- апвелінг.

Чиста продукція цих вод в середньому складає відповідно 50, 100 та 300 гС/м² за рік. Валова ж продукція (первинна) Світового океану за оцінками різних авторів складає 60-70 млрд. тон вуглецю.

Помітно вище, ніж у Світовому океані, темп продукування органічної речовини в континентальних водоймах, особливо в озерах. В евтрофних озерах світу середньодобова чиста продукція складає 600-800 мгС/м²; в мезотрофних – 250-500, в оліготрофних – 50-300. Високий рівень первинного продукування в континентальних водоймах пояснюється більшим надходженням біогенів з суші і перемішуванням вод. Завдяки циркуляції, що часто охоплює в ті чи інші строки водну масу озер, відбувається значна мобілізація біогенів донних відкладів. Тому взаємодія між водною товщею і донними відкладами в озерах набагато інтенсивніша, ніж у Світовому океані і є додатковим фактором, що сприяє існуванню фітопланктону і збільшенню його продукції. В дуже глибоких озерах первинна продукція стає значно меншою, особливо якщо поверхневий стік у порівнянні з усією водною масою озера незначний.

З розвитком цивілізації і розширенням технічних можливостей гідросфера освоюється усе інтенсивніше. Цей процес здійснюється різними шляхами.

Перш за все, до освоєння малих водойм додається експлуатація більш крупних. Другий шлях – посилення експлуатації тих біоресурсів, що є "дарунком природи", за рахунок удосконалення техніки лову і розширення асортименту об'єктів, що виловлюються. Третій шлях – охорона природного відтворення біоресурсів і здійснення ряду заходів, які підвищують ефективність. Четвертий – перетворення водойм в угіддя, що культурно обробляються і на які поширюються принципи, що використовуються у сільському господарстві.

У вузькому розумінні слова аквакультура – це промислове вирощування гідробіонтів за певною технологічною схемою з контролем над усіма ланками процесу. Якщо мова іде про вирощування морських організмів, то говорять про марікультуру. Розведення прісноводних гідробіонтів – лімнокультура. У широкому розумінні слова під аквакультурою розуміють господарювання на водоймах з метою підвищення їх продуктивності.

Існують 2 принципи ведення аквакультури:

- максимальне використання водойм як господарських угідь.

Це досягається за рахунок стимуляції первинного продукування і управління

екосистемними процесами з метою отримання з одиниці площі максимальної продукції. Досягти підвищення первинної продукції можна шляхом внесення мінеральних добрив.

- використання води як середовища для вирощування господарсько цінних об'єктів за рахунок відгодівлі їх малоцінними продуктами.

Згідно першого принципу відбувається новоутворення біологічної сировини, а другого – трансформація одного виду в інший з програванням вкількості і виграшем у якості. На практиці ці два принципи дуже часто виступають у поєднанні.

Формами аквакультури є:

- рибництво в озерах і водосховищах;
- ставкове рибництво;
- садкове й басейнове вирощування риб;
- устричні і мідієві господарства;
- культивування ракоподібних, водоростей та інших гідробіонтів.

Ставкове рибництво – це історично найдавніша і більш детально розроблена форма аквакультури, при якій риборозведення здійснюється в штучно споруджених водоймах з постійним контролем за складом їхтїофауни. У ставки запускають молодь вирощуваних риб і контролюють процес їх росту. Їжею риб, з одного боку, є планктон і бентос, а з іншого –

штучні корми, що вносяться до водойми. Ставки облаштовують спускними, що дозволяє повністю відловлювати вирощувану рибу і полегшує догляд за водоймою.

Для товарного вирощування в ставках використовують багато чисельні породи коропа, форель, товстолобик, тіляпії, буффало та інші. Вирощування ведуть:

- 1 – у монокультурі, коли ставки зариблюють молоддю одного виду;
 - 2 – у полікультурі, за рахунок спільного утримання різних видів риби.
- За способом організації розрізняють ставкові господарства:

- повносистемні
- не повносистемні.

У перших риба вирощується від ікринки до товарної продукції, в других – здійснюється тільки частина цього виробничого процесу: або вирощування посадкового матеріалу(риборозплідники), або вирощування товарної риби із завезеного посадкового матеріалу. У нашій країні більше поширені другі.

За складом риби, що вирощуються, ставкові господарства поділяються на:

- тепловодні(короп, товстолобик);
- холодноводі(форель).

У залежності від типу ставкового господарства, складу вирощуваної риби, кліматичної зони час, необхідний для отримання товарної продукції, неоднаковий. Так, в Україні в ставкових господарствах переважають 2-х річні оберти.

Процес вирощування товарної риби забезпечується використанням ставків різного типу. У відносно глибоких маточкових ставах містяться плідники вирощуваного виду риби і ремонтний молодняк, тобто особини, що залишені для поповнення стада плідників. Навесні плідників пересаджують у неглибокі нерестові стави, отримують від них статеві продукти, штучно запліднюють ікру і інкубують її в спеціальних апаратах. Личинок, що з'явилися, випускають у малькові стави. На зиму зрослу у малькових ставах молодь пересаджують у глибокі зимувальні стави і навесні використовують у якості посадкового матеріалу для зариблення нагульних ставів, де вирощуються до товарного стандарту.

Рибопродуктивність ставів визначається тим, наскільки близькі до оптимальних абіотичні та біотичні параметри створюваних екосистем. З абіотичних факторів найсуттєвішими є температурний і кисневий режими, які в певній мірі контролюються конструкцією ставів і організацією їх водопостачання. З біологічних факторів найбільше значення має трофічний, включаючи хижаків, паразитів та харчових конкурентів.

Покращення трофічних умов найбільш ефективно досягається удобренням ставів. Внесення біогенів стимулює первинне

продукування, посилюючи здатність екосистеми зв'язувати більшу кількість сонячної енергії і тим самим збільшувати її трофічний потенціал. Внесення органічних добрив уявляє собою введення до екосистеми вже зв'язаної енергії і в широкому екологічному плані менш перспективне, хоча в багатьох випадках дає високий господарський ефект.

Питання для самоперевірки

1. Що називають гідроекосистемою? Що таке гідробіоценоз?
2. Якою є структура водних екосистем?
3. Які типи ланцюгів живлення існують? Чим вони відрізняються?
4. Які типи екологічних пірамід Вам відомі?
5. Що таке екологічна сукцесія?
6. Що називають біопродукцією, біопродуктивністю та біологічними ресурсами?
7. В яких аспектах можна розглядати біопродуктивність водних екосистем?
8. Що собою уявляє первинна та вторинна біологічна продукція?
9. Яке значення має первинне продукування органічної речовини у водоймах?

6 ЖИТТЄВІ ФОРМИ ГІДРО БІОНТІВ ПЕЛАГІАЛІ І БЕНТАЛІ

6.1 Пелагіаль

Гідросфера, як арена життя, підрозділяється на більш-менш відмежовані одна від одної ділянки – *біотопи*, або *екотопи*, що характеризуються специфічними умовами існування.

До найбільш великих біотопів водойм належать їхня товща, або *пелагіаль* (*pelagos* – відкрите море), дно із прилеглим до нього шаром води, або *бенталь* (*bentos* – глибина), і поверхневий шар води, що граничить із атмосферою, або *нейсталь* (*nein* – плавати). Населення пелагіалі називається *пелагосом*, бенталі – *бентосом*, нейстали – *нейстоном*.²

До *пелагобентосу* відносять форми, здатні поперемінно вести як пелагічний, так і бентосний спосіб життя. Населення, що виявляється на різних предметах і живих тілах, які перебувають у товщі води, одержало назву *перифітона* (*peri* – навколо, *phyton* – рослина). Серед населення пелагіалі розрізняють представників *планктону* і *нектону* (*planktos* – ширяючий, *nektos* – плаваючий). До першого належать форми або не здатні до активних рухів, або рухливі, але не здатні протистояти токовищам води, якими переносяться з місця на місце (водорості, найпростіші, коловертки, рачки й інші дрібні тварини). Пелагічні організми, частина тіла яких перебуває у воді, а частина над її поверхнею (деякі сифонофори, ряска й ін.), одержали назву *плейстона* (*plein* – плавати на кораблі). До нектонних форм належать великі тварини, рухова активність яких достатня для подолання водних течій (риби, кальмари, ссавці). Представників бентосу, планктону, нектону, нейстону, плейстону й перифітону відповідно називають *бентонтами*, *планктонтами*, *нектонтами*, *нейстонтами*, *плейстонтами* й *перифітонтами*. Сукупність зважених у воді організмів називають *сестоном* (*sestos* – просіяний).

6.2 Зонування пелагіалі Світового океану

Пелагіаль (від грець. *pelagos* – відкрите море) – це товща води морів й океанів, що є середовищем перебування водних організмів, не пов'язаних із дном водойми. Її межа простирається від літоралі до самих віддалених від берегів ділянок океану. Пелагіаль ділиться на три зони: *епіпелагіаль*, або шар води, що покриває материкову обмілину (глибина 0–200 м), *батіпелагіаль*, або товща води над материковим схилом, і *абісопелагіаль* – товща води над океанічним ложем.

Епіпелагіаль – найбільш продуктивна зона морських екосистем. У її верхній частині найбільш інтенсивно протікають біологічні процеси (фотосинтез автотрофних організмів – фітопланктону) і створюється

первинна органічна продукція, що використовується тваринними організмами, які живуть у батіпелагіалі, абісопелагіалі й бенталі. На глибині 2,5–3 км, біля підземних термальних вод, органічні речовини можуть утворюватися також у результаті хемосинтезу, що здійснюється хемотрофними бактеріями.

Великомасштабні циркуляційні процеси в екосистемі океану формують своєрідний хімічний, гідрологічний і гідробіологічний режим його окремих зон. Кожна з них характеризується певними умовами, до яких пристосовуються морські організми. Циркуляція водних мас визначає розподіл зважених і розчинених речовин абіотичного й біотичного походження як по акваторії, так і по глибині морів й океанів.

Під *водною масою* розуміють не всю воду моря або океану, а лише певний, невеликий її обсяг, пов'язаний з конкретним районом Світового океану. Її формування пов'язане із кліматичними та фізико-географічними умовами певних морських акваторій. Водні маси не поширюються по всій акваторії і не змішуються повністю із сусідніми водами. На перший погляд, це здається неможливим. Якщо ж урахувати, що в океані внаслідок температурної та сольової різниці формуються зони з неоднорідною щільністю води і різко обмежується турбулентний обмін між ними, то стане зрозумілою можливість існування серед просторів океану окремих водних мас.

У межах більших водних мас можуть формуватися водні маси не тільки першого, але й другого, третього і наступного порядків, обсяг яких менший, а властивості не так різко відрізняються між собою. Як правило, первинні водні маси прив'язані до певних кліматичних районів океану, а вторинні утворюються на межі двох сусідніх первинних, або в районах проникнення в океан водних мас із прилеглих морів. Циркуляційні води, які при цьому формуються, швидше обновляються, їхні властивості не такі постійні, як властивості первинних водних мас.

Загальна циркуляція водних мас у Світовому океані відбувається внаслідок вітрової напруги на поверхні води, нерівномірного розподілу атмосферного тиску й температурного режиму окремих його зон. У шельфовій зоні морів й океанів внаслідок невеликих глибин і сусідства суши формуються найбільш сприятливі умови для розвитку життя (високої біологічної продуктивності).

6.3 Життєві форми бенталі

Бенталь (грець. *benthos* – глибина) – екологічна зона Світового океану, область водойм що заселена донними організмами. В залежності від глибин та віддаленості від берега в складі бенталі Світового океану виділяють декілька екологічних підзон. *Літораль* (*litus* – берег) – узбережжя, що періодично заливається водою під час припливів. В деяких

внутрішніх морях, наприклад у Чорному, амплітуда рівня води під час припливів і відливів майже непомітна (декілька сантиметрів), тому власно літораль в таких морях відсутня. Вище зони літоралі розташована *супралітораль* – зона, що періодично заливається заплеском хвиль і бризками води. Зона, яка розташована між нижньою та верхньою границею заплеску хвиль має назву *псевдолітораль*. Нижче літоралі виділяють *сублітораль*, яка продовжується до нижньої межі розповсюдження донних фотосинтезуючих рослин. Якщо глибина шельфу, або *материкової мілини*, яка включає всі вищеперелічені зони, перевищує 200 м, то виділяють *псевдоабісаль*, що простирається до нижньої межі субліторалі. *Материковий схил* займає зона *батіалі*, що характеризується слабкою освітленістю, незначними коливаннями температури і солоності води. Нижче батіалі (2 тис. м), на *океанічному ложі* розташована *абісаль*, яка на глибині 6 – 7 тис. м. переходить в *ультраабісаль*, або *гадаль*. Ці зони характеризуються майже повною відсутністю течій, відсутністю світла і низькою температурою води (близько -2°C). Життя на таких глибинах представлено майже виключно мікроорганізмами.

На відміну від Світового океану, в прісних водоймах, зокрема в озерах, виділяють 3 зони: *літораль*, що займає узбережжя і відповідає підводній терасі зі слабким ухилом углиб, *сублітораль*, що простирається до нижньої зони розповсюдження водної рослинності і відповідає *свалу* з більшим кутом ухилу вглиб озера. Іншу частину, що відповідає частині свалу і *котлу* (найбільш глибокій частині озера) називають *профундаль*.

В річках виділяють прибережну зону з водною рослинністю *рипаль* і *медіаль* – зону, що охоплює відкриту частину річки. Остання менше заселена гідробіонтами внаслідок течії.

Бентосні організми живуть на поверхні ґрунту і в його товщі, відповідно до чого населення дна підрозділяється на *епі-* і *ендобентос*. За таким же принципом, стосовно до донних тварин, виділяють представників *епі-* і *інфауни*. За ступенем рухливості розрізняють форми бродячі, або *вагільні* (краби, восьминоги, морські зірки та ін.), *седентарні*, які лежать на ґрунті, не здійснюючи значних переміщень (багато молюсків, морські їжаки), і прикріплені, або *сесильні* (наприклад, губки, моховинки, корали). По розмірній ознаці виділяють організми *макро-*, *мейо-* (*мезо-*) і *мікробентосу*. До мейобентосу належать форми розміром 0,1–2 мм, до макробентосу – більші, до мікробентосу – меншої величини.

Найбільш масові компоненти *мікробентосу* – бактерії, гриби, водорості, найпростіші (особливо, інфузорії), дрібні нематоди, кліщі, нижчі ракоподібні, зародки різних гідробіонтів.

Мейобентос представлений в основному дрібними олігохетами, нижчими ракоподібними (остракодами, гарпактицидами), ікринками риб, молоддю молюсків та ін.

Для *макрзообентосу* характерні личинки комах, великі моллюски, олігохети, поліхети, голкошкірі, вищі ракоподібні.

Розрізняють *евмікробентос* (організми із граничним розміром у дорослому стані 0,1 мм) і *псевдомікробентос* (організми розміром до 0,1 мм тільки на ранніх стадіях розвитку). За таким же принципом мезобентос ділиться на *евмейобентос* і *псевдомейобентос*.

Терміном «перифітон» А. Л. Бенінг назвав у 1924 р. населення субстратів, що вводяться у воду людиною (кораблі, плоти, палі і т.п.). Ще раніше для позначення організмів, що поселяються на живих і мертвих субстратах у товщі води, Е. Гентшель запропонував термін «обростання». В наш час обидва терміни використовуються в подібному значенні для позначення тварин і рослин, що живуть у товщі води на живих і мертвих субстратах, піднятих над дном, незалежно від їхнього походження й ступеня рухливості.

Бентос є екологічним угрупованням мешканців дна морів і прісних водних об'єктів. В його склад входять бактерії, рослини, безхребетні тварини, моллюски, ракоподібні та інші групи гідробіонтів. Вони можуть жити на поверхні дна або поринати в донний ґрунт. Організми бентосу називають бентонтами.

Розрізняють *фітобентос*, *бактеріобентос* і *зообентос*. Фітобентос морських шельфових мілководних зон складається із червоних, бурих та інших макроводоростей і вищих водяних рослин. Фітобентос континентальних водойм представлений, в основному, діатомовими, синьо-зеленими, зеленими, харовими і деякими іншими водоростями. Розрізняють *мікрофітобентос* і *макрофітобентос*. До складу останнього входять переважно макроскопічні форми зелених і харових водоростей.

Значну роль у прісноводних водоймах відіграють вищі водяні рослини (рогоз, рдест, очерет та інші квіткові рослини). Їхні угруповання специфічні і звичайно розглядаються не як фітобентос, а як окремий компонент прісноводних екосистем – вища водна рослинність. У заростях вищих водяних рослин живуть бактерії, водорості, безхребетні тварини.

Бактеріобентос – це бактерії, що живуть у донних відкладеннях. Він відіграє особливу роль у перетворенні як органічних, так і мінеральних речовин. Так, у донних ґрунтах більшості мезотрофних й евтрофних озер за участю бактерій протікають процеси утворення метану, редукції сульфатів і масляно-кислого бродіння. На більшій глибині залягання донних відкладів мікробіологічні процеси поступово послабляються внаслідок зменшення вмісту легкозасвоюваних бактеріями фракцій органічної речовини, зменшення вмісту біогенних елементів та інших факторів.

Бентосні організми розрізняють за розмірами. *Мікрзообентос* представлений дрібними (менше 0,1 мм) організмами, що живуть на поверхні донного ґрунту. У цю групу входять і дрібні форми, які живуть у

поровій воді між частками піску або мулу і являють собою *інтерстиціальну* фауну. До прісноводного мікрозообентосу належать інфузорії, корененіжки, джгутикові, коловертки, нематоди, деякі турбеларії.

Мейобентос складається з організмів розміром від 0,1 до 1 мм. Це мешканці верхнього шару донних ґрунтів. До складу *мезобентосу* входять організми (розміром 0,5 – 5–10 мм), які можуть бути постійними компонентами донних ґрунтів (гіллястовусі, веслоногі й черепашкові ракоподібні, дрібні хробаки – олігохети, личинки комарів – хірономіди, водяні кліщі та ін.), або тимчасовими мешканцями дна. До останнього належать личинки бабок, поденок, жуків й інших комах, які протягом свого життєвого циклу міняють одне середовище на інше (гетеротопи): личинки й лялечки живуть у водному середовищі, а дорослі стадії (імаго) – у повітряній.

До складу *макрозообентосу* входять тварини, розмір яких перевищує 5 мм. Це представники багатьох класів прісноводних тварин: поліхети, олігохети, червоногі моллюски, двостулкові моллюски, ракоподібні, личинки комах. У складі морського зообентосу найбільшу роль відіграють двостулкові моллюски (серед них величезні тридакни), голкошкірі (морські зірки, морські їжаки та ін.), ракоподібні (омари, лангусти, краби), багатощетинкові хробаки – поліхети.

Видове різноманіття і біомаса бентосних організмів закономірно знижуються зі збільшенням глибини. Так, якщо біомаса бентосу літоральних і верхніх субліторальних екологічних зон моря становить, у середньому 5–10 кг/м², то в субліторальній зоні вона зменшується до сотень і десятків грамів, а в батіалі обчислюється вже в грамах на 1 м². Як показують розрахунки, у шельфовій зоні морів, на яку доводиться близько 8 % загальної площі дна Світового океану, біомаса бентосних організмів становить близько 60 % біомаси всього океанічного бентосу. Якісний і кількісний склад бентосу прісних водойм значно бідніше, ніж морських.

По ступеню рухливості серед бентосних і перифітонних організмів виділяються форми бродячі, або *вагільні*, *седентарні*, і прикріплені, або *сесильні*. У цілому в мешканців бенталі й перифіталі здатність до активних рухів виражена слабкіше, ніж у пелагічних організмів, і одночасно вони в меншій мірі адаптовані до пасивних переміщень. Мала рухливість, характерна для багатьох бентонтів і перифітонтів у дорослому стані, звичайно компенсується високою мобільністю їх молоді, що веде пелагічний спосіб життя. У ряді випадків з метою зміни біотопу спливають у товщу води й розносяться з течіями дорослі стадії бентосних форм (моллюски, олігохети та ін.).

Залишаючи ґрунт, бентонти можуть той або інший час перебувати в товщі води, спливаючи до її поверхні, або пересуваючись у горизонтальному напрямку за допомогою греблі кінцівками, згинання тіла

або іншим способом. Вже через кілька годин моноліти ґрунту, підвішені над дном в товщі води, зазвичай виявляються рясно заселеними діатомовими, нематодами, олігохетами, молюсками, великими личинками хірономід та іншими бентосними організмами. Широко використовують для розселення течію рік вищі ракоподібні. Попадають у воду й осідають на нові поверхні багато перифітонів, наприклад молюск дрейссена.

Серед різних ґрунтів найбільшою опірністю володіють тверді (кам'янисті), завдяки чому на них можуть утримуватися й пересуватися більші організми. Чим м'якше ґрунти, тим суцужніше гідробіонтам утримуватися на їхній поверхні, і тим менші розміри мають особини.

Навіть особини одного виду можуть мати різні розміри залежно від ступеня твердості ґрунту, па якому вони живуть. Так, в Азовському морі двостулковий молюск *Abra ovata* на твердих ґрунтах (пісок і ракуша) має товсту раковину й досягає 25 мм довжини. На мулі його довжина не перевищує 20 мм, а раковина стає тонкою й прозорою.

Рух по поверхні твердого субстрату відбувається шляхом бігання або ходіння, повзання, стрибання. Бігання й ходіння на ґрунті властиво багатьом ракоподібним, водним комахам і їхніми личинкам, павукоподібним і хребетним. Особливо широко обидва розглянуті способи пересування використовуються тваринами, що живуть на морській літоралі.

Повзання відбувається за рахунок амебоїдних рухів (корененіжки), перистальтичним скороченням тіла (хробаки), за допомогою кінцівок (личинки ряду комах) і війок (інфузорії, різні хробаки, молюск *Saesim* та ін.). Часто воно здійснюється підтягуванням тіла до місця прикріплення з послідовним перенесенням його вперед по напрямку руху. Наприклад, восьминіг присмоктує щупальці до того або іншого субстрату, потім підтягує до місця прикріплення все тіло, після чого щупальця знову викидаються вперед і прикріплюються до субстрату. За рахунок підтягування тіла пересуваються п'явки, голкошкірі й деякі інші гідробіонти.

Здатність стрибати властива порівняно небагатьом бентосним організмам. Молюски *Strombidae* стрибають, опираючись на передній край ноги і вузьку кришечку, що лежить на середній частині ноги. Стрибками (за рахунок різкого згинання тіла) рятуються креветки.

Повзання характерно для багатьох комах, лапки яких пристосовані до чіпляння за нерівності субстрату або дозволяють рухатися навіть по зовсім гладких поверхнях. Серед риб здатні до повзання деякі морські коники, що чіпляються за саргасові водорості сильно видозміненими грудними й черевними плавцями. Риба-стрибун (*Periophthalmus* sp.) повзає по коріннях мангрових заростей, обхоплюючи їх м'ясистими грудними плавцями, що викидають уперед. Потім вона підтягує все тіло, підштовхуючи його хвостом.

У ґрунті тварини переміщуються у вузьких проміжках між частками, розсовуючи їх, або заковтуючи з наступним викидом через анальний отвір. Пересування між частками ґрунту можливо тільки для дуже дрібних організмів, як правило тих що володіють нитковидним тілом, – багатьох інфузорій, коловерток, гастротрих, нематод, личинок двокрилих. У піщанистому ґрунті, з розмірами частинок менше 0,1 мм, капілярні ходи дуже малі, тому інфауна майже відсутня.

Для багатьох представників бентосу характерне явище «хомінга» – повернення в місце постійного перебування. Залишаючи свої притулки заради харчування або інших цілей, тварини щораз повертаються «додому», керуючись роботою самих різних органів почуттів. Особливо характерний хомінг для молюсків і вищих раків.

Регулярні масові переміщення бентонтів відбуваються по дну, у товщі ґрунту й шляхом підйому у водну товщу, де вони підхоплюються різними течіями. Найбільш значні горизонтальні міграції на ґрунті здійснюють великі ракоподібні. Для відгодівлі з відкритих частин моря до прибережжя мігрують багато креветок, краби, омари, лангусти. На відстань до 200 км із прибережжя у відкрите море переміщається восени камчатський краб *Paralithodes camtschatica*, а навесні з місць зимівлі знову повертається в прибережні води. Подібні міграції здійснюють американський омар, що зимує на глибинах близько 180 м, і деякі інші ракоподібні. Лангусти *Panulirus argus*, роблячи масові міграції, утворюють ланцюжки з десятків особин, які рухаються один за одним, торкаючись абдомена або хвоста попереднього антенами або преоподами; масові міграції відбуваються восени з початком штормів зі швидкістю 1 км/год протягом декількох днів. Китайський краб *Eriocheir sinensis* піднімається для годівлі нагору по течіях рік на сотні кілометрів, а для розмноження мігрує з рік у море. Від берегів у відкриті ділянки моря йдуть для розмноження креветка *Crangon crangon*, камбала *Pleuronectes platessa*. Восени переміщаються із прибережжя озер і рік у більш глибокі частини водойм личинки комах, олігохети, молюски й ракоподібні.

Вертикальні міграції в товщі ґрунту носять добовий і сезонний характер. Добові переміщення звичайно пов'язані із захистом від виїдання, з розселенням, харчуванням, добуванням кисню. У Каспійському морі інфузорії вночі концентруються у верхніх шарах ґрунту (0–4 см), удень максимум їхнього знаходження зміщається в більше глибокі шари (6–10 см); улітку і в ясну погоду міграції виражені різкіше, ніж узимку і в похмурі дні. Чітко виражені вертикальні міграції інфауни на піщаній морській літоралі простежуються у зв'язку із чергуванням припливів і відливів.

Взимку багато представників озерного бентосу, наприклад олігохети і личинки хірономід, переміщуються в поверхневі шари ґрунту, що пов'язано з погіршенням кисневого режиму й зниженням харчової

активності ворогів. Уникаючи промерзання в ґрунті, глибше закопуються в нього взимку личинки деяких комарів. Зимове переміщення в більш глибокі шари ґрунту відзначено в бентосних інфузорій Каспійського моря; у перифітонних форм простежена нічна міграція до поверхні води, а вдень – осідання на залишені субстрати.

Донна флора в основному представлена бактеріями, грибами, водоростями і деякими квітковими рослинами. У фауні переважають найпростіші, хробаки, вищі ракоподібні, черевоногі й двостулкові молюски, голкошкірі.

Бактеріобентос зустрічається на всіх глибинах, хоча на мілководді він звичайно більш багатий. Із просуванням углиб ґрунту кількість бактерій звичайно знижується, причому нерідко в сотні й тисячі разів. Особливо швидко падає кількість аеробних бактерій, внаслідок чого їхнє відношення до числа анаеробів із просуванням у ґрунт знижується.

Гриби переважно представлені фікоміцетами, серед яких найбільш численні сапрофітні форми. Їхня кількість звичайно досягає декількох десятків тисяч в 1 м² ґрунту.

Фітобентос в основному представлений бурими, червоними і зеленими водоростями, а також деякими квітковими рослинами. До бурих водоростей, які живуть у прибережжі, прикріплюючись спеціальними коренеподібними виростами до морського дна, належать близько 900 видів. Червоних водоростей, що у деяких випадках суцільним килимом встеляють дно мілководь, налічується більше 2500 видів. Набагато менш різноманітні у фітобентосі зелені та інші водорості, декількома видами представлені квіткові рослини – зостера, морський льон, посеїдонія і деякі інші. По частоті зустрічності і масовості у фітобентосі перше місце займають бурі водорості *Fucus*, *Cystoseira*, *Laminaria*, *Macrocystis*, друге – червоні (*Phyllophora*, *Polysiphonia*, *Laurencia*), третє – зелені (*Ulva*, *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Caulerpa*, *Codium*). Сумарна кількість фітобентосу у Світовому океані оцінюється приблизно в 200 млн. т.

У північних морях, із просуванням на схід, в міру того як температурні й льодові умови стають більш суворими, спостерігається видове збідніння фітобентосу. У високих арктичних широтах в області постійної дії плавучих льодів літораль практично позбавлена фітобентосу і лише на глибині 4–5 м зустрічаються окремі таломі *Fucus evanescens*. На літоралі і у верхньому горизонті субліторалі тропічних морів фітобентос, як правило, відсутній, за винятком місць із постійним і сильним прибоєм. Це пов'язане із сильним прогріванням води й ґрунту (під час відливів), а також зі шкідливим впливом занадто яскравого сонячного опромінення. Певна закономірність у розподілі фітобентосу простежується у зв'язку з різною здатністю водоростей протистояти руху води, що вириває рослини із ґрунту.

Зообентос представлений різноманітними групами тварин, і якщо немає жодного типу, всі види якого були б пелагічними, то відносно бентосу спостерігається інша картина. Винятково донний спосіб життя ведуть у дорослому стані всі представники губок, моховинок, плечоногих і майже всі голкошкірі. Сумарна кількість зообентосу у Світовому океані оцінюється приблизно в 10 млрд. т. Особливо високі біомаси бентосу (у середньому 1 кг/м^2) характерні для прибережних районів із заростями макрофітів. На материковому шельфі біомаса бентосу становить, в середньому 200 г/м^2 , на глибинах від 200 до 3000 м – близько 20 г/м^2 і на ґрунтах абісали – $0,03\text{--}0,08 \text{ г/м}^2$.

У бентосі морів найбільш багаті видами вищі ракоподібні, молюски, поліхети, моховинки, гідроїди, голкошкірі й тунікати. Вкрай різноманітні й численні інфузорії, кількість яких особливо у верхньому (0–2 см) шарі ґрунту часто досягає більше 5 млн. екз. / м^2 . У прибережній зоні кількісно переважають молюски, що дають біомасу до 50 кг/м^2 , як це, наприклад, спостерігається в щітках мідій. Найбільш масові форми серед моллюсків – *Mytilus*, *Macoma*, *Cardium*, *Abra*. У дуже значних кількостях можуть зустрічатися в прибережній смугі ракоподібні, асцидії, голкошкірі й хробаки.

З переходом від шельфового району до зон батіалі й абісали видовий склад зообентосу стає бідніше, причому для багатьох форм характерна пристосованість до тих або інших глибин, що, однак, може мінятися в особин виду залежно від ділянки ареалу, в якому вони живуть. Так, арктичні види в південних частинах свого ареалу, як правило, зустрічаються на більших глибинах, ніж у північних районах.

З переходом від кам'янистих ґрунтів до піщанистих і мулистих чисельність донних тварин звичайно збільшується, а їхня середня маса знижується в результаті зменшення розмірів представників епіфауни (зменшення опірності ґрунту, неможливість знаходження на ньому великих форм). За рахунок представників інфауни загальна біомаса бентосу на м'яких ґрунтах може бути вище, хоча біомаса тварин епіфауни тут нижче, ніж на твердих ґрунтах.

Перифітон – поселення гідробіонтів на поверхні занурених у воду твердих предметів. Ці поселення можуть мати вигляд твердих обростань різних субстратів – днищ кораблів, трубопроводів, водозабірних споруджень, занурених у воду конструкцій, каменів, скель, поверхні тіла морських тварин. Основу обростань становлять бактеріальна плівка, прикріплені рослини (водорості) і тварини (ракоподібні, молюски, гідроїди, губки й інші безхребетні). Сукупність організмів різних трофічних рівнів формує своєрідний біоценоз, що характеризується специфічними взаєминами між представниками окремих систематичних груп. Серед прикріплених організмів обростань можна спостерігати вільноплаваючих або плазуючих гідробіонтів.

Перифітонти розмножуються переважно з утворенням вільноплаваючих стадій (спори, планктонні личинки), що сприяють їхньому розселенню у водоймах. У заростях водяних рослин і бентосних водоростей-макрофітів формуються специфічні багатокомпонентні біоценози – зоофітос. До його складу входять бактерії й планктонні безхребетні, зокрема численні комахи – як дорослі, так і личиночні стадії, молюски. У цих умовах проходить ранні стадії розвитку ікра деяких риб і земноводних. Безхребетними зоофітоса харчуються мальки риб.

До складу перифітона входять діатомові й інші водорості, гриби, найпростіші, губки, моховинки, хробаки, молюски, вусоногі раки та інші безхребетні. Спочатку субстрати покриваються слизовою плівкою з мікроорганізмів. Потім на них осідають личинки й дорослі форми безхребетних. Покрив з організмів, що прикріплюються, полегшує знаходження в перифітоні рухливих форм. Шорсткуваті субстрати заселяються швидше гладких (зручність прикріплення), а горизонтальні інтенсивніше вертикальних (менше змив водою, осідання детриту зверху, природне положення тіла); верхні поверхні звичайно заселяються сильніше нижніх (менше нагромадження детриту, затіненість, більший змив); максимум обростання спостерігається на деякій глибині, де умови освітлення та інші абіотичні фактори найбільш сприятливі для розвитку перифітону. Швидкість заселення субстратів, зокрема, мікроорганізмами тісно корелює з їхньою концентрацією в планктоні й температурою води; наростання чисельності й біомаси припиняється після досягнення деяких меж у результаті відмирання й відриву частини перифітонтів.

6.4 Пристосування гідробіонтів для життя в бентосі й перифітоні

Пристосування гідробіонтів до бентосного й перифітонного способу життя зводяться насамперед до розвитку засобів утримання на твердому субстраті, захисті від поховання осідаючою суспензією, до вироблення найбільш ефективних способів пересування. Украй характерні для організмів бентосу й перифітону пристосування до тимчасового переходу до планктонного способу життя. Це забезпечує малорухомим формам можливість значних переміщень в інтересах розселення або зміни біотопів.

Утримання на твердому субстраті. Для організмів бентосу й перифітону істотне збереження своєї приуроченості до того або іншого біотопу всупереч різним силам зсуву (руху води, гравітаційні сили й ін.). Протистояння переміщенням досягається підвищенням питомої ваги, прикріпленням до субстрату, заглибленням у нього і в деякі інші способи.

Підвищення питомої ваги звичайно досягається утворенням важкого масивного кістяка, завдяки якому гідробіонти не переміщуються на субстраті навіть порівняно сильними течіями. Такий, наприклад, кістяк є в багатьох голкошкірих, масивні раковини черевоногих і двостулкових

молюсків, карапакси крабів. У тілі неприкріплених бентосних організмів не зустрічаються повітрявмісні порожнини, значні скупчення жиру. Характерно, що корененіжка *Diffugia limnetica*, що веде влітку пелагічний спосіб життя, має у своїй протоплазмі газові вакуолі, а восени, переходячи до бентосного існування, втрачає їх.

Прикріплення до субстрату спостерігається в багатьох рослин, найпростіших, губок, кишковопорожнинних, хробаків, молюсків й голкошкірих, причому воно може бути тимчасовим або постійним. У першому випадку організми можуть багаторазово міняти місце прикріплення протягом життя (п'явки, актинії, молюски та ін.). При постійному прикріпленні організми не можуть довільно змінювати місце свого знаходження (губки, моховинки, устриці, вусоногі раки та ін.).

Заглиблення в субстрат здійснюється у формі часткового або повного закопування в ґрунт, а також зануренням у тверді породи шляхом їхнього висвердлювання й проточування. Здатність закопуватися в ґрунт притаманна багатьом молюскам (*Venus*, *Mya*, та ін.), голкошкірим, більшості олігохет і поліхет, личинкам багатьох комах і навіть деяких риб. Наприклад, трубковий вугор, що живе в Червоному морі, звичайно перебуває у воді у вертикальному положенні, чіпляючись заднім кінцем за верхній край нірки й ховаючись у ній у випадку небезпеки. До тимчасового закопування в ґрунт пристосувалися багато крабів, креветки, головоногі молюски, морські зірки, деякі риби (наприклад, камбала). Занурюються в тверді субстрати, руйнуючи їх механічно або хімічно (розчинення кислотами), деякі губки, молюски, ракоподібні, голкошкірі та інші організми. У ряду форм фіксація досягається сплюсненням тіла, утворенням усіляких виростів, що підсилюють зчеплення організмів із ґрунтом, побудовою прикріплених до ґрунту або вільно лежачих на ньому будиночків і деякими іншими засобами.

Захист від засипання суспензією. Зваж, що осідає на дно з товщі води, може бути згубною для прикріплених бентонтів, у зв'язку із чим у багатьох з них конвергентно виробляється одна загальна властивість – піднесеність над ґрунтом. Це досягається витягуванням самого організму, причому якщо він має раковину, то знизу (наприклад, у молюсків) утворюються перегородки або днища, що підіймаються одна над іншою. У деяких двостулкових молюсків спіральні загорнені вершини обох стулок, і утворюється стеблинка, що піднімає тварин над поверхнею ґрунту. За допомогою стеблинок прикріплюються морські лілії, на довгих ніжках піднімаються над дном багато губок (кубок Нептуна та ін.). Деякі з них, наприклад скляні, самі перетворюються в довгу вертикальну трубку. У прикріплених черевоногих черепашкова спіраль часто розгортається, подовжується й завдяки цьому тварини помітно піднімаються над ґрунтом. Подібний ефект тими ж самими засобами досягається в багатьох сидячих хробаків. Поряд з витягуванням нагору, захист від засипання суспензією у

прикріплених організмів досягається поселенням на субстратах, що піднімаються над дном (як живих, так і мертвих). Приростають до скель і каменів, до різних твердих предметів й організмів вусоногі рачки, молюски дрейсени, моховинки. Швидке наростання стебел рятує рослини від засипання.

У бентонтів, що живуть на напіврідкому ґрунті, є ряд пристосувань, що попереджають занурення в нього. До них належать: зниження питомої ваги організмів (зокрема, витончення раковин у молюсків і плечоногих), «айсбергова адаптація» – занурення частини тіла до більш щільного шару ґрунту, «лижна адаптація» – сплюснення тіла, а також зменшення розмірів.

Питання для самоперевірки

1. Які основні зони бенталі в морських водах?
2. Які існують життєві форми в бенталі?
3. Які особливості руху бентонітів. ?
4. Які особливості розподілу організмів у бенталі?
5. Що собою являють сновні екологічні угруповання бентосу, їх роль в екосистемі?

7 ЗАБРУДНЕННЯ ВОДОЙМ ТА РОЛЬ ГІДРОБІОНТІВ У ЇХ ОЧИЩЕННІ

7.1 Органічне забруднення

Одним з найважливіших компонентів водного середовища, що визначає її екологічну якість, є наявність у воді органічних забруднень. У процесі життєдіяльності гідробіонти виділяють у воду білки, амінокислоти, вуглеводи, сечовину, пурини, фосфати, амонійні сполуки і т.д. Фактично, у водному середовищі містяться всі ті ОР, з яких побудоване тіло рослин і тварин. Крім того, ОР надходять у водні об'єкти з атмосферними опадами, з поверхневим стоком, що формується на великих площах суши, з боліт, торфовищ, зрошуваних земель, промислових і комунально-побутових підприємств. Всі ці стоки привносять значну кількість різноманітних по своїй структурі й хімічному складу ОР. По походженню вони поділяються на *алохтонні*, що потрапляють із площі водозбору, і *автохтонні*, що утворюються в самій водній екосистемі. Найбільшу масу органіки створюють фітопланктон й макрофіти в процесі фотосинтезу. Значну частину автохтонної ОР становить *детрит*, або мертва ОР, що утворюється в результаті розкладання органічних залишків рослинного й тваринного походження. У ньому міститься також 4–5 % бактерій. До розчиненої автохтонної ОР відносяться також продукти життєдіяльності водних організмів, зокрема амінокислоти, органічні кислоти, сечовина й інші.

З водозбірної площі можуть надходити речовини, що вимиваються з лісового перегною, торфовищ, заболочених місць, чорноземних ґрунтів і т.п. – гумінові й фульвокислоти, складні вуглеводи, вільні амінокислоти, аміни, білки. ОР природних вод – це складні високомолекулярні сполуки типу білків, полісахаридів, ненасичених жирних кислот, амінів та інших, що перебувають у розчиненому, зваженому або дисперсному стані. Більшість із них є субстратом для масового розвитку бактеріального населення водних екосистем. Гумінові й фульвокислоти надають воді специфічне забарвлення. Фульвокислоти відносяться до високомолекулярних сполук ароматичного ряду, вони розчинні у воді й легко вимиваються ґрунтовими водами. Гумінові кислоти погано розчиняються у воді, характеризуються більш високим у порівнянні з фульвокислотами вмістом вуглецю й азоту. Води з високим вмістом цих кислот мають буре або чорне забарвлення.

У водах морів і океанів основну масу ОР складають розчинені й колоїдні форми, які можуть проникати через фільтри з діаметром пор 0,45–1 мкм. ОР континентальних вод у розчиненому стані мають розмір часток до 0,001 мкм, у колоїдному – 0,001–0,1 мкм, а частки величиною до 150–200 мкм є компонентом ЗОР.

Для Світового океану загальна кількість усього ОР (живих і мертвих складових) оцінюється в $2-4 \cdot 10^{12}$ т вуглецю; 75% доводиться на легкозасвоювані форми й 25% – на важко розчинні сполуки (водний гумус). У морських екосистемах найбільша кількість ОР (30–40%) синтезується фітопланктоном.

Найважливішим внутрішньоводоймовим процесом утворення ОР, з яким пов'язане й самозабруднення водойм, є фотосинтез фітопланктону, фітобентосу й вищої водної рослинності. Вважається, що в межах усього Світового океану внесок водоростей в утворення ОР в 10 разів більший, ніж всіх інших груп організмів, не враховуючі бактерій. Останнім належить винятково важлива роль не тільки в розкладанні, але й в утворенні ОР. В процесі функціонування водних екосистем значна частина розчиненої й зваженої ОР алохтонного й автохтонного походження виноситься зі стоком води й розкладається в процесі деструкції (мінералізації). ОР у водному середовищі постійно розкладається на більш прості органічні низькомолекулярні сполуки, які, у свою чергу, внаслідок життєдіяльності мікроорганізмів і в процесі хімічного окиснення розкладаються до води, вуглецю, фосфору й азоту. Синтезоване автотрофами ОР майже повністю руйнується гетеротрофами в реакціях біохімічного окиснення. Лише незначна частина його переходить із одного стану в інший внаслідок хімічних реакцій. Автоліз й розкладання відмерлих гідробіонтів призводить до надходження у воду високоактивних сполук – ферментів, вітамінів і навіть цілих блоків біологічних структур, що містять у своєму складі ферментні системи.

При високому рівні насичення води киснем розкладання ОР завершується утворенням CO_2 й води, а в анаеробних умовах – ще й утворенням водню і метану. У донних ґрунтах вміст кисню буває недостатнім, тому деструкція ОР протікає з утворенням метану, водню, H_2S й аміаку. Основна роль у розкладанні ОР у водних екосистемах належить гетеротрофним мікроорганізмам. У загальній деструкції ОР, утвореної фітопланктоном, на їхню частку доводиться до 45–50% в евтрофних водоймах і до 85% – в оліготрофних. Вони асимілюють до 50–70% енергії ОР, з якої більш ніж 25% використовується на біосинтез мікробних клітин. В евтрофних озерах бактерії засвоюють від 30 до 50% загальної кількості ОР. Особливо інтенсивно вони утилізують органічну речовину, що утворюється в процесі фотосинтезу. Бактерії використовують до 26% ОР макрофітів.

Ступінь забруднення водних об'єктів ОР визначає їх *сапробність* (*sapros* – гниючий), а розділ гідроекології, що вивчає такі забруднення, називається *сапробіологією*. Різні водні організми проявляють неоднакову чутливість до вмісту у воді ОР і продуктів їхнього розпаду. Можливість пристосування гідробіонтів до існування в середовищі з різним рівнем органічного забруднення визначається комплексом фізіолого-біохімічних

процесів, що протікають у їхньому організмі. Гідробіонти, що живуть у забруднених ОР водах і приймають участь в процесах їхнього розкладання, називаються *сапробіонтами*, або *сапротрофами*. Вони є важливою ланкою в біологічному колообіг речовини й енергії. До цієї групи організмів відносяться бактерії, актиноміцети, гриби, мікроводорості, здатні засвоювати ОР. Серед водних тварин є організми, що харчуються розчиненими ОР, залишками, що гниють, екскрементами й здатні жити у воді з невисоким вмістом кисню.

Видова структура угруповань гідробіонтів залежно від їхньої чутливості до органічного забруднення водою чітко виражена на біоценотичному рівні. Виходячи із цього, в 1908 р. німецькі дослідники К. Кольквітц і Р. Марссон запропонували оцінювати інтенсивність забруднення вод ОР по наявності у водоймах представників окремих таксономічних груп гідробіонтів різного ступеню гетеротрофності й оксифільності – показових організмів, або біоіндикаторів сапробності. Ними були закладені основи санітарно-біологічного аналізу води, або санітарної гідробіології.

По рівню забрудненості органікою води підрозділяють на *полі-*, *мезо-* і *олігосапробні*, а гідробіонти, що живуть у них, називаються *полі-*, *мезо-* і *олігосапробами*. Мешканців особливо чистих вод називають *катаробами*, або *катаробіонтами*, а особливо брудних – *гіперсапробами*. Ці організми є показовими щодо відповідних умов сапробності, або біоіндикаторами. Одним з основних показників при оцінці сапробності водних об'єктів або їхніх окремих зон є кількісна характеристика наявності або відсутності у воді вільного кисню. Чим більше ступінь забруднення ОР, тим більша кількість O_2 використовується на окиснення, і тим менше його залишається у воді. Ступінь сапробності визначається, насамперед, по видовому складу бактеріо-, фіто- і зоопланктону, бентосу й перифітону.

Полісапробні води характеризуються наявністю значної кількості білків, поліпептидів, вуглеводів, а також мізерними концентраціями кисню й накопиченням у воді CO_2 , H_2S й CH_4 . Для таких вод типовим є відновлювальний характер біохімічних процесів. Показник біохімічного споживання кисню BCK_5 у таких водах становить близько $40 \text{ мг } O_2 \cdot \text{дм}^{-3}$. У них живуть переважно гідробіонти-полісапроби, що витримують високий рівень забруднення, серед них – бактерії, сіркобактерії, інфузорії, джгутикові, олігохети, личинки мух. Полісапробні води формуються в річках і закритих водоймах, в які надходять господарсько-побутові стоки й стічні води харчових і інших виробничих підприємств, що переробляють ОР. Кількість видів гідробіонтів, які можуть жити в таких водах, є дуже невеликою. Ті ж організми, які пристосовуються до умов полісапробності, розвиваються масово, оскільки вони мають обмежене коло конкурентів. Полісапроби часто утворюють слизові лопатеподібні обростання на

твердих предметах. В полісапробних водах у досить значній кількості може зустрічатися кишкова паличка.

У мезосапробних водних об'єктах ступінь забруднення слабкіше виражена: відсутні білки, більше кисню, значно менше CO_2 й H_2S . У той же час у воді містяться недоокиснені азотисті сполуки, зокрема аміак, аміно- і амідокислоти. У мезосапробних водах живуть організми, що витримують помірно забруднене середовище. На відміну від полісапробів, мезосапроби більш вимогливі до наявності у воді вільного кисню й продуктів розпаду білків, а саме – амонію й нітритів. Залежно від рівня забруднення ОР й присутності представників окремих таксономічних груп гідробіонтів мезосапробні води поділяють на α - і β -мезосапробні. Води α -мезосапробної зони характеризуються наявністю аміаку, нітритів, амідо- й амінокислот. Мінералізація ОР в таких водах відбувається за рахунок аеробного окиснення, в основному бактеріями. Показник БСК₅ для таких вод становить приблизно 4–12 мг $\text{O}_2 \cdot \text{дм}^{-3}$. Серед мезосапробних організмів зустрічається багато бактерій, деякі гриби, різні види водоростей – синьо-зелені, зелені, деякі евгленові, інфузорії, коловертки різних видів, ракоподібні, молюски, личинки двокрилих, олігохети й інші бентосні безхребетні. Ці організми витримують досить забруднене середовище зі значним дефіцитом кисню. У воді зустрічається кишкова паличка. В β -мезосапробних водах в значно меншій кількості міститься амонійний і нітритний азот, переважають нітрати. H_2S виявляється лише в мізерних концентраціях. Помітний деякий дефіцит кисню у воді, але він виражений слабо. ОР мінералізуються шляхом повного окиснення. БСК₅ дорівнює, в середньому, 1,7–4 мг $\text{O}_2 \cdot \text{дм}^{-3}$. Організми – індикатори β -мезосапробних вод представлені різними водоростями: синьо-зеленими, діатомовими, зеленими й іншими. В β -мезосапробній зоні можуть інтенсивно вегетувати вищі водяні рослини. У значній кількості представлені види найпростіших: корененіжок, джгутикових, інфузорій, коловерток і хробаків. Зустрічаються молюски, ракоподібні, губки. У таких водоймах поширені риби (карась, короп, лин, голец, в'юн та інші).

Води слабо забруднених річок, озер, водосховищ, у яких відбувається інтенсивна мінералізація ОР, характеризуються як олігосапробні. В таких водних об'єктах, завдяки високій концентрації розчиненого кисню, переважають окисні процеси. Із сполук азоту в них містяться нітрати, незначна кількість вугільної кислоти й відсутній H_2S . БСК₅ не перевищує 1,6 мг $\text{O}_2 \cdot \text{дм}^{-3}$, що свідчить про дуже низький вміст ОР у воді. Серед олігосапробних організмів, що живуть у чистих або слабо забруднених ОР водах, багато водоростей різних систематичних груп (зокрема, діатомових і золотистих), безхребетних (коловерток, ракоподібних, молюсків, личинок комах), а з риб представлені форель, судак, окунь, та ін. Серед бактерій олігосапробної зони мало сапрофітів (не більше 3 тис. екз. $\cdot \text{см}^{-3}$) і організмів, що харчуються бактеріями.

Особливо чисті води за системою сапробності називаються *катаробними*. Такі води перенасичені киснем, в них відсутні CO_2 й H_2S . Показник БСК₅ дуже низький, що свідчить про мінімальний вміст ОР. У таких водах (а це, як правило, холодні гірські річкові води) добре почуває себе форель і інші гідробіонти-оксифіли.

7.2 Процеси самозабруднення і самоочищення водою

Під *самозабрудненням* розуміють погіршення якості води у водному об'єкті, що викликається надмірною продукцією ОР. Найбільш часто це пов'язане з масовим розвитком фітопланктону до рівня «цвітіння» води. Самозабруднення обумовлене накопиченням самої біомаси водоростей і продуктів її деструкції. Розкладання біомаси в таких випадках призводить до потрапляння у воду великої кількості органічних і мінеральних, у тому числі токсичних, речовин, що істотно погіршують якість води по більшості показників. Серед токсичних речовин виявляються поліпептиди, феноли, індол, скатол, H_2S і ін. На відміну від алохтонного надходження забруднень, таке явище одержало назву біологічного (вторинного) забруднення, або самозабруднення. Воно може відбуватися й внаслідок десорбції органічних і мінеральних речовин, накопичених у донних відкладах. Такі процеси більш інтенсивно протікають при дефіциті кисню й підкисленні водного середовища, в анаеробних умовах. У нормально функціонуючих водних екосистемах процеси продукування, засвоєння й деструкції автохтонних речовин за участю гідробіонтів протікають збалансовано. Завдяки цьому підтримується певний рівень якості води. Процес розкладання й виведення забруднюючих речовин із колообігу водного середовища внаслідок взаємодії механічних, фізичних, хімічних, фізико-хімічних і біологічних чинників, одержав назву *самоочищення вод*.

Механічне самоочищення – це процеси перетирання, механічного здрібнювання окремих часток, фільтрації забруднених вод через піщані ґрунти. Фізичні процеси самоочищення включають осідання (седиментацію) забруднюючих речовин під дією сил тяжіння.

Хімічне й фізико-хімічне самоочищення пов'язане з утворенням комплексних сполук, реакціями між окремими речовинами, сорбцією зважених частинок мулом, глиною, піском і іншими донними відкладами, окисненням нестійких речовин розчиненим киснем (не біотичного походження).

Біологічне самоочищення вод включає такі складові: *біофільтрацію*, *мінералізацію ОР*, *фотосинтетичну аерацію – реаерацію*, *біоаккумуляцію* й *біодетоксикацію*. Біофільтрацію здійснюють організми-фільтратори, головним чином двостулкові молюски й планктонні ракоподібні. Пропускаючи через своє тіло велику кількість води й очищуючи її від зважених частинок, вони використовують органічні й деякі мінеральні

речовини як корм, а залишок виводять у воду у вигляді слизових грудок, що осідають на дно. Завдяки цьому відбувається прояснення води й зменшується концентрація в ній забруднюючих речовин.

Гідробіонти здатні накопичувати в організмі забруднюючі речовини, що містяться у воді. При цьому їхній вміст в організмі (коефіцієнт накопичення – КН) може зростати порівняно із вмістом у воді в тисячі, десятки тисяч і більше разів. Таке явище одержало назву *біоаккумуляції*, або *біоконцентрування* (*bios* – життя, *accumulation* – накопичення). Накопичення забруднюючих речовин у тілі гідробіонтів зростає при проходженні по трофічних ланцюгах – так званий ефект *магніфікації*. Завдяки біоаккумуляції поступово зменшується концентрація у водному середовищі як органічних, так і неорганічних забруднюючих речовин. Деякі з них можуть вертатися у воду після відмирання гідробіонтів, але значна їхня частина руйнується під впливом ферментативних систем або переходить у неактивну форму. Руйнування й біоконцентрування токсичних речовин у водному середовищі під впливом життєдіяльності водних організмів характеризується як *біологічна детоксикація*. Мінералізація ОР пов'язана з життєдіяльністю гідробіонтів, у першу чергу бактерій. Це дозволяє визначати якість води за бактеріологічними показниками, наприклад по загальній чисельності бактеріопланктону, по кількості бактерій групи кишкової палички (БГКП, колі-титр і колі-індекс) і сапрофітів. При органічних забрудненнях чисельність бактерій у воді зростає. Зокрема, наявність у воді кишкової палички свідчить не тільки про антропогенне фекальне забруднення, але й про підвищений вміст ОР, що виникає внаслідок відмирання гідробіонтів, переважно фітопланктону й вищих водяних рослин.

Фотосинтетична аерація – це насичення води киснем, що виділяється рослинами в процесі фотосинтезу (на відміну від розчиненого кисню, що надходить у воду шляхом інвазії з атмосфери). Кисень, що утворюється, окислює розчинні ОР й підтримує кисневий режим забруднених вод (фотосинтетична реаерація). Цей процес знаходить широке застосування в системах очищення стічних вод у так званих біологічних ставках, де масово розвиваються хлорококові водорості. Реаерація сприяє відновленню газового режиму забруднених вод завдяки надходженню в них кисню біогенного походження.

Розвиток бактерій у водоймах, забруднених ОР, залежить від вмісту органічних сполук автохтонного й алохтонного походження. Воно відбиває надходження забруднень із прилеглих територій і з джерел водопостачання, кількісний і якісний склад ЗОР, ступінь розвитку й фізіологічний стан фітопланктону, фітобентосу, вищих водяних рослин. На вміст бактерій у воді впливають мулові відклади і їх змулення під час вітрового перемішування води. При значному надходженні легкодоступних ОР різко підвищується чисельність сапрофітних бактерій.

Зростає чисельність бактеріопланктону й у водоймах, мутність яких зв'язана зі зваженими частками. У теплі літні дні, коли масового розвитку досягають синьо-зелені водорості, спостерігається й спалах чисельності бактеріопланктону. У той же час при весняному масовому розвитку деяких інших водоростей чисельність бактерій може навіть зменшуватися внаслідок пригнічення екзометаболітами водоростей.

Послідовний хід процесів самоочищення у водотоках супроводжується відповідною зміною сапробності – від полісапробної зони до α -мезосапробної, а далі до β -мезосапробної і олігосапробної. Зони сапробності найбільш чітко виражені в малих річках з уповільненою течією (при наявності одного джерела забруднення). За течією формуються послідовно полі-, α - і β -мезосапробна зони. При відсутності додаткових джерел забруднення, остання поступово переходить в олігосапробну. Якщо на річці є ще інші джерела забруднення, то знову відновлюється зона високого забруднення (полі- або α -мезосапробна). Знесені течією планктони, характерні для високої якості води, можуть змішуватися з гідробіонтами-індикаторами більш високого рівня забруднення. Тому, як індикатори забруднення, в таких випадках, варто розглядати прикріплені форми (перифітон), зокрема нитчасті водорості й макрофіти, а також організми зообентосу. Виходячи із цього, сучасна методологія санітарно-гідробіологічних досліджень передбачає поряд з дослідженням планктону, проведення обов'язкового аналізу складу перифітону, а також бентосу. В озерах і водосховищах потік забруднень від стічних труб і інших джерел поширюється концентрично, тому зони сапробності тут формуються за кільцевою схемою, а при штормовому й турбулентному перемішуванні вод границі між зонами сапробності розмиваються. Забруднення можуть розноситися локальними течіями, тому зони високої й низької сапробності чергуються мозаїчно й безсистемно. Отже, для правильного встановлення зон сапробності необхідно вибирати місця відбору проб відповідно до гідрологічних особливостей водного об'єкту.

7.3 Природна і антропогенна евтрофікація водойм

Евтрофікація полягає в збагаченні води біогенними елементами, особливо азотом і фосфором, внаслідок чого зростає первинна продукція ОР завдяки інтенсифікації фотосинтезу водоростей і вищих водяних рослин. Вміст біогенних речовин у водних екосистемах може збільшуватися внаслідок автохтонних процесів (природна евтрофікація) – розкладання ОР, азотфіксації й переходу у воду біогенних елементів, захованих у донних відкладах, і внаслідок надходження біогенних речовин ззовні, з алохтонних джерел (антропогенна евтрофікація) – вимивання з полів, надходження стічних вод тваринницьких комплексів, комунально-побутових і промислових стічних вод, що несуть значну кількість азоту й

фосфору. Причиною прискореної евтрофікації може стати зарегулювання річкового стоку, коли велика кількість біогенних елементів вимивається із затоплених ґрунтів. За джерелами надходження біогенів можна виділити три типи антропогенної евтрофікації: *урбогенну*, що виникає внаслідок скидання неочищених від сполук фосфору й азоту міських стічних вод; *агрогенну*, причиною якої є вимивання ґрунтовими водами й дощовими змивами мінеральних добрив із сільськогосподарських угідь; *зоогенну*, – забруднення водойм стоками тваринницьких ферм або багаторазовий водопій і купання великих черід худоби.

У ставкових рибних господарствах при великій щільності посадки риб евтрофікація може бути наслідком накопичення фосфорних і азотних сполук, що виділяються рибами. Крім того, у ставкових господарствах евтрофікацію створюють цілеспрямовано шляхом внесення мінеральних добрив для підвищення кількості планктону – основного корму риб. Основними ознаками евтрофікації водойм є збільшення біомаси фітопланктону або інших автотрофних організмів (фітомікробентос, нитчасті водорості), масовий розвиток водоростей до рівня «цвітіння» води, зменшення концентрації розчиненого кисню на заключному етапі вегетації – при масовому відмиранні водоростей і інших організмів. Залежно від кількості біогенів, що надходять у водну екосистему, може прискорюватися перехід оліготрофних водойм у мезотрофні й евтрофні. Водорості й вищі водяні рослини при надходженні у водне середовище азоту й фосфору здатні накопичувати ці елементи в значній кількості. В цьому складається одна з найважливіших особливостей біології водоростей, що служить основою механізму розвитку евтрофікації. В лентичних екосистемах евтрофікація призводить до масового розвитку водоростей. Між здатністю водоростей до накопичення біогенних елементів і їхніх потенційних можливостей до масового розвитку існує прямий корелятивний зв'язок. Тому зі зростанням вмісту цих елементів в екосистемі створюються сприятливі умови для масового розвитку фітопланктону, утворення первинної ОР й збагачення водного середовища киснем. Нарощування біомаси фітопланктону деякою мірою позитивно впливає на функціонування водних екосистем: підвищується кормова база для гідробіонтів наступних трофічних рівнів, чисельність і біомаса гетеротрофів. Але із часом, між нарощуванням біомаси фітопланктону, утворенням ОР і кількістю кисню, що витрачається на біологічну деструкцію й хімічне окиснення ОР, виникає дисбаланс. ОР утворюється більше, ніж можуть розкласти мікроорганізми; накопичується ОР, що забруднює водні маси; у той же час стимулюється подальше зростання біомаси фітопланктону, що ще більш поглиблює й прискорює процес евтрофікації.

В евтрофованих водоймах істотно змінюються фізико-хімічні властивості середовища: підвищується вміст біогенних і органічних

речовин, знижується рівень насичення води киснем, у придонних шарах води з'являються анаеробні зони, зростає каламутність і зменшується прозорість води. Накопичення надмірної кількості ОР у донних мулових відкладах супроводжується утворенням метану, водню, H_2S , аміаку, які можуть виділятися у вигляді пухирців. При розчиненні у воді ці речовини надають їй неприємний запах і впливають на риб і безхребетних, особливо взимку, при наявності крижаного покриву, що сприяє виникненню браку кисню у воді й масовій загибелі риб.

У високоєвтрофних водоймах для більшості водних тварин створюються несприятливі умови існування. Зменшується видове різноманіття промислових видів риб. У місцях концентрування й розкладання синьо-зелених водоростей масово гине риба внаслідок отруєння продуктами розпаду цих водоростей і дефіциту кисню, що викликається їхнім гниттям. Треба, однак, зауважити, що масштаби й швидкість розвитку евтрофікації не завжди визначаються тільки надходженням біогенних елементів. Цей процес залежить ще й від інтенсивності водообміну, глибини водойми, об'єму води й рівня кисневого насичення водних мас. У глибоких водоймах з достатнім водообміном евтрофікація відбувається дуже повільно, тоді як у слабопроточних і неглибоких водоймах вона протікає прискорено. Антропогенна евтрофікація охоплює все більшу кількість водних об'єктів, розташованих на різних континентах Землі. Її наслідком є посилення «цвітіння» води або масовий розвиток нитчастих водоростей в озерах і водосховищах. Для попередження евтрофікації найважливішими заходами є обмеження забруднення водойм біогенними елементами шляхом очищення міських стічних вод, створення водоохоронних зон по берегах річок, озер і водосховищ. Перспективним напрямком зниження евтрофікації вод і захисту їх від забруднення може бути фітомеліорація, тобто культивування вищої водної рослинності в прибережних зонах для затримки біогенних елементів, що надходять із полів, тваринницьких ферм і населених пунктів.

7.4 «Цвітіння» води як гідробіологічний процес, зумовлений евтрофікацією

Наявність сполук азоту і фосфору у воді стимулює розмноження водоростевих клітин, потенційні можливості яких до поділу надзвичайно високі. Так *Microcystis aeruginosa* протягом вегетаційного сезону може утворювати від однієї клітини до 10^{20} нащадків. Тому збагачення води біогенними речовинами, особливо азотом і фосфором, викликає масовий розвиток водоростей. У високоєвтрофних водоймах видове різноманіття флори збіднене. Переважають, зазвичай, кілька видів водоростей, що утворюють значну біомасу. У морях внаслідок масового розвитку

водоростей спостерігаються так звані «червоні припливи». Причиною їхнього виникнення є водорості, що виділяють дуже небезпечні для риб і багатьох безхребетних токсичні речовини. У континентальних водоймах, особливо в малопроточних водосховищах, найбільше значення в розвитку фітопланктону до рівня «цвітіння» води мають синьо-зелені водорості, у першу чергу види родів *Microcystis*, *Aphanizomenon* і *Anabaena*. «Цвітінням» це явище називається тому, що внаслідок масового розвитку планктонних водоростей вода набуває забарвлення (синьо-зелене, зелене, червоне, буро-жовте) залежно від пігментації видів-збудників. Розвиток синьо-зелених водоростей до рівня «цвітіння» лімітується вмістом фосфатів, швидкістю течії й каламутністю води. Цим пояснюється той факт, що в швидкоплинних і каламутних річках «цвітіння» води практично не буває. Екологічний механізм «цвітіння» води складний і обумовлений взаємодією природних і антропогенних факторів. Щодо останнього, то це зарегулювання річкового стоку, наприклад таких рівнинних рік, як Дніпро, Дністер, Волга, Дон. Після zalivanja великих площ суші, у результаті переходу у воду біогенних речовин і утворення мілководних застійних зон, де вода інтенсивно прогривається й слабо переміщується, створюються найбільш сприятливі екологічні умови для масового розвитку синьо-зелених водоростей. У водосховищах, зокрема України, найчастіше розвиваються види *M. aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena* spp., причому перший вид домінує у водоростевих угрупованнях і часто утворює монокультуру з біомасою до $40 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-3}$. В процесі розвитку мікроцистіс проходить кілька стадій – донну, планктонну, нейстонну, стадію сухих кірок і спор. Наявність останніх у циклі розвитку робить цей вид досить стійким до змін умов середовища.

Розрізняють різні ступені «цвітіння» води залежно від кількості біомаси, що утворюється: у межах $0,5\text{--}0,9 \text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$ – слабке «цвітіння», $1,0\text{--}9,9 \text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$ – помірне, $10\text{--}99,9 \text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$ – інтенсивне й «гіперцвітіння», коли біомаса перевищує $100 \text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$. Під час масового розвитку фітопланктону на поверхні водойм утворюються слизоподібні плівки, при злитті яких формуються «плями цвітіння». В них можна виділити планктонну, нейстонну й гіпонеїстонну зони, що займають різні шари водної поверхні, а по забарвленню в межах «плям» мають місце зони зеленої, блакитної, бурої й білої плівок, де водорості перебувають на різних етапах деструкції. Разом з основною колонією мікроцистісу в таких плівках зустрічаються значно менші скупчення інших видів водоростей (наприклад, афанізомену), а також бактерії різних фізіологічних груп і віруси. Ці мікроорганізми утилізують ОР відмерлих і водоростей, що відмирають. Таким чином, «плями цвітіння» являють собою досить складні утворення (альго-бактеріальні), у яких протікають переважно деструкційні процеси розкладання біомаси. У період максимального накопичення «плям цвітіння» (липень-серпень) акваторія водосховища в штилеву погоду має

вигляд мозаїки з «плям» і чистої води. У штормову погоду «плями» розбиваються, але з відновленням штилю швидко формуються знову. Вітри й течії розносять їх по всій акваторії. Залежно від напрямків вітру великі маси водоростей можуть скупчуватися біля берегів водойми. Тут виникають зони заморів, тому що в таких масах присутня велика кількість риби, що гине внаслідок засмічення зябер, кисневого дефіциту й отруєння токсинами водоростей. Найбільше водоростей наганяється в затоки й бухти, де маси настільки щільні, що навіть перешкоджають руху човнів. Рибу, винесену хвилями на береги, швидко скльовують птахи (чаплі, лелеки, баклани та інші), що прилітають масово до місць скупчення загиблої риби. Водорості, що залишаються після нагонів на узбережжях, висихають, переміщуються з піском і утворюють сухі кірки блакитного кольору. Більша частина «плям цвітіння» розкладається в місцях нагону з утворенням великої кількості продуктів розпаду (фенол, індол, скатол, поліпептиди й альготоксини), в основному токсичних. При розкладанні виділяються також пігменти – фікобіліни, фікоціаніни, тому вода здобуває густо-синій колір. Такі водні ділянки стають непридатними для життя багатьох гідробіонтів. Певна частина водоростевих плівок піддається лізису під впливом вірусів і супутніх бактерій, а також власних токсинів. Таке явище відбувається досить часто, і на місці «плями», що розпалася, залишається тільки тонка поверхнева плівка. При цьому також виділяються токсини. Деяка частина біомаси залишається в товщі води у вигляді бурих скупчень, що нагадують фекальні маси, з відповідним смородом, і, нарешті, тільки невелика частина продукованої біомаси осідає на дно, де в «муловому розчині» на стику двох біотопів – водної маси й донного мулу (*пелоконтур*) – утворює зимуючі колонії водоростей, вкриті шаром слизу. Цикл завершується протягом вересня-жовтня, і тоді місце синьо-зелених водоростей у біоценозах займають інші, більш холодолюбні водорості, зокрема діатомові. Відмирання водоростевої біомаси обумовлює різке погіршення якості води, показники якої наближаються до рівня α -мезосапробної, полісапробної і навіть гіперсапробної зони. Забруднення водойм внаслідок розкладання великих мас водоростей характеризується як *біологічне самозабруднення*. Період домінування синьо-зелених водоростей пов'язаний із пригніченням всіх інших компонентів фітопланктону внаслідок затемнення, перехоплення біогенних елементів і впливу токсичних виділень на інші планктонні види. Після Чорнобильської аварії встановлено, що *M. aeruginosa* є концентратором радіонуклідів з коефіцієнтом накопичення 10^4 , тобто в 10 тисяч разів у порівнянні з концентрацією їх у воді.

Зоопланктон під час «цвітіння» води пригнічений і склад його дуже збіднений, тому що харчуватися колоніями мікроцистису зоопланктонти не можуть через їхній великий розмір, крім того, їх відлякують екзометаболіти. Риби уникають скупчень синьо-зелених водоростей з тих

самих причин. Отже, «цвітіння» води – це екосистемне явище, пов'язане, насамперед, з перетворенням лотичних екосистем у лентичні. Воно має глибокі коріння в еволюційній історії гідросфери.

7.5 Токсичне забруднення і реакція гідробіонтів на токсичний вплив

Одним з найбільш негативних проявів антропогенного впливу на водні екосистеми й гідросферу в цілому є хімічне забруднення, що може приводити до отруєння водного середовища і її живого населення. З хімічних речовин, що потрапляють у водойми зі стічними водами (токсикогенним стоком) і атмосферними опадами, більша частина виявляється токсичною для гідробіонтів. Речовини, що мають таку дію, називають *токсикантами*, а сам процес надходження отруйних речовин у водні об'єкти – *токсифікацією*. Токсичні речовини бувають природного походження й синтезовані людиною. Останні називаються *ксенобіотиками*. Отруєна токсикантами вода із середовища життєзабезпечення перетворюється в середовище *токсичне*, тобто агресивну, ворожу для нормального існування гідробіонтів. У такому середовищі біологічні процеси протікають по іншим закономірностям. Істотно змінюються процеси формування й динаміка популяцій і структура гідробіоценозів. Перелік ксенобіотиків, що потрапляють у наземні й водні екосистеми, з кожним роком зростає. Деякі з них впливають на спадковість водних тварин, провокують виникнення пухлин (у риб) і народження вродливих особин. Стічні води промислових підприємств, як правило, містять цілий комплекс токсикантів різної хімічної природи.

Вплив токсикантів на водні екосистеми має комплексний характер, а роль окремих компонентів не завжди можна виділити й оцінити. Сільськогосподарський стік з полів містить, головним чином, залишки пестицидів, мінеральні й органічні добрива. Протягом останніх десятиліть забруднення водних екосистем залишками пестицидів було однією з найгостріших проблем. Токсиканти надходили у водойми із сільськогосподарським стоком, після масових авіазапильень полів, зі стічними водами підприємств, що переробляють цукровий буряк і підприємств, що виробляють інсектициди. Хімічні підприємства різних країн продовжують випускати велику кількість нових хімічних засобів захисту рослин. У 50–80 роки ХХ століття у різних країнах широко застосовувалися біоциди для боротьби з так званими шкідливими, або «бур'янистими», гідробіонтами: личинками кровосисних комах (*інсектициди*), кліщами (*акарициди*), водними макрофітами (*гербіциди*), водоростями – збудниками «цвітіння» води (*альгіциди*), моллюсками (*моллюскоциди* та *лімациди*), «бур'янистими» рибами (*іхтіоциди*). Однак, дослідження впливу біоцидів на гідробіонтів і водні екосистеми в цілому

показали, що вони мають велику кількість небажаних побічних ефектів і істотно порушують екологічну рівновагу у водоймах, у зв'язку із чим їхнє застосування останнім часом обмежується або повністю забороняється. Крім забруднення антропогенного походження токсичність водного середовища може бути обумовлена життєдіяльністю самих гідробіонтів (природна токсичність). Вивченням впливу токсичного забруднення на гідробіонтів, їхніх угруповань і екосистему в цілому займається *водна токсикологія*. Вона вивчає міграцію, акумуляцію й трансформацію токсичних речовин у водних екосистемах і їхній вплив на життєдіяльність гідробіонтів на всіх рівнях організації.

Гідробіонти реагують на токсиканти по-різному, залежно від видової приналежності, віку, статі, функціонального стану, чисельності популяції, вмісту кисню у воді й багатьох інших факторів. Реакція (відгук) гідробіонтів на вплив токсичних агентів – *інтоксикація*, або *токсичний ефект*, виявляється на генному, хромосомному, клітинному, тканинному, організменному і надорганізменному рівнях. Під *токсичним ефектом* розуміють патологічні зміни у функціонуванні організму під впливом токсикантів. Він залежить від хімічної природи отруйної речовини, його вмісту в навколишньому середовищі, особливостей метаболізму гідробіонтів конкретного виду, абіотичних факторів водного середовища (температури, вмісту у воді кисню, pH , dH , rH та ін.), а також від тривалості дії токсиканту.

Водна токсикологія зосереджує увагу на ефектах популяційного й біоценотичного рівня. Токсичні ефекти, які викликаються на нижчих рівнях організації живої матерії, звичайно нівелюються на більш високих, і тому не завжди виявляються у наявних реакціях гідробіонтів, хоча вони можуть грати дуже істотну роль у процесах спадкування генетичних ознак і відтворення потомства в більш віддалений період. У водяних рослин (мікро- і макрофітів) найбільш показовою реакцією на токсичний вплив є зниження інтенсивності або повне припинення фотосинтезу. Речовини, що впливають таким чином, називаються *інгібіторами фотосинтезу*. Це, зокрема, важкі метали (особливо мідь і цинк), пестициди та інші хлорорганічні сполуки. Під їх впливом у водяних рослин можливі два типи реакцій: а) пригнічення фотосинтезу й зростання інтенсивності дихання як прояв деструкційних процесів; б) повне пригнічення як фотосинтезу так і дихання, внаслідок чого рослина гине. При цьому у водоймах виникає кисневий дефіцит і гинуть тварини. Вищі водяні рослини проходять різні стадії відмирання: спочатку змінюється забарвлення листя – із зеленого на жовте, буре або коричневе, потім листя в'яне, втрачає тургор, і їхня маса поступово розкладається. Одноклітинні водорості піддаються лізису, а продукти їхнього розкладання розчиняються у воді. У тварин (безхребетні, риби, вищі водні хребетні) гостре отруєння найчастіше закінчується смертю організму, тоді як при хронічному отруєнні виникають різного

роду порушення життєдіяльності. *Токсикози* (або «хімічна хвороба») вивчені досить повно лише в теплокровних тварин, у меншому ступені – у риб і майже зовсім не досліджені в безхребетних. Важливою ознакою хронічного отруєння безхребетних є зниження плідності ряду поколінь, що визначається при проведенні спеціальних тривалих (хронічних) експериментів із застосуванням досить складних методів. Велике значення в процесі інтоксикації гідробіонтів має концентрація токсикантів. Високі концентрації викликають гостру інтоксикацію, що призводить до загибелі гідробіонтів за короткий час: години, хвилини й навіть секунди. Загибелі тварин, як правило, передують судома, гальмування або короткочасне прискорення руху у воді, зміна положення тіла (у риб – рух «на боці», положення животом догори), асфіксія, вистрибування з води. Іноді у тварин змінюється забарвлення тіла. У гіллястовусих ракоподібних, для яких характерно партеногенетичне розмноження, можуть спостерігатися абортівання (викид) яєць і ембріонів, обертів рухи тіла навколо своєї осі. Невисокі концентрації токсикантів на перших етапах впливу можуть впливати на гідробіонтів: у водоростей і вищих водяних рослин підсилюється фотосинтез, у безхребетних збільшується рухливість, може навіть зростати плідність, риби проявляють ознаки збудження. Але такі явища тимчасові й швидко змінюються патологічними ознаками. Розвиток інтоксикації, як правило, проходить три стадії: *стимуляція*, *депресія* й *загибель*. Концентрація токсиканта і час його впливу на організм пов'язані між собою простою залежністю (рівняння Хабера): $T = Ct$, де T – токсичність, C – концентрація, t – час впливу токсиканта. Як випливає із цього рівняння, низькі концентрації за тривалий час, в остаточному підсумку, впливають так само, як і високі за короткий час. Риби й безхребетні тварини можуть тривалий час накопичувати отруту у своїх органах і тканинах. У риб токсичні речовини здебільшого акумулюються в печінці, селезінці, жировій тканині, взагалі в ліпідах, у яких вони добре розчинні (зокрема, хлорорганічні пестициди – ДДТ, гексахлоран). У моллюсків токсиканти накопичуються в мантийній порожнині, у нозі (у двостулкових моллюсків) і гепатопанкреасі. Деякі токсиканти акумулюються в м'язах. Внаслідок накопичення токсикантів у риб розвивається *кумулятивний токсикоз*. При різких перепадах температури води, дефіциті кисню, у переднерестовий період і під час нересту акумульована отрута може переходити в кров і викликати гостре отруєння. Наприклад, осетрові риби, що здійснюють далекі нерестові міграції й проходять через забруднені токсичними речовинами акваторії, гинуть майже відразу після початку нересту. Хижі риби (судак, щука, жерех, окунь) можуть тривалий час накопичувати хлорорганічні пестициди, але гинуть у статевозрілому віці під час нересту, коли накопичена отрута потрапляє в кров і головний мозок. Риби й великі безхребетні, ослаблені внаслідок кумулятивного токсикозу, частіше стають жертвами хижаків,

ушкоджуються патогенними мікроорганізмами, а також менше здатні протидіяти екто- і ендопаразитам. У риб виникають *токсикопаразитози*, тобто змішані захворювання, у яких токсиканти й паразити послабляють хазяїна й викликають його загибель. При масових токсикопаразитозах рибне господарство зазнає значних збитків. Кумулятивний токсикоз може виникати не тільки внаслідок прямого поглинання токсикантів з води. Однією зі специфічних особливостей водних екосистем є передача токсикантів по трофічних ланцюгах: від водоростей і найпростіших, що засвоюють хімічні речовини з навколишнього середовища осмотично, до гідробіонтів-альгофагів, від них – до мирних риб, що харчується планктоном, і далі до хижаків, що поїдають мирних риб, а також рибоїдних птахів та ссавців. Саме хижаки, що завершують трофічні ланцюги водних екосистем, найбільш уразливі, оскільки вони виступають кінцевими концентраторами забруднюючих речовин. У проміжних ланках трофічних ланцюгів також відбувається накопичення токсикантів. Негативним проявом їх накопичення є порушення відтворення безхребетних і риб, що веде до поступової деградації гідрофауни, зниженню видового різноманіття й зменшенню біологічної продуктивності водойм. Такі зміни характерні не тільки для планктонних організмів, але й для мешканців дна, де токсиканти накопичуються разом із ЗОР. З мулу токсиканти попадають в організм донних безхребетних, а через них – до бентосоїдних риб. Ступінь кумуляції токсичних речовин бентосними організмами може бути значно вище, ніж планктонними, внаслідок чого бентосоїдні риби (лящ, сазан, сом, лин) із забруднених водойм являють загрозу для здоров'я людини.

Кількісний вимір токсичності окремих хімічних речовин або їхнього сукупного впливу на гідробіонтів одержав назву *токсикометрія*. При кількісній оцінці дії токсикантів на гідробіонтів основним є встановлення *критеріїв токсичності*. Вважається, що таким первинним критерієм є *смертність (летальність)*. У токсикології смертність гідробіонтів є кількісним показником можливого зменшення природної популяції або лабораторної культури під впливом певної концентрації хімічної речовини за певний час перебування в токсичному середовищі. Оскільки особини одного виду мають різну чутливість і стійкість до тієї самої речовини, їхня загибель настає за різний час. Статистично отримана концентрація, що відповідає 50% смертності піддослідних тварин, називається *медіанною летальною концентрацією (DL₅₀)*. Використовують також зворотний показник – *виживаність*. При спостереженнях за рослинними організмами критерієм токсичності звичайно служить пригнічення або повне припинення фотосинтезу. Під *чутливістю* розуміють видову властивість реагувати на мінімальні концентрації токсиканту в навколишньому середовищі, під *стійкістю (резистентністю)* – здатність витримувати максимальні концентрації токсичних речовин, а під *витривалістю*

(толерантністю) – можливість існувати в певному діапазоні концентрації токсичних речовин. Для визначення цього діапазону (зони токсичної дії) уводяться такі поняття, як *мінімальна смертельна (летальна) концентрація* токсиканта (LC_0) і *максимальна смертельна концентрація* (LC_{100}). Велике значення має також поняття «*летальний час*». При кількісній оцінці дії токсичних речовин враховуються їхні хімічні властивості, концентрація у водному середовищі, дозове навантаження на організм і його індивідуальну чутливість до таких впливів. Під *концентрацією* токсиканта розуміють масу речовини, розчиненої в певному об'ємі води: звичайно її виражають у міліграмах на дециметр кубічний, а при дуже низьких значеннях – у мікрограмах (мкг) на дециметр кубічний. *Доза* – це маса токсиканта, що доводиться на одиницю маси тваринного або рослинного організму (виражається в міліграмах або мікрограмах на грам або в грамах на кілограм). Тому токсичність будь-якої речовини нерозривно пов'язана з індивідуальною біомасою організму, на який вона діє. Концентрація, нетоксична для великого організму, може бути смертельною для дрібних. Біомаса популяцій великих за розмірами водних тварин може бути набагато більше біомаси дрібних. Відповідно та сама концентрація токсиканта має різне значення, скажемо, для популяції риб і планктонних рачків, якими вони харчуються. Саме концентрація токсикантів урахується при розробці екологічних і водоохоронних нормативів, що регламентують скидання стічних вод і інших забруднюючих речовин у водні об'єкти.

Для встановлення летальних концентрацій токсикантів проводяться спеціальні дослідження, у яких використовують не менш 50 особин піддослідних тварин (риб або безхребетних) однакового розміру й маси, іноді також одного віку й статі. Для токсикологічних дослідів із дрібними тваринами звичайно відбирають нащадків однієї самки. Піддослідних тварин витримують при різних розведеннях досліджуваних речовин (1:2, 1:5, 1:10, 1:20, 1:50, 1:100 і т.д.). Смертність (і відповідно, зворотний показник – виживаність) виражається у відсотках від контрольної кількості, тобто від чисельності таких же організмів, що перебувають у чистій воді без токсиканта. Тривалість цих гострих токсикологічних дослідів становить, як правило, 24 або 48 годин. На їхній підставі можна визначити медіанні смертельні концентрації. Досліди, які тривають 72 і 96 годин, вважаються підгострими, а ще триваліше – хронічними. При дослідженні токсичності складних багатокомпонентних розчинів, стічних і забруднених природних вод визначити концентрацію діючих речовин, що викликає смертельний ефект, практично неможливо. У таких випадках доцільно використовувати розведення досліджуваної води, при якому спостерігається 50%-на, або мінімальна смертність піддослідних організмів. Такий показник, у якому не враховуються ані хімічна природа діючих речовин, ані їхня концентрація, а тільки біологічна дія, називається

інтегральною токсичністю. Для різноманітних представників тваринного населення водойм величини смертельних концентрацій токсикантів можуть істотно відрізнятися. Тому обрані стандартні об'єкти, на яких звичайно проводяться досліди по визначенню токсичності води. Це найчастіше гіллястовусі рачки – *Daphnia magna* і *Ceriodaphnia affinis*, що мають досить високу чутливість до токсикантів. У міжнародній практиці для контролю токсичності різних імпортованих речовин використовуються три тест-об'єкти: зелена (хлорококова) водорість (*Selenastrum capricornutum*), дафнія (*Daphnia magna*) і риба гупі (*Lebistes reticulatus*). У водній токсикології вони грають ту ж роль, що й білі миші, пацюки або морські свинки в медичній і ветеринарній токсикології.

Крім концентрації токсикантів і тривалості їхнього впливу на гідробіонтів, кінцевий результат інтоксикації (загибель, порушення життєво важливих функцій), що досягається за певний період часу, залежить від спільної дії токсичних речовин і природних фізико-хімічних факторів водного середовища, серед яких найбільш значення мають насичення киснем, *pH*, вміст CO₂, загальний вміст ОР у воді, жорсткість води, солоність, температура й освітленість. Остання має особливо важливе значення для водоростей і вищих водяних рослин. На тлі кисневого дефіциту інтоксикація розвивається особливо гостро. Найбільш яскраво це проявляється в аеробних гідробіонтів, тоді як донні тварини, добре пристосовані до анаеробних умов, більш токсикорезистентні. При несприятливих умовах, у тому числі й токсичності середовища, такі організми переходять із дихання на гліколіз, що зменшує їхню залежність від вмісту кисню у воді. Збільшення температури води підвищує, а при значному зростанні (понад 25–30°C), навпаки, гнітить ферментативну активність, пов'язану із забезпеченням біоенергетичних процесів в організмі гідробіонтів. При температурі нижче 10°C токсичність проявляється значно слабкіше, ніж, наприклад, при 20°C. У зимовий період, коли гідробіонти перебувають у стані анабіозу, токсична дія хімічних речовин значно менше виражена. Навпаки, при підвищенні температури води за межі оптимальних значень прояву токсичності хімічних речовин різко підсилюються. Цим пояснюється той факт, що при скиданні у водойми підігрітих вод теплових і атомних електростанцій навіть невеликі концентрації токсичних речовин стають гостро токсичними для багатьох гідробіонтів. При кумулятивному токсикозі риб летальні випадки спостерігаються в умовах різкого перепаду температури води. Взагалі, різкі зміни екологічних факторів сприяють посиленню інтоксикації. Солоність води також істотно впливає на рівень токсичності, внаслідок чого параметри токсичності для морських і прісноводних гідробіонтів помітно розрізняються. Токсичність важких металів для водяних рослин (ряска, елодея) у високому ступені залежить від рівня освітленості.

7. 6 Методи оцінки, біологічна індикація та моніторинг контролю токсичності водного середовища для гідробіонтів

При оцінці хімічного забруднення водного середовища широко застосовують різні хіміко-аналітичні методики (спектрофотометрію, паперову й газову хроматографію, мас-спектрометрію і т.д.). Всі ці методи, хоча й дозволяють встановлювати фактичне значення концентрацій найрізноманітніших речовин, але не дають відповіді на питання про токсичність забрудненої води й ступень її небезпеки для гідробіонтів. Хімічні методи аналізу токсикантів досить складні й дорогі. У зв'язку із цим для регулярного контролю токсичності вод рік, озер, водосховищ, морів і інших водних об'єктів вони рідко застосовуються. Починаючи з 50-х років ХХ сторіччя у США й у багатьох європейських країнах для контролю забруднень почали впроваджувати біологічні методи, в основу яких покладена реакція гідробіонтів на забруднення води. Такі методи одержали назву біотестування. *Біотестування* – це процедура встановлення токсичності окремих хімічних речовин, поверхневих прісних, морських і солонуватих, підземних і стічних вод для гідробіонтів, що базується на кількісній оцінці зміни життєво важливих функцій або виявленні летальної дії на гідробіонтів (*тест-об'єкти* або *тест-культури*). За технологією це експеримент, що проводиться з дотриманням певних методичних вимог. Досліди по визначенню токсичності називають *біотестами* (англійський еквівалент – *bioassay*, або *biotesting*). Насамперед, тест-об'єкти (тест-організми) повинні мати високу чутливість до токсичних речовин. Якщо використовуються лабораторні маткові культури, їх необхідно підтримувати з дотриманням твердих вимог, що стосуються хімічного складу штучного середовища, годівлі тест-організмів, підтримки оптимального газового режиму й *pH*, а також запобігати засмічення тест-культури іншими організмами, що перетворюють чисту культуру у своєрідний біоценоз. Експеримент включає серію повторностей з різними розведеннями (концентраціями) досліджуваної речовини, а контролем служать ці ж тест-організми в чистій (лабораторній) воді або в середовищі для культивування гідробіонтів. Біотести проводяться в лабораторних умовах, а також безпосередньо у водних об'єктах (*in situ*), причому в місцях скидання стічних вод застосовують трохи спрощені варіанти. Серед тест-об'єктів біотестування розрізняють індикаторні види, що мають універсальне значення для будь-яких токсикологічних досліджень, і види, специфічні для певних акваторій або водних об'єктів. З метою виявлення найбільш чутливих і показових тест-об'єктів до різних токсикантів дослідниками багатьох країн проведена оцінка понад 1,5 тис. видів прісноводних і морських гідробіонтів, серед яких були водорості, бактерії, безхребетні й риби. Однак основний масив інформації отриманий при використанні як тест-об'єктів гіллястовусих

рачків, головним чином дафній, яких легко культивувати в лабораторних умовах. Створені також набори тест-організмів, до складу яких входять не тільки гідробіонти, але й наземні рослини, наприклад лук (*Allium cepa*) і насіння салату (*Lactuca sativa*), що реагують на токсичність води зниженням швидкості росту й цитогенетичними порушеннями в ході клітинного поділу, змінами клітинних ядерць і т.д. У Бельгії професором Г. Персоон розроблено набори з декількох тест-об'єктів, що перебувають у стані анабіозу. Застосовується проста переносна апаратура для біотестування, що випускається серійно (*токскіти*). Водорості зберігаються у вигляді сухих спор, коловертки й дафнії – у вигляді неактивних яєць – ефіпіумов, що оживають в умовах оптимального температурного режиму й освітлення. Такі набори використовують у гострих 24-годинних дослідах – переважно для встановлення LC₅₀. Протягом 90-х років цим методом у багатьох країнах Європи проведено сотні досліджень токсичності різних речовин.

Після надходження у водні екосистеми токсичні речовини в першу чергу взаємодіють із планктонними організмами. В організмі ракоподібних-фільтраторів вони накопичуються в особливо великій кількості. Тому фільтратори виступають як перший буфер, що приймає основний токсичний прес на себе, зменшуючи тим самим негативний вплив на організми інших трофічних рівнів. Внаслідок цього вони першими випадають зі складу планктону, що призводить до зміни в ньому домінантних видів. Зниження інтенсивності споживання зоопланктоном планктонних водоростей приводить до більш інтенсивного їхнього розвитку, аж до виникнення «цвітіння» води. Організми зоопланктону взагалі більш чутливі до дії багатьох токсикантів, ніж водорості, тому первинна продукція в умовах невисокого токсичного забруднення може навіть зростати внаслідок ослаблення преса зоопланктону на фітопланктон. Одночасно із цим зростають і показники розкладання (деструкції) фітопланктону, що прискорює самозабруднення водойм. Токсиканти у водних екосистемах розподіляються між компонентами планктону нерівномірно й це призводить до корінної перебудови структури планктонних угруповань. Як правило, такі перебудови здійснюються в три етапи. На першому етапі істотно коливаються показники чисельності й біомаси планктонних популяцій, що характеризується як етап «розгойдування» системи. На другому відбувається зміна домінантних форм, що полягає в тім, що види-домінанти й субдомінанти переходять на другий план або зовсім зникають, а домінантами стають види, які раніше були другорядними. Такі зміни найчастіше мають стрибкоподібний характер і виявляються при досягненні певних критичних значень концентрації токсиканта. Третій етап характеризується повною зміною структури гідробіоценозів при загальній тенденції до падіння чисельності й біомаси окремих планктонних видів. У випадку тривалого впливу

токсикантів може повністю зникати фітопланктон, внаслідок чого припиняється фотосинтез, порушуються трофічні ланцюги й екосистема відмирає. У донних відкладах такі процеси виражені менш чітко, незважаючи на те, що токсиканти до них надходять у значній кількості при осадженні зважених частинок і відмерлого планктону. Донний мул інтенсивно адсорбує токсиканти, які взаємодіючи з органічними й іншими речовинами часто втрачають свою токсичність (наприклад, комплексні сполуки важких металів). У зв'язку із цим прямий вплив токсикантів на бентонтів може значно слабшати. Нестійкі органічні токсиканти руйнуються мікроорганізмами донних відкладів, частково трансформуються мікро- і мезобентосними організмами, які харчуються мулом (нематоди, олігохети, личинки хірономід). Акумуляція токсикантів з донних відкладів здійснюється по трофічних ланцюгах: мул → донні мікроорганізми → бентосні безхребетні → риби-бентофаги. При тривалому накопиченні токсикантів мул стає токсичним, але виявити це можна лише біотестуванням водних екстрактів мулу. Описані прояви токсикогенні сукцесії характерні для водойм невеликих розмірів, отруєних токсикантами в невеликих концентраціях, що не викликають відразу масову загибель гідробіонтів. У річках відбувається розведення токсикантів і знос їх у низов'я або у водосховища, де вони осідають у складі зважених частинок. Катастрофічні скидання стічних вод, аварії на очисних спорудах, залпові викиди забруднюючих речовин і інші надзвичайні ситуації, які призводять до надходження у водойми значної маси токсикантів (серед яких багато особливо отруєних), супроводжуються масовою загибеллю (замором) риб і безхребетних. Такі явища часто пов'язані зі спільним впливом токсикантів і кисневого дефіциту.

Зміни, що відбуваються під впливом токсичних речовин, відбиваються на видовому різноманітті й структурі гідробіоценозів. Лише в критичних ситуаціях життя водойм припиняється повністю, і тільки на короткий період. Вживають і процвітають види, найбільш пристосовані до нових умов середовища. Така пристосованість виникає внаслідок більш-менш швидких адаптації, можливих насамперед у видів з коротким життєвим циклом і швидкою зміною поколінь. У нових умовах протікають процеси природного добору, виникають мутантні раси. Найбільш легко адаптуються водорості й бактерії, у яких відсутній диференційований обмін речовин. Здатність до адаптації в умовах токсичного середовища тим нижче, чим вище рівень організації виду. Тому від токсичних забруднень найбільш страждають популяції вищих ракоподібних і риб, що займають вершину трофічної піраміди.

Серед токсикантів переважають ксенобіотики. За короткий час, що пройшов від початку застосування таких речовин, не встигли сформуватися популяції, які пристосувалися б до життя в отруєному ними

середовищі. Серед гідробіонтів є лише поодинокі види з підвищеною стійкістю до токсичних речовин. Однак, специфічних індикаторних видів, чутливих до окремих токсичних забруднень, немає. Із цієї причини у водній токсикології не створена система, яка б дозволяла оцінювати рівень токсичного забруднення вод подібно оцінці рівня сапробності за видовим складом флори й фауни. Перспективним підходом до індикації токсичних забруднень є біоценотичний, що враховує зміни структури планктонних угруповань гідробіонтів. Так, при токсичних забрудненнях зі складу зоопланктону можуть випадати популяції одних ракоподібних (гіллястовусих), менш захищених від проникнення токсикантів з води, у той час як популяції інших (веслоногих) тривалий час не змінюються. Це пов'язано з наявністю в них хітинового покриву й особливостями харчування. Такі тварини не засвоюють токсиканти через зовнішні покриви тіла й не фільтрують воду в процесі харчування, а одержують їх тільки через трофічні ланцюги. Тому біоценотичні зміни складаються, насамперед, у зникненні окремих видів. Так, відсутність гіллястовусих вказує на наявність значного токсичного забруднення, а загальне зниження біомаси одночасно зі зміною структури домінування – на ступінь пригнічення планктонів. Такі зміни досить наочно відбиваються на ценограмах. Поряд з методами біоіндикації, які дозволяють встановити наявність токсичних забруднень по змінам видового складу й структури гідробіоценозів, велике значення в контролі токсичності забруднених вод здобуває комбінований спосіб, що базується на аналітичному визначенні вмісту окремих токсикантів в органах і тканинах видів-концентраторів. Здатність до накопичення токсичних речовин характерна для багатьох гідробіонтів. Зокрема, вона властива макро- і мікрководоростям, форамініферам, губкам, кишковопорожнинним, ракоподібним, молюскам. Останні найбільш показові, тому що накопичують важкі метали й мікроелементи в рідині мантийної порожнини і в раковині (двостулкові молюски). Виходячи із цих властивостей, для контролю токсичного забруднення морських вод застосовують метод, що базується на систематичному визначенні вмісту важких металів і рідкоземельних елементів в органах і тканинах мідій. Вищі водяні рослини (очерет, рогоз) накопичують органічні токсиканти, зокрема пестициди, у кореневищах. Токсичні речовини можуть накопичуватися й в організмі риб – в основному в гепатопанкреасі, селезінці, кістках, лусці. Організм-концентратори, які використовуються як індикатори токсичного забруднення водних екосистем, одержали назву *моніторів*, а їхня накопичувальна здатність кількісно характеризується коефіцієнтом накопичення (*КН*) – відношенням аналітично певного вмісту токсикантів у тканинах досліджуваних гідробіонтів до їхнього вмісту у воді. Ступінь накопичення токсикантів у донних організмів визначається по відношенню кількості накопичених токсикантів до їхнього вмісту в донних відкладах

(КДБА). Для оцінки співвідношення концентрацій токсикантів у донних відкладах і у воді використовується коефіцієнт донної акумуляції (КДА). Три зазначених коефіцієнти – *КН*, *КДА* й *КДБА* – у достатній мірі характеризують рівень токсичного забруднення водної екосистеми в цілому. Причому ці коефіцієнти відбивають не випадкову (одномоментну) картину, а характеризують тривалу хронічну токсифікацію водного об'єкту. Таким чином, для оцінки токсичності хімічних речовин для гідробіонтів, індикації токсичних забруднень і загального рівня токсифікації водних екосистем застосовують три основних методи: біоіндикацію по шкалі токсобності, біотестування й використання організмів-моніторів. Найбільш повна оцінка токсичності водних екосистем може бути отримана при застосуванні всіх трьох методів. Серед них найбільш доступним і досить інформативним методом контролю токсичності є біотестування.

Гідробіонти мають певні захисні механізми, що протидіють згубному впливу отруйних речовин. Так, червоногі молюски в токсичному середовищі закривають стулки й виділяють велику кількість слизу, що захищає їхній організм від доступу токсикантів. Дафнії та інші гіллястовусі рачки виділяють метаболіти, які можуть зв'язувати важкі метали в комплексні сполуки. Для активно рухливих безхребетних характерна реакція запобігання: вони намагаються піти із забрудненої токсичними речовинами зони. Більшість донних тварин фізіологічно захищені від отруєння. У них кисневе дихання за певних умов змінюється на гліколіз. Молюски до того ж здатні до детоксикації багатьох органічних отрут. У популяціях гіллястовусих рачків і коловерток у несприятливих умовах партеногенетичне розмноження змінюється статевим. В результаті запліднення формуються стійкі до проникнення токсикантів яйця (ефіпіуми), які функціонально неактивні й тому не піддані інтоксикації. Наявність у життєвому циклі анабіотичних стадій (цисти, спори) – це один зі шляхів збереження популяцій гідробіонтів у несприятливих умовах. У водних екосистемах відбуваються різноманітні процеси, які протидіють токсифікації й спрямовані на відновлення порушеної екологічної рівноваги. Щодо цього водні екосистеми варто розглядати як рівноважні динамічні системи, у яких при забрудненні токсикантами порушується рівновага: одні види замінюються іншими, з'являються нові доміанти, підсилюється або гнітиться фотосинтез і бактеріальна деструкція, коливаються величини чисельності й біомаси гідробіонтів. Весь цей складний механізм біологічних процесів спрямований на те, щоб згладити або ліквідувати наслідки впливу токсичних речовин, що порушують нормальне функціонування водних екосистем.

У ході фізико-хімічних і біологічних процесів токсиканти тим або іншим шляхом видаляються з водного середовища: розкладаються, седиментують у донні відклади, зв'язуються в неактивні комплексні

сполуки (важкі метали), трансформуються в інші нетоксичні сполуки або накопичуються в різних ланках трофічного циклу. Весь комплекс цих процесів називається *детоксикацією* (самоочищенням від токсикантів), а властивість водних екосистем зберігати й підтримувати свою стабільність в умовах токсифікації називається *буферністю*. Звільнення водних екосистем від токсичних речовин пов'язане з фізико-хімічними процесами, до яких відносяться розведення, перенесення течією, механічне руйнування (перетирання) мінеральними частинками, сорбція зваженими часинтками, осідання в донних відкладах з наступним їхнім замуленням і т.д.

Біологічне самоочищення (біологічна детоксикація) здійснюється на основі чотирьох біологічних процесів: *фільтрації* (властивої головним чином ракоподібним-фільтраторам у планктоні й молюскам у бентосі); *окиснення* (фотосинтетична аерація, у ході якої вода збагачується киснем і відбувається окиснення нестійких ОР); *мінералізації* (розкладання органічних сполук бактеріями, грибами, актиноміцетами й іншими мікроорганізмами) і *накопичення* (концентрування токсикантів в органах і тканинах гідробіонтів). Внаслідок цих процесів концентрація токсикантів у водних масах істотно зменшується, але може зростати в донних відкладах і в організмах гідробіонтів. Результатом такого перерозподілу токсичних речовин може бути хронічна токсифікація екосистеми, що супроводжується різким зменшенням продуктивності популяцій або масовою загибеллю живих організмів. Тобто це не справжня детоксикація, а умовна. У річках водні маси, забруднені токсикантами, переносяться в низов'я, де вони осідають при зменшенні швидкості течії або виносяться в море. Наслідком цього є забруднення й токсифікація морських вод. Так, у Чорному морі внаслідок постійного надходження залишків гербіцидів зі стоками полів рисових господарств Північного Причорномор'я різко скоротилися площі філофорного поля Зернова, а під впливом забруднюючих стоків Дунаю, Дніпра й Дністра періодично спостерігаються масові замори бентосних організмів на значних площах. Аналогічна ситуація складається у водосховищах, де внаслідок зниження швидкості течії осідають зважені частинки. Саме тому водосховища часто відіграють роль відстійників, які, з одного боку, очищають воду, а з іншого боку – накопичують токсиканти у своїй екосистемі. Наслідки такого накопичення виявляються в екстремальних ситуаціях, наприклад при замуленні донних відкладів під час штормів або внаслідок скидання великих мас води через греблю водосховищ (як це мало місце в дніпровських водосховищах у зимові періоди 1995–1998 років). Відбувається перехід токсикантів з донних відкладів у товщу води при одночасному підвищенні її каламутності. Поряд із цим спостерігається гострий дефіцит кисню, що призводить у таких випадках до заморів риб і безхребетних.

Однак навіть після найважчих екологічних катастроф водні екосистеми здатні відновлюватися протягом певного періоду, тривалість якого обумовлена рядом факторів. Так, вміст токсикантів рано чи пізно знижується, а залишкові їхні концентрації можуть діяти як стимулятори розвитку водоростей. Крім того, завжди залишається біофонд у донних відкладах у вигляді спор, цист і інших життєздатних форм рослин і тварин. Деякі з них можуть заноситися у водойми ззовні: з водою водотоків, внаслідок міграції комах, водоплавних птахів, а також при відкладанні яєць комарами, мошками й іншими двокрилими комахами, личинкові стадії розвитку яких проходять у водоймах, тобто шляхом використання ресурсів наземної фауни. Вільні екологічні ніши, що утворюються у водоймах і водотоках після потрапляння в них токсикантів, досить швидко заповнюються новими поколіннями гідробіонтів, які починають інтенсивно розмножуватися, як тільки якість води поліпшується.

7.7 Природна радіоактивність водних об'єктів і вплив на гідробіонти радіонуклідного забруднення

Протягом еволюції біосфери на життєві процеси постійно діють іонізуючі випромінювання. Гідробіонти також випробують їхній вплив. Основну частину опромінення вони одержують від природних джерел радіації, до яких відносяться космічне випромінювання й природні радіоактивні ізотопи, або радіонукліди, що містяться в земній корі, атмосфері, гідросфері й біоті. У Міжнародній системі одиниць (СІ) одиницею радіоактивності є Бекерель (Бк): $1\text{Бк} = 1\text{розпад}\cdot\text{с}^{-1}$. Для виміру радіоактивності іноді використовують позасистемну одиницю Кюрі (Ки). Кількість енергії, що поглинається одиницею маси опроміненої речовини, називають поглиненою дозою. Одиницею поглиненої дози в СІ є Грей (Гр): $1\text{Гр} = 1\text{Дж}\cdot\text{кг}^{-1}$. Час, протягом якого радіоактивність елемента зменшується вдвічі, називається періодом напіврозпаду $T_{1/2}$. Період $T_{1/2}$ може тривати від мікросекунди до багатьох мільярдів років. Внаслідок природних процесів вивітрювання й ерозії гірських порід, а також діяльності людини, у біосфері відбувається безперервна міграція природних радіонуклідів. Видобуток і переробка десятків мільярдів тонн різних гірських порід призводить до викиду в біосферу практично всіх відомих природних радіонуклідів. Найбільш високий рівень радіоактивності в компонентах біосфери відзначається в районах розташування уранових підприємств і родовищ радіоактивних руд – так званих уранових і торієвих провінцій. Важливим джерелом надходження в біосферу природних радіонуклідів є природне органічне паливо, що використовується транспортом, енергетичними установками й ТЕС. Застосування в сільському господарстві мінеральних добрив супроводжується накопиченням природних радіонуклідів в орних ґрунтах,

рослинах і водоймах. Природний радіаційний фон створюється природними радіонуклідами, які діляться на дві групи. Перша група – радіонукліди, що безупинно утворюються при взаємодії космічного випромінювання з ядрами атомів атмосфери й земної кори. Друга – радіонукліди й продукти їхнього розпаду, що містяться в земній корі й гідросфері. Серед останніх основний внесок у дозове навантаження вносять радіонукліди калію (^{40}K), рубідію (^{87}Rb), урану (^{235}U , ^{238}U) і торію (^{232}Th).

В атмосферному повітрі невелика кількість радіонуклідів перебуває у вигляді аерозолів і газів. Це радон (^{222}Rn), джерелом якого є радій (^{226}Ra), що міститься в ґрунті й гірських породах. У приповерхньому шарі атмосфери середня питома активність радону (^{222}Rn) становить $2,6 \text{ Бк}\cdot\text{м}^{-3}$. Зі збільшенням висоти його активність знижується. Високим вмістом радону відрізняється вода артезіанських колодязів, питома радіоактивність якої може досягати $10^5 \text{ Бк}\cdot\text{дм}^{-3}$. У значній мірі радон випаровується при кип'ятінні води. Отже, в організм людини радон надходить переважно з некип'яченою водою, але й у цьому випадку швидко виводиться з організму. Внаслідок високої міграційної здатності радію й радону навколо уранових родовищ утворюються ареали підвищеної радіоактивності, так звані радіоактивні аномалії, у яких вміст радіонуклідів у порівнянні з іншими територіями в сотні й тисячі разів більший. У мізерних кількостях радій міститься в природних водах повсюдно. Радіоактивні води, що відрізняються високим вмістом природних радіоактивних елементів радію й радону (радієві, радонові й т.п.), знайшли широке застосування в лікувальній практиці. У формування природного радіаційного фону значний внесок вносять тритій ^3H та ізоотп вуглецю ^{14}C , які утворюються в атмосфері Землі внаслідок взаємодії космічних часток високих енергій зі стабільними елементами, а також у ядерних реакторах, при випробуванні ядерної й термоядерної зброї. Природна радіоактивність річкових, озерних і інших вод в основному визначається ^{40}K . Концентрація радіонуклідів у річковій воді залежить від кліматичних умов, гідрохімічного складу води, типу гірських порід, крізь які протікають річки. Високі концентрації природних радіонуклідів характерні також для ґрунтових вод. Води гірських річок збагачуються мінеральними речовинами й радіонуклідами. Таким чином, природна радіоактивність вод перебуває в прямої залежності від мінералізації й радіоактивності порід, які вони омивають. Концентрація природних радіонуклідів урану, торію, радію, свинцю й полонію в морській біоті в багато разів більше, ніж у воді. Для деяких гідробіонтів коефіцієнти *КН* природних радіонуклідів перевищують 1000.

Протягом всього життя гідробіонти піддаються зовнішньому й внутрішньому природному опроміненню. Потужність дози зовнішнього опромінення в значній мірі залежить від особливостей біотопу, у якому живе гідробіонт. Так, доза опромінення нейстону, що тримається в

поверхні води, формується переважно за рахунок космічного випромінювання. Представники бентосу опромінюються радіонуклідами, розчиненими у воді й містяться в донних відкладах. Нерівномірність внутрішнього опромінення організмів обумовлена особливостями накопичення радіонуклідів у різних тканинах і органах. Доза внутрішнього опромінення риб в основному визначається енергією розпаду ^{40}K і ^{210}Po , що містяться в тканинах.

Накопичення й виведення радіонуклідів з організму гідробіонтів регулюються процесами їхньої життєдіяльності. Основний шлях залучення радіонуклідів у тваринні організми – трофічний. Велике значення в накопиченні радіонуклідів має також сорбція з водного середовища, найбільш характерна для покривних тканин. При зниженні вмісту радіонуклідів у воді й продуцентах зменшується рівень їхнього накопичення і у консументів. Відмирання старих особин з високим вмістом радіонуклідів і поява молодих особин у водному середовищі із більш низькими їхніми концентраціями обумовлюють зниження кількості радіонуклідів в організмах наступних поколінь. Вміст радіонуклідів в організмах гідробіонтів, особливо риб, є одним з найважливіших показників радіоекологічної ситуації у водної екосистемі. Гідробіонти здатні накопичувати практично всі розчинені у воді радіонукліди. Досить інтенсивно накопичують радіонукліди бентосні організми, зокрема молюски.

Накопичення й нерівномірність розподілу радіонуклідів в організмах має важливе радіобіологічне значення. Так, мікроскупчення урану провокує локальне й тривале іонізуюче опромінення й токсичну дію на гідробіонтів. Потужність дози опромінення в місцях локалізації мікроскупчень урану в тисячі – десятки тисяч разів перевищує потужність дози при його рівномірному розподілі. Риби є продуктом харчування людей і разом з водою становлять основні шляхи транспорту радіонуклідів від водної екосистемі до організму людини. Тому накопичення радіонуклідів в організмі риб має особливе значення й повинне знаходитись під постійним радіогігієнічним контролем. Протягом року вміст радіонуклідів в організмі риб змінюється. Максимальний рівень припадає на весняний період, що пов'язано зі зливом радіонуклідів весняними паводковими водами з водозбірної площі і з більш інтенсивним обміном речовин у риб у зв'язку з підвищенням температури води.

Наслідком дії іонізуючого випромінювання на гідробіонтів є радіаційна стимуляція, порушення різних фізіологічних і біохімічних процесів, найрізноманітніші аномалії росту й розвитку, морфологічні зміни окремих органів і організму в цілому, спадкоємні зміни, скорочення тривалості життя й, нарешті, загибель. Зміни в біосистемах під впливом іонізуючого випромінювання одержали назву *радіобіологічних ефектів*. Гідробіонти мають дуже обмежені можливості компенсаторних

приспосовань до іонізуючого випромінювання. Відсутність рецепторів, які б сигналізували про дію іонізуючого випромінювання, не дає можливості навіть рухливим організмам мігрувати в більш безпечні біотопи. Реакція біологічних багаторівневих структур на дію опромінення настає з різним ступенем запізнювання. Якщо на атомно-молекулярному рівні час прояву дії радіації становить іноді від 10–16 до 1 секунди, то на ценотичному рівні наслідки променевої поразки виявляться лише через роки, десятиліття, а можливо й через сторіччя. Час прояву й ступінь порушень у гідробіонтів залежать від дози опромінення й радіочутливості окремих тканин, органів і організму в цілому, а також від комплексу модифікуючих факторів, що завжди діють у природних умовах. *Радіочутливість* характеризує швидкість і ступінь реагування організму на дію іонізуючого випромінювання. Радіочутливість виражається в одиницях поглиненої енергії, здатної викликати прояв реакції в певній частини популяції досліджуваних гідробіонтів. Для визначення радіочутливості гідробіонтів використовуються такі реакції, як пригнічення синтезу ДНК, утворення хромосомних аберацій (зміна лінійної будови хромосом), пригнічення росту й розвитку, рефлекторна діяльність організму, порушення репродуктивних процесів, відмирання клітин і загибель організмів. При спільному впливі радіонуклідного й хімічного забруднення можливо як посилення, так і ослаблення ефектів ушкодження, обумовлене активністю й тривалістю дії факторів. Проблема радіочутливості гідробіонтів різних трофічних рівнів і еволюційного розвитку, а також різної радіочутливості тканин одного організму в онтогенезі є однією з найбільш актуальних проблем радіоекології природних вод. Радіочутливість організмів одного виду на різних етапах онтогенезу також сильно розрізняється. У гідробіонтів чутливість до іонізуючого випромінювання збільшується від нижчих форм до більш високоорганізованих і зменшується від ранніх стадій розвитку до більш пізніх. За радіочутливістю гідробіонтів можна розташувати в наступний ряд: риби → ракоподібні → молюски → водорості → бактерії. Для радіочутливих організмів характерні активна життєдіяльність і високий рівень енергетичного обміну. Гідробіонти, яким властива часта зміна поколінь, більш лабільні й на підвищення дії іонізуючого випромінювання швидше відповідають мутаціями й зміною чисельності. Радіовитривалі особини відрізняються станом фізіологічного спокою, низьким рівнем метаболізму, наявністю стадій, пристосованих до несприятливих умов (спор, цист, діапауз).

Забруднення природних вод природними й штучними радіонуклідами супроводжується зростанням у гідробіонтів потужності поглиненої дози в досить широкому діапазоні. Дослідження свідчать про високу радіорезистентність бактеріального населення водних об'єктів. На прояв радіобіологічних ефектів можуть впливати такі абіотичні фактори, як фотоокиснення, температура, *pH*, солоність і *Eh*. Їхній вплив далеко не

однозначний: можуть підсилюватися або пригнічуватися радіобіологічні ефекти, у значній мірі залежні, з одного боку, від дози опромінення, а з іншого боку – від біологічних особливостей організмів. Непередбачених модифікацій радіобіологічних ефектів варто очікувати при спільному радіаційному і хімічному забрудненні водного середовища. При цьому підсилюється ймовірність порушень у біосистемах, скорочення життя організмів і їхньої загибелі.

У комплексі реакцій на радіаційне ураження виділяються не тільки первинні прояви, пов'язані з безпосередньою дією іонізуючого випромінювання на окремі організми, але й вторинні реакції, що виявляються в різних змінах гідробіоценозів через роки й навіть сторіччя. Таким чином, радіонуклідне забруднення водойм супроводжується як прямим ураженням біосистем внаслідок дії іонізуючого випромінювання, так і опосередковано – внаслідок порушення збалансованих структурно-метаболических зв'язків у гідробіоценозах.

7.8 Термофікація («Теплове забруднення») водного середовища

Вплив нагрітих вод на функціональний стан водних екосистем визначається рівнем підвищення температури. Крім позитивного впливу, реєструються й негативні наслідки перегріву води, які характеризуються як «теплове забруднення» водного середовища. Найбільш негативний вплив на водні екосистеми нагріті води ТЕС і АЕС роблять у південних регіонах, де влітку температура води в природних умовах може зростати до 30°C и вище. Внаслідок цього у водоймах підсилюється пряма температурна стратифікація, формуються потоки води з різною густиною. Узимку невеликі й неглибокі водойми-охолоджувачі не замерзають, а в великих – утворюються значні ополонки. Вода, розташована по їхній периферії, має більш високу густину, внаслідок чого виникає густинне й хімічне розшарування водних мас. Зони нагрівання характеризуються зниженим вмістом кисню й зсувом карбонатної рівноваги у бік перенасичення води карбонатом кальцію (CaCO₃). Вплив підігрітих вод на водні екосистеми залежить від їхньої температури й чутливості до неї різних гідробіонтів. Помірне підвищення температури води (24–26°C) сприяє зростанню видового різноманіття планктонних і бентосних організмів, інтенсифікації фотосинтезу водяних рослин (фітопланктону, макрофітів). Завдяки цьому збільшуються вміст розчиненого кисню в трофогенному шарі води й чисельність бактеріального населення в придонних шарах, що сприяє деструкції ОР і поліпшенню самоочисної здатності водних екосистем.

Температура води 28–32°C для більшості водних організмів є граничною. У таких умовах може спостерігатися пригнічування метаболічних процесів у представників деяких систематичних груп і

зростати їхнє відмирання. У той же час чисельність сапрофітних і інших бактерій зберігається на досить високому рівні, що сприяє інтенсивній деструкції ОР. При цьому зменшується вміст розчиненого кисню не тільки в придонних, але й у поверхневих шарах води. В умовах значного підвищення температури води (35–40°C) зникають цілі таксономічні групи гідробіонтів. При цій температурі відмирають і організми перифітону, що також призводить до додаткового органічного забруднення водних об'єктів. У кожного виду гідробіонтів є свій діапазон адаптивних можливостей стосовно змін температури водного середовища. Деякі організми можуть жити навіть у гарячих джерелах, де температура досягає 70°C. Реакція на підвищення температури неоднакова в різних видів. Так, форель може переносити зростання температури води до 26–28°C, але при цьому вона втрачає здатність до розмноження. Висока температура водного середовища часто є причиною зниження опірності організму риб до інфекційних та інвазійних захворювань. Різко підвищується чутливість риб і безхребетних до токсичних забруднень, зокрема, у дафній при температурі води 30–32°C чутливість до міді й цинку підвищується в 10–100 разів, а до кадмію – навіть на кілька порядків.

В екосистемах, що знаходяться під впливом теплового забруднення, виявляється значно менша кількість видів гідробіонтів, ніж у природних екосистемах, для яких характерні сезонні зміни температурного режиму. Природні сезонні коливання температури води дають можливість більшій кількості видів домінувати в окремі сезони року, а відповідно й конкурувати за простір і їжу на певній ділянці акваторії. До теплового забруднення, коли «зрізуються» сезонні коливання температури води, пристосовується лише обмежена кількість теплолюбних видів гідробіонтів, що й визначає спрощення біорізноманіття «перегрітих» водних екосистем.

Питання для самоперевірки

1. Що собою являє органічне забруднення водойм, які існують джерела евтрофікації?
2. Що собою являє токсичне забруднення водойм?
3. Які існують методи оцінки і контролю токсичності води?
4. У чому полягає суть самозабруднення та самоочищення водойм?
8. Який вплив на гідро біонти чинить радіонуклідне забруднення?
9. У чому полягає суть термофікації водойм?

ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Алимов А.В. Введение в продукционную гидробиологию. –Л.: Гидрометеоиздат, 1989.
2. Гриб Й.В., Клименко М.О., Сондак В.В. Відновна гідро екологія порушених річкових та озерних систем. – Рівне: Волинські обереги, 1999, т.1.
3. Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. – Л.: Наука, 1981.
4. Клименко М.О., Трушева С.С., Гроховська Ю.Р. Відновна гідро екологія порушених річкових та озерних систем. – Рівне: НУВГП, 2004, т.3.
5. Константинов А.С. Общая гидробиология. – М.: Высшая школа, 1986.
6. Кражан С.А., Лупачева Л.И. Естественная кормовая база водоемов и методы ее определения при интенсивном ведении рыбного хозяйства (Справочный материал для работников прудовых хозяйств УССР) – Львов: УААН, 1999.
7. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах: фитопланктон и его продукция/ Под ред. Г.Г.Винберга, Г.М.Лаврентьевой/. – Л.: ГОСНИОРХ, 1981.
8. Поліщук В.В., Трав'янку В.С., Коненко Г.Д., Гарасевич І.Г. Гідробиологія і гідрохімія річок правобережного Придніпров'я. – К., Наукова думка, 1978.
9. Протасов А.А. Пресноводный перифитон. –К.: Наукова думка, 1994.
10. Романенко В.Д. Основи гідроекології. – К.: Обереги, 2001.
11. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений// Под ред. Абакумова В.А. – Л.: Гидрометеоздат, 1983.
12. Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология / Под ред. Зайцева Ю.П., Александрова Б. Г., Миничевой Г. Г. – К.: «Наукова думка», 2006. – 703 с.
13. Зайцев Ю. П. Введение в экологию Чёрного моря. – Одесса: «Эвен», 2006. – 224 с.
14. Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. – 285 с.

КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ

з дисципліни

ОСНОВИ ГІДРОБІОЛОГІЇ

Укладач: О.А. Тучковенко

Підп. до друку
Умовн. друк. арк.

Формат
Тираж

Папір
Зам. №

Надруковано з готового оригінал-макета

Одеський державний екологічний університет
65016, Одеса, вул. Львівська,
