

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

О.М. Соборова

«ГІДРОБІОЛОГІЯ»

Конспект лекцій

Одеса
Одеський державний екологічний університет
2024

УДК 639.3

С 54

Соборова О.М.

С 54 Гідробіологія: конспект лекцій. Одеса, Одеський державний екологічний університет, 2024. 189 с.

ISBN 978-966-186-318-6

Конспект лекцій присвячений вивченню загальних відомостей про гідробіологію як комплексну науку та її місце в системі екологічних знань. Наводяться дані про умови існування та життєві форми угруповань пелагіалі і бенталі. Надається характеристика основних чинників навколишнього середовища, аналізується вплив найважливіших факторів на життєдіяльність гідробіонтів, роль у формуванні біологічної сировини та якості водного середовища, гідроекологічна характеристика найважливіших водних об'єктів України

Конспект лекцій для бакалаврів II року денної та заочної форм навчання за спеціальністю 207 Водні біоресурси та аквакультура, ОП «Охорона, відтворення та раціональне використання гідробіонтів»

УДК 639.3

*Рекомендовано методичною радою Одеського державного екологічного університету Міністерства освіти і науки України як конспект лекцій
(протокол №5 від 25. 04. 2024 р.)*

ISBN 978-966-186-318-6

© Соборова О.М. 2024
© Одеський державний екологічний університет, 2024

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА.....	5
1 ФІЗИКО-ХІМІЧНІ УМОВИ ІСНУВАННЯ ВОДНОГО НАСЕЛЕННЯ.....	6
1.1 Фізико-хімічні властивості води.....	6
1.2 Фізико-хімічні властивості ґрунтів.....	12
2 ГІДРОСФЕРА ЯК СЕРЕДОВИЩЕ ЖИТТЯ ГІДРОБІОНТІВ.....	15
2.1 Середовище та його елементи.....	15
2.2 Екологічна валентність.....	15
2.3 Адаптації.....	16
2.4 Фактори середовища: основні поняття. Основні фактори водного середовища	17
3 БІОТОПИ ВОДОЙМ І ЖИТТЄВІ ФОРМИ ГІДРОБІОНТІВ: ПЕЛАГІАЛЬ.....	24
3.1 Життєві форми гідробіонтів.....	24
3.2 Основні зони пелагіалі Світового океану.....	25
3.3 Внутрішні водойми, річки і канали.....	26
3.4 Планктон. Нейстон, пелагобентос і плейстон.....	27
3.5 Міграції.....	37
4 БІОТОПИ ВОДОЙМ І ЖИТТЄВІ ФОРМИ ГІДРОБІОНТІВ: БЕНТАЛЬ.....	42
4.1 Життєві форми бенталі.....	42
4.2 Рух бентонтів.....	44
4.3 Міграції бентонтів.....	46
4.4 Населення бенталі морів і океанів.....	47
5 НАСЕЛЕННЯ ВОДОЙМ РІЗНОЇ СОЛОНОСТІ ТА ВОДНО-СОЛЬОВИЙ ОБМІН ГІДРОБІОНТІВ.....	52
5.1 Класифікація природних вод по сольовому складу.....	52
5.2 Водно-сольовий обмін, значення розчинених солей.....	57
5.3 Захист від обсихання й виживання у висохлому стані.....	58
5.4 Захист від осмотичного зневоднювання і обводнювання.....	60
5.5 Сольовий обмін і виживання в умовах різної солоності.....	64
5.6 Населення вод різної солоності.....	66
6 ГАЗООБМІН ГІДРОБІОНТІВ.....	68
6.1 Дихання гідробіонтів.....	68
6.2 Адаптації гідробіонтів до газообміну. Інтенсивність дихання	69
6.3 Газообмін як показник обміну речовин і енергії.....	75
6.4 Стійкість гідробіонтів до дефіциту кисню і замор явищ.....	76

7	РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРИ В ЖИТТІ ГІДРОБІОНТІВ.....	78
7.1	Температура як фактор.....	78
7.2	Значення температури для гідробіонтів.....	80
7.3	Адаптивні механізми регуляції температури в різних типів гідробіонтів.....	81
7.4	Населення різних температурних зон Світового океану та континентальних водойм.....	82
8	ВПЛИВ КОМПЛЕКСУ ФАКТОРІВ НА ВОДНІ ОРГАНІЗМИ.....	85
8.1	Водневі іони та окислювально-відновний потенціал.....	85
8.2	Світло. Звук, електрика і магнетизм	86
8.3	Загальна характеристика екологічної ніші. Багатомірна ніша.....	91
8.4	Вплив сезонних явищ на життя гідробіонтів.....	92
9	ЖИВЛЕННЯ ГІДРОБІОНТІВ.....	94
9.1	Категорії їжі гідробіонтів. Спектри живлення і харчова елективність.....	95
9.2	Інтенсивність живлення і засвоєння їжі.....	105
10	ПОПУЛЯЦІЇ ГІДРОБІОНТІВ І ЇХ ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ В ГІДРОСФЕРІ.....	109
10.1	Структура популяцій. Внутрішньо популяційні відносини..	110
10.2	Функціональні особливості популяцій.....	121
10.3	Відтворення і динаміка популяцій гідробіонтів.....	125
10.4	Смертність і виживаність. Динаміка чисельності й біомаси популяцій.....	128
11	ГІДРОБІОЦЕНОЗИ, ЇХ ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ В ГІДРОСФЕРІ.....	135
11.1	Структура гідробіоценозів.....	136
11.2	Міжпопуляційні відносини в гідробіоценозах.....	140
11.3	Трансформація речовин і енергії.....	146
12	ЗАБРУДНЕННЯ ВОДОЙМ ТА РОЛЬ ГІДРОБІОНТІВ У ЇХ ОЧИЩЕННІ.....	150
12.1	Органічне забруднення. Самозабруднення і самоочищення водойм.....	150
12.2	Евтрофікація, її причини та наслідки для водних екосистем.....	156
	ПЕРЕЛІК ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАНЬ.....	184

ПЕРЕДМОВА

Забезпечення потреб людини у харчових білках можливе лише за умов цілеспрямованого збільшення продуктивності водойм, вміння визначити біологічно обґрунтовані норми вилову риби, цінних безхребетних, ефективного ведення аква- та марикультури. У зв'язку з цим виникає потреба не тільки в знанні всіх тих гідробіонтів, які населяють різні водойми, їх біології, закономірностей біологічних явищ тощо, але і в прогнозуванні можливих змін від інтенсивного впливу на них господарської діяльності та управління їх продуктивністю в інтересах людини. У вирішенні цих питань важливу роль відіграє наука гідробіологія, яка вивчає життя гідросфери.

Мета вивчення дисципліни – ознайомити студентів із загальними закономірностями формування гідробіоценозів, адаптаціями гідробіонтів до середовища мешкання, роллю окремих груп водних організмів у формуванні біопродуктивності та якості води.

Завдання, які стоять при вивченні дисципліни «Гідробіологія» включають:

- дати оцінку місцю гідробіології в системі біологічних наук, її ролі у господарстві, застосовувати методи гідробіологічних досліджень;
- оцінити вплив факторів зовнішнього середовища на життя гідробіонтів;
- визначати основні фізико-хімічні властивості води та донних накопичень і їх значення у житті водних організмів;
- оцінити умови існування організмів в товщі води, розподіл гідробіонтів в залежності від структури та динаміки водних мас та пристосування організмів для існування в товщі води;
- визначати основні зони бенталі в морських та прісних водах та оцінювати життєві форми населення бенталі;
- визначати вплив факторів зовнішнього середовища на населення бенталі.

При підготовці цього конспекту лекцій були використані літературні джерела довідкового характеру, посібники та підручники вітчизняних та іноземних авторів.

У силлабусі дисципліни «Гідробіологія» наведені змістовні лекційні та лабораторні модулі, контрольні питання для захисту лабораторних робіт та критерії оцінювання. Ознайомитись з силлабусом можна за посиланням - <http://eprints.library.odku.edu.ua/id/eprint/11463>

1 ФІЗИКО-ХІМІЧНІ УМОВИ ІСНУВАННЯ ВОДНОГО НАСЕЛЕННЯ

1.1 Фізико-хімічні властивості води

З числа земних абіотичних факторів найбільше екологічне значення мають фізичні й хімічні властивості води – питома вага, в'язкість, поверхневий натяг, мутність, освітленість, прозорість, колір. Вода – не тільки середовище, що оточує гідробіонтів, але й одночасно їхнє внутрішнє середовище, оскільки тіло гідробіонтів більш ніж на 90 % складається з води. Водні організми формують також зовнішнє середовище один для одного, виділяючи й споживаючи кисень і діоксид вуглецю, виділяючи продукти свого обміну (екзометаболіти), поїдаючи один одного (хижаки – жертви). Вода як фізико-хімічне тіло впливає на життя водного населення. Вона не тільки задовольняє фізіологічні потреби організмів (як у мешканців суші), але і служить їм:

- ✓ опорою,
- ✓ приносить кисень та їжу,
- ✓ несе метаболіти,
- ✓ переносить статеві продукти і самих гідробіонтів.

Завдяки рухливості води в гідросфері можливе існування прикріплених тварин, яких, як відомо, немає на суші. Тому властивості води – *найважливіший фактор абіотичного середовища водного населення*. Для бентосних організмів першорядного значення набувають фізико-хімічні особливості ґрунту, що заселяється ними.

Молекула води складається із двох атомів водню й одного атома кисню, але тому що перші мають 3 ізотопні форми, а другі – 6, то можуть існувати 36 різновидів води, з яких у природі зустрічаються лише 9.

Вхідні до складу молекули води ядра водню й кисню утворюють рівнобедрений трикутник зі стороною 15 нм. У його основі перебувають два протони, а у вершині – ядро атома кисню. З 8 електронів зовнішнього електронного шару кисню дві пари утворюють ковалентні зв'язки О–Н, а інші – дві неподілені електронні пари. Електрони, що утворюють зв'язки О–Н, зміщені до електронегативного кисню, у результаті чого атоми Н здобувають ефективні позитивні заряди. Неподілені електронні пари зміщені щодо атома кисню й створюють два негативних полюси (рис. 1.1).

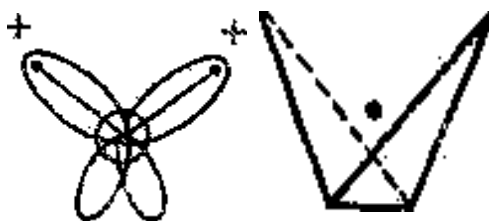


Рисунок 1.1 – Схема будови молекули води

Таким розташуванням зарядів визначається дипольний характер молекул води. Тому електроліти у воді легко дисоціюють на іони в результаті їхнього притягання своєрідними електромагнітами – дипольними молекулами води. У замерзлій воді атом кисню кожної молекули бере участь в утворенні двох водневих зв'язків із двома сусідніми молекулами. Із двома іншими взаємодіють атоми водню. Молекули, що стикаються один з одним своїми різнойменними полюсами, утворюють шари. Кожна з них пов'язана із трьома, що належать тому ж шару, і з однією – із сусіднього. При такій структурі виникають численні порожнечі розміром більше молекули води, тому щільність льоду менше 1.

При таненні льоду частина водневих зв'язків руйнується, молекули що відірвалися розміщуються в порожнечах вихідних агрегатів, щільність води зростає. З подальшим нагріванням до 4°C розрив водневих зв'язків триває, ущільнення води переважає над ефектом теплового розширення.

Після 4°C теплове розширення починає переважати над ущільненням, спричиненим триваючим розривом водневих зв'язків, густина води починає знижуватися. Розрив всіх зв'язків відбувається тільки при переході води в пару; при 20°C зберігається їх половина.

У порівнянні із ґрунтом і повітрям вода відрізняється набагато більшою термостабільністю, що сприятливо для існування життя. Збереженню температурної сталості води сприяє її надзвичайно висока теплоємність, рівна $4,19 \times 10^3$ Дж / (кг·К) або 1 кал / (г·град). Пояснення такої аномально високої теплоємності полягає в тому, що частина одержуваної теплової енергії витрачається на розрив водневих зв'язків між асоційованими молекулами. У результаті вода повільно проохолоджується й нагрівається при зміні сезонів року, а також часу доби, відіграючи роль важливого регулятора температури. Максимальні коливання її у Світовому океані не перевищують $30\text{--}40^{\circ}\text{C}$, у той час як у ґрунті й на повітрі вони можуть досягати $110\text{--}120^{\circ}\text{C}$. Підвищенню термостабільності води в природних умовах сприяє її аномальна властивість зменшувати свою густину зі зниженням температури від 4 до 0°C (для прісної води). Розширюючись при замерзанні, вода перетворюється в лід, що, будучи більш легким, ніж вода, плаває на її поверхні й утворює теплоізоляційний шар, що попереджає промерзання водойм.

Узимку підлідні холодні води не поринають углиб, плаваючи на більш теплих; улітку прогріті води не опускаються до дна, де перебувають більш холодні і тому більше щільні води.

Шаруватість, що утворюється, або *температурна стратифікація*, улітку попереджає прогрівання до дна навіть порівняно дрібних водойм, а взимку – охолодження всієї водної маси нижче 4°C . Наприклад, у рибоводних ставках глибиною 1–1,5 м різниця в температурі води дна й поверхні може досягати в жаркі дні $7\text{--}10^{\circ}\text{C}$. Аномальні властивості, що обумовлюють виникнення температурної стратифікації, а також порівняно

низька теплопровідність води (0,557 Вт/ (см·К), або 1,110 кал / (см·град)) істотно гальмують вирівнювання температурних градієнтів у пелагіалі водойм.

Підтримці термостабільності води сприяють у край високі теплота пароутворення ($2,26 \times 10^6$ Дж/кг, або 539 кал/г при 100 °С) і плавлення льоду ($3,35 \times 10^5$ Дж/кг або 80 кал/г).

Коли надходження тепла у водойми підсилюється і вода починає нагріватися, випаровування зростає, внаслідок чого підвищення температури сповільнюється. При охолодженні води нижче 0°С і утворенні льоду тепло, що виділяється, гальмує подальше зниження температури.

При 4 °С вона дорівнює 1. Густина природної води може підвищуватися за рахунок розчинення в ній різних солей до 1,347 г/см³ і помітно змінюється з підвищенням температури:

Температура, °С	0	4	10	20	30
Густина, г/см ³	0,99986	1,00000	0,99972	0,99823	0,99567

На перший погляд, зміни густини з підвищенням температури не так істотні. Однак варто врахувати, що питома вага гідробіонтів звичайно відрізняється від одиниці лише в другому або навіть у третьому знаку. Тому температурні коливання густини води в межах третього і четвертого знака означають дуже багато в житті пелагічних організмів в сенсі зміни умов плавання (різна опірність середовища). Інше значення густини води як екологічного фактора пов'язане з її тиском на організм, що на глибинах, вимірюваних кілометрами, виражається сотнями атмосфер. З поглибленням на 10,3 м у прісну й на 9,986 м у морську воду (при 4 °С) тиск зростає на 1 атм і в океанічних глибинах може досягати понад 1000 атм.

Організми, здатні існувати в широкому діапазоні тиску води, називаються *еврибатними* (*bathus* – глибина), а ті що не витримують більших коливань цього фактора – *стенобатними*. Наприклад, голотурії *Elpidia* і *Myriotrochus* зустрічаються на глибинах від 100 до 9000 м, хробак *Priapulius caudatus* – у літоралі й на глибині до 7 тис. м. Найбільш стійкі до підвищення гідростатичного тиску еврибатні форми, що витримують 1130 атм.

Серед видів витривалих (600-1000 атм.) і помірно витривалих (400–600 атм) є морські літоральні, пелагічні морські і прісноводні, серед мало витривалих (100–300 атм.) і найбільш чутливих - прісноводні й морські пелагічні форми. Середня витривалість у літоральних донних видів вище, ніж у планктонних. Реакція на підвищення тиску подібна у всіх гідробіонтів: спочатку порушення й посилення рухової активності, потім тетанус, інактивація й загибель. У багатьох гідробіонтів, зокрема в личинок ракоподібних, головоногих двостулкових молюсків, підвищення тиску викликає рух нагору й позитивний фототаксис, а зниження – зворотну реакцію; очевидно, тиск – важливий фактор, що визначає характер розподілу

життя в товщі води. Величина тиску символізує гідробіонтам глибину знаходження, і вони можуть регулювати останню, керуючись баричним градієнтом. Особливо важливе значення це має для форм, що регулярно здійснюють значні вертикальні переміщення в товщі води (міграції й ін.). Цікаво, що личинки *Mytilus edulis* реагують на підвищення тиску спливанням, а на більш пізніх стадіях ця реакція зникає; така зміна реакцій сприяє розселенню личинок на ранніх стадіях й осіданню на більш пізні. Установлено, що стискальність багатьох гідробіонтів (деяких рівноногих рачків, евфаузіїд) на 15–40 % вище, ніж води. Із зануренням щільність тварин усе більше наближається до густини води, і вони завжди можуть знайти таку глибину, де будуть мати стійку нейтральну плавучість. Тиск у найбільшій мірі впливає на біологічні структури й метаболічні реакції. Якщо в результаті останніх об'єм системи знижується, рівновага зрушується у бік утворення кінцевих продуктів, якщо підвищується – спостерігається протилежний ефект.

Крім зрушення рівноваги реакцій зі зміною тиску спостерігається й інший ефект – іншими стають швидкості реакцій. Це пов'язане з утворенням тієї або іншої кількості проміжних активованих комплексів. Якщо об'єм системи, що містить неактивовані вихідні речовини, менше, ніж при їхній активації, остання буде гальмуватися, і реакції, що каталізуються ферментами, будуть протікати повільніше. Коли об'єм активованого комплексу буде менше, ніж об'єм його компонентів до активації, швидкість реакцій, що каталізуються ферментами, з підвищенням тиску зросте. Інший шлях впливу тиску на швидкість реакції пов'язаний зі зміною в'язкості протоплазми й відповідно прискоренням або вповільненням дифузії.

З підвищенням тиску рівновага в системі золь – гель зміщується в праву сторону, швидкості дифузії знижуються. Оскільки підвищення температури веде до зсуву рівноваги у зворотному напрямку, воно може знімати розглянуті баричні ефекти.

З підвищенням тиску можуть відбуватися значні зміни в структурі білків та інших речовин, що ведуть до зменшення їхнього об'єму. Наприклад, високі тиски лабілізують третинну й четвертинну структуру білків, викликаючи розрив стабілізуючих її слабких зв'язків. Така денатурація білка веде до зменшення обсягу системи білок – вода.

Розглянуті ефекти, обумовлені баричним фактором, мають величезне значення для існування гідробіонтів. Їх метаболізм надзвичайно чутливий до змін тиску, оскільки воно по-різному впливає на різні ферменти й на той самий фермент при різних температурах. У підсумку зміна тиску може хаотизувати метаболізм кліток, і в гідробіонтів виробляється ряд адаптацій, що компенсують баричні впливи. Регулюючи концентрацію, склад й активність наявних ферментів, організми в тому або іншому ступені стабілізують обмін в умовах змінного тиску. Така здатність, вироблювана історично, найбільш виражена в еврибатних форм. Наприклад, швидкість дії з підвищенням тиску у поверхневих і глибоководних риб падає значно

сильніше, ніж у мезопелагічних, що живуть у більш широкому діапазоні тисків.

Органами сприйняття гідростатичного тиску в гідробіонтів служать різні газові камери (плавальні міхури риб, газові включення в цитоплазмі найпростіших, повітрявмісні порожнини в підшві деяких медуз, у раковинах головоногих і черевоногих молюсків й ін.). Зміна тиску газу в камерах, сприйнята різними рецепторами, указує глибину занурення організму.

У личинок комара *Chaoborus americanus* зміна об'єму газової камери відбувається при сприйнятті вертикальних плинів, що символізують порушення нейтральної плавучості.

У порівнянні з іншими рідинами вода має порівняно малу в'язкість. Так, для води з температурою 10 °С в'язкість дорівнює $1,31 \cdot 10^2$ Пуаз (пз), а для гліцерину в тих же умовах – $39,5 \cdot 10^4$ пз. Мала в'язкість води полегшує організмам плавання, оскільки на подолання внутрішнього тертя шарів води, що приводять у рух, затрачається порівняно невелика сила (табл. 1.1).

Таблиця 1.1 – Підвищення температури супроводжується зниженням в'язкості води

Температура, °С	10	20	30
В'язкість води, 10^2 пз	1,31	1,1	0,87

Зі збільшенням солоності в'язкість води трохи зростає. Зміна в'язкості особливо сильно впливає на умови пересування дрібних організмів. З одного боку, вони мають порівняно малопотужну локомоторну систему, у той час як відносна поверхня, пропорційно якій діють сили тертя, дуже велика. З іншого боку, в'язкість гальмує рух тим більше, ніж ближче перебувають зміщають відносно один одного шари води. Для дрібних організмів вони розташовуються на дуже невеликих відстанях і тому подолання сил тертя вимагає значних енергетичних витрат.

Зміна в'язкості з підвищенням температури й солоності води має досить істотне значення в житті водного населення, особливо для його дрібних представників, істотно впливаючи на швидкість їхнього пересування. Величезний вплив в'язкості води здійснює на швидкість занурення організмів. При відсутності тертя гідробіонти, що не володіють локомоторною системою, позбавилися б здатності втримуватися в товщі води, а рухливим формам довелося б витрачати багато додаткової енергії, щоб уникати занурення на дно. В'язкість води полегшує організмам ширяння в її товщі, тому в багатьох гідробіонтів виробилися спеціальні адаптації, спрямовані на збільшення сил тертя з водою, особливо в літню пору, коли її в'язкість у зв'язку з підвищенням температури знижується.

Природні води перебувають у безперервному русі під впливом сили ваги, вітру, життєдіяльності гідробіонтів й інших впливів. Рух води

проявляється головним чином у формі течії, хвилювань і турбулентного перемішування.

Течії по своєму походженню можуть бути *гравітаційними* – під впливом сили ваги, – і *фрикційними*, викликаними тертям між повітряними масами та поверхнею водойми. Під впливом сили ваги переміщаються з високого на більше низький рівень води рік й інших проточних водойм. Складною взаємодією сил тяжіння Землі, Місяця й Сонця викликаються припливи й відливи й пов'язані з ними *приливно-відливні* течії.

До *градієнтно-гравітаційних* відносять течії, що обумовлені зміною нахилу поверхні водойми у зв'язку з різною густиною води (температурні градієнти, розходження в солоності), перепадами атмосферного тиску, випаданням опадів, випаруванням та ін. У зв'язку з розташуванням розрізняють течії поверхневі, глибинні, придонні, прибережні та ін.; по траєкторії – прямолінійні, циклонічні й антициклонічні; по характері руху водних часток – ламінарні й турбулентні; залежно від фізико-хімічних особливостей – теплі, холодні, солоні й т.п.; по стійкості - постійні, періодичні й тимчасові.

Велике екологічне значення для водного населення має ступінь перемішування води. У водоймах завжди виникають вертикальні й горизонтальні градієнти в розподілі температури, солоності, щільності, вмісту кисню й ін. Одночасно із цим розвиваються процеси, спрямовані на вирівнювання виникаючих градієнтів. Вони протікають у формі молекулярного і турбулентного перемішування води, причому головну роль відіграє останнє. До нього, зокрема, відносяться перемішування: *конвективне, фрикційне*, пов'язані із проточністю водойм і з деякими іншими формами поступального руху води. *Конвективне* перемішування виникає при існуванні градієнтів у густині води (розходження температур, солоності). Важливу роль у перемішуванні води грають самі гідробіоти. Вони створюють різні турбулентні струми при харчуванні й диханні, перемішують воду під час активного руху.

Рух води має для гідробіотів пряме й непряме значення. У першому випадку мова йде про перенесення пелагічних організмів у горизонтальному напрямку, переміщенні їх по вертикалі й вимиванні бентичних форм із ґрунту, що часто супроводжується їхнім зносом струмами води, як, наприклад, це спостерігається в струмках і ріках. Непрямий вплив руху води на гідробіотів позначається через принесення їжі й кисню, віднесення метаболітів, вирівнювання температурних й інших гідрологічних градієнтів, а також через вплив на формування ґрунтів. В ділянках сильних придонних течій ґрунти більш рухливі, містять менше тонких фракцій, а нагромадження донних відкладів тут не відбувається. Там, де течії слабкі або їх немає, донні відклади накопичуються, ґрунти стають стабільнішими, містять багато тонких фракцій.

Хвилі, які в основному спричиняються взаємодією водних і повітряних мас, особливо велике значення мають для мешканців прибережжя, де прибі

перетирає ґрунт, переміщує його по вертикалі й горизонталі, несе з одних місць і відкладає в інші. Деяке уявлення про силу прибою і його значення для гідробіонтів може дати той факт, що біля скелястих берегів вода іноді злітає на висоту до 100–150 м. Життя в зоні прибою вкрай збіднюється, і тут існують лише деякі форми, що пристосувалися до ударів хвиль.

Для сприйняття рухів води в гідробіонтів існують всілякі рецептори. Риби оцінюють швидкість і напрямок течій за допомогою органів бічної лінії, ракоподібні – антенами, молюски – рецепторами у виростах мантиї. У дуже багатьох безхребетних є віброрецептори, що сприймають коливання води. У гребневиків вони виявлені в епітелії, у гідромедуз – по краях манубріума, у раків представлені віялоподібними органами, що сидять у поглибленнях на поверхні тіла, личинки комах сприймають вібрацію води різними волосками й щетинками.

Існування різних форм руху й перемішування води не означає, що вона в межах кожної водойми однорідна за своїми фізико-хімічними характеристиками. Навіть у порівняно невеликих водоймах водна товща складається з окремих *водних мас*. Водна маса – це деякий порівняно великий об'єм води, що формується в певних географічних умовах басейну або в самій водоймі, що володіє протягом кожної фази гідрологічного режиму майже постійними величинами й відносно рівномірним розподілом фізичних, хімічних і біологічних характеристик, що становлять єдиний комплекс і поширюються як одне єдине ціле. Водні маси, навіть переміщаючись у географічних координатах (при наявності течій), стійко зберігають свої гідрологічні характеристики й тому є характерними біотопами пелагічних організмів.

1.2 Фізико-хімічні властивості ґрунтів

З окремих фізико-хімічних властивостей ґрунтів найбільше екологічне значення для донного населення мають розміри частинок, щільність їхнього прилягання одна до одної та стабільність взаєморозташування, ступінь змиву течіями й темп акумуляції за рахунок осідання зваженого матеріалу. Фізичні властивості ґрунтів насамперед характеризуються їх *механічним*, або *гранулометричним*, складом, під яким розуміється розмір зерен, що утворюють донні відклади.

Дрібнозернисті ґрунти називаються *м'якими*. До них відносяться глини (*пеліти*), мули (*селіти*, *алеврити*) і пісок, що мають розмір зерен відповідно менш 0,01 мм, 0,01 – 0,1 та 0,1 – 1,0 мм відповідно. *Тверді* ґрунти представлені гравієм (0,1 – 1 см), галькою (1 – 10 см), валунами (10 – 100 см) і брилами (більше 1 м). Дрібнозернисті ґрунти залежно від вмісту в них тонких фракцій (частинок дрібніше 0,01 мм) підрозділяються на пісок, мулистий пісок, піщанистий мул, мул і глинистий мул (тонких фракцій відповідно до 5, 10, 30, 50 і більше 50 %). Якщо в ґрунті присутні декілька різнорозмірних фракцій, то його називають змішаним. Стосовно ґрунтів

розрізняють *стено-* і *евриедафічні* форми (*edaphon* – ґрунт, ґрунт), з яких перші виявляють приуроченість до якому-небудь одного субстрату, а другі живуть на різних ґрунтах.

Серед стеноедафічних форм розрізняють *літофілів*, що живуть на каменях, *псамофілів*, що живуть на піску, *аргілофілів*, що селяться на глині, і *пелофілів*, життя яких пов'язана з мулистими ґрунтами (*lithos* – камінь, *psammos* – пісок, *pelos* – мул, *argillos* – глина).

Знаходячись на невластивому їм субстраті, організми піддані гнобленню або зовсім гинуть. Наприклад, у випадку вирощування личинок комара *Chironomus dorsalis* на крупному піску гине 88% особин, на дрібному піску – 57, а піщанистому мулі й мулі – відповідно 23 і 16%. Активно вибирають субстрат, необхідний для перетворення в дорослу форму, багато планктонних личинок донних безхребетних і бентосні форми, що піднімаються для розселення в товщу води.

Атрактивність («привабливість») ґрунтів визначається не тільки їх гранулометричним складом, але й багатьма іншими якостями. Дрібнозернисті ґрунти, особливо мулисті, мають різний ступінь ущільнення й у верхніх шарах лежать більш пухко, ніж у нижніх. В міру ущільнення ґрунтів занурення в них стає більше скрутним, і організми закопуються на меншу глибину. З іншого боку, занадто м'які, напіврідкі ґрунти стають недостатньо опорними й тому несприятливі для існування донних організмів.

Наприклад, у Баренцевому морі з переходом від гравію до піску й мулу середня маса гідробіонтів, що живуть на цих ґрунтах знижується з 1,34 до 0,31 і 0,05 разів. Що стосується форм, що живуть у товщі ґрунту, то тут спостерігалася зворотна картина: у гравії їхня середня маса рівнялася 3 мг, у мулі – 8 мг. Серед великих часток, які важко розсовувати, дрібним організмам пересуватися легше, і цим пояснюється різниця в розмірі тварин, що живуть у мулистому ґрунті й гравії.

Умовами руху усередині ґрунту з різним гранулометричним складом пояснюється різниця в розмірах організмів, що живуть у піску морських пляжів. Так, у пісках із середнім розміром піщинок більше 0,4 мм звичайно переважають дрібні й середні інфузорії, що не мають, як правило, явних морфологічних пристосувань до життя в піску; для пісків з розмірами піщинок 0,12-0,4 мм характерні великі плазуючі інфузорії, звичайно з витягнутою стрічкоподібною або нитковидною формою тіла; у дуже щільних пісках з розміром часток менш 0,1 мм інфузорії, як правило, майже відсутні.

Украй несприятлива для існування донного населення недостатня стабільність ґрунтів: осідання частинок, знесення поверхневих шарів струмами води й переміщення частинок відносно одна одної.

У першому випадку мешканці ґрунту засипаються шаром наносів, у другому – вимиваються й несуться течією, у третьому – перетираються, не можуть вкоренитися. Наносом і змивом ґрунту пояснюється, наприклад, крайня бідність бентосу в рівнинному плинні середньоазіатських рік Сирдар'ї,

Амудар'ї, Кури й інших рік, у яких йде енергійне розмивання русла в одних місцях і седиментація суспензій – в інших.

Перемішування ґрунтів може викликатися не тільки рухом води, але і діяльністю самих організмів. Наприклад, поліхети *Arenicola* у популяціях із щільністю 40 екз/м² щодня пропускають через свої кишечники 1,5 кг ґрунту, а за рік – близько 0,25 м³, тобто переміщують весь ґрунт у шарі глибиною 20–30 см. Креветка *Axius serratus* риє нори на глибину до 3 м; проникаючи в товщу донних опадів, креветки роблять ґрунт більш пористим і обводненим, змінюють його геологічні якості, перемішують його шари.

Багато донних тварин харчуються за рахунок пропускання через свої кишечники ґрунту, і тоді важливого екологічного значення набуває вміст у ньому органічної речовини, що утворюється в результаті влучення в ґрунт залишків організмів на тих або інших стадіях розкладання. Наприклад, у північно-східній частині Тихого океану калорійність сухої речовини донних відкладень коливається в межах 0,07 – 0,31 ккал/г і простежується кореляція між концентрацією в ґрунті органіки що легко засвоюється й біомасою ґрунтоїдів.

Найбільшу харчову цінність мертва органічна речовина має на початкових стадіях розкладання, потім його поживна цінність поступово знижується. Тому для екологічної оцінки ґрунту важливо знати не тільки зміст у ньому загальної кількості органічної речовини, але й склад останнього. Так, мертва органічна речовина океанських відкладів іноді на 30-35% представлена гуміновими кислотами й бітумами, які тваринами, як харчовий матеріал, практично не використовуються. Точно так само не доступні для них хітин, клітковина й деякі інші компоненти органічної речовини опадів.

Донні відкладення тісно взаємодіють із водою. Безупинно із ґрунту у воду надходять різні солі, гази, тверді компоненти й назустріч цьому потоку йде інший, несучий у донні відкладення різні мінеральні й органічні речовини з товщі води. Процеси взаємодії між ложем водойми і його водною масою мають велике значення для життя гідробіосу.

Питання для самоперевірки до розділу 1

1. Основні фізико-хімічні властивості води та їх значення в житті водних організмів.
2. Вода як фактор; хімічний склад та будова води; термічні особливості води; густина води; в'язкість води; рух води та водні маси.
3. Основні фізико-хімічні властивості донних відкладів та їх значення в житті гідробіонтів.

2 ГІДРОСФЕРА ЯК СЕРЕДОВИЩЕ ЖИТТЯ ГІДРОБІОНТІВ

2.1 Середовище та його елементи

Всі біологічні системи існують не ізольовано, а в тісній взаємодії з різними елементами зовнішнього стосовно них світу – середовищем.

Середовище – не всі елементи зовнішнього світу, а лише ті, з якими дана біологічна система взаємодіє безпосередньо і до впливу яких адаптована історично.

Наприклад, ґрунт – елемент середовища для донних організмів, але не для мешканців товщі води, хоча побічно може впливати на них; також популяції китів і водоростей – не елементи середовища одне для одного: вони не взаємозалежні і не взаємодіють безпосередньо між собою. Поряд з наведеним розумінням середовища існує й інше, коли воно визначається як сукупність усіх елементів зовнішнього світу, що оточує живе, а не тільки тих, з якими воно зв'язано прямими пристосувальними зв'язками.

Елементи середовища, що здійснюють той чи інший безпосередній вплив на існування населення, називаються *факторами впливу* або просто *факторами*. По своїй природі вони можуть бути розділені на:

абіотичні – фізико-хімічні впливи неживого середовища,

біотичні – впливу одних елементів населення на інші й

антропогенні (точніше *антропічні*) – впливу людини на живу природу як свідомі, так і мимовільні.

2.2 Екологічна валентність

Особини кожного виду можуть існувати тільки в певній межі мінливості окремих елементів середовища. Амплітуда коливань фактора, що може витримувати вид, називається його *екологічною валентністю*. Форми із широкою екологічною валентністю позначаються як *еврибіонтні*, з вузькою – як *стенобіонтні* (*eurys* – широкий, *stenos* – вузький). Прикладом стенобіонтних форм можуть бути мадрепорові корали, що живуть тільки в морях на твердих ґрунтах при температурі не нижче 20 °С и не виносять навіть легкого опріснення води. У якості еврибіонтного виду можна назвати корененіжку *Cyphoderia ampulla*, що зустрічається в морях, засолених болотах і прісних водоймах, у теплих і холодних озерах. Види з дуже високим ступенем еврибіонтності, наприклад тільки що зазначеної корененіжки, називаються *убіквістами* (*ubique* – скрізь).

Ступінь екологічної валентності виду можна оцінювати не тільки відносно широкого комплексу факторів (еври- або стенобіонтність), але й стосовно до кожного з них окремо, додаючи до назви відповідного фактора грецьке «*еври*» або «*стено*». Наприклад, голотурія *Elpidea glacialis*, що зустрічається у воді з температурою вище 1°С, являє собою *стенотермну* форму, а згадувана корененіжка *C. ampulla* – *евритермну* (*thermos* – тепло).

Види, стенобіонтні відносно якогось фактора, існують при його високих або низьких абсолютних значеннях. Якщо вони мають потребу у високих значеннях якогось фактора, то до назви останнього додається «-любний», а до грецького – «-фільний» (*fileo* – люблю). Наприклад, стенотермні форми, що живуть у теплих водах, будуть називатися теплолюбними або *термофільними*, у холодних – холодолюбними або *кріофільними* (*kríos* – холод). Якщо особини виду уникають високих значень фактора, то це позначається терміном, утвореним з назви даного фактора з додаванням грецького «-фобний» (*fobos* – острах).

Наприклад, форми, що не терплять помітного осолонення води, будуть називатися *галофобними* (*galos* – сіль). Іноді використовується інша термінологія: види, що живуть в умовах високої виразності даного фактора, називаються його *біонтами*. Так, форми, що населяють солоні води, називаються *галобіонтами*, що живуть на течії, – *реобіонтами* (*geo* – течу) і т.п.

Екологічна валентність виду тим ширше, чим мінливіше його середовище. Із цієї причини, наприклад у морях, прибережні форми, як правило, більш евритермні й евригалінні, аніж мешканці відкритої зони, де температурні й сольові умови стійкіше.

Точно так само мешканці поверхневого шару води більш евритермні й евригалінні ніж глибоководні форми, що живуть в умовах значної сталості температурного та сольового режиму. Чим варіабільніше умови життя у водоймі, тим різноманітніше видовий склад його населення, чим більше який-небудь фактор відхиляється у водоймі від середніх значень, тим одноманітніше населення останнього.

2.3 Адаптації

Організми, популяції, види й біоценози – не жорсткі системи, які руйнуються, якщо стани середовища відрізняються від оптимальних. Для них характерна здатність адаптуватися до середовища, тобто зберігати свою структурну цілісність і функціональну стійкість у мінливих (до певної межі) умовах зовнішніх впливів.

Усі адаптації проявляються в тім, що, регулюючи надходження або втрату енергії, вони забезпечують енергетичний баланс біологічних систем при різних станах зовнішнього середовища. Відповідно до рангу систем (організм, популяція, біоценоз) можна говорити про такі адаптації:

- ✓ онтогенетичні,
- ✓ філогенетичні
- ✓ ценогенетичні.
- ✓ По механізму здійснення розрізняють адаптації:
 - ✓ біохімічні,
 - ✓ фізіологічні,
 - ✓ поведінкові,

✓ морфологічні й деякі інші.

Звичайно вони, співіснуючи, підкріплюють один одного, підсилюючи адаптаційний ефект. Наприклад, утворення підшкірного шару жиру (морфологічна адаптація) знижує дію температурних коливань. Одночасно з цією ж метою може відбуватись вибір ділянок із кращими температурами (поведінкова адаптація) або відповідні зрушення в роботі ферментної системи (біохімічна адаптація). У всіх випадках сукупність реакцій на зміни зовнішнього середовища є відбиттям регуляторних процесів, спрямованих на збереження стабільності біологічної системи.

2.4 Фактори середовища: основні поняття. Основні фактори водного середовища

Фізичні, хімічні, фізико-хімічні, гідрологічні, оптичні й інші параметри водного середовища в певних межах забезпечують необхідні умови існування водних організмів, формування й функціонування їхніх популяцій, угруповань, біоценозів і екосистем у цілому.

Залежно від дозування того або іншого фактора умови існування біологічних систем можуть бути *оптимальними* (*optimus* – найкращий), *пессимальними* (*pessimus* – найгірший) або мати якесь проміжне значення. Оптимальними є ті умови, при яких нормальне функціонування системи в цілому визначається мінімумом енергетичних витрат. Умови, оптимальні для існування окремих компонентів у біологічній системі й протікання в ній тих або інших процесів, помітно відрізняються. Тому поняття оптимуму відбиває інтегральну оцінку сприятливості умов, у яких перебуває й функціонує розглянута система в цілому.

Такий генеральний підхід не виключає приватних оцінок оптимуму стосовно до існування окремих компонентів системи або протіканню якихось функцій.

Оптимальні й критичні значення окремих факторів не мають твердих значень для окремих організмів, популяцій і видів, будучи, зокрема, результатом адаптації до конкретних умов існування.

Наприклад, терморезистентність, стійкість до дефіциту кисню, висиханню, зміні солоності та інших несприятливих факторів різна в організмів, що перебувають у різних умовах, в особин популяції з ділянок видового арсеналу, що екологічно відрізняються одна від іншої, в особин близьких видів, що живуть у водоймах різного типу.

Велике екологічне значення має не тільки абсолютна величина того або іншого фактора, але й швидкість його зміни. Якщо вона невелика, пристосування до нових умов (аклімация) відбувається легше. Різкі впливи на біологічні системи, що викликають їхню перенапругу, одержали назву *стресових*.

Стосовно до окремих впливів можна говорити, наприклад, про температурний стрес при швидкому нагріванні або охолодженні водойми, сольовий стрес, викликаний різкою зміною солоності води, і т.п.

Населення окремих ділянок гідросфери неоднаково, оскільки вони розрізняються між собою по фізико-хімічних та інших характеристиках. Кожен вид потребує для свого існування певних умов і не може процвітати там, де їх немає. Фактори середовища, що виключають або обмежують процвітання виду, називаються *лімітуючими*.

В 1840 р. Ю. Лібіх сформулював принцип, названий згодом «законом мінімуму», відповідно до якого *величина врожаю (продукції) залежить від кількості живильних речовин, що перебувають у мінімумі*. Цей принцип має потребу в ряді обмежень.

Нерідко дефіцитна речовина може бути замінена іншою (наприклад, кальцій стронцієм при побудові раковин молюсків) або ефект дефіциту тією чи іншою мірою знімається сприятливою комбінацією інших факторів («закон сукупної дії факторів»).

«Закон» Лібіха не стосується систем з нестійким станом, коли надходження в них різних речовин незакономірно міняється і як наслідок лімітуючими поперемінно або одночасно стають багато факторів. Принцип «мінімуму», сформульований Ю. Лібіхом стосовно до живильних речовин, надалі був розповсюджений і на інші абіотичні фактори, а потім доповнений принципом «максимуму».

В 1913 р. В. Шелфорд сформулював «закон толерантності», відповідно до якого фактор, що лімітує, може впливати, перебуваючи не тільки в мінімумі, але й у максимумі (надлишок якихось речовин, високі температури і т.п.).

Значення лімітуючих факторів проявлятися не на всіх, а тільки на деяких стадіях розвитку організму, коли екологічна валентність мінімальна. Ці особливості відбиті в правилі А. Тинеманна (1926): *«Той з необхідних факторів навколишнього середовища визначає численність популяції даного виду живих істот (від нуля до максимального розвитку її), що діє на стадію розвитку даного організму, яка має найменшу екологічну валентність, притому діє в кількості або в інтенсивності найбільш далеких від оптимуму»*. Найменша екологічна валентність у гідробіонтів звичайно спостерігається на ранніх стадіях розвитку, і роль абіотичних лімітуючих факторів проявляється найбільшою мірою в цей час.

Різні фактори можуть взаємодіяти між собою, підсилюючи позитивний або негативний вплив на біоту або послабляючи його. У першому випадку мова йде про *синергічну* дію, а в другому – про *антагоністичну*. Наприклад, отруєння риб токсичними речовинами підсилюється в умовах кисневого дефіциту, а вищі водяні рослини є антагоністами водоростей, оскільки виділяють речовини, що згубно впливають на них (альгіциди або антибіотики природного походження).

Крім того, характер взаємодії може бути непрямим, опосередковуючись через ряд проміжних процесів, або двостороннім: наприклад, риба білий амур, виїдаючи вищі водні рослини, підвищує рибопродуктивність ставків, але разом з тим підриває кормову базу коропа, що живиться серед заростей макрофітів, і викликає погіршення газового режиму внаслідок їхнього видалення.

Багатофакторність водного середовища і взаємодія факторів обумовлюють труднощі, що виникають при з'ясуванні причин аномальних явищ у водних екосистемах, а також при прогнозуванні змін, які можуть відбутися під впливом природних або антропогенних факторів. У природних умовах окремі фактори діють не ізольовано, а сукупно, і при цьому їхня роль може сильно трансформуватися. Наприклад, оптимум освітленості для організмів сильно змінюється в різних температурних умовах залежно від концентрації кисню, активної реакції середовища і її окислювально-відновного потенціалу.

Підвищення температури, що прискорює обмін речовин й одночасно послабляє зв'язування кисню гемоглобіном, може бути сприятливим для гідробіонтів, коли вода добре аерована, і згубним, якщо респіраторні умови гірше. Чим сильніше міняється даний елемент середовища в просторі й у часі, тим звичайно більше його екологічне значення. Істотну роль грає також ступінь регулярності впливу даного фактора на населення, регулярність його зміни в часі.

Відповідно до цього, серед мінливих факторів варто розрізняти ті, які змінюються закономірно періодично й без закономірної періодичності. Фактори, що змінюються закономірно періодично, обумовлюють формування у видів характерних для них біологічних циклів (добових, сезонних, річних й ін.), специфічних типів динаміки чисельності й деяких інших видових ознак.

Фактори, що змінюються без закономірної періодичності, головним чином впливають на поширення виду й на його чисельність.

Вплив факторів на населення може бути залежним або незалежним від його численності. Перший випадок більш характерний для дії біотичних факторів.

Наприклад, результат впливу хижака на популяцію жертви в найсильнішій мері залежить від щільності останньої. Та ж картина спостерігається при впливі паразитів на їхніх хазяїв. Абіотичні фактори, особливо різкі зміни фізичних умов (шторми, різкі похолодання й ін.), як правило, впливають на населення поза залежністю від його щільності, хоча в окремих випадках і тут виявляється зв'язок.

Наприклад, у прибережних зонах водойм, зокрема морів, донні макрофіти, що перебувають у заростях, легше переносять прибії, ніж одиночні рослини. Риба в скупченнях проявляє більшу стійкість до токсичної дії деяких шкідливих речовин, нейтралізуючи їхню дію масою виділеного слизу.

Обидва наведених приклада ілюструють можливості населення кондиціювати своє середовище, тобто робити його більш відповідним своїм життєвим потребам.

Серед абіотичних факторів розрізняють *космічні* й *земні*. Космічні фактори – це, насамперед, сонячне випромінювання, до складу якого входить 48% видимого світла, до 7% ультрафіолетового й 45% інфрачервоного випромінювання. Завдяки сонячній радіації здійснюється фотосинтез водних рослин – основний процес утворення органічної речовини, а також підвищується температура води – найважливіший екологічний фактор життєдіяльності водних організмів.

Крім того, на все живе на Землі, у тому числі й на гідробіонтів, діють різні види космічного випромінювання, зокрема γ -промені та інші радіоактивні фактори, а також магнітне поле Землі, що періодично обурюється під впливом вибухів на Сонці. Природний магнетизм відіграє значну роль у міграціях водних ссавців (китів, кашалотів, дельфінів) і деяких риб (вугрів). Найважливішу екологічну роль грають сили всесвітнього тяжіння, що обумовлюють в океанах і морях приливно-відливні явища і, як наслідок, – непостійні умови життя організмів шельфу й літоралі, що періодично обводнюється й висихає. Чергування дня та ночі й інші періодичні явища, пов'язані з обертанням Землі навколо Сонця, впливають на поведінку, спосіб життя й процеси розмноження водних тварин.

Наслідком пристосування гідробіонтів до періодичних коливань космічних факторів є формування так званих біологічних годинників (або циркадних ритмів), тобто ритмічних коливань життєвих процесів водних тварин відповідно до коливань умов навколишнього середовища (ритмічні коливання зберігаються й у тих випадках, коли гідробіонти живуть за межами свого природного середовища, наприклад в акваріумах). Біоритми відомі навіть у водоростей (зокрема, у синьо-зеленої водорості осциляторії). Цей механізм вироблений у ході тривалого еволюційного процесу й закріплений генетично.

Сезонні зміни температури води пов'язані з обертанням Землі навколо Сонця і відбиваються на всьому складі гідробіонти: весняний, літній й осінній планктон у водоймах систематично змінюють один одного. Процеси розмноження гідробіонтів прив'язані до теплого періоду, тоді як восени життя пригнічується, а взимку завмирає: значна частина тварин перебуває в стані анабіозу або відкладає стійкі до зовнішніх впливів яйця (спори, цисти), а рослинні організми відмирають. Риби здебільшого не живляться і зимують у нерухомому стані. Спалахи розмноження гідробіонтів (або «хвилі життя», по В.І. Вернадському) також прив'язані до сезонних змін температури й освітлення. У цілому, все життя у воді повністю підлегле впливу Сонця та пов'язаних з ним ритмів фізичних, хімічних, гідрологічних та інших процесів.

Гідрологічний режим водойм визначає формування специфічних угруповань організмів, пристосованих до умов уповільненої течії (*стагнофільні* угруповання) або до умов проточності

(*реофільні* угруповання). Відповідно формуються *лентичні* або *лотичні* екосистеми, які істотно відрізняються як по складу біоти, так і по особливостях протікання гідробіологічних процесів. На значних глибинах океанів і морів найважливішим серед фізичних факторів є атмосферний тиск.

До *фізико-хімічних факторів* відносяться активна реакція середовища (рН), окислювально-відновний потенціал (Eh), лужність, жорсткість, осмотичний тиск.

Хімічні фактори – це вміст кисню, діоксиду вуглецю, інших розчинених газів, мінералізація, сольовий склад, солоність, концентрація органічних речовин, наявність забруднюючих речовин різного хімічного складу. Для донних організмів важливе значення мають структура донних відкладів, рівень замуленості, вміст органічної речовини в мулах та ін.

Біотичні фактори формуються в результаті впливу водних організмів на середовище або один на одного. До таких факторів можна віднести зміну умов (кондиціонування) середовища домінуючими видами (*едифікаторами*), наприклад зміна вмісту кисню і вуглекислого газу у водоймах, що заросли вищими водними рослинами. Поїдання одних видів іншими (рослин – тваринами, «мирних» тварин – хижами), тобто процеси, які формують трофічні ланцюги (система «хижак – жертва»); паразитування одних організмів на інших; використання одних організмів як місце перебування інших і багато інших зв'язків, які складаються між мешканцями водойм протягом тривалого або короткого часу існування екосистеми.

Будь-який організм або сукупність організмів завжди існують у системі екологічних зв'язків і сполучення (констеляції) декількох факторів середовища. Наслідком такої взаємодії стає або процвітання, або пригніченість, або смерть як на організменному, так і на популяційному і біоценотичному рівнях, хоча надорганізменні системи більш стійкі до коливань факторів, ніж окремі особини. В ХХ столітті найбільше значення для водного середовища мають *антропогенні фактори*.

Господарська діяльність людини, хижацьке використання рибних запасів, необмежений промисел морських тварин призвели до різкого зниження чисельності корисних водних тварин, до перебудови структури біоценозів, вимиранню найменш захищених видів.

До найважливіших антропогенних факторів, що впливають на весь хід біологічних процесів у біосфері, належать гідротехнічне будівництво (зарегулювання рік греблями, міжбасейнове перекидання стоку та ін.), надмірне водокористування, забруднення водойм стічними водами різних виробництв і комунально-побутових стоків, нафтове забруднення морів й океанів внаслідок аварій танкерів, а прісних вод – внаслідок судноплавства й широкого використання моторних човнів для рекреації й рибальства, біологічне забруднення – перенесення небажаних організмів з одних водойм в інші.

Абіотичні й антропогенні фактори піддаються кількісній оцінці й виражаються у відповідних міжнародних стандартизованих одиницях виміру (табл. 2.1).

Таблиця 2.1 – Основні одиниці виміру факторів середовища

Фактори	Одиниці виміру	Позначення одиниць
Абіотичні фактори		
Космічні		
Інтенсивність сонячної радіації	Кілоджоуль на сантиметр квадратний площі за хвилину	кДж/см ² ·хв
Освітленість	Люкс	лк
Сила тяжіння	Ньютон	Н
Земні		
<i>Гідромеханічні</i>		
Поверхневий натяг	Ньютон на метр	Н/м
В'язкість	Паскаль·секунда	Па·с
<i>Гідрологічні</i>		
Швидкість течії	Метр за секунду	м/с
Висота хвиль	Метри	м
<i>Фізичні</i>		
Питома вага води	Грам на сантиметр кубічний	г/см ³
Магнітне поле землі	Ампер на метр	А/м
Електропровідність	Сименс	См
Атмосферний тиск	Паскаль	Па
Температура	Градуси (за Цельсієм)	°С
Теплопровідність	Ват на (метр·Кельвін)	Вт/(м·К)
Прозорість води	Сантиметр (по білому диску)	см
<i>Фізико-хімічні</i>		
Активна реакція середовища (рН) Окисно-відновний потенціал	Одиниці рН Еh, мілівольт	рН мВ
Жорсткість	Моль на дециметр кубічний	моль/дм ³
Осмотичний тиск	Паскаль	Па
<i>Хімічні</i>		
Вміст кисню, діоксиду вуглецю й інших розчинених газів (азот, метан, сірководень)	Міліграм на дециметр кубічний Сантиметр кубічний на дециметр кубічний Відсоток насичення	мг/дм ³ см ³ /дм ³ % нас.
Мінералізація загальна	Грам на дециметр кубічний	г/дм ³
Солоність	Грам на дециметр кубічний, Промілле	г/дм ³ ‰
Вміст мікроелементів	Мікрограм на дециметр кубічний	мкг/дм ³
Антропогенні фактори		
Рівень органічного забруднення (окиснення)	Міліграм атомарного кисню на дециметр кубічний Мікрограм атомарного кисню на дециметр кубічний	мг О/дм ³ мкг О/дм ³
Біологічне споживання кисню (БПК)	Міліграм молекулярного кисню на дециметр кубічний	мг О ₂ /дм ³
Концентрація забруднювальних речовин	Міліграм на дециметр кубічний Мікрограм на дециметр кубічний	мг/дм ³ мкг/дм ³

Серед антропогенних факторів, що найбільшою мірою змінюють якість природних вод та знижують біологічну продуктивність водойм, можна відзначити наступні: евтрофікація, що обумовлена підвищенням вмісту у воді біогенних речовин – азоту й фосфору, приводить до надмірного розвитку водоростей, а при їхньому відмиранні – до наступного самозабруднення водойми; *органічне* забруднення (*сапробізація*); токсичне забруднення хімічними речовинами різного походження (*токсифікація*); «теплове» забруднення внаслідок скидання у водні об'єкти підігрітих вод теплових і атомних електростанцій; кислотні дощі, які змінюють активну реакцію води – рН (*ацидіфікація*).

Кожен вид має свою шкалу пристосовності до тих або інших факторів (екологічна валентність). Така шкала термінологічно позначається префіксами: «*оліго*» – мало, «*мезо*» – помірковано, «*полі*» – багато, а також «*стено*» – постійно або стабільно й «*еври*» – скрізь.

Питання для самоперевірки до розділу 2

1. Важливіші фактори абіотичного середовища водного населення.
2. Середовище та його елементи
3. Вплив факторів зовнішнього середовища на життя гідробіонтів
4. Відношення водних організмів до факторів зовнішнього середовища. Екологічна валентність
5. Умови існування водних організмів. Адаптації.

3 БІОТОПИ ВОДОЙМ І ЖИТТЄВІ ФОРМИ ГІДРОБІОНТІВ: БЕНТАЛЬ

3.1 Життєві форми пелагіалі

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*, нейсталі – *нейстоном*.

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 і перифітону відповідно називають *бентонтами*, *планктонтами*, *нектонтами*, *нейстонтами*, *плейстонтами* й *перифітонтами*. Сукупність зважених у воді органо-мінеральних частинок (*детрит*) і планктонних організмів називають *сестоном* (*sestos* – просіяний).

Поряд з *гологідробіонтами* – видами, адаптованими до життя тільки у водному середовищі, гідробіологія вивчає також ті форми, які можуть існувати як у воді, так і на суші. Деякі з таких форм (водний жовтець, земноводна гречка, стрілолист та ін.) однаково добре живуть в обох середовищах, інші (жаби, тритони, деякі раки й риби) переважно адаптовані до життя у воді, але можуть значний час перебувати на суші.

Всі перераховані форми, адаптовані до життя як у воді, так і в повітряному середовищі, називають *амфібіонтними* або *мерогідробіонтами*.

Серед них в особливу групу виділяють *напівводні організми*, частина тіла яких перебуває у воді, а частина – на повітрі (очерет, осока та ін.).

До мерогідробіонтів належать і водні стадії *гетеротонних*, або *повітряно-водних* організмів, частина життєвого циклу яких здійснюється в

повітряному, а частина – у водному середовищі (наприклад, багато комах, що ведуть в імагінальній стадії повітряний спосіб життя, а в личинковий – водний).

3.2 Основні зони 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 і 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

формується, 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 і океанів внаслідок невеликих глибин і суші формуються найбільш сприятливі умови для розвитку життя (високої біологічної продуктивності).

3.3 Внутрішні водойми, річки і канали

Водні об'єкти, розташовані серед суходільних масивів, називаються *континентальними*, або *внутрішніми*. Вони діляться на водойми, або водні об'єкти вповільненого стоку, і *водотоки* – водні об'єкти прискореного стоку. До перших належать водосховища, озера, ставки, болота, калюжі, до других – річки й канали. Типи водних об'єктів вивчають науки: *лімнологія* (наука про озера, від грець. *лімнос* – озеро), *гелеобіологія* (наука про болота, від грець. *гелеос* – болото), *потамологія* (наука про ріки, від грець. *потамос* – ріка).

Континентальні водойми характеризуються більшим різноманіттям умов середовища в порівнянні з морськими, що й визначає характер їхньої екологічної зональності. Якщо в озерах вона простежується чітко, то в річках, яким властиво інтенсивне перемішування води, вертикальна екологічна зональність нечітка.

Водна товща озер, або *пелагіаль*, ділиться по вертикалі на *епілімніон*, *металімніон* і *гіполімніон*.

У глибоких озерах *епілімніон* досягає глибини 5-8 м. Саме в цьому шарі під впливом вітру й конвекційних потоків найбільш інтенсивно перемішуються водні маси. Тут відзначені найбільша кількість сонячної енергії і найвища концентрація мінеральних і органічних речовин, більша насиченість води киснем. Все це створює сприятливі умови для розвитку бактерій, найпростіших і безхребетних тварин.

Для *металімніону* (8-14 м) характерним є різкий перепад температури води між епі- і гіполімніоном, у зв'язку із чим цю зону називають ще *термокліном*, або *шаром температурного стрибка*.

Гіполімніон – найбільш глибокі шари води, де температура влітку не піднімається вище 5–10 °С. На такі глибини проникає мало сонячної радіації, і тому тут практично немає автотрофних організмів. Трансформація речовин й енергії в цій зоні відбувається, в основному, за рахунок відмерлої органічної речовини (детриту).

Рипаль характеризується наявністю заростей вищих водних рослин, у яких живе велика кількість водних тварин. У відкритій зоні ріки, де швидкість води висока, видове різноманіття гідробіонтів та їхня численність нижче, оскільки вони зносяться потоком води. У напрямку від витoku до гирла ріка має поздовжню зональність. Потік поділяють на верхню, середню

й нижню течії. У місцях впадання річки в море значні площі мілководь формують *дельту* або вузькі морські затоки – *естуарії*.

Рівень води в річці, її гідрохімічний режим, швидкість течії, прозорість, наявність поверхневого стоку, характер ґрунтів та інші абіотичні фактори визначають особливості формування живого населення річкових екосистем. Швидкість течії поступово падає від витоків до гирла. На рівнинних ріках у меженний період вона становить у середньому близько 1 м/с, а під час повені зростає до 1,5–2 м/с. Набагато вище швидкість течії в гірських річках (5–6 м/с). У зв'язку з тим, що водні потоки сприяють розмиванню ґрунтів або їхньої ерозії, ложі рік у середньому плинні здобувають звивисту форму. При цьому утворюються закрути, або *меандри*, ріки. У тих випадках, коли відбувається природне випрямлення русла річки, меандри залишаються відділеними від основного русла і перетворюються в ізольовані *стариці*. Меандри, що не втратили зв'язки з основним плином ріки, утворюють різні затоки й протоки.

Серед абіотичних факторів річкових систем, які впливають на гідробіонтів, найбільш істотними є повіддя й паводки. Вони визначаються рівнем дощових опадів і сніготаненням. Поталі води мають невисоку мінералізацію і під час весняного повіддя інтенсивно промивають річкові системи, у яких протягом зимових місяців накопичується значна кількість відмерлих організмів, органічних і мінеральних речовин і забруднюючих речовин антропогенного походження. Під час повені рівень води в ріках може підніматися на 10–15 м. При цьому інтенсивно розмиваються береги і у воду надходить велика маса зважених частинок, вода стає більш каламутною і менш прозорою. У меженний період водність рік значно падає, підвищується температура води і її прозорість.

3.4 Планктон. Нейстон, пелагобентос і плейстон

Мешканці пелагіалі утворюють найбільш характерні життєві форми (планктон і нектон), яким немає аналогів на суші. Птахи й комахи здатні довгостроково перебувати в повітрі, але рано чи пізно опускаються на тверду поверхню, з якої нерозривно зв'язане їхнє життя. Більшість пелагічних організмів, особливо мешканці океанських просторів, ніколи не залишають товщу води, у якій проходить весь життєвий цикл. Украв свійрідний сам біотоп мешканців пелагіалі. Їм є будь-який об'єм води, що підтримує однорідний набір організмів, тобто водні маси різного ієрархічного рангу, що мають певні гідрологічні характеристики і тому створюють однорідний екологічний ефект. Тому що водні маси не залишаються на одному місці, біотопи пелагічних організмів виявляються рухливими, змішуються з іншими біотопами і переміщуються в географічних координатах. Цим вони різко відрізняються від біотопів бенталі і суші.

За ступенем пристосованості організмів до водної товщі розрізняють *голопланктон* і *меропланктон*. До першого належать організми, все активне

життя яких проходить у товщі води, і тільки спочиваючі стадії (бруньки, яйця та ін.) можуть перебувати на дні. До меропланктону належать форми, що живуть у товщі води тільки на якомусь відрізку свого активного існування, а іншу частину життя їм властивий інший спосіб життя (пелагічні личинки донних тварин, ікра й личинки риб, личинки плейстонта фізалії).

Своєрідною життєвою формою є *кріопланктон* – населення поталої води, що утворюється під променями сонця в тріщинах льоду і порожнечях снігу. Удень організми кріопланктону, наприклад джгутиконосець *Chlamydomonas nivalis*, який забарвлює сніг у червоний колір, або забарвлюючи лід у зелений колір *Ancylonema nordenskjoeldii*, ведуть активний спосіб життя, а вночі вмерзають у лід.

Розмірний склад планктону. Планктон за розмірними ознаками підрозділяється на *мегало-* (довжиною більше 1 м), *макро-* (1 – 100 см), *мезо-* (1–10 мм), *мікро-* (0,05 – 1 мм), *нано-* (дрібніше 0,05 мм) і *ультрапланктон* (*megalos* – величезний, *makros* – великий, *mesos* – середній, *mikros* – маленький, *pannos* – карликовий). У результаті ряду досліджень, спрямованих насамперед на ідентифікацію й вивчення структурно-функціональних властивостей ряду планктонних угруповань, границі деяких розмірних класів планктону були зрушені. Насамперед це торкнулося дрібних організмів. Дослідження Бірса і Стюарта дозволили виділити мікропланктонні угруповання – організми, що проходять крізь планктонний газ із розміром вічка 202 мкм. У результаті до мікропланктону стали відносити організми з розмірами 20–200 мкм, до нанопланктону – 2–20 мкм, *пікопланктону* – 0,5–2 мкм, ультрапланктону – менш 0,5 мкм.

Для найдрібніших прокаріот і вірусів був введений клас *фемтопланктону*.

Пристосування організмів до пелагічного способу життя зводяться насамперед до забезпечення плавучості – розвитку різних адаптацій, що сповільнюють занурення організмів, оскільки їхня питома вага звичайно трохи більше одиниці. Інший ряд адаптацій, пов'язаний із забезпеченням активного пересування, виражається у виробленні пристосувань до його найбільш ефективного здійснення, включаючи розвиток засобів розпізнавання середовища і орієнтації. Нарешті, величезне значення для мешканців пелагіалі мають адаптації до використання течій та інших засобів пасивного пересування, які маневрово освоюються гідробіонтами, особливо дрібними, для забезпечення перебування в потрібних біотопах, розселення, вибору найбільш сприятливого положення в градієнтному полі різних факторів і ряду інших цілей. Укraj характерні для багатьох пелагічних організмів добові вертикальні міграції.

Плавучість. Вона може розглядатися як занурення з найменшою швидкістю, і тоді формула плавучості здобуває наступний вид (В. Оствальд): $a = b/(c \cdot d)$, де a – швидкість занурення, b – залишкова вага (різниця між вагою організму й вагою витиснутої їм води), c – в'язкість води, d – опір

форми. Із цієї формули треба, що організми можуть збільшувати плавучість, підвищуючи тиск об воду й зменшуючи залишкову вагу.

Підвищення тиску об воду. Чим більше питома поверхня тіл, тим повільніше в результаті тиску вони поринають у воду. Оскільки зі зменшенням розміру тіл їхня питома поверхня зростає, тривале паріння організмів у товщі води полегшується. Звідси найбільш характерна риса планктону – малі й мікроскопічні розміри утворюючих його організмів. Крім цього збільшення питомої поверхні організмів досягається їх сплюсненням, сильним розчленовуванням тіла, утворенням усіляких виростів, шипів і різних придатків. З підвищенням температури й погіршенням умов плавучості відростки збільшуються. Наприклад, динофітові джгутикові *Ceratium reticulatum* і *C. palmatum* в Індійському океані мають незрівнянно більш довгі й лапчасті рогоподібні придатки, ніж у Східній Атлантиці, де вода холодніше.

Із сезонними коливаннями температури води, що супроводжуються змінами її густини та в'язкості, пов'язаний *циклорморфоз*. Він проявляється в тім, що в теплу пору року у деяких прісноводних організмів (рачків, коловерток й ін.) збільшується питома поверхня тіла за рахунок зміни його пропорцій і подовжуються різні вирости тіла; з похолоданням починається розвиток у зворотному напрямку (рис. 3.1).

На основі експериментальних даних висловлена думка і про захисне значення цикломорфних змін, що знижують виїдання рачків рибами, особливо сильне влітку. У зв'язку із цим цікаво відзначити, що види гіллястовусих рачків, що володіють цикломорфними ознаками, звичайно відрізняються масовістю і широтою поширення.

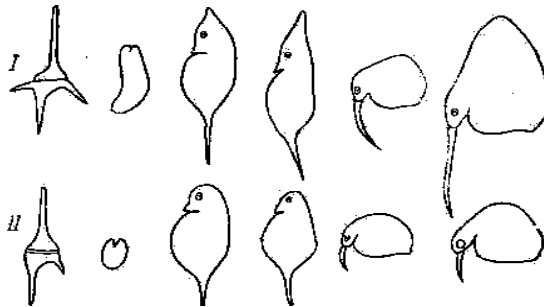


Рисунок 3.1 - Цикломорфоз планктонних організмів (за Зерновим, 1949).

I — літні форми (ліворуч – праворуч): *Ceratium hirundinella*, *Asplanchna priodonta*, *Daphnia hyalina*, *Hyalodaphnia cuculata*, дві раси *Bosmina coregoni*;

II — зимові форми тих же видів

Зниження залишкової ваги. Густина води помітно зростає зі зниженням температури, а також з підвищенням солоності й тиску, у зв'язку із чим умови плавучості організмів помітно міняються. Відповідно до цього у планктонів питома вага регулюється таким чином, щоб вона наближалася до густини води. Як правило, питома вага прісноводних планктонних організмів

не перевищує 1,01–1,02 г/см³, морських – 1,03–1,06 г/см³ і їхня плавучість наближається до нейтральної. У тих випадках, коли гідробіонти здійснюють вертикальні міграції або переміщуються в ділянки з іншою густиною води, вони звичайно змінюють свою питому вагу, модулюючи склад тіла.

Щільність його окремих компонентів виражається наступними середніми величинами (при 20°C): сквален – 0,86; воскові ефіри – 0,90; діацилгліцериновий ефір – 0,91; триацилгліцерин – 0,92; білок – 1,33; кістякова тканина – 2–3 г/см³. Укряй неоднакова маса різних іонів.

Зниження залишкової ваги може досягатися зменшенням кількості кістякової тканини, білка в тканинах, сумарної концентрації іонів у рідинах тіла, заміною важких солей більше легкими, відкладенням великої кількості жиру, заміною більш щільного жиру менш щільним, утворенням порожнин, наповнених повітрям. Редукція важких кістякових утворень добре простежується в пелагічних моллюсків (головоногих, крилоногих, кіленогих); не мають кістякових утворень плаваючі кишковопорожнинні, у пелагічних корененіжок раковина більш пориста, ніж у бентосних. У багатьох радіолярій кремнієві голки стають порожніми. Планктонні діатомові відрізняються від бентосних більш тонкими і слабкіше окремененими оболонками; у плаваючих черепах редукуються кості панцира.

Значне зменшення кількості білка відзначено в деяких глибоководних риб – до 5 % від маси тіла замість звичайних 20–25 %. Зменшення сумарної концентрації іонів у рідинах тіла характерно для багатьох морських тварин, що здійснюють гіпоосмотичну регуляцію.

Заміна важких іонів на легкі простежується у багатьох безхребетних і водоростей, коли замість Mg^{2+} , Ca^{2+} й SO_4^{2-} у тілі накопичуються Na^+ і NH_4^+ . Наприклад, активне видалення сульфат-іона характерно для медуз, гребневиків, птеропод, гетеропод і пелагічних оболонників. У водорості *Entomodiscus rex* активно виділяються з вакуолей іони Mg^{2+} , Ca^{2+} й SO_4^{2-} .

Укряй ефективний засіб підвищення плавучості – газові включення в цитоплазмі або утворення спеціальних повітряних порожнин. Газові вакуолі мають багато планктонних водоростей, плавальні міхури – ряд прикріплених гідрофітів, наприклад бурі водорості *Fucus* (вони допомагають їм триматися у вертикальному положенні).

Велика кількість газових міхурів на таломмах *Sargassum natans* і *S. fleutans* перетворило ці бурі водорості в процесі еволюції з донних у гіпонеїстонні.

Газовий пухирець утворюють у своїй цитоплазмі черепашкові амеби *Diffugia hydrostatica* і *Arcella*, повітряні камери є в підошві плаваючих донизу щупальцями медуз *Mynianictae*. Утворюючи під педальним диском пухирець газу, спливають до поверхні води голодуючі гідри *Hydra littoralis*. Каракатиця *Sepia officinalis* має в спинній пластинці до 100 камер, заповнених газом або рідиною, причому вони здатні активно регулювати своє положення в просторі, перерозподіляючи зміст рідини й газу в окремих камерах. Плавальний міхур, заповнений газом, властивий дуже багатьом

рибам. Цікаво, що в глибоководних риб плавальний міхур, що не може служити газовим резервуаром в умовах великих тисків, часто заповнюється ліпідами. Найвищого розвитку повітрявмісні порожнини досягають у ряду сифонофор, завдяки чому їхнє тіло стає навіть легше води й сильно видається з неї.

У деяких випадках питома вага знижується шляхом виділення навколо організму великих кількостей слизу, хоча біологічне значення її утворення значно ширше.

Нейстон, пелагобентос і плейстон. Значна частина гідробіонтів пристосувалася до існування на межі розділу води із твердою й газоподібною фазами. У зоні контакту водної товщі із дном живуть представники пелагобентоса, або плаваючі, або ті що пересуваються по ґрунті або закопуються в нього.

На поверхні морів формується тонка плівка (від 0,1 до 1 см), що містить велику кількість біогенних елементів. У цій плівці виявлені аліфатичні спирти, білки, жирні кислоти, полісахариди та інші органічні речовини. У ній активно розвиваються різні форми життя.

Поверхневий (1 см) шар води поглинає до 20 % падаючої сонячної радіації, шар товщиною 5 см – 40 %, а наступний, товщиною 10 см – 50 % сумарної радіації. Це і визначає високу біологічну продуктивність поверхневого шару морської води. Поверхневий шар товщиною 5 см розглядається як мікроекосистема Світового океану.

Він виділений Ю. П. Зайцевим у *нейсталь*, а організми, що живуть у цій зоні, називаються *нейстоном*. Приповерхній шар води є біотопом нейстона і плейстона. Істотна різниця між представниками цих двох життєвих форм полягає в тім, що нейстонти – мікроскопічні або дрібні форми, що живуть на поверхні плівки (епінейстон) або безпосередньо під нею (гіпонейстон), а плейстонти – організми великих або середніх розмірів, частина тіла яких занурена у воду, а частина виступає над нею.

Пелагобентос. Залежно від розмірів і ступеня рухливості представники пелагобентосу відносяться до *некто-* або *планктобентосу*. Серед представників нектобентоса найбільш звичайні вищі раки й риби. Наприклад, проникають у поверхневий шар ґрунту багато креветок і мізиди, що каламутять мул з метою добування їжі. Морські риби піщанки закопуються в пісок, рятуючись від переслідування. Накидаючи на себе пісок, частково закопуються в ґрунт плоскі скати й камбала. Такою же здатністю володіють личинки міног – піскорийки, які по декілька днів не піднімаються у воду із ґрунту.

До типових планктобентонтів належать поперемінно живучі у воді й ґрунті прозорі личинки комара *Chaoborus*, багато жуків, веслоногі й гіллястовусі рачки, ряд коловерток, що мають ногу, численні хлорококкові, десмідієві й синьо-зелені водорості. Черепашкові рачки ведуть переважно донний спосіб життя, але часто тримаються у воді над ґрунтом і багато хто з них є типовими планктобентонтами. Регулярне переміщення із ґрунту в

придонні шари води, і навпаки, спостерігається у деяких інфузорій відповідно до настання темного й світлого часу доби.

Поперемінне перебування в товщі води і ґрунті веде до вироблення в планкто- і нектобентонтів специфічних адаптацій, що забезпечують, з одного боку, здатність проникати в ґрунт і залишатися в контакті з ним, а з іншого боку – можливість знаходження у зваженому стані, причому в обох випадках вести активний спосіб життя, що супроводжується нормальним ростом і розвитком особин. Наприклад, всі риби, що закопуються в ґрунт, мають змієподібне витягнуте тіло, що полегшує занурення в щільний субстрат. Перебуваючи в ньому, вони активно харчуються, зберігаючи здатність до добування корму під час знаходження в товщі води.

Нейстон. Умови існування організмів на верхній стороні плівки натягу води різко відрізняються від таких у приповерхньому шарі. Тому епінейстони-аеробіонти і гіпонеїстони-гідробіонти, власне кажучи, утворюють різні життєві форми.

Епінейстон. Умови життя епінейстонів характеризуються посиленою сонячною радіацією (світловий потік падаючої та відбитої радіації), високою вологістю повітря, рухливістю поверхні опори. Висока концентрація органічних речовин, що скупчується на поверхневій плівці і під нею, створює сприятливі умови для живлення епінейстонів. З іншого боку, вони самі досить уразливі для ворогів, тому що можуть піддаватися нападу з води й повітря, а яких-небудь притулків позбавлені.

Гіпонеїстон. До гіпонеїстону відносять сукупність організмів, що населяють верхній шар води товщиною 5 см. У ньому поглинається до половини всієї сонячної радіації, що проникає у воду, більша частина ультрафіолетових та інфрачервоних променів. В цьому шарі різко виражений перепад температури на межі води й атмосфери, сольовий режим внаслідок випаровування й випадання опадів відрізняється значною лабільністю, концентрація кисню через контакт із повітрям незмінно висока. Поверхнева плівка внаслідок своєї пружності являє своєрідну опору нейстонним організмам, що підвішуються до неї або опираються до неї знизу. Явища змочування й незмочування викликають всілякі біологічні наслідки в житті гіпонеїстонів, що контактують із плівкою. Чим більше натяг плівки, тим кількісно бідніше гіпонеїстон.

Висока концентрація органічної речовини в приповерхньому шарі води створює для мешканців гіпонеїстали, зокрема бактеріонеїстону, вкрай сприятливі умови розвитку; у Чорному морі він багатше бактеріопланктона по чисельності клітин в 250 разів, в Алеутському жолобі у 177 разів, в субтропічній області Тихого океану – в 220 разів; добова продукція бактеріонеїстона в одиниці об'єму води на 1–2 порядки величин вище, ніж відзначається для бактеріопланктона в тих же ділянках водойм. Кількість безхребетних, ікри й личинок риб у гіпонеїстали в десятки і сотні разів перевершує їхню концентрацію в іншій товщі води.

Слід зазначити, що нейстон існує в дуже складних абіотичних умовах,

випробовуючи на собі дію інтенсивної сонячної радіації, у тому числі й ультрафіолетової, різкі перепади температури, солоності (осолонення в результаті випаровування, опріснення при випаданні опадів). Складність біотичних умов визначається тим, що нейстони існують під впливом «подвійного преса» хижаків, тому що піддаються нападу з боку аеробіонтів (птахи, кажани та ін.) і гідробіонтів. Захист від хижаків обмежений високою освітленістю води, відсутністю екранів і укритті а також зниженими можливостями відходу від переслідування гідробіонтами (неможливість руху нагору).

Специфічні особливості абіотичних і біотичних умов існування гіпонейстону обумовлюють вироблення в його представників своєрідних адаптацій. До них, зокрема, відносяться змочуваність зовнішніх покривів, розвиток пігментації, що захищає організми від згубного впливу ультрафіолетових променів, позитивний фототропізм, криптичний окрас або прозорість, ряд пристосувань до живлення органічними частками, що падають на поверхню води з повітря.

Наявність пігментації, зокрема, характерно для переважної більшості бактерій гіпонейстону, в першу чергу у форм, резистентних до УФ-випромінювання. В експериментальних умовах найбільшу стійкість до ультрафіолетових променів виявляли мікроорганізми з жовтим пігментом; саме в такий колір забарвлені багато колоній нейстонних бактерій. Проте в години максимальної сонячної радіації чисельність бактерій у гіпонейстонні помітно знижується. Бактерицидний ефект УФ-випромінювання, який пом'якшується захисною пігментацією, компенсується швидким темпом розмноження клітин в умовах високої екологічної забезпеченості інших факторів, зокрема трофічного, температурного й кисневого.

Для гіпонейстону характерна перевага в ньому гетеротрофних організмів – споживачів готової органічної речовини, а також більша мінливість у часі, оскільки багато гідробіонтів ведуть нейстонний спосіб життя періодично, у ті або інші години доби, у ті або інші сезони.

До складу гіпонейстону входять бактерії, найпростіші, ракоподібні, молюски, комахи, молодь риб і представники багатьох інших груп.

Деякі організми гіпонейстону як опора використовують нижню поверхню плівки. У прісних водах по ній пересуваються молюски *Litnnaea*, *Physa*, рачки *Scapholeberis*, жуки-водолюби, клопи *Notonecta*, у морі – молюски *Hydrobia*, *Glaucus* і *Aeolis*, личинки вищих раків та ін. Молюск *Janthina janthina* для плавання на поверхні споруджує поплавець зі слизової маси з пухирцем повітря усередині; поїдаючи сифонофор, він відкидає свій поплавець і користується тим, що залишається від жертви.

Розрізняють форми *ев-*, і *мерогіпонейстонні*. Перші пов'язані з поверхневим шаром води протягом всього життя другі – лише на окремих стадіях розвитку. Багато тварин присутні в гіпонейстоні тільки в нічний час, удень переміщаючись углиб.

Серед типових представників морського евгіпонейстону можна назвати

веслоногих рачків *Pontellidae*, ізопод *Idothea*, сагіт. Для меропіпонеїстона характерні личинки молюсків, яйця поліхет, наупліальні і копеподитні стадії багатьох веслоногих, ікра кефалі, ставриди, хамси, личинки багатьох риб. Уночі у верхньому 5-сантиметровому шарі тримаються рачки *Gammarus*, *Dexamine* й *Aphenusa*, креветки *Palaemon*, мізиди *Gastrosaccus* і ряд інших організмів.

Плейстон. Для представників плейстона найбільш характерна подвійність адаптації, оскільки частина їх тіла перебуває у воді, а частина – у повітрі. У плейстонних рослин, наприклад, подих відбувається як за рахунок поглинання кисню з атмосферного повітря, так і розчиненого у воді. Характерно, що устячка утворюються тільки на верхній стороні листової пластинки, що контактує з атмосферою, причому в дуже великій кількості (у десятки разів більше, ніж на листі наземних рослин). Заливанню устячок водою запобігають відповідна зігнутість листової пластинки й восковий наліт, що забезпечує її незмочуваність. Із плейстонних тварин атмосферний подих мають сифонофори-дисконанти.

Багато представників плейстона використовують для свого руху вітер. Так, сифонофора *Physalia aretusa*, що живе по обидві сторони від екватора має великий пневматофор, що, помітно піднімаючись над водою, служить їй своєрідним вітрилом і може забезпечувати рух проти течії. Вітрило трохи асиметричне, причому в особин, що перебувають по різних сторонах екватора, асиметрія виражена по-різному з дотриманням дзеркальної подоби. Завдяки цьому в північній півкулі, де екваторіальна течія відхиляється до півночі, вітер зносить фізалії до півдня, а в південній півкулі, де течія відхиляється до півдня, – до півночі. У результаті фізалії, увесь час пересуваючись під дією вітру й течій, не виходять за межі свого ареалу. У подібних цілях використовують для пересування свій пневматофор сифонофори *Velella*, *Porpita* та ін. Риби *Histiophorus* й *Mola*, переходячи до тимчасового плейстонного способу життя, виставляють на повітря свій сильно розвинутий плавець і використовують для пересування силу повітряних течій. Фітоплейстон найбільшого багатства досягає в невеликих стоячих водоймах, наприклад у ставках, старицях і невеликих озерах. Зооплейстон майже винятково зустрічається в морях й океанах, де включає десятки різних форм, головним чином тих що відносяться до сифонофор і червононогих молюсків.

Рух пелагобійонтів. Переміщення організмів під дією зовнішніх сил у воді виражено значно сильніше, ніж на суші, внаслідок рухливості самого біотопу гідробіонтів – водних мас. З мешканців пелагіалі, планктонні форми переміщуються зовнішніми силами в більшому масштабі, ніж нектонні.

У ряді випадків малорухомі форми, власне кажучи, користуються різними видами «природного транспорту», досягаючи за допомогою активних пересувань потрібних маршрутних ліній і переміщаючись із них, коли це потрібно, на інші. Наприклад, рачковий планктон, що відгодовується влітку в поверхневому шарі антарктичних вод, несеться течією на північний

схід. Восени, опускаючись у більш глибокий теплий шар води із протилежно спрямованою течією, планктон рухається на південний захід і в такий спосіб не виходить за межі свого ареалу. В інших випадках, перетинаючи шари із по-різному спрямованим бігом води, організми планктону маневрово переміщаються в тім або іншому напрямку. Такі розселення, зокрема, порушують генетичну ізоляцію окремих популяцій, підсилюють обмін спадкоємним матеріалом і, збагачуючи генофонд видів, сприяють їхньому процвітання.

Безперервний вплив течії випробовує на собі планктон і нектон рік. Зокрема, в значній мірі пасивно відбувається скат молоді риб, що використовує течію для досягнення низов'я рік. Зноситься вниз за течією фіто- і зоопланктон, хоча й у цьому випадку організми можуть в якомусь ступені регулювати темп переміщення, укриваючись у заводях, затоках, заростях макрофітів або віддаючись плину.

Переміщення планктонтів може відбуватися повітряними течіями, наприклад, коли водойми або їхні окремі ділянки піддаються обсиханню. Піднімаючи пил з обсохлого ґрунту, вітер переносить разом з нею спочиваючі стадії планктонних бактерій, водоростей, найпростіших, коловерток, рачків та інших тварин, забезпечуючи їхнє розселення по інших водоймах. Умерзаючи в лід, переміщаються разом з ним багато представників морського й прісноводного планктону. Також субстратом, що переміщує, можуть бути днища кораблів та інші плаваючі предмети, а також різні гідробіонти, до яких тимчасово прикріплюються планктонні організми.

Планктон. Плавання здійснюється за допомогою джгутиків і війок, згинанням тіла, веслуванням кінцівками та реактивним способом.

Останнє досить ефективне. Серед найпростіших воно властиво, наприклад, джгутиконосцю *Medusochloris phiate* та інфузорії *Craspedotella pileolus*. Вертикальні переміщення в товщі води можуть досягатися шляхом зміни питомої ваги організмів. Скорочуючи купол, рухається більшість медуз. Пересування за допомогою війок і джгутиків ефективно тільки при невеликих розмірах організмів (50-200 мкм), і тому спостерігається лише у мікроскопічних істот (найпростіших, водоростей, коловерток).

Як локомоторний орган значно могутніші кінцівки, які у зв'язку з функцією плавання здобувають ряд адаптивних рис. Так, у всіх плаваючих комах гомілки ніг відносно коротшають, лапки подовжуються, членики ніжок сплющуються, а безладне розташування волосків заміняється впорядкованим, так що вони утворюють ряди, що збільшують опорну поверхню кінцівки.

Здатністю до стрибків володіють багато коловерток, ракоподібні, личинки комах. Під час стрибка швидкість руху в багато разів вище, ніж при плаванні. Надзвичайно характерні часті стрибки з води в повітря «літаючих копепод» – *Pontellidae*; у чорноморських форм вони досягають до 15–20 см у довжину й 15 см у висоту. Швидкі кидки мезо- і макропланктонів, що

звичайно супроводжуються наступним завмиранням, мають істотне значення як захисна адаптація.

Ковзання серед пелагічних організмів спостерігається в дрібних форм, наприклад у діатомових водоростей, і забезпечується контактом цитоплазми, що рухається, з водою.

Активний рух за рахунок зміни питомої ваги характерний для багатьох представників фітопланктону і дрібних зоопланктерів, рідше він зустрічається у великих пелагобонтів. Оточуючи себе мікроскопічними пухирцями кисню, що виділяється при фотосинтезі, водорості спливають нагору, а скинувши «поплавці», рухаються вниз. Принципово подібний із цим механізм вертикального переміщення водоростей, коли вони поперемінно накопичують у клітинах важкі або легкі іони, змінюючи таким шляхом свою плавучість. Міняючи знак останньої, водорості активно обирають обрії води, сприятливі по освітленості або в інших відносинах. Крім цього саме переміщення має для них величезне біологічне значення, забезпечуючи зміну мікрообсягів води, що виснажують, на нові, з більш високим вмістом біогенів, тобто цей процес аналогічний зміні пасовищ у тварин.

У дрібних безхребетних зміна питомої ваги, і відповідне переміщення по вертикалі, досягається утворенням тимчасових газових камер (наприклад, вакуолізація цитоплазми в багатьох найпростіших). Великі форми, що мають постійні газові камери, можуть регулювати їхній об'єм і таким шляхом переміщуватися нагору або вниз (багато сифонофор, личинки комах). Надзвичайно розповсюджений і має величезне біологічне значення тип комбінованого переміщення по вертикалі, коли рух нагору забезпечується роботою локомоторних органів, а спуск – під дією сили ваги.

Нектон. Найчастіше він проявляється у формі *плавання*, значно рідше спостерігаються *стрибання* і *ковзання*. Деякі пелагічні тварини, розганяючись у воді, вистрибують із неї і роблять плануючий політ у повітрі. Подібно куполу медуз, працюють щупальці, з натягнутою між ними перетинкою, у голотурії *Pelagothuria* і в головоногого молюска *Cirrothaula*. Дуже своєрідно організований реактивний рух у ряду головоногих молюсків, яких часто називають «живими ракетами».

Рух за рахунок згинання тіла характерний для більших мешканців пелагіалі, зокрема риб і ссавців. В одних випадках (п'явки, немуртини) він відбувається у вертикальній площині, в інших – у горизонтальній (личинки комах, риби, змії, ссавці), у третіх – гвинтоподібно (деякі поліхети). При першому типі руху граничні швидкості виявляються найменшими. Гвинтоподібне згинання тіла дозволяє досягати значно більших швидкостей. Можливе обертання тварин навколо поздовжньої осі, що гальмує рух уперед, попереджається зсувом витків тіла в напрямку, протилежному обертанню. Найбільші швидкості руху досягаються в гідробонтів згинанням заднього відділу тіла в горизонтальній площині. Наприклад, меч-риба здатна розвивати швидкість до 130 км/год. При плаванні залежність енерговитрат

від маси тіла виражається в логарифмічній шкалі прямою, причому на ній розташовуються точки, що відповідають показникам для більшості риб, дельфінів. Для багатьох нектонів, зокрема риб, характерна уроджена реореакція – рух проти течії, що забезпечує тварині перебування в межах свого місцеперебування. Орієнтація (в основному зорова і дотикальна) відбувається по нерухомих орієнтирах. Гранична швидкість течії, що викликає реореакцію, у донних риб вище, ніж у пелагічних, критична (знос всупереч реореакції) – нижче; у риб зі швидкоплинних водойм критичні швидкості вище, ніж у представників того ж виду, що живуть в умовах меншої проточності. До польоту здатні багато представників головоногих моллюсків та риб. Кальмар *Stenoteuthis bartrami*, довжиною 30–40 см, розігнавшись у воді, може пролітати над нею більше 50 м зі швидкістю близько 50 км/год. До такого польоту він прибігає, рятуючись від переслідування великих хижих риб – макрелей і тунців. Добре пристосувалися до польоту багато риб, зокрема представники сімейства *Exocoetidae*. Розганяючись у воді, летучі риби вистрибують з неї, і, плануючи на надзвичайно сильно розвинених грудних плавцях, можуть триматися в повітрі близько 10 с, пролітаючи за цей час відстань до 100 м. Політ має значення як захист від переслідування хижаками – тунцями й ін.

3.5 Міграції

Популяціям багатьох представників планктону і нектону властиві масові переміщення, що регулярно повторюються в часі й просторі. Переміщення відбуваються у вертикальному й горизонтальному напрямках, забезпечуючи особинам популяції знаходження в тих ділянках ареалу, де складаються найбільш сприятливі умови. Таким чином, міграції дозволяють популяції більш маневрово використати життєві ресурси відповідно до мінливої конфігурації їхнього розташування в просторі й часі, а також у зв'язку з мінливими потребами самих організмів.

Вертикальні міграції. У них беруть участь як планктонні, так і нектонні організми, причому саме переміщення, як правило, забезпечується за рахунок активних рухів організмів, і рідше – шляхом зміни питомої ваги. Вертикальні міграції можуть мати всіляке біологічне значення. Саме переміщення відбувається під впливом факторів, що здійснюють або безпосередній вплив, або мають сигнальне значення. Іноді той самий фактор, наприклад світловий, може виступати в ролі сигнального, а в інших випадках впливати безпосередньо. Вертикальні міграції бувають неперіодичними, як, наприклад, опускання планктонних організмів моря під час штормів або після випадання дощів, і періодичними. До останнього належать добові, сезонні й вікові міграції.

Добові вертикальні міграції властиві як прісноводними, так і морськими пелагічним організмам, але в останніх мають більший розмах. Серед пелагічних організмів розрізняють мігрантні види, що здійснюють

добові вертикальні міграції, і немігрантні, в яких вони відсутні. Навіть у межах одного виду не всі особини поведуться однаково і залежно від свого віку, стану та місцезнаходження можуть бути мігрантними або немігрантними.

Під час полярного дня в морях Арктики й Антарктики добові міграції гідробіонтів відсутні зовсім. Із просуванням у низькі широти, де зміна дня й ночі виражена різкіше, список мігрантних форм розширюється, а самі міграції відбуваються на більшу глибину.

Розмах міграцій планктонів і нектонів у морях звичайно досягає 50–200 метрів і більше, у прісних водоймах з малопрозорою водою він не перевищує декількох десятків сантиметрів. Наприклад, амплітуда міграцій планктону в центральних районах Індійського океану вище, ніж у менш прозорих водах Тихого океану.

Розмах міграції часто обмежується різкими температурними градієнтами, тому що тварини, здатні адаптуватися до поступових змін зовнішніх умов, погано переносять їхню швидку зміну.

Діапазон добових вертикальних міграцій у пелагічних морських форм різний. Говорячи про причини добових вертикальних міграцій, треба (що не завжди робиться) строго розмежовувати два моменти: для чого вони і які сигнали викликають їхнє здійснення. Сигналом до здійснення добових вертикальних міграцій служать зміни середовища, які обумовлені ритмікою геофізичних циклів, у першу чергу коливанням освітленості.

Більшість мігрантів піднімається до поверхні води наприкінці дня й поринає вглиб зі сходом сонця. Наприклад, планктоноїдні риби на всіх широтах піднімаються до поверхні з початком сутінків при тих самих величинах освітленості. Зрушення в часі сутінкового висвітлення, обумовлений різним географічним положенням водойм або сезонних змін тривалості дня, веде до відповідного зсуву строків добового міграційного циклу. Сутінки поширюються у воді зі швидкістю близько 0,5–2,5 см/с у напрямку до поверхні; приблизно з такою же швидкістю піднімаються риби. Тривалість сутінків знижується із просуванням до екватора й подібним образом змінюється по широтах швидкість підйому риб – від 2,5 год. у північнобореальній зоні до 10–50 хв. у тропічній. Тривалість переміщення однакова для водойм даної широти, незалежно від глибини знаходження й видової приналежності риб. Так, в бореальній області підйом норвезьких веснянонерестуючих оселедців із глибини 350 м, північноморських – зі 140 і атлантичного шпроту – з 18 м триває однаковий час – близько 3 год.

В тропіках сардинела долає шлях в 100–120 м за 10 хв. Подібна картина залежності міграційного поведіння від світлового фактора спостерігається в багатьох планктонних організмів. Не рідкі випадки, коли міграційне поведіння гідробіонтів виявляється незалежним від світлового фактора.

Біологічне значення добових вертикальних міграцій у край різноманітно. Є розвинені уявлення про захисно-кормове значення добових вертикальних міграцій. У темний час доби планктонні тварини-

фітофаги харчуються у верхніх шарах води, де спостерігається найбільш висока концентрація водоростей, а на світлий час доби йдуть углиб, і тим самим різко зменшують свою доступність для риб - зоопланктофагів, насамперед «зорових». В експериментах було встановлено, що такі планктофаги можуть досить ефективно живляться планктоном тільки при освітленості понад 0,1 лк.

У такий спосіб планктонти, мігруючи, активно знижують свою доступність для планктофагів, що орієнтуються за допомогою зору. Риби та інші планктофаги в якості контрадаптації також піднімаються до поверхні у вечірній час і використовують сутінки для інтенсивного харчування; у ряду планктоноїдних безхребетних (медузи, гребневики, сифонофори) також виробилися вертикальні міграції, що дозволяють їм впливати за своєю їжею й харчуватися цілодобово.

Поряд з фактами, що свідчать на користь уявлення про захисне значення добових вертикальних міграцій, є й інші, що змушують розглядати явище в більш широкому плані.

Для правильного розуміння біологічного значення добових вертикальних міграцій необхідно враховувати наступні факти:

- 1) існують міграції на невелику глибину, що не виводять мігрантів із зони харчування риб;
- 2) деякі форми вночі піднімаються до поверхні, а інші, часто систематично близькі їм, опускаються;
- 3) в одному місці в той самий час глибина міграції в деяких мігрантів може розрізнятися на 300-400 м;
- 4) міграції різкіше виражені в антарктичних водах, де на відміну від субарктичних вод пелагічних риб мало й планктон в основному виїдається китами;
- 5) багато мігрантів яскраво світяться в темряві, демаскуючи себе, будучи, за висловленням відомого океанолога А. Харді, «ілюміновані, як різдвяний піріг»;
- 6) пігментовані, більш помітні форми часто мігрують менш інтенсивно, ніж прозорі.

Висловлюється думка, що в умовах прямої температурної стратифікації води добові міграції вигідні енергетично, тому що на глибині в умовах більш низьких температур витрата енергії на ріст і розвиток нижче.

Знаходження в холодній воді може забезпечувати мігрантам досягнення більшого розміру й відповідне підвищення плідності. Це створює демографічні переваги для тих форм, у яких розмір тіла й плідність перебувають у зворотній залежності від температури. Для живлення тварини піднімаються у верхні шари, де корму більше, а після відгодівлі поринають углиб. Підйом до поверхні в нічний час не випадковий, тому що дає відомі переваги (зниження виїдання). Світло служить основним сигнальним фактором, що регулює періодичність міграційної активності, ендогенна ритміка має корегуюче значення. Можна думати, що добові вертикальні

міграції пелагічних організмів, поліфункціональні за своїм значенням, являють собою інтегральні реакції, що визначаються дуже багатьма біологічними факторами, і вироблені історично в якості однієї з адаптацій видів до умов свого існування. З вертикальними міграціями мешканців пелагіалі пов'язані зміни в розташуванні глибинних шарів, що розсіюють звук. Ехолоти на глибинах 300–500 м реєструють подібність «дна» внаслідок знаходження тут скупчень організмів, що відбивають звук і створюють ілюзію існування «мілководдя». Такий ефект виникає при зростанні концентрації евфаузії до 6–7 екз./м³, сифонофор – до 0,3 колоній на 1 м³, риб – до 0,017 екз./м³.

Такі шари, що розсіюють звук, здійснюють добову міграцію, звичайно піднімаючись уночі до поверхні зі швидкістю від 0,6 до 9 м/хв.; частина їх піднімається до поверхні не ближче ніж на 200 м, інші – ближче, треті зовсім не мігрують.

Сезонні й вікові вертикальні міграції відповідно пов'язані із сезонними змінами різних гідрологічних показників, і зі змінами в стані самих організмів. У Чорному морі холодноводні *Calanus helgolandicus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Oithona similis*, *Sagitta euxina*, *Evadne nordmanni* і *Pleurobrachia pileus* улітку не зустрічаються в поверхневому шарі 0–50 м, де присутні взимку. Величезні по своєму розмаху (до 2–3 тис. м) сезонні міграції здійснюють деякі батіпелагічні веслоногі, зокрема в далекосхідних морях. У найбільшому числі випадків останні копеподитні стадії і дорослі рачки в теплу пору року піднімаються у верхні шари води, а в холодний час опускаються в глибинні.

Горизонтальні міграції. Масові активні переміщення в горизонтальному напрямку здійснюють, головним чином, представники нектону, особливо риби й ссавці. Міграції, спрямовані з відкритого моря до його берегів і в ріки, називаються *анадромними*, ті що мають протилежний напрямок – *катадромними* (*ana* – нагору, *kata* – униз, *dromeion* – бігти). Йдуть на нерест із моря в ріки багато риб (осетрові, лососеві й ін.), періодично підходять до берегів океанічний оселедець, тріска. З рік у моря йдуть на нерест вугри.

За біологічним значенням виділяють *кормові*, *нерестові* й *зимувальні* міграції, причому вони часто комбінуються. Наприклад, тріска після нересту біля північно-західних берегів Норвегії рухається, виїдаючи евфаузії і гіперії, на північ і схід, здійснюючи шлях у кілька тисяч кілометрів. Навесні із Чорного моря входять на відгодівлю в Азовське величезні косяки хамси, а восени повертаються назад на зимівлю в більш теплі води. Тихоокеанська сардина – один з головних об'єктів світового промислу риб – нереститься навесні біля о. Кюсю, потім уздовж обох берегів Японського моря здійснює кормову міграцію на північ до Татарської протоки. Восени, з похолоданням вод, сардина повертається на південь, тому що не витримує зниження температури нижче 7–9°C. Мігрують на північ і кальмари, що харчуються сардиною, а потім знову повертаються для ікрометання до

берегів Японії. Горизонтальні міграції нектонів можуть досягати дуже великої довжини. Креветка *Penaeus plebejus* переборює відстані до тисячі й більше кілометрів. Молодь креветки *Penaeus*, що живе в естуаріях південної Флориди, мігруючи на місця відгодівлі, за кілька місяців проходить шлях в 250–300 км. Гренландські тюлені відгодовуються серед плавучих льодів, а восени мігрують на південь, де розмножуються на льоді й залишаються тут до весни.

Конвергенції при активному плаванні. Для забезпечення швидкості руху в гідробіонтів виробляється обтічна форма тіла й розвиваються засоби, що забезпечують керування рухом тіла в горизонтальній і вертикальній площинах. У риб кермом глибини служать плавці й хвіст. Хвіст може бути *ізобатичним, епібатичним і гіпобатичним*. У першому випадку лопаті хвостового плавця рівновеликі (тунці, скумбрія й ін.), у другому – краще розвинена верхня лопать (осетрові, акули), у третьому – нижня (летучі риби). При русі хвостові плавці третього типу створюють силу, спрямовану нагору, другого – спрямовану вниз.

Крім обтічної форми тіла забезпеченню високої швидкості руху сприяють виділення слизу, що знижує тертя (риби, головоногі), і специфічна будова шкірних покривів тварин. Встановлено, наприклад, що опір води дельфінові в 10 разів менше, ніж рівновеликій моделі тієї ж форми.

Звичайне обтікання тіла, що рухається, спочатку відбувається так, що в межовому шарі біля тіла течія ламінарна, завихрення відсутні й сила тертя мінімальна. Потім, на деякій відстані, плин у межовому шарі стає турбулентним, виникаючі вихри підсилюють тертя, а біля самого кінця тіла може відбуватися зрив обтікання з утворенням вакууму, що робить сильний опір руху.

Турбулізація плину пов'язана з виникненням коливань у примежовому шарі й затримується *демпферними* (тими, що гасять коливання) системами.

Питання для самоперевірки до розділу 3

1. Визначення пелагіалі, основні зони пелагіалі в морських та прісних водах.
2. Життєві форми гідробіонтів.
3. Умови існування організмів у товщі води.
4. Пристосування організмів до існування у водній товщі. Плавучість. Цикломорфоз.
5. Угрупування планктонних організмів, їх роль.
6. Нейстон пелагобентос та плейстон.
7. Форми руху планктону і нектону.
8. Міграції гідробіонтів.
9. Пристосування гідробіонтів для активного плавання.

4 БІОТОПИ ВОДОЙМ І ЖИТТЄВІ ФОРМИ ГІДРОБІОНТІВ: БЕНТАЛЬ

4.1 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 *ріпаль* 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 моллюсків, 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 *макрозообентосу* характерні личинки комах, великі молюски, 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, плоті, 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, молюски, 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. *Мікрозообентос* представлений дрібними (менше 0,1 мм) організмами, що живуть на поверхні донного ґрунту. У цю групу входять і дрібні форми, які живуть у паровій 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, червононогі молюски, двостулкові молюски, ракоподібні, личинки комах. У складі морського зообентосу найбільшу роль відіграють двостулкові молюски (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 баталі 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.

4.2 Рух бентонтів

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 (молюски, 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, моллюсками, великими личинками хірономід та іншими бентосними організмами. Широко використовують для розселення течію рік вищі ракоподібні. Попадають у воду й осідають на нові поверхні багато перифітонтів, 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 складніше гідробіонтам утримуватися на їхній поверхні, і тим менші розміри мають особини.

Навіть особини одного виду можуть мати різні розміри залежно від ступеня твердості ґрунту, на 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 *Caecum* 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, 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.

4.3 Міграції бентонтів

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.

Міграції вниз за течією струмків і річок здійснюють багато ракоподібних і личинок комах, що забезпечують собі в такий спосіб зміну біотопів, коли старий виявляється по тих або інших причинах невідповідним. Для міграції донні форми піднімаються в товщу води і, пропливши за течією деяку відстань, осідають на новому місці. Як правило, підйом у товщу води відбувається вночі, коли небезпека виїдання нижче. Велике значення для

масових переміщень донних організмів у товщу води має світло, що грає роль сигнального фактора.

Вертикальні міграції в товщі ґрунту носять добовий і сезонний характер. Добові переміщення звичайно пов'язані із захистом від виїдання, з розселенням, живленням, добуванням кисню. У Каспійському морі інфузорії вночі концентруються у верхніх шарах ґрунту (0–4 см), удень максимум їхнього знаходження зміщується 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.

Зимку 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.

4.4 Населення бенталі морів і океанів

Кількісний і якісний розподіл бентосу. Донна флора в основному представлена бактеріями, грибами, водоростями і деякими квітковими рослинами. У фауні переважають найпростіші, хробаки, вищі ракоподібні, черевоногі й двостулкові моллюски, 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 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 виринає 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. 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 молюсків – *Mytilus*, *Macoma*, *Cardium*, *Abra*. У дуже значних кількостях можуть зустрічатися в прибережній смузі 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

грунтах 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. Перифітони 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 личинкові 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 перифітонів.

Організми *зообентосу* розділяють на *інфауну* (мешканці товщі донних відкладів), *онфауну* (організми, що живуть на поверхні ґрунту) і *епіфауну* (тварини, що живуть на поверхні твердого субстрату – каменях, занурених стеблах вищих водяних рослин, раковинах відмерлих молюсків і т.п.).

Типовими представниками *інфауни* є багатощетинкові хробаки, двостулкові молюски, деякі голкошкірі та інші безхребетні. Угрупування

організмів *онфауни* утворюють ракоподібні, молюски, деякі багатощетинкові хробаки, більшість голкошкірих (у морі). *Епіфауна* складається з губок, гідроїдів, актиній, моховинок, морських жолудів, коралових поліпів й ін.

В окрему екологічну групу *нектобентос* виділені водні тварини, які плавають у придонному шарі води й періодично піднімаються до поверхні. До складу нектобентосу входять придонні риби, креветки, мізиди, деякі голотурії та інші безхребетні.

Пелагобентос – сукупність організмів, які поперемінно перебувають або в товщі води, або на дні водойм, деколи закопуються в донні ґрунти. Він представлений вищими раками, рибами й деякими іншими тваринами, які постійно мігрують між водною товщею й донними ґрунтами. До пелагобентонтів відносяться також личинки комарів, деякі гіллястовусі, веслоногі й черепашкові ракоподібні, ряд коловерток, деякі зелені, діатомові й синьо-зелені водорості.

Комплекс організмів, здатних перезимовувати в товщі льоду, одержав назву *пагон*.

Інтерстиціальні води. Волога, що знаходиться між окремими піщинками, зустрічається не тільки в ґрунтах поблизу водойм, але й на значному видаленні від них, наприклад у пустелях Середньої Азії. Перший випадок найбільш звичайний для пісків морських пляжів і донних опадів морів, другий – для узбережжя прісних водойм і в пісках під їхнім ложем. Істотно розрізняються між собою за фізико-хімічними умовами і своєму населенню поверхневі й глибинні інтерстиціальні води.

Глибинні інтерстиціальні води подібно печерним характеризуються високою термостабільністю, низькими температурами, відсутністю світла й часто високою мінералізацією. Серед них виділяють як особливий біотоп *гипореал* – шар піску під ложем рік і струмків, заповнений водою, що просочується сюди.

Цей біотоп, як і інші глибинні інтерстиціальні води, характеризується відсутністю світла, порівняльною стійкістю термічного режиму. Разом з цим тут більше кисню, вище проточність води й більш сприятливі умови харчування.

Населення поверхневих інтерстиціальних вод, що заповнюють простори між піщинками, одержало назву *псамон*. Типовий розріз піску, населеного *псамонтами*, представлений зверху незабарвленим шаром, далі йде зелений, бурий, попелястий і незабарвлений шари. Товщина верхнього незабарвленого шару коливається від декількох міліметрів до 15 см, зеленого – у межах від декількох міліметрів до декількох сантиметрів. Основна маса псамонтів зосереджена в зеленому шарі, де багато фотосинтезуючих рослин і сприятливі харчові умови для тварин. З водоростей у цьому шарі в значних кількостях присутні діатомові, протококові й синьо-зелені.

Представники останніх, особливо *Phormidium* й *Oscillatoria*, в основному й обумовлюють зелене забарвлення піску. Навіть 10-15 см піску, що лежить на забарвленому шарі, не виключають розвитку в останньому

фотосинтезуючих водоростей. Чим інтенсивніше сонячна радіація, тим під більш товстим шаром незабарвленого піску може лежати зелений шар псамону. Із тварин у зеленому шарі найбільш часто зустрічаються інфузорії, коловертки, віїчасті, круглі й малоцетинкові хробаки, слабкіше зеленого шару заселені інші горизонти піску.

Населення глибинних інтерстиціальних вод залежно від їхнього місцезнаходження має різний склад.

Один з найважливіших факторів, що визначає умови існування населення інтерстиціальних вод – гранулометричний склад пісків. Там, де піщинки дуже дрібні й щільно прилягають одна до одної, умови для життя порівняно великих організмів непридатні. Зі збільшенням розміру піщинок простору між ними стає більше, і тварини одержують можливість перебувати й пересуватися в порожнечах, що утворюються.

Представники інтерстиціальної фауни відрізняються малими розмірами (не більше декількох міліметрів), укороченими кінцівками і змієподібним тілом, що полегшує їм пересування у вузьких проходах між окремими піщинками.

Питання для самоперевірки до розділу 4

1. Визначення бенталі, основні зони бенталі в морських та прісних водах
2. Життєві форми бенталі
3. Рух бентонтів. Міграції.
4. Особливості розподілу організмів у бенталі
5. Основні екологічні угруповання бентосу, їх роль.
6. Населення та умови існування в обростаннях.
7. Населення та умови існування в псаммоні
8. Пристосування організмів до життя в бенталі.

5 НАСЕЛЕННЯ ВОДОЙМ РІЗНОЇ СОЛОНОСТІ ТА ВОДНО-СОЛЬОВИЙ ОБМІН ГІДРОБІОНТІВ

5.1 Класифікація природних вод по сольовому складу

Сумарний вміст всіх розчинених у воді мінеральних речовин називають *солоністю*. Для характеристики прісних вод вона виражається найчастіше в міліграмах на дециметр кубічний розчину (мг/дм^3), солонуватих і морських – у проміле (‰); 1‰ відповідає концентрації 1 грам на дециметр кубічний (г/дм^3).

Всі природні води (відповідно до загальноприйнятої Венеціанської системи, адаптованої до умов України) підрозділяються на *прісні* (солоність до 1,0‰), *солонуваті* (1,0–30‰), *солоні*, або *морські*, (30–40‰) і *ультрагалінні*, або *пересолені*, (більше 40‰). Прісні води, у свою чергу, підрозділяються на *гіпогалінні* (менш 0,5‰) і *олігогалінні* (0,5–1,0‰), а солонуваті – на *мезогалінні* (1–18‰) і *полігалінні* (18–30‰).

У природних водах переважають аніони HCO_3^- , CO_3^{2-} , SO_4^{2-} і Cl^- і катіони Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ і K^+ .

У прісних водах концентрація карбонатних іонів найбільша, в порівнянні зі вмістом інших іонів. Мінералізація морських (океанічних) вод визначається, в основному, хлоридами натрію й магнію. У прісних водах їхній вміст становить не більше 5,2, а карбонатів – 60,1%, у воді відкритої частини океану – відповідно 88,7 й 0,3%.

Сольовий склад океанічних і морських вод. Формування сольового складу океану в геологічній історії Землі пройшло три стадії: ранню – в умовах відсутності біосфери, стадію становлення біосфери й стадію сучасного океану, що збігає з початком палеозойської ери. На різних стадіях мінеральний склад океанічної води перетерплював зміни, що відбилося на еволюції тваринного світу.

Солі натрію, відрізняючись особливо легкою розчинністю, надходили в океанічний розчин безпосередньо з вивержених вулканічних порід, що визначили найбільш високу концентрацію цього елемента в морській воді.

Надходження калію в океанічний розчин було значно меншим, оскільки в первинних базальтах, які, в основному, складали земну кору, вміст калію, в порівнянні з натрієм, був невисоким (близько 0,1% проти майже 2%), а швидкість його вимивання була у два рази нижче. Надходження калію в океан збільшилося значно пізніше, і було пов'язане з утворенням у земній корі гірських порід, багатих калієм.

Магній по поширеності в морській воді займає серед катіонів друге місце. Завдяки гарній розчинності й високому вмісту в ґрунті він протягом тривалого геологічного часу у великій кількості надходив у ріки, а з річковою водою – в океан. Але, незважаючи на великі запаси цього елемента в земній корі, його концентрація у воді океанів значно нижче, ніж натрію. Це

обумовлено рядом причин, серед яких варто виділити утворення доломітів, особливо інтенсивне в період докембрію й у ранньому протерозої. Вміст магнію у воді знижувалося також внаслідок його включення в метаболічні процеси, пов'язані з утворенням вапняних кістяків гідробіонтів.

У поверхневих шарах екваторіальних вод, перенасичених гідрокарбонатом кальцію, навпаки, ані безхребетні, ані хребетні тварини не проявляють ознак кальцієвої недостатності. Ці акваторії відрізняються наявністю більших масивів вапняних рифів, а безхребетні тварини, що живуть тут, мають особливо потужний карбонатний кістяк.

Склад океанічної води зіграв істотну роль в еволюції тваринного світу. Первинні організми накопичували одні елементи й виводили інші, неорганічні іони почали брати участь у специфічних біохімічних реакціях. У процесі еволюції деякі неорганічні іони включалися в молекули органічних речовин, змінюючи їхні специфічні властивості, структуру й функції. У молюсків на побудову зовнішнього кістяка (раковини) використовується переважно карбонат кальцію, а в деяких – фосфатні сполуки кальцію й магнію.

У сучасний геологічний період загальна солоність океанічних вод становить від 32,0 до 37,5‰ (середня – 35,0‰). Найбільші коливання солоності в прибережних зонах залежать від стоку річкових вод. Зміни солоності поверхневого шару океанічної води спостерігаються після випадання значної кількості атмосферних опадів або протягом доби внаслідок різної інтенсивності випаровування вологи вдень і вночі.

У порівнянні з океаном солоність внутрішніх морів, у які впадають повноводні ріки, менша. У той же час у внутрішніх морях тропічних і субтропічних областей (Середземного й Червоного моря), де випаровування води постійно перевищує її надходження, солоність зростає до 38–42‰. Незважаючи на зміни загальної солоності, співвідношення окремих хімічних елементів у сольовому складі морських вод залишається практично постійним. Формування сольового складу Світового океану залежить від багатьох факторів, у тому числі від протікання хімічних, фізичних і біологічних процесів. Елементами приходної частини балансу солей є винос іонів з поверхневим і підземним континентальним стоком в океан, виверження вулканів і вихід хімічних елементів із земних тріщин, що утворюються на дні морів і океанів. З атмосферними опадами в океан надходить від 1 до 1,3 млрд. т солей вулканічного, морського й континентального походження. Із всіх розчинених в океанічній і морській воді солей найбільша кількість припадає на хлорид натрію (близько 78%) і хлорид магнію (близько 11%).

За ступенем відокремленості та особливостями гідрологічного режиму, пов'язаними з географічним положенням і фізико-хімічними факторами середовища, моря підрозділяють на п'ять типів:

- 1) окраїнні, із солоністю поверхневих вод, близькою до океанічної, що безпосередньо контактують із океанічними (арктичні й деякі інші моря);
- 2) окраїнні зі зниженою солоністю, обумовленою високим рівнем річкового стоку прісних вод;
- 3) окраїнні з підвищеною солоністю води внаслідок припливу в них високомінералізованих вод (Баренцове море), або переваги випаровування над випадінням атмосферних опадів (Аральське море);
- 4) внутрішні зі зниженою солоністю, обумовленою значним річковим стоком (Чорне, Азовське, Каспійське моря та ін.), або (поряд із цим) перевищенням кількості опадів над випаровуванням (Балтійське море);
- 5) внутрішні з підвищеною солоністю води, за рахунок переваги випаровування над випаданням опадів при низькому рівні прісноводного річкового стоку (Середземне, Карибське, Червоне моря, затоки Мексиканська і Перська).

Усього до Світового океану належать 60 морів і безліч заток і проток. Біля гирл великих річок, що впадають у моря, загальна солоність звичайно різко знижується, як, наприклад, у місцях впадіння Дунаю й Дніпра в Чорне море або Дону й Кубані в Таганрозьку затоку Азовського моря.

У морях, де випаровування води перевищує кількість опадів, солоність може зростати. Наприклад, у Червоному морі вона становить 40–41‰, а в затоці Кара-Богаз-Гол Каспійського моря досягає 300‰.

Вміст 11 найважливіших неорганічних компонентів в океанічній воді із загальною мінералізацією 34,5‰ наступний:

Інгредієнти	Концентрація, г/дм ³
Cl ⁻ (хлор)	18,9799
SO ₄ ²⁻ (сульфат)	2,6486
HCO ₃ ⁻ (гідрокарбонат)	0,1397
Br ⁻ (бром)	0,0646
F ⁻ (фтористі сполуки)	0,0013
H ₃ BO ₃ (борна кислота)	0,0260
Na ⁺ (натрій)	10,5561
Mg ²⁺ (магній); Ca ²⁺ (кальцій)	1,2720; 0,4001
K ⁺ (калій)	0,3800
Sr ²⁺ (стронцій)	0,0133

Між океаном, атмосферою й сушею відбувається постійний водно-сольовий обмін. Річковий стік приносить у моря й океани протягом року $2,5 \cdot 10^9$ т солей. У свою чергу, у процесі випару води з поверхні океану в атмосферу надходять аерозолі, у яких розчинені солі перебувають у

дисперсному стані. Частина пароподібної вологи, насиченої хлоридами, випадає на поверхню океану, а більш легкі аерозолі, збагачені сульфатами морської води, переносяться вітровими потоками на сушу. При випаровуванні морської води в атмосферу надходять солі з якісно іншим хімічним складом, що являє собою суть сольового обміну між океаном, атмосферою й сушею. Завдяки зазначеним процесам сульфати океанічного походження, що випадають на земну поверхню, знову повертаються в океан з поверхневим стоком. У такий спосіб здійснюється колообіг не тільки сульфатів, але й інших розчинених у морській воді солей.

Істотний вплив на винос морських солей на сушу справляє розбризкування морської води в прибережних хвилеприбійних зонах. Так, з одного кілометра берегової лінії океану на сушу переноситься до 2000 т солей у рік, а розраховуючи на 250 тис. км берегової лінії всіх континентів, цей показник становить близько $5 \cdot 10^8$ т.

Сольовий склад континентальних вод. На відміну від морських вод, що характеризуються сталістю сольового складу, прісні води різних ландшафтних зон істотно відрізняються по вмісту основних іонів. Природні води підрозділяються по сольовому складу на три класи: гідрокарбонатні (С), сульфатні (S) і хлоридні (Cl). Кожен клас, залежно від переважних макрокомпонентів, розділяється на три групи: кальцієва, магнієва та натрієва, а кожна група, у свою чергу, по кількісному співвідношенню іонів, – на чотири типи (I, II, III, IV).

Води типу I утворюються в процесі хімічного вимивання вулканічних порід або при обмінних процесах Ca^{2+} та Mg^{2+} на Na^+ . Ці води найчастіше мало мінералізовані.

Води типу II – змішані. Їхній склад може бути пов'язаний генетично як з осадовими породами, так і із продуктами вивітрювання вулканічних порід. До цього типу належать води більшості рік, озер і підземні води невеликої й помірної мінералізації.

Тип III включає сильно мінералізовані води й води, що характеризуються катіонним обміном Na^+ на Ca^{2+} або Mg^{2+} . Такі властивості притаманні водам океанів, морів, лиманів, реліктових водойм.

До вод типу IV, що не містять HCO_3^- , відносяться кислі води. Це води боліт, шахтні, вулканічні або води, сильно забруднені промисловими стоками. Характеристики вод позначаються в такий спосіб: клас – хімічним символом відповідного аніона (С, S, Cl), група – символом катіона (Ca, Na, Mg). Приналежність до типу позначається римською цифрою в нижньому індексі, до групи – символом у верхньому індексі. Наприклад, $\text{C}^{\text{Ca}}_{\text{II}}$ – гідрокарбонатний клас, група кальцію, тип II; $\text{Cl}^{\text{Mg}}_{\text{III}}$ – хлоридний клас, група магнію, тип III і т.д.

Поверхневі води суші за сольовим складом характеризуються такими показниками, як загальна мінералізація, співвідношення іонів і вміст хлоридів і сульфатів. На більшій частині Європейського континенту води рік мають невелику або середню мінералізацію і належать переважно до

гідрокарбонатного класу, кальцієвої групи. Для степових і напівпустельних зон характерна підвищена мінералізація вод сульфатного класу. У Європі такі ріки займають лише 3–4% площі всіх річкових басейнів. Ще менше річкових басейнів, води яких відносяться до хлоридного класу, натрієвої групи. Як правило, ці води характеризуються високою мінералізацією. На території України річкові води належать переважно до карбонатного класу. Основними іонами сольового складу води Дніпра і його водоймищ є гідрокарбонати і Ca^{2+} , тобто вода характеризується гідрокарбонатним класом, групою кальцію, другим типом.

Мінералізація та вміст окремих іонів у воді водойм залежать від сезону року. У пік весняної повені мінералізація води в ріках знижується внаслідок надходження снігових вод. Після закінчення повені вміст солей підвищується. Зростання солоності води стає відчутним особливо в літню межень і взимку, коли в живленні ріки збільшується частка ґрунтових вод.

Формування сольового складу зарегульованих рік залежить не тільки від складу води, що надходить із водозбірної площі, але й від характеру внутриводоймних процесів. При багаторічному регулюванні стоку мінералізація води може підвищуватися лише до певного рівня, тобто до встановлення сольової рівноваги. Сезонні коливання мінералізації та іонного складу води великих водосховищ обумовлюються, головним чином, припливом річкових вод, а при каскадному їхньому розташуванні – надходженням води з вищерозташованих водосховищ і незарегульованих ділянок ріки. У невеликих водосховищах у формуванні іонного складу води важливу роль грає також змив розчинених солей із прибережних схилів, надходження ґрунтових вод і атмосферних опадів, випаровування, забір води для господарсько-побутових потреб.

В озерах сольовий склад води і її мінералізація залежать від їхнього зонального розташування. Солонуватоводні озера найчастіше розташовані в степових районах півдня України і Криму, тобто в зонах із сухим, спекотним кліматом і високою інтенсивністю випаровування води. У зв'язку із цим у непроточних або слабопроточних озерах в результаті випаровування відбувається концентрування основних іонів і часткове їхнє випадання в осад – у солонуватоводних озерах уже при солоності 2–10‰ і вище. В осад переходять переважно слабозчинні карбонатні солі кальцію у формі CaCO_3 , $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ й $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (гіпс). Іноді утворення таких озер пов'язане з виходом на поверхню ґрунтових вод з підвищеною мінералізацією.

В воді солоних озер концентрація солей близька до океанічної або перевищує її. При цьому якщо нижня межа їхньої солоності лімітується верхньою межею солоності солонуватих (30‰) вод, то верхня не обмежена нічим. Солоні озера часто розглядаються як лікувальні з висококонцентрованими розсолами, основними компонентами яких є Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} , HCO_3^- , і CO_3^{2-} . Для таких озер характерні висококонцентровані розчини декількох солей, і тому їхній клас може бути

визначений не по одному, а по двох аніонах, наприклад хлоридно-сульфатний або сульфатно-хлоридний. У такому випадку в назві класу на першому місці ставиться аніон, що переважає. Виділяють наступні класи вод солоних озер: карбонатні (содові), сульфатні й хлоридні. В карбонатних переважає Na_2CO_3 , у сульфатних – Na_2SO_4 й MgSO_4 , а в хлоридних – NaCl , MgCl_2 і CaCl_2 . В Україні є солоні озера, склад вод яких визначає їхнє лікувальне використання.

5.2 Водно-сольовий обмін, значення розчинених солей

Водно-сольовий обмін у водних організмів протікає інакше, чим у наземних, тому що гідробіонти, перебуваючи у воді, випробовують на собі дію осмотичного тиску. Поверхня водних організмів у тім або іншому ступені проникна для різних речовин, тому при гіпо- або гіпертонії середовища для гідробіонтів створюється погроза порушення гомеостазу (зміна концентрації й співвідношення окремих іонів, обводнювання й зневоднювання тканин та ін.). Сталість хімічного складу тіла є однією з найважливіших умов гомеостазу, і тому в гідробіонтів виробився ряд адаптацій, що дозволяють їм зберігати стабільність водно-сольового обміну. У першу чергу мова йде про забезпечення сталості осмотичного тиску, тобто можливості попередження надлишкового обводнювання або зневоднювання організму, зміни його хімічного складу. При цьому клітини повинні не тільки вміти втримувати велику кількість іонів від зрівноважування із зовнішнім середовищем, але й мати здатність «розпізнавати» різні іони й регулювати їхньої концентрації відповідно до фізіологічних потреб.

У найпростішому випадку гідробіонти *ізоосмотичні* з навколишнім середовищем, хоча мають інше співвідношення іонів, ніж в останній. Енергія при цьому витрачається тільки на підтримку градієнтів концентрації окремих іонів. Такий тип організації водно-сольового обміну характерний для багатьох морських організмів, в основному мікроорганізмів і безхребетних. При іншому типі регуляції гідробіонти підтримують не тільки специфічне співвідношення окремих іонів, але й певний осмотичний тиск, відмінний від наявного в середовищі.

Такий тип, що потребує більшого енергетичного забезпечення, однак створює стабільність не тільки співвідношення, але й абсолютних концентрацій іонів, властивий прісноводним і високоорганізованим морським організмам. Є істотна різниця в організації водно-сольового обміну в одноклітинних і багатоклітинних організмів. Перші здійснюють регуляторні функції тільки на одній поверхні розподілу – між зовнішнім середовищем і клітиною. У багатоклітинних крім цього механізму регуляції діє й інший – між клітинами і внутрішніми рідинами, зокрема кров'ю.

У прісноводних і морських організмів адаптації до водно-сольового обміну відбувались по-різному. Концентрація іонів у тканинах всіх тварин і рослин набагато вище, ніж у прісній воді, тому в мешканців останньої

виникли механізми, що дозволяють підтримувати *гомойосмотичність* у різко гіпотонічному середовищі. Для морських організмів виявилися можливими два шляхи. Перший з них, більш давній, – *ізотонія*, при якій вплив фізико-хімічних процесів зводиться до мінімуму. Разом з тим висока сталість концентрації та співвідношення різних іонів у морській воді створюють для гідробіонтів умови, що імітують гомойосмотичність. Інший шлях – забезпечення сталості вмісту в організмі води й окремих іонів за рахунок вироблення відповідних регуляторних механізмів. Такий шлях більш прогресивний, тому що дозволяє не тільки підтримувати стабільність тонічності та співвідношення іонів, але також задавати цим станам оптимальний рівень, чого не дозволяє перший спосіб. Наявність відповідної адаптації, що лежать в основі евригалінності, дозволяє багатьом гідробіонтам існувати в біотопах з нестійким сольовим режимом. Захист від осмотичного обводнювання і зневоднювання досягається вибором середовища з тієї або іншою тонічністю, *осморегуляцією* та *осмоізоляцією*. Сталість сольового складу досягається іонною регуляцією, що забезпечує збалансованість процесів надходження й виведення різних іонів з навколишнього середовища. Ряд адаптацій спрямований на забезпечення виживання гідробіонтів при пересиханні водойм, тимчасовому осушенні біотопів (відливи й ін.), виході з води й висиханні.

5.3 Захист від обсихання й виживання у висохлому стані

Захист від обсихання на повітрі у гідробіонтів, з одного боку, досягається тим, що вони уникають умов, що загрожують обсиханням, а з іншого боку – тим, що знижують вологовіддачу у випадку перебування поза водою. Якщо обсихання стає звичайним у житті гідробіонтів і до того ж триває довго, як це часто спостерігається в мешканців тимчасових водойм, то в деяких організмів виробляються пристосування до переживання несприятливих умов в анабіотичному стані, що супроводжується майже повною втратою води.

Запобігання обсиханню. Попередження обсихання в багатьох гідробіонтів досягається, насамперед, завчасним відходом від місць, що піддаються осушенню. У прісних водах, під час зниження рівня води, личинки бабок, поденок і комарів, а також деякі молюски та інші тварини залишають прибережжя, коли глибина води падає тут до декількох сантиметрів. Якщо рівень знижується занадто швидко, і багато гідробіонтів не встигають піти завчасно, тоді вони намагаються випливати за відступаючою водою, і часто їхні зусилля виявляються успішними, особливо в похмуру погоду. У морях під час відливу багато літоральних тварин переміщуються в сублітораль.

Якщо тварини не йдуть із водою і залишаються на вологому березі, що обсихає, то, як правило, рятуються від згубного висихання. Морські літоральні тварини після відливу ховаються під камнем, де залишаються

невеликі скупчення води, а затіненість місця знижує випаровування. В інших випадках тварини зариваються в пісок, або, закриваючи стулки раковин (молюски, вусоногі раки), зберігають запас води до наступного припливу. Особливо широко поширене закопування в ґрунт у прісноводних тварин, що залишаються поза водою. Глибина закопування може варіювати від декількох сантиметрів до 30–40 см і більше, як це спостерігається в деяких олігохет і личинок комарів. Риби, наприклад в'юни, африканський лускатник і деякі інші, можуть закопуватися на глибину більше 1 м. Закопування в ґрунт відомо у водних клопів, личинок бабок, личинок комарів, у п'явок, олігохет, у черевоногих молюсків, у двостулкових молюсків і навіть у деяких планктонних рачків, наприклад в *Diacyclops* і *Megacyclops*. Про ефективність закопування в ґрунт як способу захисту від висихання свідчить збереження життєздатності молюсками протягом року й більше після осушення водойми. В області розливу Дунаю після спаду його вод поверхня ґрунту висихає настільки, що по ній вільно їздять, а в глибині перебувають в'юни, що перецікують посуху. На о. Шрі-Ланка можна ловити рибу в сухих западинах через кілька днів після випадання дощів, тому що водойма, яка утворилася, наповнюється рибою, що виходить із товщі ґрунту.

Стійкість до висихання найбільшою мірою виражена у форм, які регулярно піддаються дії цього фактора.

Зменшення вологовіддачі. В умовах обсихання, що вимагають скорочення втрат води до мінімуму, вологовіддача може знижуватися, насамперед шляхом утворення щільних зовнішніх покривів, якими володіють багато молюсків, членистоногі, голкошкірі, хробаки та інші тварини. Найпростіші під час висихання утворюють щільні цисти і зберігаються в них живими багато місяців і років. У водних комах, що живуть в умовах періодичного обсихання, посилено розвивається кутикула. Серед молюсків високою стійкістю до обсихання відрізняються передньозяберні черевоногі, що мають кришечку. Завдяки цьому втрата води тваринами знижується до мінімуму і молюски стійко переносять навіть тривале обсихання.

Серед легеневих деякі види виробили здатність до виділення слизової плівки, що не тільки закриває устя раковини, але одночасно приклеює його до субстрату.

У початкову фазу висихання деякі молюски здатні до ритмічного стиску газу в легенях до 1,5–2 атм. Підвищення тиску, що забезпечується скороченням стінок легені і втягуванням тіла в раковину, збільшує ступінь використання кисню, завдяки чому трохи знижується вологовіддача. Встановлено, що підвищення концентрації солі в тілі катушки *P. planorbis* веде до зниження посухостійкості і, разом з тим, у періоди, що передують висиханню водойм, спостерігалось зниження концентрації солей у гемолімфі цієї тварини. Темп втрати води в умовах обсихання звичайно поступово знижується. Літоральні молюски *Nerita* у перші дні перебування на повітрі втрачають щодоби до 4–10% ваги м'яких тканин, потім втрати знижуються до 1,9 і 0,6%.

Виживання у висохлому стані. У ряду гідробіонтів виробилися адаптації до переходу в анабіотичний стан, коли збереження в тілі потрібної кількості води стає неможливим. Перебувати у висохлому стані протягом декількох тижнів, місяців і навіть років здатні найпростіші, коловертки, тихохідки, нематоди, личинки комах. Так, тіло коловерток може, висихаючи, зменшуватись до $1/3 - 1/4$ свого нормального обсягу, і в такому стані тварини залишаються живими протягом багатьох місяців і років. Чим довше тварини перебувають у висушеному стані, тим більший строк перебування у вологому середовищі потрібний для їхнього переходу в активний стан. Деякі нематоди, будучи зовсім висушеними, переходять до активного життя тільки тією частиною тіла, що змочується, у той час як суха частина, що залишається, продовжує перебувати у стані анабіозу.

Серед личинок комах дивною здатністю до висихання відрізняються личинки комара *Dasyhelea geleiana*, що живуть у калюжах Угорщини. Після висихання калюж вони зариваються в детрит, який під променями сонця перетворюється в пил, і в ньому перебувають висохлі зморщені личинки, виживаючи в такому стані до півроку. Здатність виживати під час відсутності води особливо характерна для мешканців пересихаючих прісних водойм. Це не тільки адаптація до виживання в умовах обсихання, але й вкрай важливе пристосування до широкого розселення форм, що живуть у маленьких ізольованих водоймах. Цисти або інші стійкі стадії гідробіонтів (спочиваючі яйця ракоподібних і коловерток, статобласти моховинок, губок та ін.), що витримують існування у висохлому стані місяці й роки, можуть переноситися на величезні відстані вітром разом із пилом висохлого ґрунту, на ногах водоплавних птахів, або іншим чином, і у такий спосіб проникати в інші водойми.

5.4 Захист від осмотичного зневоднювання і обводнювання

Існування осмотичних градієнтів між тканинами гідробіонтів і навколишньою водою створює небезпеку або зневоднювання тіла організмів, або його надлишкового обводнення. Чим різкіше осмотичні градієнти, тим ця небезпека більше. Здатність уникати гідратації в прісній воді й дегідратації в морській лежить в основі евригалінності гідробіонтів.

Серед морських організмів тільки деякі – кишковопорожнинні й голкошкірі – мають тоничність навколишньої води.

Пристосування гідробіонтів до захисту від осмотичного зневоднювання або обводнення насамперед зводяться до запобігання середовища із різко відмінними умовами солоності, як це спостерігається у стеногалінних форм. В евригалінних гідробіонтів регулювання водного обміну може досягатися частковим або повним усуненням осмотичного тиску за рахунок утворення непроникних покривів (*осмоізоляція*), зведенням до мінімуму різниці в тоничності тканин і навколишньої води або протиставленням осмотичному тиску механічного. Якщо ці шляхи не реалізовані або недостатньо ефективні,

евригалінні організми можуть існувати, протиставляючи осмотичному тиску води інший, що йде в протилежному напрямку й компенсує по своїй величині перший.

Завдяки цьому приплив або відтік води під дією фізико-хімічних сил знімається фізіологічною роботою, спрямованою на збереження водного балансу. Якщо захист від осмотичного зневоднювання неможливий, багато організмів, втрачаючи вологу, впадають в анабіоз.

Перекачування організмом води в напрямку, протилежному осмотичному току, викликає додаткові енергетичні витрати і є не вигідним. Однак і інші захисні засоби не бездоганні. Ущільнення покривів, що послабляє осмотичний тиск, знижує дифузію через них кисню й CO_2 , тобто погіршує умови дихання. Зведення до нуля осмотичних градієнтів за рахунок ототожнення концентрації солей у своєму тілі з тією, яка має місце в навколишній воді, не вигідно, оскільки солоність води варіює, і, отже, гомеостаз організмів порушується. Тому вироблення тих або інших засобів регулювання водного обміну в різних гідробіонтів пішли в різних напрямках, що забезпечують найбільшу ефективність пристосувань до конкретних умов перебування і біологічних особливостей організмів.

Вибір осмотично сприятливого середовища. Вибір середовища з потрібною тонічністю особливо чітко проявляється у тих організмів, які живуть у воді із солоністю, що варіює, не маючи досить потужних механізмів регуляції водного обміну. Вибір осмотично сприятливого середовища знаходить своє відбиття, насамперед у приуроченості тих або інших гідробіонтів до місцеперебувань із певною солоністю. Прісноводні форми уникають солонуватих і морських вод, солонуватоводні не селяться в прісних і морських водоймах, морські – у солонуватих і прісних. Із цієї причини, наприклад, радіолярії, головоногі, сифонофори і морські їжаки не проникають із Середземного моря ($S = 35\%$) у Чорне ($S = 17\%$).

В умовах мінливої солоності багато організмів переміщуються таким чином, щоб увесь час залишатися в осмотично постійному середовищі. Радіолярії *Acantharia*, що живуть у поверхневому шарі морів, після випадання дощів пересуваються на глибину до 100 м і більше, подібні занурення в глибину спостерігаються в рачків *Calanus*, *Oithona* і багатьох інших тварин. Багато літоральних форм ідуть у сублітораль, якщо вода розприснується поступово.

Деякі поліхети і молюски уникають загибелі, глибоко закопуючись у ґрунт, інші щільно стуляють стулки раковин, зберігаючи досить високу солоність у мантийній порожнині. Здатність до активного вибору сольового середовища властива річковим ракам, крабам *Pachygrapsus crassipes*, дафніям, морським зіркам і ряду інших гідробіонтів.

Осмоізоляція. Сталість сольового складу організмів в умовах мінливої солоності води може бути забезпечена за рахунок утворення осмотично непроникних покривів. Такий спосіб захисту від осмотичного обводнювання й зневоднювання властивий всім водним ссавцям і птахам, покриви яких

волого- і солоопроникні. У водних організмів, що дихають киснем, розчиненим у воді, розвитку волого- і солонопроникненості покривів перешкоджає необхідність здійснення через них газообміну. Чим щільніше зовнішні покриви, тим повільніше дифундують крізь них кисень і вуглекислий газ, тобто погіршуються умови дихання. У зв'язку із цим у багатьох тварин щільність покривів на тілі стає досить різною. На ділянках, що використовуються для газообміну (зябра й т.п.), покриви залишаються тонкими й ніжними, на іншій поверхні тіла вони товщають, якоюсь мірою або повністю стаючи вологонепроникними.

У ракоподібних, особливо вищих, осмотичній ізоляції сприяє розвиток панцира. Сильно послабляється віддача води в гіпертонічному середовищі в личинок комах з добре розвиненою епі- і екзокутикулою, наприклад у різних бабок, поденок, клопів, жуків. Істотний засіб забезпечення осмотичної ізоляції – слиз. Наприклад, яйця багатьох хробаків, не здатні до осморегуляції, добре виживають у гіпо- і гіпертонічному середовищі тільки тому, що укладені в слизову кладку.

Осмотичному захисту допомагає утворення слизу на поверхні тіла, що спостерігається у риб і багатьох інших організмів. У двостулкових молюсків осмоізоляція в несприятливому сольовому середовищі забезпечується змиканням раковини. Так, мідії, устриці та інші морські молюски, потрапляючи в опріснену воду, можуть довго виживати в ній із закритими стулками, а їхня гемолімфа кілька днів залишається нерозбавленою. Подібно молюскам, можуть тимчасово за рахунок осмоізоляції виносити різкі зміни солоності морські жолуді та інші тварини з раковинами, що закриваються. Здатність багатьох крабів й інших вищих раків існувати в умовах різких змін солоності середовища значною мірою обумовлена водонепроникністю їхнього панцира, що покриває більшу частину поверхні тіла тварин. Часткова осмоізоляція полегшує роботу осморегуляторних механізмів.

У рослин, що живуть у гіпотонічному середовищі, осмотичне обводнювання попереджається міцністю клітинних оболонок. Їхній механічний тиск урівноважує осмотичний і перешкоджає надходженню надлишкових кількостей води. Одні й ті самі рослини, що живуть в умовах неоднакової солоності, мають різну тонічність, але ступінь їхньої гіпертонії відносно середовища залишається подібною. Так, у Північному і Балтійському морях, солоність води яких відповідно дорівнює 30–35 і 15–20‰, концентрація солей у досліджених рослин розрізнялася приблизно на 14‰. Який би не була солоність середовища, рослини створюють у своїх тканинах трохи більший осмотичний тиск, що забезпечує їм тургор, який досягши певного ступеню, попереджає подальше надходження води в клітини.

Осморегуляція. Гомойосмотичні організми здійснюють або *гіперосмотичну* регуляцію, коли підтримується концентрація солей у тілі на більш високому рівні, ніж у середовищі, або *гіпоосмотичну*, коли середовище гіпертонічне відносно організмів. Перший випадок

спостерігається у прісноводних організмів і у морських, що живуть в опрісненій воді. Гіпоосмотична регуляція властива деяким морським формам і тим прісноводним організмам, які виявляються в осолоненій воді.

При знаходженні прісноводних організмів у гіпотонічному середовищі (прісна вода) вода безупинно проникає в їхнє тіло, від якої вони повинні звільнятися, щоб уникнути механічних ушкоджень і розведення соків свого тіла. Внаслідок того, що строго напівпроникних мембран (тобто проникний тільки розчинник) у тварин, очевидно, немає, останні не можуть виділяти чисту воду.

Тому прісноводні тварини-осморегулятори повинні володіти адаптаціями до утримання солей і до відновлення їхніх запасів у своєму тілі.

Утримання солей в організмів досягається низькою проникністю їхніх зовнішніх покривів і реабсорбцією солей у сечовіддільних органах. Деяка втрата солей замінюється їхнім активним вилученням з навколишньої води: у ракоподібних і риб – через зябра, у жаб – через шкіру. Особливим і дуже важливим способом збільшення осмотичного тиску є підвищення концентрації в гемолімфі амінокислот, дуже характерне для личинок комах. У них, на відміну від інших тварин, амінокислоти забезпечують 60–70% осмотичного тиску і лише 30–40% його створюється за рахунок присутності хлоридів.

Підвищення в крові концентрації вільних амінокислот відзначено при акліматизації до морської води прісноводних крабів. Мінімальна мінералізація води, коли різні прісноводні тварини ще можуть здійснювати гіперосмотичну регуляцію, характеризується наступними величинами (у мМ): річкові раки – 0,0005, беззубки й живородки – 0,005, перловиці й дрейсени – 0,1, китайський краб – 0,2, ставковики – 0,4. Чим вище різниця осмотичного тиску в середовищі і тілі прісноводних тварин, тим енергійніше доводиться виводити їм воду, що поступає усередину. Інтенсивність виділення води в прісноводних найпростіших дуже висока. У великій кількості віддаляється вода з гіпотонічною сечею в прісноводних риб, хробаків, молюсків, ракоподібних і інших тварин.

Якщо у всіх прісноводних організмів має місце гіперосмотична регуляція, то у морських організмів поряд з нею спостерігається і гіпоосмотична. У тих випадках, коли гомойосмотичні організми гіпотонічні, їм доводиться уникати зневоднювання тканин шляхом заковтування солоної води з наступним виділенням гіпертонічної сечі. П'ють морську воду багато ракоподібних, личинки комах, костисті риби та інші осморегулятори з гіпотонічним соком тіла. При різких змінах солоності середовища безхребетні звичайно міняють свій об'єм через приплив або відтік води, після чого настає *регуляція об'єму*, якщо осморегуляторні механізми справляються зі своєю роботою. На осморегуляторну роботу витрачається не більше 1–2% всієї енергії, що витрачає організм (наприклад, у річкового рака 0,3%, у беззубки – 0,3%).

5.5 Сольовий обмін і виживання в умовах різної солоності

Сольовий склад організмів виявляє риси подібності з тим, який характерний для того середовища, де виникли й формувалися окремі види. Тому в ділянках біосфери з різним хімічним складом вміст окремих елементів у живих організмах помітно варіює. Створене А.П. Виноградовим навчання про біогеохімічні провінції стосується і гідросфери, хоча вода значно рухливіше, ніж ґрунт, і сольові градієнти в ній виражені слабкіше. Навіть у межах одного Чорного моря виділено ряд районів, планктон яких характеризується різним хімічним складом. Маючи певний сольовий склад, організми повинні підтримувати його сталість, причому гідробіонтам це часом важче здійснювати, чим наземним тваринам і рослинам. Покриви водних організмів проникні для іонів, тому збереження сталості їхнього співвідношення, як і сумарної концентрації в тілі, оточеному водою з різним сольовим складом, вимагає безперервної й інтенсивної роботи, що нейтралізує дію фізико-хімічних сил вирівнювання, які безупинно порушують хімічний гомеостаз гідробіонтів. Пасивному сольовому обміну, що порушує гомеостаз, організми протиставляють активне, стабілізуюче співвідношення окремих іонів та їхню сумарну концентрацію. Досконалістю механізмів регуляції сольового складу, а також витривалістю тканин до його зміни визначається виживання гідробіонтів у водах з різним сольовим складом.

Пасивний сольовий обмін. Фізико-хімічні процеси вирівнювання концентрацій іонів, що перебувають по обох сторонах покриву організмів, тим інтенсивніше, чим сильніше відрізняється іонний склад організму від того, який є в навколишнім середовищі, і тим слабкіше, чим менш проникні для іонів покриви тіла. Вміст різних іонів в організмах різко відмінний, ніж у воді, причому це спостерігається не тільки в гомойосмотичних, але й у пойкилоосмотичних гідробіонтів.

Швидкість міграції іонів через клітинні мембрани з підвищенням температури зростає і, таким чином, в цих умовах пасивний сольовий обмін гідробіонтів помітно збільшується. Це має велике екологічне значення для багатьох водних організмів, тому що впливає на їхнє виживання у середовищах з високою й низькою солоністю, у середовищах з іншим сольовим складом, чим той, котрий властивий даним гідробіонтам.

Активний сольовий обмін. Не тільки в гомойосмотичних, але й у переважної більшості пойкилоосмотичних гідробіонтів існують різні механізми, які всупереч фізико-хімічним силам вирівнювання підтримують певний рівень загального вмісту солей у рідинах тіла, і, що не менш важливо, забезпечують стабільність концентрації в організмі окремих іонів та їхнього співвідношення. Особливо характерний для багатьох гідробіонтів так званий «натрієвий насос». Активний перенос Na^+ звичайно сполучений з еквівалентним, але протилежно спрямованим пересуванням якого-небудь «протиіону», звичайно K^+ або NH_4^+ . За пересування Na^+ відповідальна

Na^+K^+ -АТФ-аза, що стимулюється іонами Na^+ і K^+ , і цей фермент є векторіальний, тобто має просторово спрямовану дію. Натрієвий насос в одних випадках звільняє організм від надлишку іонів Na^+ , що надходять пасивно, в інших – працює у зворотному напрямку, коли натрію в навколишній воді мало й організм втрачає його внаслідок дифузії. Наприклад, у прохідних риб при адаптації в солоній воді, в хлоридних клітинах зябер (клітини Кейс-Вільмера) активність Na^+K^+ -АТФ-ази зростає в багато разів, транспортна система поляризована таким чином, що Na^+ перекачується назовні. При зниженні концентрації Na^+ у навколишньому середовищі (перехід риб у прісну воду) також підвищується активність ферменту, але транспортна система поляризується у зворотному напрямку, тобто Na^+ перекачується усередину. Активний сольовий обмін, пов'язаний зі здатністю деяких клітин захоплювати іони з води або виділяти їх з тіла всупереч фізико-хімічним силам, властивий як рослинам, так і тваринам. Більшою сталістю концентрації різних іонів відрізняються тканини риб.

У прісноводних гідробіонтів стабільна концентрація іонів у тілі пов'язана з їхньою сорбцією клітинами, що лежать на поверхні тіла, або в спеціальних екскреторних органах.

Активне захоплення різних іонів клітинами поверхні тіла може відігравати істотну роль у мінеральному харчуванні багатьох тварин. Наприклад, вищі раки поглинають із води розчинений у ній кальцій, цинк та інші іони. Через поверхню тіла риби поглинають сполуки сірки, як, зокрема, це спостерігається в ряду коропових і осетрових, фосфор та інші елементи мінерального харчування.

Вживання в умовах різної солоності. Здатність гідробіонтів витримувати значні коливання солоності залежить від видової приналежності та ряду різних факторів. Встановлено, що особини одного виду, що живуть у водоймах зі змінною солоністю, більш адаптовані до коливань цього фактора, ніж організми, що живуть в умовах стабільної солоності. Поліхети *Hedisto diversicolor* у лагунах, що давно відокремилися від Чорного моря, пристосувалися до солоності 62‰ і вже не можуть існувати в Чорноморській воді; чорноморські особини гинуть у воді осолонених лагун.

Толерантність до зміни солоності звичайно підвищується з віком. Різна витривалість до зміни солоності може спостерігатися в особин різної статі. У форм, що стали більш стеногалінними в процесі філогенезу, молодь евригалінніше дорослих. Стійкість гідробіонтів до зміни солоності звичайно зростає зі зменшенням швидкості зміни цього фактора. Менша толерантність гідробіонтів до різких змін солоності середовища пов'язана з різною проникністю покривів тіла для іонів і води. Коли, наприклад, солоність середовища різко знижується, вода швидко спрямовується в організм, викликаючи його сильне, часом необоротне набрякання. Якщо тонічність середовища знижується поступово, частина іонів з організму встигає дифундувати назовні. Завдяки цьому осмотичний градієнт не досягає дуже великих величин і відповідно організми не піддаються різко вираженому

обводненню. Відоме значення має також поступове звикання (аклімація) організмів до існування в новому сольовому режимі. Процес аклімації має коливальний характер, триває не менш 1–2 тижнів, його механізм пов'язаний зі зміною біосинтетичної діяльності клітин; шляхом східчастої аклімації можна досягти межі фенотипічної адаптації. Принцип поступовості зміни сольового режиму дуже важливо враховувати в акліматизаційних роботах при переселенні гідробіонтів у водойми іншої солоності. Толерантність до коливань солоності звичайно знижується в гідробіонтів з підвищенням температури. У середовищі, що містить більше двовалентних іонів, організми витримують зміни солоності гірше, ніж у тій, де переважають одновалентні іони, що краще проникають крізь покриви тіла. Із цієї причини, зокрема в Азовському морі, де у воді переважають одновалентні іони, гідробіонти здатні освоювати більш опріснені ділянки, ніж у Каспійському, вода якого містить багато іонів Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} і CO_3^{2-} . Важливо відзначити, що в природних умовах організми іноді уникають води з такою солоністю, яку добре переносять або навіть обирають в експерименті. Очевидно, у природі позначається вплив якихось інших факторів, які не враховують в лабораторних умовах.

Перехід організмів з одних водойм в інші може бути ускладнений не тільки різницею осмотичних тисків, але, можливо у ще більшому ступені, іншим іонним складом середовища. Очевидно, розходженнями в співвідношенні іонів, зокрема K^+ і Ca^{2+} , визначається той факт що тонкопанцирні раки, лопатоногі, крилоногі та головоногі молюски, фукусові й ламінарієві водорості, що проникають у Балтійське море, відсутні в Чорному, хоча ці водойми по осмотичним характеристикам подібні. У Чорне море виноситься з річковим стоком велика кількість K^+ і Ca^{2+} , а їхній вміст вище, ніж в океанічній воді; у Балтійське море значна частина прісної води надходить у результаті весняного танення снігу, тобто майже позбавлена солей, внаслідок чого склад води моря мало відрізняється від океанічного.

5.6 Населення вод різної солоності

Населення морських, пересолених, солонуватих і прісних вод має свої різко виражені особливості. Генетично подібним є морські й прісноводні форми, за рахунок яких пізніше виникло населення пересолених і солонуватих вод. Серед останнього немає ендемічних родин і рядів, у той час як серед населення морських і прісних вод є навіть ендемічні класи й типи. Населення пересолених вод складається з евригалічних морських видів, що живуть при солоності до 75–80‰, і форм прісноводного походження, що звичайно зустрічаються при $> 80\text{‰}$ (рачки *Artemia salina*, личинки комара *Chironomus salinarius* та ін.). У солонуватих водах головним чином зустрічаються морські евригалічні й прісноводні види, а також невелике число специфічних солонуватоводних форм. Загальних форм для морів і прісних вод практично немає, якщо не вважати тих, які поперемінно ведуть

морський або прісноводний спосіб життя (прохідні форми). Для морських і прісноводних форм крайня границя поширення лежить у межах 7–8‰. Важливо відзначити, що зазначена межа простежується в самих різних морях: Азовському й Чорному, Каспійському, Білому, Балтійському, Північному та ін., а також для різних фауністичних груп, тобто має універсальний характер. Це пов'язане із впливом критичної солоності на багато біологічних процесів. Солоність 7–8‰ виявляється граничною для морських і прісноводних форм, і внаслідок цього населення вод із солоністю 7–8‰ виявляється збідненим. Флора макролітів, у порівнянні з фауною, в міру опріснення вод збіднюється не так сильно. Так, число видів тварин у Білому морі знижене на 50%, а макрофітів – на 24%; у Чорному – відповідно на 75 й 50%, у Балтійському – на 95 й 80%.

Цікаво відзначити, що деякі прісноводні форми виявляють найбільш сильний кількісний розвиток при солоності 3–5‰. У тих випадках, коли морські форми переходять до існування в опрісненій воді, спостерігається їх здрібнення.

Як приклад здрібнення прісноводних форм при осолоненні води можна привести балтійських молюсків *Theodoxus fluviatilis* і *Bithynia tentaculata*.

Солонуватоводні форми дрібніють із просуванням у прісну воду, але з переходом у солону їхні розміри не міняються (наприклад, молюск *Hydrobia ulvae*).

В крайніх умовах солоності часто знижується не тільки кінцевий розмір гідробіонтів, але також і темп їхнього зросту. З погіршенням умов існування при переході в прісну воду пов'язано, мабуть, і зниження плідності гідробіонтів. Поряд зі зменшенням плідності з переходом морських форм у прісну воду часто спостерігається збільшення розмірів яєць.

Питання для самоперевірки до розділу 5

1. Сольовий склад природних вод та його значення в житті водних організмів.
2. Водно-сольовий обмін гідробіонтів.
3. Пристосування для запобігання обсиханню та виживання у висохлому стані.
4. Захист від зневоднювання та обводнювання.
5. Сольовий обмін та пристосування гідробіонтів до змін солоності. Критична солоність.
6. Населення вод з різною солоністю.

6 ГАЗООБМІН ГІДРОБІОНТІВ

6.1 Дихання гідробіонтів

У широкому змісті дихання 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). Перший тип дихання має найбільше значення в енергетиці водних екосистем. Помітно меншу роль грає анаеробне дихання. Найбільше часто воно проявляється в гідробіонтів у формі «сульфатного» й «нітратного» дихання, коли акцепторами електронів служить відповідно кисень іонів SO_4^{2-} й NO_3^- – (сульфатредукуючі й денітрифікуючі бактерії). При бродінні вивільнення енергії відбувається в процесі дегідрування, що супроводжується розщепленням складних органічних молекул на більш прості. При такому способі добування енергії (бродінні), для гідробіонтів найбільш характерний гліколіз – поступове розщеплення гексоз до 2 молекул. У цьому процесі 2 молекули НАД відновлюються до НАД·Н, а регенерація перших здійснюється за рахунок відновлення піровиноградної кислоти в молочну, що є кінцевим продуктом гліколітичного бродіння.

Енергетичний вихід – 2 молекули АТФ на 1 молекулу гексози замість 36 при аеробному процесі.

Будучи енергетично не вигідним, гліколіз спостерігається у факультативних анаеробів, коли добування кисню стає практично неможливим. Наприклад, корофи взимку можуть існувати в умовах аноксії більше місяця. Подібне явище відзначене в срібного карася і деяких інших риб. Здатність до тимчасового гліколізу властива багатьом літоральним молюскам, зокрема мідіям, коли вони під час відливу замикають раковину, а також багатьом представникам інфауни, що глибоко закопуються в ґрунт, особливо якщо останній слабо мінералізований і в ньому створюються анаеробні умови.

Крім розширеного розуміння дихання як усякого біологічного окиснення, що вивільняє енергію, є й більш вузьке, що поширюється тільки на процеси, пов'язані з поглинанням кисню, тобто на ті, які за попередньою термінологією називалися аеробним диханням. Добувати кисень для забезпечення аеробного дихання водним організмам набагато складніше, ніж наземним.

З одного боку, концентрація кисню у воді в багато разів нижче, ніж у повітрі, з іншого боку – процес її відновлення в зоні збитку, викликаного диханням, протікає повільніше (менша швидкість дифузії газів у воді й менша змішуваність води в порівнянні з повітрям). Характерно, що більшість вторинноводних тварин, адаптуючись до нового середовища, не виробило здатності до водного дихання, зберігши вихідний, більше ефективний спосіб добування кисню з повітря. Складність забезпечення аеробного дихання у

воді обумовила вироблення в гідробіонтів відповідних морфологічних, фізіологічних і поведінкових адаптації, і в підсумку інтенсивність газообміну в мешканців гідросфери приблизно та ж, що в наземних організмів.

6.2 Адаптації гідробіонтів до газообміну. Інтенсивність дихання

Прискорення газообміну в гідробіонтів, відповідно до законів дифузії може досягатися збільшенням площі дихальних поверхонь, витонченням і розпушенням покривів, крізь які повинні дифундувати гази, створенням високого градієнту концентрації кисню на внутрішній і зовнішній сторонах покривів, зокрема, шляхом приведення останніх у контакт із аерованою водою або газоподібним киснем.

Збільшення площі й газопроникності дихальних поверхонь. Газообмін гідробіонтів здійснюється або через всю поверхню тіла, або через його окремі ділянки, перетворені в спеціальні органи дихання – зябра, трахеї, легені та інші утворення. Гідробіонти, позбавлені спеціальних органів дихання, звичайно мають тіло з великою питомою поверхнею. Один з найпростіших способів її збільшення полягає в зменшенні розміру організмів. Невеликий розмір характерний для найпростіших, коловороток, копепод, кліщів та інших організмів, що не мають спеціальних органів дихання. У дрібних личинок комарів *Chironomus* відносна величина зябер менше, ніж у великих, питома поверхня тіла яких нижче, і на дихальні органи лягає більше навантаження. Ікринки в риб, що живуть і розмножуються в озерах зі зниженим вмістом кисню, часто бувають дрібніше, ніж у тих, що живуть і розмножуються в озерах з більш сприятливими умовами дихання.

Збільшення поверхні тіла часто досягається його сплюсненням, витягуванням, утворенням різних виростів, лопатей і т.п. Із цим значною мірою пов'язаний, наприклад, *гідроморфоз* рослин, коли підводне листя розчленоване значно сильніше надводного, що перебуває у більш сприятливих для дихання умовах. Ступінь розвитку дихальних поверхонь часто виявляє тісну залежність від респіраторних умов. У крабів, що часто перебувають на повітрі, де кисню більше, спостерігається редукція числа й величини зябер. Іноді тварини самі активно збільшують дихальну поверхню за рахунок зміни форми тіла. Наприклад, олігохети в несприятливих умовах дихання, сильно витягаючись у довжину, тоншають, завдяки чому поверхня їхнього тіла збільшується.

Швидкість дифузії газів визначається не тільки величиною дихальної поверхні, але й товщиною покривів, крізь які відбувається газообмін. У силу цього витончення покривів дихальних поверхонь являє собою одну з основних адаптації до газообміну. Дуже тонкі покриви на зябрах, в легенях та інших спеціальних утвореннях, що функціонують як органи дихання. Якщо спеціальних органів дихання немає, то тоншають покриви всього тіла. Деякі гідробіонти здатні збільшувати проникність зовнішніх покривів, коли виникає потреба посилення газообміну.

Адаптація до використання розчиненого кисню. Контакт дихальних поверхонь із добре аерованою водою, насамперед, досягається в гідробіонтів вибором місцеперебування, де вода має досить високий вміст кисню, а також її періодичним відновленням поблизу свого тіла. У випадку різкого погіршення респіраторного середовища багато організмів переміщуються навіть у не властиві їм біотопи.

Вибір місць із більш сприятливими умовами дихання спостерігається і у пелагічних тварин, коли вони лишають ділянки водойми з недостатньою для них концентрацією кисню. Особливо яскраво це явище спостерігається під час заморів, коли риби, клопи, жуки та інші тварини нерідко переміщуються на значні відстані в пошуках досить аерованої води.

Універсальна адаптація гідробіонтів до аерування дихальних поверхонь відбувається шляхом відновлення контактуючої з ними води. Це відновлення може забезпечуватися природними токовищами води, пересуванням організмів у її товщі або за рахунок спеціальних дихальних рухів.

З енергетичної точки зору перебування в проточній воді – найбільш економічне рішення щодо відновлення води навколо організму. Таким способом користуються багато мешканців рік – реофільні хробаки, личинки поденок, веснянок, та інші організми. Відновлення води за рахунок поступального руху самого організму здійснюється в ряду ракоподібних, найпростіших, хробаків, личинок комах і багатьох інших тварин.

Зміна води біля поглинаючих кисень поверхонь за рахунок спеціальної роботи організму зустрічається в представників всіх типів тварин. Дихальні рухи, здійснювані всім тілом, властиві багатьом хробакам, личинкам комах і деяким риbam, причому в багатьох випадках ці рухи служать одночасно для фільтрації їжі.

Іноді відновлення води досягається не створенням її току, а рухами самого організму або його окремих частин у товщі води. Так, наприклад, коливаються, висунувшись із ґрунту заднім кінцем тіла багато олігохет, зокрема *Tubifex tubifex*, п'явок. Висунувшись нагору з нірки й зачепившись за її верхній край заднім кінцем тіла, хитається рибка трубковий вугор. Швидкі ритмічні рухи зябрами роблять багато риб і безхребетні. Чим гірше респіраторні умови, тим жвавіше дихальні рухи.

Адаптація до використання газоподібного кисню. Контакт дихальних поверхонь із газоподібним киснем можливий у результаті його захоплення з атмосфери, з підлідних скупчень, з повітрявмісних тканин рослин і пухирців, що утворюються в товщі води. Захоплення кисню з атмосфери досягається або шляхом періодичного спливання тварин до поверхні води, або висуванням у повітря спеціальних дихальних трубок. Спливання для захоплення кисню зустрічається в деяких комах та їхніх личинок, у молюсків, риб і багатьох інших тварин. Спливають до поверхні води для дихання легеневі молюски, земноводні й ссавці. Газоподібним киснем гідробіонти можуть дихати не тільки на поверхні води, але й в її товщі.

Так, павук *Argyroneta aquatica* будує під водою купол і заповнює його повітрям, принесеним з поверхні. Перебуваючи в такому куполі, павук довгий час може не спливати для дихання. Багато комах, наприклад жуки-плавунці, у зимовий час, коли поверхня води покрита льодом, утворюють на кінці тіла пухирець повітря, що одягає дихальця. Такий пухирець дуже довго може забезпечувати дихання тварини, функціонуючи в якості своєрідного «фізичного» зябра. У міру того як концентрація кисню в пухирці падає, газ починає усе сильніше дифундувати сюди з навколишньої води. Вуглекислота, навпаки, виводиться з пухирця, як тільки її концентрація починає перевищувати ту, котра є у воді.

Багато тварин, що перебувають на дні, дихають атмосферним повітрям, не спливаючи до поверхні і виставляючи над водою дихальну трубку. Іноді тварини використовують кисень, що безпосередньо виділяється рослинами. Так, німфи бабок можуть загортатися в килим з нитковидних водоростей і поглинати виділюваний ними кисень. Ряд тварин використовує для дихання повітря, що перебуває в тканинах рослин. Багато комах відкладають яйця в тканині рослин, а повітря, що міститься в них, забезпечує дихання зародків. У деяких випадках тварини використовують кисень, який виділяється симбіотичними водоростями. У такий спосіб забезпечують собі дихання багато найпростіших, кишковопорожнинних, хробаків, молюсків.

Комбінування водного і атмосферного дихання. Здатність до комбінування повітряного й водного дихання зустрічається в багатьох рослин і тварин, допомагаючи їм ширше використовувати ті або інші респіраторні ситуації. Комбінований спосіб дихання мають, зокрема, багато рослин, листи яких плавають у воді. Останні, подібно листам наземних рослин, несуть устячка, але не на обох сторонах, а тільки на верхній, причому їхнє число дуже велике. Наприклад, у латаття *Nymphaea alba* воно досягає 400 на 1 мм², у рогоза – більше 1300 на 1 мм². У наземних рослин число устячок менше (у середньому 100–300 на 1 мм²), тому що площа листової поверхні, що стикається з повітрям, більше й дихання іде легше. Будова плаваючих листків така, що попереджає заливання устячок водою під час хвилювань (відповідна зігнутість листової пластинки, восковий наліт, що робить її не змочуваною).

Здатність брати кисень із води і з повітря мають багато легеневих молюсків. Досить поширене комбінування повітряного й водного дихання в ракоподібних.

Личинки деяких бабок при різкому зниженні концентрації кисню у воді піднімаються до її поверхні і забирають пухирець повітря в задню кишку. Часто зустрічається комбінування різних способів дихання у риб, наприклад, у в'юнів, вугрів та ін. В одних гідробіонтів така здатність є адаптацією до існування в середовищі, періодично або постійно несприятливому в респіраторному відношенні.

В інших вона забезпечує можливість переходу з водного середовища в повітряне для харчування або розселення. Цікаво відзначити, що більшість

гідробіонтів, що дихають розчиненим і атмосферним киснем, живе в тропічній і субтропічній областях, де висока вологість повітря полегшує тваринам вихід на сушу.

Інтенсивність дихання. Під інтенсивністю дихання розуміється кількість кисню, споживаного організмом в одиницю часу на одиницю маси. Кількість спожитого кисню оцінюється в об'ємній або ваговій одиницях, вага виражається стосовно до всієї речовини тіла або його м'яких частин (наприклад, виключення ваги раковини в молюсків). Звичайно розрахунки ведуться на сиру (живу) масу, рідше на суху речовину або його калорійний еквівалент. Відсутність єдиної оцінки кількості речовини часто ускладнює аналіз і порівняння наявних даних.

Наприклад, виключення з маси важких кістякових утворень при оцінці дихання молюсків, вусоногих раків та інших завищує їхній обмін у порівнянні з тими тваринами, у яких є ті ж, але менш виражені структури, що включають у загальну масу (раковини рачків і панцири ракоподібних, голкошкірих та ін.).

Інтенсивність дихання організмів з різним вмістом води складно порівнювати. Тому необхідно проводити уніфікацію способів оцінки маси організмів, кількості речовини, на яку розраховується споживання кисню. Великий інтерес можуть мати дані про інтенсивність дихання, виражені відношенням енергетичної вартості кисню, спожитого організмом, і енергоємності останніх. Таке відношення – гарна характеристика метаболічної активності живої речовини різних організмів і більш точна міра інтенсивності їхнього газообміну.

Величина споживання кисню характеризує рівень окисних процесів, що відбуваються в організмі, і, відповідно, його енергетичні витрати в процесі життєдіяльності. Сума всіх енерговитрат визначає величину обміну. Розрізняють обмін *основний, стандартний, активний і загальний (середній)*. Під основним обміном, розуміється рівень енерговитрат під час повного спокою голодних організмів в умовах абіотичного середовища, близьких до оптимальних.

Стандартний обмін, близький до основного, характеризує енерговитрати організмів з виключеною руховою активністю в деяких певних умовах середовища, зокрема температурних. За величину активного обміну приймаються енерговитрати, пов'язані із забезпеченням рухової активності тварин.

Сукупність основного й активного обміну позначають як загальний або середній обмін. Тому що в безхребетних важко не тільки викликати стан повного спокою, але і охарактеризувати цей стан, у дослідях з гідробіонтами звичайно визначають стандартний або загальний обмін. Тварини утримуються в піддослідних судинах під час відсутності їжі той або інший термін, після чого визначається сумарна величина спожитого ними кисню і обчислюється його середнє поглинання в одиницю часу на одиницю маси, тобто середня інтенсивність дихання.

Інтенсивність газообміну у різних гідро біонтів. Інтенсивність дихання водних організмів неоднакова в представників різних видів, змінюється з віком, залежить від статі й фізіологічного стану особин. Сумарне споживання кисню організмом визначається співвідношенням окремих тканин, їхньою масою та респіраторною активністю. Рівень основного обміну визначається, головним чином, концентрацією в клітинах дихальних ферментів, які пов'язані з мембранами мітохондрій, тобто кількістю останніх.

Хоча представникам різних видів притаманний характерний, властивий тільки ним тип енергетичного режиму, помічено, що зі збільшенням розміру організмів інтенсивність їхнього обміну, як правило, знижується.

Однак у багатьох випадках співвідношення респіраторно активних і неактивних тканин періодично змінюється (ліньки, утворення статевих продуктів та ін.). На різних стадіях розвитку неоднаково інтенсивні окисні процеси в тканинах, у край варіює в онтогенезі рухова активність тварин. Інтенсивність дихання гідробіонтів в найбільшій мірі залежить від їхнього фізіологічного стану: рухливості, статевої зрілості та ін. Тому виразити величину дихання зростаючих особин лише функцією маси часто неможливо.

Залежність інтенсивності газообміну від зовнішніх умов. Із зовнішніх умов найбільший вплив на споживання кисню гідробіонтами здійснюють температура і кисень. Крім цього, величина газообміну може залежати від солоності води, від іонного складу розчинених солей, рН і деяких інших абіотичних факторів. З біотичних факторів найбільше значення мають концентрація і характер взаємодії особин.

З підвищенням температури газообмін може значно зростати, але ця залежність носить дуже складний характер, оскільки є результуючою двох різнонаправлених процесів. З одного боку, відповідно до законів хімічної кінетики температурні зрушення ведуть до прискорення всіх ферментативних реакцій, і газообмін підсилюється.

Паралельно цьому починають працювати біохімічні механізми, що компенсують температурні ефекти і стабілізують рівень метаболізму. Можуть змінюватися концентрація ферментів, зростати або слабшати їхня активність, з'являтися ізоферменти з іншою спорідненістю до субстратів.

У деяких організмів включення механізмів біохімічної регуляції може відбуватися дуже швидко (утворення «миттєвих ізоферментів»), в інших, не адаптованих історично до швидких змін температури, компенсаторний відгук настає пізніше і не завжди достатній для збереження гомеостазу.

У підсумку характер залежності газообміну від температури вкрай різний у гідробіонтів різного систематичного положення, віку і особливо неоднакових по своєму екологічному стану. Наприклад, метаболізм літоральних безхребетних, що живуть в умовах різкої зміни температури, майже не виявляє залежності від останньої. Особливо слабка в них залежність від температури основного обміну, що може зберігатися на одному рівні в інтервалі від 10 до 25°C.

Зі збільшенням строку впливу нових температурних умов сплюснені ділянки повинні ставати виразніше і спостерігатися в більшого числа форм. Це положення гарно підкріплюється даними про величину газообміну при температурній аклімації. Чим довше вона триває, тим меншим стає відхилення рівня дихання від вихідного.

Показано, що в деяких риб, адаптованих до низьких температур, рівень метаболізму на 30–40% вище того, котрий варто очікувати відповідно до кривої Крога. З падінням концентрації кисню нижче певних значень, інтенсивність газообміну гідробіонтів звичайно падає. У різних видів ця закономірність проявляється по-різному і часто простежується лише в обмеженому діапазоні тисків кисню. Тісна кореляція між тиском кисню й величиною газообміну характерна для водних макрофітів. У риб простежене розширення інтервалу тисків кисню, що впливають на газообмін, коли температура води підвищується.

Вплив солоності на величину газообміну може бути двояким. З одного боку, відхилення тоничності середовища від найбільш сприятливої для організму супроводжується збільшенням роботи осморегуляторних механізмів, що спричиняє посилення дихання. В інших випадках зміна солоності може гнітити життєдіяльність організмів, і тоді їхній газообмін падає.

Зміна інтенсивності газообміну з підвищенням або зниженням солоності в пойкилоосмотичних тварин простежується, звичайно, тільки в короткочасних дослідах. Якщо тварини перебувають в умовах зміненої солоності кілька днів, то звичайно адаптуються до нового середовища, і їхній газообмін повертається до норми. Характерно також, що повернення до норми властиве і для темпу росту, що спочатку сильно гальмується через зміну солоності.

Крім загальної солоності, на інтенсивність дихання можуть впливати певні іони. Так, наприклад, відзначене помітне зниження газообміну у рачків *Pontogammarus robustoides* і *Sphaeroma pulchellum* з підвищенням вмісту Ca^{2+} . На інтенсивність дихання може впливати активна реакція середовища. У рачка *Chydorus sphaericus* виявляється максимум споживання кисню зі зниженням рН до 5 і підвищенням до 9.

Інтенсивність газообміну гідробіонтів звичайно вище в проточній воді. Зі збільшенням швидкості бігу води газообмін особливо різко зростає в типових реофілів.

Посилення дихання з підвищенням проточності води може бути пов'язане з додатковими енергетичними витратами на протистояння струму, а з іншої сторони, відбиває поліпшення умов дихання.

Установлено, що дихання одиничних особин може різко відрізнятися від того, котре спостерігається в групах. «Груповий ефект» простежений у диханні риб, личинок хірономід, ракоподібних і деяких інших тварин. Зниження газообміну в риб, що перебувають у зграї, очевидно, пов'язане зі зменшенням кількості безладних рухів.

Істотний вплив на рівень газообміну можуть здійснювати метаболіти, що виділяються у воду особинами свого виду. Наприклад, в експериментальних умовах, при високій концентрації метаболітів рівень дихання личинок хірономід знижується в 1,5–2 рази.

6.3 Газообмін як показник обміну речовин і енергії

Досліди по спалюванню різних речовин, проведені різними дослідниками, показали, що на окиснення однакових кількостей білків, жирів і вуглеводів витрачається різна кількість кисню, але одночасно, майже точно в тій же пропорції, міняється й кількість енергії, що виділяється. Інакше кажучи, виділення енергії в результаті окиснення різних речовин майже точно пропорційно кількості спожитого кисню.

У процесі біологічного окиснення на одиницю споживання кисню у всіх випадках виділяється практично та саме кількість енергії. Отже, знаючи величину споживання кисню організмами, можна одержати досить точне уявлення про їхні енергетичні витрати. Відношення кількості енергії (у калоріях), що виділяється при окисненні речовини, до маси спожитого кисню (у мг) одержало назву *оксикалорійного коефіцієнта*. На підставі даних про хімічний склад різних гідробіонтів В. С. Івлєв (1939) знайшов, що середнє значення оксикалорійного коефіцієнта для водних організмів дорівнює 3,38 кал/мг O_2 . Окремі дані ухиляються від знайденого середнього значення тільки в третьому знаку. Таким чином, вимірюючи дихання гідробіонтів у різних умовах, можна дати характеристику їхньої енергетики без безпосереднього обліку окремих сторін енергетичного балансу.

Величина оксикалорійного коефіцієнта не залежить від умов, у яких відбувається аеробне дихання, тобто від умов, у яких перебувають організми. Визначення газообміну дозволяє скласти уявлення не тільки про величину енергетичних витрат у гідробіонтів, але й про те, за рахунок яких речовин добувається енергія, тобто судити про хімічний склад їжі.

Таке судження можна одержати, порівнюючи кількості споживаного організмами кисню і виділеної ними вуглекислоти. Коли енергія добувається за рахунок харчування вуглеводами, організм виділяє стільки вуглекислого газу, скільки споживає кисню (по об'єму).

При білковому живленні відношення виділюваного вуглекислого газу до спожитого кисню становить 0,77–0,82, а у випадку споживання жиру – 0,7. Відношення об'єму вуглекислого газу, що виділився в процесі дихання, до об'єму спожитого кисню одержало назву *дихального коефіцієнта*.

Іноді він перевищує 1, що звичайно обумовлюється частково анаеробним добуванням енергії, коли організми випробовують дефіцит кисню. При повному анаеробіозі дихальний коефіцієнт стає величиною нескінченною. На величину дихального коефіцієнта можуть також впливати температура і деякі інші фактори.

6.4 Стійкість гідробіонтів до дефіциту кисню і заморні явища

Далеко не всі гідробіонти здатні постійно жити в безкисневому середовищі, тобто відносяться до групи анаеробів (переважно бактерії і найпростіші). Переважна більшість мешканців водойм має потребу в кисні, хоча деякі з них, як було зазначено вище, можуть іноді переносити його відсутність і здійснювати *аноксибіоз*.

Здатність до нього в ряду гідробіонтів-аеробів є адаптацією до перенесення несприятливих кисневих умов, що періодично виникають у природних місцеперебуваннях.

В тих випадках, коли адаптації гідробіонтів до існування в умовах дефіциту кисню виявляються недостатніми, настає загибель організмів. Якщо вона, внаслідок різкого погіршення кисневих умов у водоймах, здобуває масовий характер, то говорять про *замор*.

Здатність гідробіонтів виживати у воді з низькими концентраціями кисню залежить від видової приналежності організмів, їхнього стану і умов зовнішнього середовища. Мінімальна, або *гранична* концентрація кисню, стерпна гідробіонтами, як правило, нижче для організмів, що живуть у природних місцеперебуваннях у слабко аерованій воді. Тому пелагічні форми звичайно менш толерантні до низьких концентрацій кисню, ніж бентосні, а серед останніх мешканці мулу витриваліші за форми, що населяють пісок, глину або камені. Чутливість до дефіциту кисню може загострюватися на окремих стадіях розвитку. Як правило, стійкість до дефіциту кисню у тварин різних систематичних груп тим вище, чим вони менш рухливі. Із зовнішніх факторів на граничну концентрацію кисню найбільшою мірою впливає температура. З її підвищенням обмін організмів зростає, їхня потреба в кисні збільшується і для її задоволення потрібні більш сприятливі респіраторні умови.

Гідробіонти мають ряд біохімічних адаптацій до забезпечення постачання організму киснем в умовах його дефіциту. До них відносяться посилення вентиляції і кровообігу, підвищення концентрації дихальних пігментів, синтез їх нових, більше ефективних варіантів, зміна внутрішнього середовища, що підвищує здатність пігментів зв'язувати і звільняти кисень. Остання адаптація (ефекти Бора і Рута) іноді проявляється у зворотній формі – зниженні чутливості гемоглобіну до підвищення концентрації H^+ , У деяких активних риб створюються дуже високі концентрації лактата, і рН може так падати, що ускладнює зв'язування кисню гемоглобіном у зябрах. У цих риб знайдені варіанти гемоглобіну, не чутливі до H^+ , тобто не виявляють ефект Бора. Їх звичайно небагато і вони відіграють роль «аварійного резерву».

Замори. У природних водоймах нерідко спостерігаються випадки масової загибелі гідробіонтів від асфіксії. Вони виникають не тільки внаслідок дефіциту кисню, але й в результаті накопичення у воді значних кількостей вуглекислого газу, сірководню й метану. Вміст цих газів звичайно підвищується паралельно зниженню концентрації кисню і тому особливо

згубний для гідробіонтів. Під час заморів у першу чергу гинуть форми, менш стійкі до дефіциту кисню, а потім і більше витривалі, аж до самих стійких, якщо катастрофічне погіршення умов дихання затягується на довгий строк. У водоймах високих широт замори звичайно виникають узимку, коли лід перешкоджає надходженню кисню у воду з повітря. Літні замори звичайно спостерігаються в стоячих водоймах, особливо під час масової появи водоростей. Удень внаслідок фотосинтетичної діяльності рослин кисню багато, уночі ж його концентрація різко знижується, і можуть виникати заморні явища, що супроводжуються загибеллю тварин.

Літні замори мають місце не тільки в ставках і озерах, але навіть у морях, наприклад в Азовському і Балтійському. В Азовському морі замори спостерігаються звичайно з травня по серпень під час тихої погоди, коли через відсутність циркуляції води вміст кисню в товщі, особливо біля дна, падає до десятих часток міліграма в літрі. Зниження концентрації кисню біля дна спричиняється розкладанням водоростей, що тут відмирають. Під час заморів у масі гине риба та інші гідробіонти, зокрема молюски. У берегів Перу раз в 11–12 років відбувається масова загибель зоопланктону і риб внаслідок нестачі кисню, коли сюди починає підходити тепла екваторіальна течія Ель-Ніньо.

Особливо гостро протікають заморні явища взимку, коли вони можуть спостерігатися не тільки в стоячих водоймах, але навіть і в річках. Наприклад, грандіозні по своїх масштабах щорічні зимові замори в р. Обі. Грунтові води, якими вона харчується, містять дуже мало кисню і багато гумінових речовин (сильно заболочена водозбірна площа). Коли після льодоставу атмосферна аерація води практично припиняється, невеликі кількості кисню, що перебуває в ній, швидко витрачаються на окиснення гумінових кислот, і виникає замор. Звичайно він починається наприкінці грудня у верхній течії ріки і, поширюючись униз зі швидкістю 30–40 км за добу, досягає гирла через 1,5–2 місяці. Припиняється замор у травні – червні, коли ріка починає поповнюватися зовнішніми водами. Вміст кисню під час замору падає до 2–3% від нормального, і багато гідробіонтів, особливо риби, гинуть від задухи, хоча більша частина їх рятується в деяких припливах Обі, де заморні явища не розвиваються.

Питання для самоперевірки до розділу 6

1. Процеси дихання у водних організмів різних рівнів організації. Органи дихання
2. Адаптації гідробіонтів до газообміну
3. Інтенсивність дихання у різних типів гідробіонтів та її залежність від зовнішніх умов
4. Інтенсивність дихання як показник рівня обміну речовин та енергії
5. Стійкість гідробіонтів до дефіциту кисню. Замори.

7 РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРИ В ЖИТТІ ГІДРОБІОНТІВ

7.1 Температура як фактор

Температура, світло, звук та інші коливальні явища впливають на водне населення або безпосередньо, або відіграють роль умовних сигналів. До першого випадку ставиться, наприклад, вплив температури на протікання багатьох біологічних процесів, значення світла для фотосинтезу і т.п. Сигнальне значення цих факторів можна спостерігати при пересуванні гідробіонтів із прибережної зони, коли її води охолоджуються до деякої граничної величини, у відкрите море, спливанні організмів до поверхні в напрямку до світла або переміщенні у зворотному напрямку під час добових вертикальних міграцій, при настанні розмноження після підвищення або зниження температури до певного рівня.

Температура в природних водах коливається від $-7,75^{\circ}\text{C}$ у деяких сильно мінералізованих озерах до $96,3^{\circ}\text{C}$ у гарячих ключах. У Світовому океані діапазон температур не перевищує 38°C : від -2 до $+36^{\circ}\text{C}$. Термічний режим окремих водойм визначається їхнім географічним положенням, глибиною, особливостями циркуляції водних мас і багатьма іншими факторами.

Надходження тепла у водойму залежить, головним чином, від проникнення сонячної радіації і контакту з більш нагрітою атмосферою. Відомо, роль відіграє також тепло опадів, берегів і те, що утворюється під час переходу води з рідкого стану у тверде. Охолодження води відбувається в результаті випаровування, випромінювання, контакту з менш нагрітими шарами атмосфери і берегами, за рахунок надходження холодних опадів і поглинання тепла під час танення льоду.

В останні роки тепловий режим багатьох водойм перетерплює істотні зміни під впливом надходження в них підігрітих вод з охолоджуючих контурів теплових та атомних електростанцій. У результаті цього температура у водоймах-охолоджувачах підвищується на кілька градусів, і в помірних широтах вони взимку звичайно не замерзають. Надходження сонячної радіації у водойми, що в основному визначає їх терміку, головним чином залежить від їхнього географічного положення – широти місцевості і характерними для неї станами атмосфери, що впливають на ступінь проникнення сонячного світла у воду, випаровування і випадіння опадів.

Як правило, із просуванням з низьких широт у високі водойми стають більш холодними і менш термостабільними (принаймні, у своєму поверхневому шарі). У найвищих широтах коливання температури води знову зменшуються. У межах однієї водойми помітні зміни температури простежуються із зануренням у глибину. Улітку поверхневий шар води більш теплий, ніж глибинний, узимку – навпаки. Перехід від більше до менш нагрітих шарів часто відбувається не поступово, а стрибкоподібно, і між

ними утворюється шар так званого *температурного стрибка*, або *термокліном*.

Розшарування води на теплу і холодну називається *температурною стратифікацією*, а розходження в температурі – *температурною дихотомією*. Розрізняють *пряму стратифікацію*, коли більш нагріті шари лежать ближче до поверхні, і *зворотну*, коли із просуванням углиб температура підвищується. У випадку інтенсивної вертикальної циркуляції водних мас температурні градієнти вирівнюються, і такий стан получив назву *гомотермії*.

Різниця в температурі верхніх і глибинних шарів може виражатися десятками градусів (наприклад, у тропічній зоні Світового океану) і не уступає тієї, яка в поверхневих водах обумовлюється зміною сезонів.

На температурі глибинних вод зміна сезонів року практично не позначається. Поверхневі води випробовують вплив не тільки сезонних, але й добових змін інтенсивності сонячної радіації. Температура води в ріках залежить від характеру її живлення, клімату району, де вона протікає, і різних гідрологічних особливостей. Великі ріки, що течуть у широтному напрямку, несуть теплі води у високі широти і холодні – у низькі.

Внаслідок інтенсивного перемішування води в річках, її температура в різних ділянках розтину потоку подібна. Сезонні коливання температури в річках укладаються в амплітуду $0-30^{\circ}\text{C}$, $10-20^{\circ}\text{C}$ досягають добові у джерелах гірських рік і всього $1-1,2^{\circ}\text{C}$ – у рівнинних.

Температурний режим озер залежить від їхнього географічного положення і особливостей вертикальної циркуляції вод. Інтенсивність останньої в основному залежить від температурних контрастів в атмосфері, властивих даній кліматичній зоні. Велику роль у перемішуванні води відіграє вітрова діяльність, що залежить від рельєфу місцевості. У більшості озер помірних широт улітку і узимку спостерігається різко виражена температурна дихотомія і відповідно пов'язана з густиною стратифікація води.

У результаті цього вертикальна циркуляція води порушується, і у водоймі настає період застою, або *стагнації*. Навесні холодна поверхнева вода нагрівається до 4°C і, стаючи найбільш густою, починає поринати вглиб, а на її місце знизу піднімається менш густа вода. В результаті виниклої циркуляції у водоймі настає гомотермія, коли температура у всій масі води стає однаковою, рівною 4°C .

З подальшим підвищенням температури поверхневі води, стаючи менш густими, не переміщуються углиб і поступово прогріваються усе більше, так що температурна дихотомія підсилюється. Наступає літня стагнація. Восени поверхневі води, охолоджуючись і стаючи більше густими, починають опускатися вглиб, і процес перемішування йде доти, поки не наступить нова, осіння гомотермія.

Коли поверхневі води почнуть охолоджуватися нижче 4°C , вони, як менш щільні, більше не опускаються вглиб, осіння циркуляція закінчується, і

у водоймі знову встановлюється температурна дихотомія. Наступає зимова стагнація.

В 1892 р. Ф. Форель по особливостях температурного і циркуляційного режиму виділив три типи озер: *помірні* (повна циркуляція навесні і восени), *тропічні* (циркуляція взимку, у поверхні завжди $T > 4^{\circ}\text{C}$) і *полярні* (циркуляція влітку, завжди $T < 4^{\circ}\text{C}$). В 1936 р. С. Йосимура запропонував більш складну градацію, виділивши озера *тропічні* (біля поверхні $T = 20\text{--}30^{\circ}\text{C}$, термоклін виражений слабо, нерегулярні циркуляції взимку), *субтропічні* ($T > 4^{\circ}\text{C}$, термоклін виразний, циркуляція взимку), *помірні* ($T > 4^{\circ}\text{C}$ улітку, $< 4^{\circ}\text{C}$ узимку, річна амплітуда велика, термоклін виражений сильно, циркуляція навесні і восени), *субполярні* ($T > 4^{\circ}\text{C}$ тільки в середині літа, термоклін виражений слабо, циркуляції на початку весни і літа) і *полярні* ($T < 4^{\circ}\text{C}$, без льодовий період короткий, циркуляція влітку). Д. Хатчинсон (1969) підрозділяє рівнинні озера на *диміктичні*, у яких циркуляція буває навесні і восени, *теплі мономіктичні* з однією циркуляцією в році при $T > 4^{\circ}\text{C}$ і *холодні мономіктичні* з літньою циркуляцією при $T < 4^{\circ}\text{C}$. Всі ці озера з водною масою, що повністю, перемішується під час циркуляції, називаються *голоміктичними*. *Мероміктичні* озера (частково перемішуються) характеризуються присутністю шарів води, що не перемішуються з основною масою під час циркуляції (наприклад, шар більш щільної солоної води біля дна).

7.2 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 $10\text{--}15^{\circ}\text{C}$), називаються *евритермними* (наприклад, молюск *Hydrobia ulnensis* живе при температурі від -1 до $+60^{\circ}\text{C}$), у вузькому – *стенотермними*. Останні можуть бути теплолюбними, або *термофільними* (наприклад, рачок *Thermosbaena mirabilis* живе при $45\text{--}48^{\circ}\text{C}$, не витримуючи охолодження до $+30^{\circ}\text{C}$), і холодолюбивими, або *криофільними* (багато приполярних організмів, що не зустрічаються при позитивних температурах).

7.3 Адаптивні механізми регуляції температури в різних типів гідробіонтів

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. Евритермність гідробіонтів визначається не тільки діапазоном стерпних температур, але також ступенем пригнічення їхньої життєдіяльності з відхиленням умов від оптимальних. Чим вище вершина кривої, що описує зміну активності організму з підвищенням температури, тим стенотермний вид. Характерна асиметрія кривої: оптимум значно ближче до максимуму, ніж до мінімуму.

Кількісне вираження евритермності виду одержимо, якщо поділити площу під кривою на величину найбільшої ординати. Цей принцип оцінки можна поширити і на інші характеристики еврибіонтності видів.

Численні дослідження різних авторів показали, що теплотривкість білків, клітин, органів і організмів у цілому адаптивно пов'язані з термічними умовами існування гідробіонтів. Так, у зимовий час теплотривкість і температурний оптимум зрушуються у бік низьких температур, улітку – у зворотному напрямку.

Теплотривкість клітин морських безхребетних пов'язана із широтним поширенням видів, вертикальним положенням у морі і особливостями екології; вона не пов'язана з філогенетичним положенням виду, а визначається лише температурними умовами його існування. 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 $7,7\text{--}11,8^{\circ}\text{C}$, а тепловий шок – при $36,4^{\circ}\text{C}$; у тих же медуз у берегів Нової Шотландії ($t=14^{\circ}\text{C}$) холодове заціпеніння настає вже при $1,4^{\circ}\text{C}$, а тепловий шок – при $29\text{--}29,7^{\circ}\text{C}$.

7.4 Населення різних температурних зон Світового океану та континентальних водойм. Вплив температури на просторово-часовий розподіл гідробіонтів

На глибинах температура океанської води постійна протягом усього року і лежить у межах від $-1,7$ до -2°C . Температура поверхневих океанських вод залежить від їхнього географічного положення, сезону, характеру течій і багатьох інших факторів. У тропічній зоні вона досягає $26-27^{\circ}\text{C}$, на широті 40° падає до $13-14^{\circ}\text{C}$, у приполярних зонах опускається до 0°C и нижче. У водах тропічних і помірних температура із просуванням у глибину падає, у полярних – трохи підвищується. Значні коливання температури поверхневого шару океанської води спостерігаються в помірних зонах у зв'язку із чергуванням сезонів року. З віддаленням від поверхні ці коливання усе більше згладжуються, і на глибині $300-400$ м зникають зовсім. Термічний режим окремих океанських зон у сильному ступені визначається характером циркуляції водних мас. Наприклад, екваторіальні води, відхиляючись у своїй течії до півночі і півдня, утворюють зону дивергенцій, що йде вздовж лінії екватора. Відтік екваторіальних вод у цій зоні компенсується підйомом холодних глибинних вод, причому вся зона вміщається в інтервалі між двома ізотермами в 27°C , тоді як у її центральній частині, тобто на лінії екватора, температура води не перевищує 25°C .

Біомаса і чисельність гідробіонтів у напрямку від помірних широт до низьких звичайно знижуються. Наприклад, у Тихому океані із просуванням з помірних зон до екватора біомаса зоопланктону знижується в $5-10$ разів, бентосу – в $40-80$ разів, риб – в $2-3$ рази. Тільки поблизу екватора і в деяких районах, де внаслідок інтенсивного перемішування води в ній міститься значна кількість біогенів, біомаса пелагічних і бентосних організмів знову підвищується.

Особливо сильно кількісне збідніння населення із просуванням до екватора позначається на глибинах. Якщо, наприклад, по багатству літорального бентосу тропіки мало поступаються середнім широтам, то на глибинах $2-5$ км спостерігається різниця в 10 , 100 і навіть в 150 разів. В поверхневих водах тропіків біомаса планктону звичайно в $5-10$ разів нижче, ніж у відповідному шарі помірних і приполярних зон. На глибині $100-1000$ м порівнювані біомаси розрізняються вже в $15-30$ разів, а на глибині 4000 м – в 100 разів і більше.

Основна причина кількісної бідності населення багатьох районів тропічної зони полягає в нестачі біогенів, що обмежує чисельність фотосинтезуючих рослин і, відповідно, тварин що живляться ними. Бідність поверхневого шару тропічних вод живильними солями насамперед пояснюється дуже слабким виносом їх сюди із глибин, тому що перемішування води в цій зоні дуже незначне. У тих тропічних водах, де перемішування вище і, отже, більше біогенів виноситься до поверхні, кількість організмів відразу ж зростає. Така картина спостерігається, зокрема,

в області міжпасатної (екваторіальної) протитечії і в деяких інших районах. Певною мірою кількісна бідність населення багатьох тропічних районів пов'язана з високою температурою. З її підвищенням інтенсивність обміну речовин у пойкилотермних організмів росте, і для існування однієї і тієї ж біомаси в тропіках потрібно більше їжі, ніж у помірних і приполярних областях.

В протилежність кількісним показникам видове різноманіття гідробіонтів із просуванням до тропіків не убуває, а зростає. Наприклад, у водах Малайського архіпелагу живе близько 40 тис. видів тварин і рослин, у Середземному морі – близько 6–7 тис., у Північному – менш 4 тис., у Баренцевому – близько 2500, у морі Лаптевих – тільки 400. Число видів водоростей у районі Малайського архіпелагу, у Середземному, Баренцевому і Карському морях відповідно дорівнює 860, 550, 192 і 65. Причина зростання видового багатства із просуванням у низькі широти – насамперед сприятливі температурні умови. Крім цього, позитивно позначається на видовому багатстві тропічних районів величезність їхньої акваторії і значна розвиненість берегової лінії (в 10–12 разів вище, ніж у високих широтах). Завдяки цьому створюється велике біотопічне і, відповідно, видове різноманіття.

Є дані про те, що широтний розподіл бактерій не укладається у звичну схему. У ряді південних морів (від Чорного до Середземного, Червоного і до Аденської затоки) і в міру просування від більш високих до низьких широт Атлантичного та Індійського океанів спостерігається зменшення видового різноманіття гетеротрофних бактерій при наростанні їхньої чисельності і ступеня гетеротрофності. При цьому зберігається зворотна кореляція між чисельністю (біомасою) і видовим різноманіттям населення. Передбачається, що із просуванням у низькі широти можливості використання бактеріями практично необмежених запасів їжі зростають (підвищення швидкості розкладання розчиненої органіки з підвищенням температури), і це визначає інверсію їхнього географічного розподілу. У цілому чисельність бактерій в екваторіально-тропічній зоні в 2,5–4,5 рази вище, ніж у полярній.

Із просуванням до екватора відбуваються характерні зміни в співвідношенні чисельності окремих груп. Так, кількість діатомових у низьких широтах падає, а дінофітових – зростає. У порівнянні з останніми діатомові більш вимогливі до фосфатів, і зниженням їх концентрації із просуванням до екватора пояснюється зміна у співвідношенні чисельності порівнюваних водоростей, що йде в цьому ж напрямку. У зоні міжпасатної протитечії, де підвищується кількість фосфатів, значення діатомових зростає. Із трьох основних відділів донних водоростей-макрофітів, притаманним всім широтним зонам, у відносно холодних водах більше бурих (40–43%) і менше зелених (12–13%). У теплих водах бурих водоростей (18%) менше, ніж зелених (24%). Відносне значення червоних водоростей у холодних і теплих водах міняється слабо (46–55%). З переходом до більш низьких таксонів розходження в населенні теплих і холодних вод виражені різкіше.

Наприклад, ряд ламінарієвих і сімейство фукусових зустрічаються тільки в помірних і холодних водах, а сімейство саргасових, навпаки, властиво тільки теплим водам.

Слід зазначити, що із просуванням з високих широт у низькі, різноманіття зообентосу в шельфовому районі відповідно до загального правила підвищується, однак ця закономірність властива тільки епіфауні, але не інфауні, оскільки зміни амплітуди температур, від яких найбільшою мірою залежить видове багатство населення, у ґрунтах виражені менше, ніж над ним. Із просуванням з помірних зон у більш високі широти фауна Світового океану збіднюється.

Як правило, розміри гідробіонтів дрібніють із просуванням з високих широт у низькі. Поряд із зменшенням розмірів тварин знижується їхня жирність. З біологічної точки зору накопичення жиру організмами тропіків, де майже немає сезонних змін в умовах життя, не може мати того адаптивного значення, як у форм високоширотних, у яких харчування може виключатися на тривалий час і тому потреба в запасних живильних речовинах вище. Відзначені характерні зміни в складі ліпідів у риб, що живуть у різних широтних зонах. Наприклад, у північних видів роду *Salmo* чітко простежується тенденція до підвищення відносного змісту структурних (ефіри стеринів) ліпідів; аналогічна різниця спостерігається при порівнянні північних і південних популяцій одного виду. У теплолюбних риб в міру просування із Середземного моря в Чорне, а із Чорного в Азовське зменшується швидкість білкового росту і збільшується швидкість жиронакопичення; у холодноводних риб обидва процеси в Середземному морі вище, ніж у Чорному. Як правило, із просуванням у низькі широти біотичні відносини стають більш напруженими. Відносне значення хижаків зростає. Відповідно зростає «озброєність» гідробіонтів (розвиток колючок, шипів та інших захисних структур), зростає число отрутних видів. Особливо багато їх стає серед прикріплених і малорухомих форм; токсичність служить захистом від хижаків, вірусів, бактерій, личинок перифітонів.

Питання для самоперевірки до розділу 7

1. Температура як фактор навколишнього середовища.
2. Значення температури для гідробіонтів.
3. Адаптації гідробіонтів до різних температурних умов.
4. Вплив температури на фізіологію гідробіонтів. Рівняння Ареніуса.
5. Вплив температури на якісний та просторово-часовий розподіл гідробіонтів.

8 ВПЛИВ КОМПЛЕКСУ ФАКТОРІВ НА ВОДНІ ОРГАНІЗМИ

8.1 Водневі іони та окислювально-відновний потенціал

Концентрація водневих іонів у природних водах досить стійка, оскільки вони завдяки присутності карбонатів являють собою сильно забуферену систему. При відсутності карбонатів рН води може знижуватися до 5,67, коли є її повне насичення вуглекислим газом. У сфагнових болотах рН може знижуватися до 3,4, тому що, з одного боку, у їхній воді мало карбонатів, а з іншого боку – присутня сильна сірчана кислота. Під час інтенсивного фотосинтезу рН може підніматися до 10 і більше внаслідок майже повного зникнення з води вільного CO_2 (споживаного рослинами) і підлугування середовища карбонатами. У морських водах рН звичайно дорівнює 8,1–8,4. Природні води із рН від 3,4 до 6,95 називаються *кислими*, із рН від 6,95 до 7,3 – *нейтральними* й із рН $> 7,3$ – *лужними*. У тому самому водоймі рН протягом доби може коливатися на 2 одиниці і більше: уночі вода підкисляється вуглекислим газом, що виділяється в процесі дихання, удень підлугується в результаті споживання CO_2 рослинами. У ґрунтах озер і боліт рН звичайно нижче 7, у морських відкладах він часто вище 7. Наприклад, рН червоної глини, одного з найпоширеніших океанських ґрунтів, дорівнює 7,05–7,41. Екологічна дія рН, очевидно, позначається через зміну проникності зовнішніх мембран і водно-сольового обміну в організмів. Серед останніх розрізняють форми *стеноіонні*, що живуть у водах з коливаннями рН в 5–6 одиниць, і *еврііонні*, що витримують більші зміни цього фактора. З евриіонних форм можна назвати личинок комара *Chironomus*, здатних витримувати коливання рН від 2 до 10, рачків *Cyclops languidus* і *Chydorvis ovalis*, коловерток *Anuraea cochlearis* та ін.

Стеноіонні форми, що віддають перевагу кислим водам, називаються *ацидофільними*, ті що живуть у лужних водах – *алкаліфільними*. До перших, зокрема, належать джгутикові *Cartesia obtusa* і *Astasia*, коловертка *Elosa worallii* та інші мешканці сфагнових боліт, що живуть у воді із рН до 3,8 і не зустрічаються в нейтральних і лужних водах. Прикладом алкаліфільних гідробіонтів є молюски з вапняною раковиною, що живуть у водах із рН > 7 . Бентосні форми прісних вод, що живуть в умовах деякого підкислення середовища, помітно легше витримують відхилення рН убік менших величин, ніж більших. З віком стійкість гідробіонтів до зрушення рН підвищується. Так, молоді рачки *Gammarus pulex* гинуть у воді із рН 6–6,2 через 1,5–2 доби, а більші – через 5 діб.

Характеристика окислювально-відновного потенціалу (Eh) дається звичайно або в мілівольтах, або у величинах *rH* (логарифм величини тиску молекулярного водню, взятий зі зворотним знаком).

Вода морських і прісних водойм, що містить значну кількість кисню, має позитивний *Eh* порядку 300–350 мв, тобто є середовищем окисленим, і величина *rH* у ній може доходити до 35–40. У придонних шарах води, де

вміст кисню різко падає, Eh стає негативним, rH падає до 15–12, а в присутності сірководню ще нижче. При очищенні стічних вод в умовах анаеробного окиснення Eh середовища дорівнює від –400 до –200 мВ, у мулі що розкладається від –295 до –200 мВ, у свіжому мулі від –75 до –100 мВ, у сирій стічній воді 0–400 мВ, в очищеній – до 1000 мВ.

В найбільшій мірі Eh ґрунтів залежить від стану таких рівноважних систем, як $Fe^{3+} \leftrightarrow Fe^{2+}$; $Mn^{3+} \leftrightarrow Mn^{2+}$; $S^{2+} \leftrightarrow S^0$. На величину Eh впливає як відносна, так і абсолютна кількість рухливих форм Fe, Mn, S та інших елементів зі змінною валентністю. Співвідношення в ґрунті їх закисних і окисних форм, що визначає величину Eh , залежить від вмісту і складу органічних речовин, температури, бактеріальної діяльності та інших факторів. В океанських відкладах Eh поверхневих шарів ґрунту, як правило, позитивний і змінюється від 0 до 200–500 мВ і більше, тобто відклади сильно окислені; на глибині декількох десятків сантиметрів Eh може падати до –300 мВ і більше, тобто ґрунти стають середовищем відновлення.

В озерних ґрунтах з великим вмістом органічних речовин Eh звичайно негативний, особливо в присутності сірководню.

Зі зміною величини редокс-потенціалу поведінка гідробіонтів може різко мінятися. Наприклад, личинки комара *Chironomus dorsalis* з падінням Eh до негативних величин змінюють знак фототаксису з негативного на позитивний і спливають до поверхні води. Сірчані бактерії найбільш інтенсивно окислюють сірководень, коли Eh води вище 60 мВ; коли $Eh < 60$ мВ, інтенсивність окиснення сірководню знижується через брак окислювачів.

8.2 Світло. Звук, електрика і магнетизм

Особливо велике екологічне значення світло має для фотосинтезуючих рослин. Через його недостатність вони, наприклад, повністю відсутні в багатокілометровій товщі глибинних океанічних вод. Рідше спостерігається картина, коли рослини страждають від надлишку світла і відсутні в поверхневому шарі води, коли його освітленість стає для них надмірною.

Більшості тварин світло потрібне для розпізнавання середовища і орієнтації рухів, часто воно має сигнальне значення, що визначає багато сторін життєдіяльності гідробіонтів. Під контролем світлового фактора відбуваються грандіозні міграції зоопланктону і багатьох риб, коли щодоби мільярди тон живих організмів переміщуються на сотні метрів з поверхні в глибину і назад. У ряді випадків виявлена безпосередня дія світла на тварин як фактора, що впливає на життєво важливі біохімічні процеси, зокрема на синтез вітамінів. Для коловороток *Brachionus rubens* простежений вплив світлового фактора на зміну форм розмноження. Зміною світлового режиму контролюються в каракатиці *Sepia officinalis* терміни статевого дозрівання і відкладення ікри. У молюсків-ставковиків нестача освітленості викликає зниження плідності.

У дуже великому ступені залежить від світла забарвлення гідробіонтів, яке в деяких тварин може навіть мінятися, забезпечуючи маскування на тім або іншому ґрунті (камбали, скорпени та ін.).

На життєдіяльність гідробіонтів впливає не тільки сила світла, але і його якість. У сонцевика *Actinophrys sol*, культури якого освітлювалися різним світлом, чисельність особин знижувалася з переходом від коротких хвиль до довгих. Рачки *Daphnia pulex* інтенсивніше розмножувалися, але були дрібнішими при освітленні їх поляризованим світлом. Стосовно світла розрізняють *еври-* і *стенофотні* форми (*photos* – світло), а серед останніх – *оліго-*, *мезо-*, *поліфотні* (тіньолюбні, ті що віддають перевагу середньому рівню освітленості, і світлолюбні). До поліфотних форм відносяться організми нейстону, до олігофотних – багато мешканців дна, особливо ті що живуть на нижній поверхні каменів.

Сигнальне значення світла. Сигнальне значення світла відбивається через фотодинамічний ефект, тобто через ті або інші рухові реакції. У багатьох гідробіонтів чітко виражений фототропізм, причому в планктонних форм він частіше позитивний, у бентосних – негативний. У переважного числа фотонегативних бентосних тварин личинки світлолюбні, завдяки чому якийсь час тримаються в товщі води, де знаходять для себе більш сприятливі умови (їжа, кисень). Переміщення личинок токовищами води забезпечує малорухомим бентосним формам можливість широкого розселення у водоймі.

З віком личинки стають фотонегативними і, опускаючись на дно, переходять до бентосного способу життя. Знак фототропізму може мінятися залежно від стану зовнішнього середовища. В умовах різкого дефіциту кисню дуже багато представників прісноводного бентосу з фотонегативних стають фотопозитивними і, орієнтуючись на світло, спливають до поверхні, де респіраторні умови краще. Подібна картина спостерігається у випадку різкого підвищення концентрації ряду шкідливих речовин. Висока освітленість як би символізує для тварин чистоту води, оскільки біля дна вона містить більше розчинених речовин, ніж у поверхні.

В умовах сильного освітлення фотопозитивні організми можуть здобувати негативний фототропізм і запобігати світла. Із цієї причини в прозорих водоймах під час високого стояння сонця багато водоростей переміщуються із самого поверхневого шару води на глибину декількох метрів, уникаючи дії шкідливої зайвої радіації. Наприклад, водорості *Gymnodinium kovalevskyi* і *Prorocentrum micans* стають фотонегативними при освітленості 20 тис. лк. яка вже гальмує фотосинтез.

Знак фототропізму не являє собою постійну властивість організмів, а змінюється, маючи пристосувальне значення. Орієнтуючись на світло, гідробіонти знаходять для себе найбільш вигідне положення в просторі. Особливо велике значення це має для морських планктонних організмів, які, здійснюючи регулярні добові міграції, уночі піднімаються до поверхні води, а вдень опускаються на глибину 100–200 м. У більшості випадків початок

підйому і опускання визначається часом настання тієї або іншої освітленості, і в такий спосіб світло набуває для організмів сигнального значення. Значну роль грає світло і в прояві вертикальних міграцій у бентосних форм, коли вони спливають у товщу води заради розселення, розмноження та інших потреб.

Сприйняття світла гідробіонтами. Фоторецепція у водних організмів розвинена трохи слабкіше, ніж у наземних, у зв'язку з порівняно швидким вгасанням світла у воді. По цій же причині гідробіонти відрізняються короткозорістю. У більшості риб ближня границя різкого бачення лежить у межах від 0,1 мм до 5 см, хоча вони можуть налаштовувати свої очі на нескінченність. Ще більш короткозорі безхребетні тварини. Очевидно, дальність бачення у воді, у зв'язку зі швидким поглинанням у ній світла, не має того значення, як на суші. З іншого боку, короткозорість корисна для розпізнавання дрібних об'єктів, якими дуже часто харчуються гідробіонти. Так, прісноводна американська рибка *Lepomis* добре розрізняє 2-мм рачків на відстані 1 см. Низька освітленість обумовила здатність гідробіонтів розрізняти дуже слабо освітлені предмети. Так, *Lepomis* уловлює світло інтенсивністю в одну десятимільярдну частину денного, яка не сприймається людським оком. В глибоководних риб, що мають величезні, так звані *телескопічні* очі, здатність до сприйняття слабких світлових подразнень ще вище. На глибинах понад 6 км видючі тварини, ймовірно, відсутні. Зоровий індекс (відношення видючих форм до загального числа видів) для населення океанів зменшується з глибиною і віддаленням від екватора: наприклад на широті 60° пд. ш. рівна кількість сліпих і видючих форм спостерігається на глибині 150–500 м, у тропіках – на глибині 1200–1400 м.

Деякі водні тварини здатні розрізняти поляризоване світло і орієнтувати свої рухи відповідно до площини поляризації. По сонцю і блакитному піднебінню (поляризоване світло) орієнтує свої рухи бокоплав *Talitrus saltator*; якщо помістити над рачком поляроїд і почати його обертати, то відповідно повертається й рачок. Така ж реакція виявлена в багатьох інших ракоподібних.

Світлові умови у воді. Світло, що падає на поверхню води, частково відбиваючись від неї, проникає в глибину, де поглинається і розсіюється молекулами води та інших речовин, а також зваженими частинками. При стрімкому падінні радіації вона відбивається на 2%, зі зменшенням кута падіння до 30° й 5° – на 25 й 40% відповідно. Якщо гладкість водної поверхні порушується (хвилювання), ступінь відбиття падаючої радіації помітно зростає.

Колір води. Колір води як і її прозорість, залежить від вибіркості поглинання і розсіювання різних променів, і визначається відношенням світлового потоку, що виходить із води, до падаючого на її поверхню.

Від кольору води варто відрізнити *забарвлення поверхні водойм*, що на відміну від першого залежить від погодних умов (хмарність, вітер, хвилювання) і кута зору. Наприклад, близькі ділянки здаються більш

темними, ніж віддалені, які у великих водоймах зливаються на обрії по своєму забарвленню із піднебінням. Якщо дивитися на поверхню водойми вертикально, око спостерігача вловлює світловий потік, що виходить в основному з води (її власний колір). З відхиленням від вертикалі в око попадає усе більше відбитого світла, і відповідно міняється спектральний склад сумарно сприйманого світлового потоку (забарвлення поверхні води). Чиста вода розсіює переважно короткохвильові промені і тому, у відповідності зі спектральним складом вихідного з неї світлового потоку, здається синьою. Зі збільшенням у воді кількості зважених частинок, включаючи дрібні організми, зростає розсіювання довгохвильових променів, і її колір здобуває жовтуватий або коричнюватий відтінок. Таким чином, по кольору води часто можна судити про її багатство планктоном. Наприклад, синій колір звичайно характерний для «водних пустель».

В озерах і водоймищах із прозорістю 1–2 м на глибину 1 м проникає не більше 5–10% енергії всієї радіації, що надійшла, глибше 2 м від неї залишаються тільки десятки частки відсотка, що складає $0,003\text{--}0,01\text{ кал/см}^2\cdot\text{хв}$. У великих чистих озерах і морях із прозорістю 10–20 м сонячна радіація проникає глибше, і звичайно дорівнює в 10 м від поверхні $0,05\text{--}0,1\text{ кал/см}^2\cdot\text{хв}$, в 20 м – $0,01\text{--}0,02$ і в 30 м – $0,0005\text{--}0,001\text{ кал/см}^2\cdot\text{хв}$. У зв'язку з вгасанням сонячного світла із просуванням вглиб водойм, в них розрізняють 3 зони. Верхня зона, де освітленість достатня для забезпечення фотосинтезу рослин, зветься *евфотичною*, далі простирається сутінкова, або *дисфотична* зона і ще глибше – *афотична*, куди денне світло не проникає.

Велике значення має світло як джерело інформації про середовище, а також для орієнтації рухів. У зв'язку із цим у гідробіонтів добре розвинені різні фоторецептори.

Багато морських форм мають здатність до світіння, або *біоломінесценції*. Її біологічне значення різноманітно: для залучення особин іншої статі, для захисту (утворення світлової завіси, що засліплює переслідувача, як у каракатиць *Sepiolinae*), для підманювання здобичі (риби сімейства *Ceratiidae*). У бактерій і найпростіших світіння, очевидно, не має спеціального призначення, будучи побічним явищем в окисних процесах. Біоломінесценція може бути позаклітинною і внутрішньоклітинною. Здатність багатьох організмів до біоломінесценції викликає своєрідне явище *світіння моря*.

Максимальна інтенсивність біоломінесценції спостерігається на глибині 50–200 м. Особливо яскраве море спалахує при механічному подразненні світних організмів, тому вночі добре видно світло, що залишає рухоме судно. Інтенсивне світіння моря в зоні прибою видно з великої відстані і може попередити вночі про близькість берега.

Звук, електрика і магнетизм. На відміну від інших розглянутих вище факторів звук, електрика і магнетизм грають у житті гідробіонтів в основному сигнальну роль (засобу спілкування, орієнтації і оцінки середовища).

Сприйняття звуку у водних тварин розвинене відносно краще, ніж у наземних. Якщо світло у воді вгасає в багато разів швидше, ніж у повітрі, то звук, навпаки, швидше й далі поширюється у воді.

Деякі гідробіонти можуть уловлювати інфразвукові коливання, завдяки чому «чують» звуки, що виникають від тертя хвиль об повітря (8–13 Гц). Завдяки цьому вони (наприклад, медузи) заздалегідь довідуються про наближення шторму і відпливають від берегів, де могли б постраждати від ударів хвиль. Сконструйований навіть прилад «вухо медузи», що приблизно за 15 годин попереджає про наближення шторму.

У багатьох гідробіонтів добре розвинена ехолокація. Кити за її допомогою розшуковують скупчення кормового планктону, дельфіни відстежують зграї риб на відстані до 3 км. Ехолокація використовується водними ссавцями не тільки для відшукування їжі. За її допомогою тварини прокладають свій курс, уникаючи мілин, тримають зв'язок один з одним. Очевидно, досить значну, але поки ще мало вивчену роль грають у житті водного населення електричні й магнітні поля.

Їхні параметри на Землі випробовують закономірні річні, сезонні і добові коливання. Тому зміни цих полів не тільки істотно відбиваються на стані гідробіонтів, але також можуть служити для них надійними «реперами» часу. Наприклад, напруженість геомагнітного поля різко підвищується в періоди рівнодень і в полудні, кут його відмінювання вдень інший, ніж уночі; напруженість електричного поля Землі взимку приблизно вдвічі вище, ніж у середині літа, і закономірно міняється протягом доби.

Здатність до сприйняття електромагнітних впливів виявлена в дуже багатьох гідробіонтів. Позитивний електротаксис виявляють багато морських риб, негативний – прісноводні, що використовується при організації електричного лову. Негативний електротаксис хробаків, молюсків і ракоподібних використовується для попередження їхнього осідання на днища кораблів та інші об'єкти, що оберігаються від обростання.

Деякі водні організми використовують для орієнтації відбиття вироблених ними електричних імпульсів.

Рибка водяний слон (*Mormyrus kannume*), що живе на дні рік і озер посилаючи до 30 імпульсів у секунду, вистежує кормових тварин, що перебувають у ґрунті, і добуває їх без допомоги зору (харчується в умовах сильної замуленості ґрунту, коли через непрозорість води очі не можуть виявити здобич). Багато гідробіонтів для орієнтування в мутній воді або в темряві користуються слабкими електричними розрядами різної частоти.

Цей механізм не радар: сприймаються не відбиті імпульси, а зміни електричного поля в навколишній воді. Механізм допомагає орієнтуватися в просторі радіусом близько 50 см. Різні електричні вугри здійснюють від 65 до 1000 електричних імпульсів у хвилину. Навколо голови міноги утворюється електромагнітне поле, зміни якого при взаємодії з різними тілами інформують тварину щодо знаходження останніх. Здатні

орієнтуватися в магнітному полі водорості *Volvox*, молюск *Nassarius* і деякі інші організми.

8.3 Загальна характеристика екологічної ніші. Багатомірна ніша

Для організмів кожного виду характерно певне *місцеперебування* – місце, де вони живуть, зустрічаються. Більш широке поняття – *екологічна ніша*. Спочатку вона розумілася як одиниця розподілу, у межах якої вид утримують його структурні та інстинктивні обмеження.

Пізніше Ч. Елтон (1928) розвив подання про нішу виду як його функціональну роль в угрупованні. В 1957 р. Г. Хатчинсон показав, що екологічну нішу можна розглядати як деякий екологічний простір (по Хатчинсону *гіперпростір*), у якому умови середовища допускають необмежено тривале існування особин виду. При цьому Г. Хатчинсон розрізняє *фундаментальну нішу* – найбільший гіперпростір, що може заселятися видом під час відсутності конкуренції, і *реалізовану нішу* – менший гіперпростір, що займає вид в умовах біотичних обмежень.

З огляду на різні аспекти розгляду екологічної ніші, Ю. Одум (1975) включає в це поняття фізичний простір, що займає організм, його функціональну роль в угрупованні і положення щодо градієнтів зовнішніх факторів. За образним висловлюванням Ю. Одума, місцеперебування – це як би «адреса» організму, а екологічна ніша – його біологічна «професія» – де і як він працює на життєвій арені, яке місце займає в біотичній системі.

Разом з тим ніша – це сукупність всіх умов, необхідних для існування виду, його необмеженого збереження в часі і просторі. Мак Артур (1968) показав, що термін «ніша» в одному з його аспектів аналогічний поняттю «*фенотип*», оскільки в обох випадках мова йде про ознаки (властивості) організмів, що відбивають зв'язки організму із середовищем. У розглянутому плані можна говорити про «*оптимальний фенотип*» – найбільшій відповідності екологічного вигляду організмів умовам, у яких вони живуть. Оптимальний фенотип реалізується на основі єдності організму і середовища як інтегральне рішення шляху максимального освоєння життєвих ресурсів або, висловлюючись за Ч. Дарвіном, підвищення «суми життя». Розрізняють: 1) *просторову нішу* – її визначення пов'язане з вивченням типу розподілу особин у межах його місцеперебування; 2) *функціональну* (= *трофічну*) – складніше всього визначити, тому що для цього необхідно знати джерела харчування виду, швидкості метаболізму і росту, вплив, що здійснює даний вид на інші види й середовище; 3) *багатомірну нішу* – деякий гіперпростір у системі з n координат, де n – кількість факторів і всі можливі комбінації їхніх взаємодій, тобто n -мірний гіперобсяг, що охоплює повний діапазон умов, при якому організм може успішно відтворити себе. Всі ці типи ніш можуть бути з різним ступенем точності описані та оцінені кількісно. Повний опис ніші – нескінченний ряд біологічних характеристик і фізико-хімічних параметрів.

8.4 Вплив сезонних явищ на життя гідробіонтів

Флуктуації екосистем найбільшою мірою пов'язані із чергуванням сезонів року, меншою – зі зміною років з різною сонячною активністю і деякими іншими циклічними явищами. Характерність послідовних змін екосистем протягом року дозволила В. Г. Богорову (1939) сформулювати подання про біологічні сезони у Світовому океані. За аналогією з порою року виділяються біологічні весна, літо, осінь і зима.

Біологічна весна характеризується достатком фітопланктону, але кількість зоопланктону ще не досягає свого максимуму.

Відношення біомаси фітопланктону до біомаси зоопланктону – так званий *сезонний показник* – виражається в цей час дуже високою величиною, що лежить в інтервалі від 10 до 100. В зоопланктоні у великій кількості перебувають яйця й личинки бентосних тварин, тобто відбувається розмноження останніх. Серед водоростей більшість становлять види, що потребують порівняно високі концентрації живильних солей. Гідрологічно, біологічна весна характеризується збільшенням тривалості та інтенсивності сонячного освітлення, початком прогрівання води, що часто спостерігається опрісненням її поверхневого шару, максимумом присутності в ній біогенів, а в полярних морях – і початком звільнення від льоду.

Біологічне літо пов'язане з настанням максимального освітлення, температура води підвищується, кількість біогенів знижується. У біологічному відношенні воно характеризується різким зменшенням сезонного показника, що стає рівним одиниці або знижується ще більше. Біомаса зоопланктону досягає максимуму, з нього зникають весняні і з'являються літні личинки. Розміри планктонних організмів зменшуються, серед водоростей керівна роль переходить до форм, менш вимогливим до кількості живильних солей.

Біологічна осінь настає при максимальних річних температурах, які потім починають знижуватися. Помітно зменшуються тривалість та інтенсивність сонячної радіації. Кількість живильних солей спочатку трохи підвищується за рахунок розкладання весняного й літнього планктону, а потім знову падає. У біологічному відношенні осінь у полярних морях характеризується зменшенням концентрації фітопланктону, у помірних і південних – її другим максимумом, помітно більш слабким, ніж навесні. Сезонний показник у полярних морях менше одиниці або дорівнює їй, у помірних і південних – коливається від 1 до 10. У планктоні з'являються найбільш теплолюбні форми.

Біологічна зима настає при наростаючому похолоданні, поверхня полярних морів покривається льодом, інтенсивність освітлення найменша, кількість біогенів, внаслідок розкладання планктону, що відмирає, і підняття багатих живильними солями глибинних вод до поверхні, безупинно наростає. У біологічному відношенні зима характеризується мінімумом планктону, сезонний показник менше одиниці. Різні види водоростей часто перебувають

у стадії спокою або зимуючих клітин; у зоопланктоні головне значення мають дорослі тварини або їхні зимуючі стадії, нових генерацій не утворюється.

В водоймах різних широт ті самі біологічні сезони мають неоднакову тривалість і доводяться на різні місяці. Вегетаційний період, що відповідає біологічним весні, літу й осені, з 12 місяців в екваторіальних морях скорочується до одного-двох місяців у полярних. Біологічної зими, навпаки, немає в екваторіальних водах, а в полярних вона досягає 10–11 місяців.

Із просуванням до полюсів термін настання біологічної весни запізнюється: у тропічних морях вона настає в зимові місяці, у полярних – у серпні. Тривалість біологічного літа в тропічних водах – сім місяців, у полярних – від одного до двох місяців. Із просуванням на північ і південь біологічна осінь настає усе раніше, її тривалість скорочується і у високих широтах вона стає скороминущою.

Для сезонних змін населення пелагіалі характерні не тільки певні зрушення у видовому складі й кількісному співвідношенні різних форм. Одночасно чітко простежуються зміни у віковій і розмірній структурі популяцій, у трофічній структурі біоценозів. Наприклад, у тропічній Атлантиці середня маса копепод навесні менше, ніж восени, що пов'язано з річним циклом їхнього розвитку і підвищенням чисельності молодих стадій навесні.

Максимум розвитку продуцентів тут спостерігається в лютому – квітні, консументів першого порядку у квітні – серпні, консументів другого порядку в серпні – грудні. Таке ж зрушення в часі росту популяцій послідовних трофічних рівнів є адаптацією споживачів до утилізації своєї кормової бази.

Питання для самоперевірки до розділу 8

1. Роль активної реакції середовища та її відновлювально-окислювального потенціалу в житті гідробіонтів
2. Роль світла в житті гідробіонтів. Світлові умови в воді.
3. Вплив звуку, електрики та магнетизму на гідробіонтів.
4. Загальна характеристика екологічної ніші. Багатомірна ніша.
5. Сезонні явища в житті гідробіонтів

9 ЖИВЛЕННЯ ГІДРОБІОНТІВ

У біосферному аспекті живлення – один з основних процесів, завдяки якому здійснюється колообіг органічних речовин на Землі. Керування цим процесом з метою посилення відтворення потрібної біологічної сировини, формування високої якості води й охорони чистоти водойм в умовах їхнього комплексного використання – одна з найбільш актуальних проблем людства.

Живлення гідробіонтів може бути автотрофним, гетеротрофним і міксотрофним, коли автотрофні організми тією чи іншою мірою використовують органічні речовини (наприклад, одноклітинні водорості). Серед гетеротрофів розрізняються *фаготрофи*, що поїдають живі організми або частки органічних речовин, і *сапрофіти (осмотрофи)*, які здебільш харчуються осмотично, поглинаючи розчинені у воді продукти розкладання органічних речовин і метаболіти інших організмів (бактерії й гриби).

Іноді гетеротрофів поділяють на *біофагів*, що харчуються живими організмами, і сапрофагів – споживачів мертвої органічної речовини. Такий розподіл, звичайно, досить умовний, оскільки, наприклад, навіть такі біофаги, як риби, в значній мірі використовують детрит, зокрема його мертвий компонент.

Особливо складна класифікація форм живлення спостерігається у бактерій, в яких енергетичний і конструктивний обміни не об'єднані в один механізм і якоюсь мірою є незалежними. Серед автотрофних бактерій розрізняють *хемоліто-*, *фотоліто-* і *хемоорганавтотрофів*. Всі вони в якості джерела вуглецю для побудови тіла використовують CO_2 , але розрізняються за способами видобування енергії. Хемолітоавтотрофи (нітрифікуючі, водневі, безбарвні сірчані, деякі тіонові, метаноутворюючі й залізні бактерії) використовують енергію окиснення NH_3 , NO_2^- , H_2 , H_2S або інших відновлених речовин. Фотолітоавтотрофи (ціанобактерії, прохлорококові водорості, зелені й пурпурні сірчані бактерії) утилізують енергію сонячного світла, хемоорганавтотрофи – енергію окиснення метанолу, оксалату та інших органічних речовин. Гетеротрофні бактерії, серед яких розрізняють *хемоорганавтотрофів*, *хемоліто-* і *фотоорганогетеротрофів*, для конструктивного обміну використовують зазвичай вуглець органічних сполук. У хемолітогетеротрофів (сульфатвідновлюючі, деякі метаноутворюючі, тіонові бактерії та ін.) енергія черпається за рахунок окиснення H_2 і $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ з відповідним відновленням CO_2 і SO_4^{2-} .

Хемоорганогетеротрофи (більшість аеробних мікроорганізмів, анаеробні денітрифікатори, деякі безбарвні сіркобактерії та ін.) здобувають енергію, окислюючи різні органічні речовини, фотоорганогетеротрофи (несірчані пурпурні бактерії) використовують енергію світла.

Джерелами живлення гетеротрофних гідробіонтів практично є всі форми живої і неживої органічної речовини, що перебуває у водоймах. Екологічні адаптації водних організмів для задоволення харчових потреб, з

одного боку, спрямовані на здобування корму потрібної якості, тобто обумовлюють вибірковість, або *елективність*, живлення. З іншого боку, харчові адаптації забезпечують певний рівень інтенсивності живлення, тобто здобування корму в потрібній кількості.

9.1 Категорії їжі гідробіонтів. Спектри живлення і харчова елективність

Їжею гетеротрофних гідробіонтів в основному є живі або мертві організми, а також продукти їхнього розкладу і життєдіяльності. Стосовно до окремих видів гідробіонтів коло можливих джерел харчування звужується, тому що не кожна органічна речовина (ОР) має всі ті властивості, які пред'являються до їжі тими або іншими споживачами. Їжа, насамперед, повинна бути повноцінною за хімічним складом, тобто містити всі елементи й незамінні речовини, яких бракує споживачу. Неповноцінність хімічного складу одних харчових об'єктів може компенсуватися споживанням інших, які містять те, чого немає в перших. Вміст всіх потрібних хімічних компонентів у кормовому об'єкті ще не робить його повноцінною їжею. Треба щоб організм, що споживає даний харчовий субстрат, міг засвоювати хімічні речовини, що містяться в ньому. Наприклад, водорості, у випадку заковтування їх у незруйнованому стані, не засвоюються більшістю безхребетних, тому що останні не мають ферментів, що розщеплюють клітковину оболонок. Повноцінний за хімічним складом й добре засвоюваний харчовий об'єкт може знов-таки не задовольнити споживача через свою недоступність, що в одних випадках обумовлена труднощами виявлення тих чи інших харчових організмів, в інших – їхньою озброєністю, швидкістю руху та ін. У деяких випадках харчові об'єкти не використовуються внаслідок енергетичної невідповідності. Очевидно, якщо на здобування й перетравлення їжі витрачається більше енергії, ніж її міститься в засвоєній речовині, то споживання такого об'єкта є біологічно невідповідним. Кити, наприклад, не можуть харчуватися ракоподібними в концентраціях менших ніж $2 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$, тому що інакше витрати на рух виявляться вище за енергію їжі, що заковтується.

Для оцінки кількості їжі у водоймах і умов живлення гідробіонтів звичайно використовуються наступні поняття: кормові ресурси, кормова база, кормність і забезпеченість кормом. *Кормові ресурси* водойми – вся сукупність організмів, продуктів їхнього розкладу та інших органічних речовин, що є їжею для гідробіонтів. *Кормова база* – кількість корму в даній водоймі для тієї чи іншої групи організмів, тобто та частина кормових ресурсів яка може використовуватися даним споживачем. Частина кормової бази, що у дійсності використовується їм, називається *кормністю водойми* відносно даного організму. Під *забезпеченістю кормом* розуміється відношення кількості їжі, споживаної популяцією виду в даній водоймі, до кількості, що потрібна для повного задоволення харчових потреб.

Всі перераховані показники, що характеризують трофічний потенціал водойм, виходять з оцінки статистичних величин запасів їжі без обліку процесу їхнього витоку й надходження. Більш точні уявлення про кормові ресурси, кормову базу й інші характеристики трофічного потенціалу водойм дає облік динаміки надходження в них *алохтонного* харчового матеріалу, величини продукції корму і його виносу за межі водойми у формі живих організмів або мертвої органіки.

Кормові ресурси. До кормових ресурсів, загалом, відносять всі форми мертвої й живої ОР. Першої у водоймах незмірно більше, ніж живої, але в процес біологічного колообігу вона втягується слабкіше. Основна маса мертвої ОР водойм перебуває в розчиненому вигляді (розчинені органічні речовини – РОР) й у ґрунтах, менше її у зваженому стані та у вигляді колоїдів. Сумарна кількість вуглецю РОР у водах Світового океану, досягає $3 \cdot 10^{12}$ т ($1,5\text{--}2 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$). На його частку доводиться 90–95% всієї ОР морських вод. Щорічно ріки виносять у Світовий океан близько $6 \cdot 10^8$ т РОР. Тільки невелика їхня частина використовується деякими організмами, переважно бактеріями, а інша являє собою грандіозний енергетичний резерв гідросфери.

Величезна кількість ОР (яка, до речі, важко піддається обліку) міститься у ґрунтах водойм. Органіка ґрунту значною мірою являє собою важкі для засвоєння організмами форми речовин. Крім того, вона перебуває на глибинах, куди не проникають гідробіоти, за винятком деяких бактерій. Таким чином, ОР ґрунту, як і РОР, утворює величезний, але важко реалізований харчовий потенціал гідросфери. Щорічно в донні відкладення Світового океану надходить близько $3 \cdot 10^9$ т завислих органічних речовин (ЗОР). Порівняно невелика кількість таких речовин міститься в товщі води.

В океані їх вміст в середньому складає $0,03\text{--}0,05 \text{ мгС} \cdot \text{дм}^{-3}$, що в перерахунку на обсяг всієї гідросфери дає приблизно 40–70 млрд. т. ЗОР значною мірою є добре засвоюваним матеріалом і тому відіграє значну роль у харчуванні гідробіотів. Слід зазначити, що під ЗОР розуміється детрит, в якому поряд з мертвим компонентом у великій кількості містяться бактерії, які є чудовим кормом для всіляких тварин. Наприклад, у морському детриті вміст бактерій, в перерахунку на органічний вуглець, досягає в середньому 4–5%. В тій чи іншій мірі ЗОР споживають близько 25% всіх форм гідробіотів, а його частка в раціоні тварин може перевищувати 50%.

Жива ОР представлена в гідросфері здебільш організмами планктону, нектону й бентосу. Хоча її в тисячі разів менше, ніж мертвої, вона являє собою основу кормової бази населення гідросфери. Особливо велика роль мікроскопічних водоростей, на частку яких припадає порівняно небагато ОР, але які, разом з тим, посідають перше місце як джерело харчування тварин. Це пояснюється тим, що наявна в гідросфері біомаса водоростей незмірно нижче тієї, котра відтворюється ними протягом року: річний урожай водоростей у Світовому океані досягає 550 млрд. т, в той час як для зоопланктону він дорівнює 53 млрд. т, для зообентосу – 3 млрд. т і для нектону – 0,2 млрд. т. Таким чином, у Світовому океані значення водоростей

як джерела їжі гетеротрофних гідробіонтів приблизно в 10 раз вище, ніж всіх інших груп організмів, не враховуючі бактерій. Роль останніх ще недостатньо вивчена. Якщо взяти до уваги грандіозність продукування бактерій у гідросфері і їхню високу засвоюваність, можна вважати цей компонент одним з основних у кормових ресурсах гідробіонтів. Посиленню ролі бактерій як джерела харчування сприяє їхня агрегація й стратифікація. Наприклад, у Тихому океані 20–40% бактерій утворюють агрегати розміром більше 4 мкм, в Атлантиці 45–86% їх агрегована в частинки розміром більше 1,5 мкм. Такі агрегати доступні не тільки фільтраторам, але й *фаготрофам* (ті що живляться оформленими харчовими частинками, схоплюючи їх). Наприклад, частка бактерій у добовому раціоні зоопланктерів-фільтраторів в тропічних районах Тихого океану становить близько 10%.

Кормова база. Наявні у водоймах кормові ресурси використовуються гідробіонтами вкрай непропорційно, зокрема, слабо утилізується ЗОР й особливо РОР. Незважаючи на це, розчинені органічні речовини є одним з основних джерел харчування бактерій і таким шляхом широко втягуються в трофодинамічні процеси. Використанню РОР бактеріями сприяє її адсорбція на частках детриту й стінках пухирців газу, де розвивається рясне бактеріальне населення. В значній мірі використовують розчинену органіку багато мікроводоростей. Осмотичне харчування тварин поширено досить широко й відбувається за рахунок поглинання легкозасвоюваних фракцій РОР. Водоростями розчинена органіка споживається при концентрації понад 0,5 мг/л за допомогою дифузійного механізму; при концентрації менш 0,1 мг/л, вона може використовуватися шляхом активного транспорту через клітинну мембрану. Серед РОР найбільше значення як джерела осмотичного харчування мають амінокислоти, глюкоза й жирні кислоти.

ЗОР представлені головним чином частинками детриту, зваженими у воді й осідаючими на ґрунт. Крім органічної речовини у формуванні детриту велика роль належить мінеральній суспензії. На частинках детриту концентрується величезна кількість бактерій, які розвиваються не тільки на поверхні, але й проникають углиб. Розвитку бактерій на частинках детриту сприяє адсорбція на їхній поверхні РОР, а також залучення бактеріями в обмін розчинених мінеральних речовин і газів. Харчова цінність детриту значною мірою пов'язана з його походженням, віком і вмістом бактерій.

Серед *детритофагів* є багато бентичних форм (поліхети, олігохети, ракоподібні, молюски), пелагічних (інфузорії, коловертки, гіллястовусі й веслоногі ракоподібні) та ряд інших організмів. Бактеріями в тій чи іншій мірі харчуються представники всіх типів тварин, але найбільше значення вони мають в раціоні ґрунтоїдних форм і *сестонофагів*. Дуже велику роль бактерії відіграють у живленні організмів-фільтраторів.

Планктонними водоростями харчуються багато корененіжок, радіолярії, сонцевики, багато молюсків (устриці, мідії), більшість нижчих ракоподібних. Серед риб фітопланктоном живляться тихоокеанська сардина, білий товстолобик і деякі інші. Фітобентос служить їжею для деяких

ракоподібних, комах, молюсків, риб, черепах і ссавців, причому переважно споживаються водорості, у той час як вищі рослини зазвичай використовуються значно менше. Особливо велике значення в кормовій базі гідробіонтів мають веслоногі, гіллястовусі ракоподібні, двостулкові, черевоногі й головоногі молюски, поліхети й олігохети, риби.

Кормність і забезпеченість їжею. При оцінці кормності водойм і умов харчування гідробіонтів не можна виходити з одних даних про кількість наявної їжі, або тієї, що утвориться. В дійсності, мова йде про складне біологічне явище, коли тваринні споживачі й споживані організми пов'язані не простим кількісним зв'язком, але, в першу чергу, взаємосуперечними відносинами добування й запобігання, що проявляються в найрізноманітніших формах адаптацій, які історично виробилися в кожній із сторін. Б. П. Мантейфель у своїх роботах показав, що поведження споживачів корму складається на підставі адаптації до оволодіння своєю жертвою й, одночасно, збереження себе від знищення хижаками. Створюється своєрідна тричленна система – тріотроф, відносини в якій взаємозалежні й взаємообумовлені. Таким чином, для оцінки умов харчування поряд з даними про кількість харчових об'єктів потрібні відомості про їхню *доступність*. Крім цього, необхідно брати до уваги ступінь агрегованості харчових об'єктів. Тварини, що фільтрують їжу, голодують, коли її концентрація занадто мала, хоча сумарна кількість величезна.

Якщо у споживачів живих організмів в процесі еволюції вироблялися всілякі адаптації до оволодіння жертвою, то в організмів, яких використовують у їжу, з'являлися й удосконалювалися пристосування, що знижують їхнє виїдання. Такі адаптації проявляються у формі *маскування, укриття, конституціональної захищеності*.

Укриття забезпечується заглибленням у різні субстрати, використанням як притулок порожніх раковин, побудовою різних будиночків, перебуванням під захистом інших організмів. Найпоширеніший спосіб укриття – закапування в ґрунт, причому його глибина залежить від пошукової здатності ворогів. Конституціональний захист забезпечується великими розмірами тіла, міцністю й озброєністю покривів, неістівністю тканин, швидкістю руху.

Як правило, великі діатомові водорості слабкіше виїдаються рачками, ніж дрібніші, високе тіло в деяких риб часто рятує їх від хижаків, великі молюски використовуються рибами рідше дрібних. Панцирні коловертки, озброєні гострими шипами, виїдаються значно менше, ніж безпанцирні. Далеко не всіма тваринами поїдаються голкошкірі, що мають міцний панцир і озброєні великою кількістю голок, до того ж нерідко отруйних.

Через гострий специфічний запах переважною більшістю тварин не споживаються губки. Отруйні для багатьох тварин щупальці сифонофор і нематоцисти актиній. Ефективно захищає від хижаків велика швидкість руху.

Способи добування їжі. У переважній більшості випадків живлення водних тварин відбувається *екзогенно* і набагато рідше – *ендогенно*, коли їжа

не надходить із зовнішнього середовища. Для личинок багатьох безхребетних і риб характерно змішане живлення, при якому протягом певного часу молодь харчується залишком жовтка і одночасно шляхом захоплення корму ззовні.

Ендогенне живлення відбувається за рахунок використання речовин власного тіла й тих, які утворюються в симбіотичних водоростях, що поселяються усередині гідробіонтів (зоохлорели і зооксанти). Як правило, тварини, що одержують їжу регулярно (наприклад, гіллястовусі рачки), здатні голодувати менший термін, ніж ті, що живляться час від часу (п'явки, павук-сріблянка). Здатність до голодування підвищується, якщо в організмі багато запасних живильних речовин.

Порівняно часто в гідробіонтів спостерігається ендогенне живлення за рахунок симбіонтів. Симбіотичні водорості знайдені майже у всіх найпростіших, у багатьох гідр, актиній, коралів, в деяких молюсках і хробаках. Встановлено можливість нормального росту ряду рифоутворюючих коралів тільки за рахунок зооксантел.

Екзогенне живлення гідробіонтів в основному носить голозойний характер, але багато гідробіонтів у деякому ступені здатні задовольнити свої харчові потреби за рахунок осмотичного поглинання РОР. З підвищенням їхньої концентрації інтенсивність осмотичного живлення підвищується.

Зі збільшенням маси тварин кількість поглиненої розчиненої їжі зростає не лінійно, а в залежності пропорційно масі в ступені 0,75. Мідії можуть використовувати вуглець розчинених карбонатів на біосинтез білка й ліпідів, особливо при побудові раковини.

Здобування корму при голозойному живленні відбувається шляхом диференційованого або недиференційованого захоплення харчових об'єктів (фаготрофно). У першому випадку живлення відбувається за рахунок порівняно великих об'єктів, кожний з яких піддається індивідуальній апробації, і тактика оволодіння їм відповідає його специфічними якостями. Недиференційоване захоплення кормових об'єктів спостерігається в тих організмів, які харчуються відносно дрібними харчовими частинками, що заковтуються цілими скупченнями. У цьому випадку кожна частинка не апробується, і тактика добування їжі будується відносно не окремих об'єктів, а їхніх скупчень. Сам процес добування їжі гідробіонтами може відбуватися в товщі води й ґрунту, а також на поверхні дна й різних твердих субстратів.

Недиференційоване захоплення їжі на ґрунті та інших твердих субстратах спостерігається у тварин, що заковтують ґрунт, або збирають на дні детрит чи водоростеві й бактеріальні обростання на твердих субстратах. Недиференційоване захоплення кормових об'єктів у товщі води проявляється у формі *фільтрації* й *седиментації* харчової суспензії. Фільтрація полягає в пропущенні потоків води скрізь пристрої, що відціджують, з наступним поїданням затриманого на них харчового матеріалу. Седиментація досягається створенням умов для осідання зважених частинок на ті, або інші поверхні. Дуже часто фільтрація й седиментація комбінуються.

Диференційоване захоплення харчових об'єктів проявляється у формі *пасіння* й *полювання*. Пасіння спостерігається у випадку харчування великими рослинами й малорухомими тваринами, полювання має місце у відношенні великої рухливої жертви, що по своїх розмірах іноді мало поступається своєму споживачеві.

Необхідно мати на увазі, що різні способи добування їжі можуть у гідробіонтів складно комбінуватися один з одним. Наприклад, багато веслоногих рачків, яких відносять до фільтраторів та хижаків-захоплювачів, мають велику лабільність рухів ротових кінцівок, завдяки чому вони мають можливість по-різному захоплювати всілякі об'єкти. Фільтратори, завдяки комбінації різних рухів кінцівок і кінчика черевця, можуть плавно ковзати, робити невеликі або різкі стрибки, здійснюючи захоплення їжі підгоном її до ротової області з наступним відфільтровуванням дрібних об'єктів або зачерпуванням великих, а також загрибанням – хапанням останніх без підгону; хижі веслоногі поряд зі стрибками й захопленням великих тварин можуть повільно ковзати, відфільтровуючи водорості й навіть бактерії.

Заковтування ґрунту та збирання детриту. Здатність жити ґрунтом з використанням мертвої органічної речовини, що міститься в ньому, бактерій і інших дрібних організмів, властива дуже багатьом представникам бентосу. Серед них такий спосіб добування їжі властивий хробакам, голкошкірим, личинкам комах і деяким іншим формам. Одні тварини, наприклад морські їжаки, голотурії, молюски й личинки деяких комарів, переважно заковтують ґрунт із поверхні, інші – із глибини в декілька сантиметрів (наприклад, олігохети). Збирають детрит на поверхні ґрунту багато тварин, що ведуть як рухливий, так і нерухомий спосіб життя.

За допомогою амбулакральних ніжок, щупальців або хоботків з вийчастими борозенками організми захоплюють на поверхні ґрунту частки детриту й транспортують їх до ротового отвору. Так живляться, наприклад, деякі хробаки, голкошкірі і багато двостулкових молюсків що використовують для збирання детриту подовжені лопаті або сифони.

Серед риб до збирачів детриту відносяться підуст, кефалеві та ін. Скобління обростань із твердих субстратів властиво головним чином черевоногим молюскам. В основному вони використовують водоростевий наліт на великих рослинах, каменях та інших субстратах.

Фільтрація. Відфільтровування їжі з води може бути пасивним і активним. У першому випадку тварини відціджують їжу, принесену природним током води. У морях пасивна фільтрація широко розвинена у бентичних форм, що живуть в зоні припливно-відливних хвиль, особливо у голкошкірих, які використовують в якості фільтруючого інструменту систему амбулакральних ніжок.

До активних фільтраторів відносяться гідробіонти, які самі проганяють воду крізь апарат, що відціджує. Серед риб – активних фільтраторів можна назвати китову акулу, атлантичного оселедця, каспійського пузанка, товстолобика, тюлька та багато інших, що фільтрують їжу за допомогою

з'являється апарата. З нижчих хордових досить досконалий фільтрувальний апарат в апендикулярій.

Дуже численні фільтратори серед ракоподібних. У гіллястовусих рачків фільтруючий апарат працює подібно насосу. Грудні ніжки ритмічними ударами попереду назад створюють токи води усередині стулок раковини, і принесені їм харчові частинки відфільтровуються на гребінцях з тонких щетинок, якими озброєні передні кінцівки. Після цього відфільтровані частинки попадають у черевний жолобок і просуваються до ротового отвору. Успішність роботи фільтраційного механізму у гіллястовусих рачків сильно залежить від здатності до його очищення, в якій значну роль грає постабдомен. Форми, що мають більш досконалий механізм очищення, можуть житись в більш густих суспензіях. Завдяки тому що в прибережній зоні умови харчування різноманітніше, рачки, що живуть тут, мають більшу варіабельність морфофункціональних типів добування їжі, ніж форми відкритої пелагіалі. Фільтраційне живлення характерно для багатьох веслоногих рачків. У цих форм швидка вібрація других антен і мандибулярних пальп створює складні кругові струми води, спрямовані попереду назад і в сторони; разом з водою в колоротовий простір попадають харчові частинки. Кращі розміри частинок, доступних до захоплення, лежать у межах 4–20 мкм. Багато листоногих рачків і мізид для підвищення ефективності фільтрації пристосувалися до періодичних змочувань ґрунту з наступним вищіджуванням утвореної суспензії. Оскільки в поверхневому шарі ґрунту міститься велика кількість ОР, зокрема бактерій, змочування мулу створює додаткові можливості для харчування фільтраторів.

Бокоплави використовують змочування ґрунту, що викликається набіганням хвиль на берег. При спаді хвилі вони висувають із ґрунту гнатоходи і кінцівки голови, відфільтровуючи за їхньою допомогою харчовий матеріал з води.

Надзвичайно високої досконалості досягає фільтрація, що комбінується із седиментацією, у двостулкових молюсків. Вода під час проходження через мантийну порожнину майже цілком звільняється від зваженого в ній матеріалу головним чином за рахунок осідання його на поверхні зябер та інших частин тіла. Зсіданню сприяє рясне відділення молюсками слизу, що коагулює суспензію. Осілий харчовий матеріал просувається війками епітелію до ротового отвору, а частки, що не мають харчової цінності, збираються в грудочки й викидаються у вигляді так званих *псевдофекалій*. Деякі хробаки будують у ґрунті U-подібні будиночки, плетуть усередині них із секрету параподіальних залоз дрібночарункову лійку і потім хвилеподібним рухом тіла женуть воду через трубку. Частки, принесені водою, відщипують сітчастою лійкою. Коли лійка наповниться фільтратом, він поїдається разом із сіткою, після чого плететься нова лійка.

Подібним чином відфільтровують їжу багато личинок комарів-хірономід. З інших комах досить досконалий фільтрувальний апарат мають личинки комарів *Culex* і *Anopheles*. За допомогою щіток верхньої губи вони

створюють токовище води, з якого харчові частинки відфільтровуються численними волосками, що сидять на ротових придатках. Непридатні для споживання частинки личинки відкидають спеціальними рухами.

Фільтрація як засіб живлення відрізняється великою економічністю в сенсі енергетичних витрат. Часто фільтрація служить одночасно для живлення і дихання.

Седиментація. Осадження харчової суспензії спостерігається в багатьох найпростіших, губок, коловерток, деяких личинок комах. Серед найпростіших так живляться багато інфузорій і флагеллят. Рухом війок інфузорії створюють вир у формі лійки, зверненою вузькою частиною до цитостому. Зважені частинки осідають в нижній частині лійки, де руху майже немає. Осіданню сприяє клейкість цитоплазми, з якою стикаються завислі у воді частинки. Винятково за рахунок седиментації харчового матеріалу живуть губки. По численних каналах вода надходить у джгутикові камери, і тут відбувається осідання зважених частинок на вільні поверхні коміркових клітин. У коловерток їжа зсідається токовищем води, що створюється ротовим апаратом. Багато сидячих хробаків, моховинки, плечоногі осаджують харчову суспензію рухом щупалець. У морських лілій, деяких морських їжаків і більшості гідроїдів харчовий матеріал осідає на нерухому ловчу мережу (щупальця, промені), звідки він за допомогою війок пересувається до ротового отвору.

Пасіння. Пасіння на скупченнях рослинної їжі спостерігаються головним чином у деяких молюсків, голкошкірих, риб і черепах. Прибережні черевоногі молюски пасуться на великих червоних і бурих водоростях, деякі живляться вищими рослинами. Серед ракоподібних поїдають водорості і вищі водні рослини ізоподи й амфіподи. Серед комах деякі жуки охоче поїдають такі квіткові рослини, як лепешняк, кушир, частуху й валіснерію. Пасуться на водних макрофітах і придонних мохах білий амур.

Пасіння за рахунок виїдання прикріплених або малорухомих тварин звичайні у деяких молюсків, голкошкірих, ракоподібних, хробаків і риб. На скупченнях устриць пасуться деякі хижі черевоногі молюски й голкошкірі, наприклад рапана, морські зірки. Деякі рачки тримаються на гідроїдах, гідранти яких об'їдають, на поліпах також пасуться молюски, хробаки. Риби можуть пастися на скупченнях молюсків, голкошкірих, коралів та інших малорухомих організмів.

Полювання. Полювання здійснюється або активним переслідуванням жертви, або її підстеріганням, відповідно до чого, серед хижаків розрізняють мисливців і засідників. Представники мисливців – кашалоти, акули, кальмари, хижі ракоподібні, личинки багатьох комах. Підстерігають жертву багато прикріплених кишковопорожнинних, риби, що зариваються в ґрунт, восьминоги, що сидять на скелях. Деякі засідники підманюють до себе здобич (морський чорт, чорноморський звіддар). В одних випадках хижаки поїдають попередньо знерухомлену жертву, вбиваючи або оглушаючи її, в інших – здобич поїдається без попереднього пригнічення її активності.

Сонцевики й радіолярії знерухомлюють жертву дотиком аксоподій, сукторії – впливом смоктальних трубочок, кишковопорожнинні – стікаючими клітинами. Уводять отруту в жертву, придушуючи її опір, личинки деяких жуків, багато клопів, а особливо декотрі восьминоги. Кит-горбач часто вистрибує з води й, ударяючись об неї при падінні, оглушає дрібну рибу, що потім з'їдає. Акула-лисяча глушить рибу ударами хвоста по воді. Багато риб убивають здобич розрядами електричного струму. У головній частині скату *Torpedo* (про якого ще згадував Аристотель) знаходяться 2 електричних органи, що утворюють батарею з напругою до 220 вольт, яка може давати до 150 розрядів за секунду протягом чверті хвилини. Після цього електроенергія виснажується, і риба має відпочити для її відновлення. Електричні вугри можуть давати розряди напругою до 300 – 600 вольт.

Спектри живлення й харчова елективність. Під спектром живлення розуміється компонентний склад їжі, що, з одного боку, характеризується певними асортиментами споживаних кормів, а з іншого боку – їх кількісною пропорцією. Спектри живлення тварин досить мінливі, визначаючись зміною харчових потреб зростаючих організмів, а також мінливістю кормової бази в часі й просторі. Відповідно до цього розрізняють вікові, локальні, сезонні та інші зміни спектрів живлення. У всіх випадках тварини проявляють *харчову елективність*, або вибірковість, відносно кормових об'єктів, які виявляються представленими в їжі в іншій пропорції, ніж у кормовій базі. З одного боку, елективність визначається харчовою цінністю кормових об'єктів, з іншого боку – ступенем їхньої доступності й харчовою активністю споживача.

Спектри живлення. По ступеню різноманітності споживаної їжі серед гідробіонтів розрізняють *еврифагів (поліфагів)*, що живляться багатьма об'єктами, і *стенофагів*, що живуть за рахунок невеликих асортиментів кормів. При стенофагії живлення є більш спеціалізованим і тому більш економічним в сенсі засвоєння кормів та енерговитрат на їхнє видобування.

З розширенням спектра живлення за рахунок споживання екологічно різних харчових об'єктів ККД їхньої утилізації знижується. Разом з тим стенофагія може вироблятися тільки в умовах високої стабільності кормової бази і тому більш властива для тварин з коротким життєвим циклом, живлення яких не залежить від сезонних змін трофічних ситуацій.

Серед тварин з тривалим життєвим циклом стенофагія частіше зустрічається у водоймах низьких широт, де кормова база більш стала. Така картина, зокрема, спостерігається у риб. Залежно від того, яка їжа має в житті гідробіонтів найбільше значення, серед них розрізняють *грунтоїдів*, *детритофагів*, *зоофагів* і *фітозоофагів*. За значенням у живлення розрізняють їжу *основну*, якою переважно наповнений кишечник, *другорядну*, що зустрічається постійно, але в невеликій кількості, і *випадкову*, що поїдається рідко й у малих кількостях. Для більш точної характеристики спектру живлення встановлюється склад корму й кількісне значення окремих об'єктів, виражене частотою їхньої зустрічальності, чисельністю або вагою. Останній показник дає найкраще уявлення про значення тих або інших

об'єктів у їжі й тому використовується найчастіше. Спектр живлення може повністю змінюватися в онтогенезі. Наприклад, пелагічні личинки донних тварин в основному живляться фітопланктоном, а дорослі організми, як правило, – детритом і різними представниками бентосу. Личинки білого товстолоба спочатку живуть за рахунок зоопланктону, а потім переходять на фітопланктон, яким живлення і дорослі риби. Як правило, асортименти кормів, споживаних дорослими особинами, ширше, ніж у молоді, і розширення спектра живлення – одна з розповсюджених адаптації до підвищення забезпеченості їжею особин виду. У деяких випадках спектр харчування з віком звужується, коли організм переходить зі споживання багатьох об'єктів на живлення одним, але наявним у більших кількостях, так що забезпеченість виду їжею з віком знов-таки підвищується. Досить істотні локальні розходження в спектрах живлення. Багато зоопланктерів у високих широтах живлення майже винятково діатомовими, а із просуванням до екватора все більше значення в їхній їжі здобувають динофітові водорості.

У білих товстолобиків у ставках вміст кишечників в основному складається із синьо-зелених, а в ріках – з діатомових і зелених водоростей. З коливаннями стану кормової бази й умов добування їжі пов'язані добові і сезонні зміни спектрів живлення. В основному добові зміни в характері живлення пов'язані з переміщенням кормових організмів, а також зміною умов їхнього виявлення й оволодіння ними. Сезонні зміни спектрів живлення визначаються, головним чином, змінами в кормовій базі: зміною видового складу водоростей, періодичністю в розвитку різних груп зоопланктону, вильотами комах та ін. Звичайно, вони складно сполучаються з онтогенетичними змінами в живленні і можуть залежати від різних сезонних явищ у водоймі (настання періодів штормів, дощів та ін.).

Харчова елективність. Вибірковість живлення добре простежується в гідробіонтів, починаючи з найпростіших і закінчуючи ссавцями, причому спостерігаються у тварин, що захоплюють харчові об'єкти як диференційовано, так і недиференційовано. Серед найпростіших найбільш вивчені у відношенні вибіркової їжі інфузорії. Коли їм дається суміш однорозмірних їстівних та неїстівних частинок (наприклад, дріжджі й активоване вугілля), то можна побачити, що споживаються переважно перші. У губок пори звичайно оточені клітинами, здатними скорочуватися й замикати отвори, коли токовище води приносить небажані речовини.

У кишковопорожнинних щупальці виявляють смакові розходження після дотику до їжі. Якщо актиніям дати фільтрувальний папір, то спочатку тварини схоплюють і проковтують його. При повторних дачах папір схоплюється, але потім відкидається. У хробаків, що харчуються ґрунтом, харчова вибірковість проявляється в його захопленні з більш поверхневих шарів, де концентрація ОР вище.

Хробаки, що відціджують сестон, виганяють із фільтраційної системи воду з непридатними по величині або якості частинками, після чого припиняють фільтрацію, доки харчова ситуація не зміниться на кращу.

Харчова елективність моллюсків, насамперед, проявляється у виборі способу живлення, що забезпечує найбільший трофічний ефект.

Молюски-фільтратори сортують частинки, відкидаючи непридатні, а якщо їх у сестоні занадто багато – замикають сифон і припиняють живлення. Високу харчову елективність мають нижчі ракоподібні-фільтратори. Всі вони відносно мало використовують синьо-зелені водорості.

Вибірковість їх живлення проявляється не тільки відносно харчової якості об'єктів, але й стосовно до їх розміру. Наприклад, веслоногі рачки переважно поїдають харчові об'єкти розміром 4–40 мкм, гіллястовусі – розміром 20–30 мкм. Досить висока харчова елективність і у вищих раків. Серед личинок комах вибірковість спостерігається як у форм, що добувають їжу недиференційовано, так і в тих, що живлення шляхом індивідуалізованого захоплення жертви.

Високий ступінь елективності виявляють голкошкірі при хижому живленні, фільтрації і збиранні корму. Наприклад, морські зірки переважно виїдають дрібних моллюсків і неохоче – великих, які, замикаючи стулки, протистояють переварюванню кілька діб. Морські їжаки, що заковтують ґрунт, вибирають ті його ділянки, де більший вміст ОР. Їжаки-фільтратори містять у своїх кишечниках значно менше мінеральної суспензії, ніж її було б у випадку безвибіркового споживання сестону. Особливо досконала харчова елективність хордових, зокрема хребетних тварин, в який би спосіб вони не харчувалися.

З наведених прикладів можна бачити, що елективність живлення в одних випадках забезпечується здатністю тварин до оцінки й диференційованого захоплення різних об'єктів, а в інших – вибором місця й часу, при яких можливість споживання потрібного корму при недиференційованому захопленні їжі виявляються найбільшою.

Що стосується причин вибіркової, то воно може диктуватися харчовими якість об'єктів, їхньою доступністю, достатком (концентрацією), низькими енерговитратами на їх добування та ін. У всіх випадках харчова елективність відбиває систему адаптації, спрямованих на оптимізацію процесів забезпечення організмів необхідною кількістю харчового матеріалу відповідної якості.

9.2 Інтенсивність живлення й засвоєння їжі

Звичайно під *інтенсивністю живлення* гідробіонтів розуміється кількість (вага) їжі, споживаної за одиницю часу, віднесена до ваги споживача. Мірою споживання їжі прийнято вважати величину *добового раціону*, тобто кількість корму, що поїдається твариною протягом доби. Деяку уяву про інтенсивність харчування гідробіонтів дає їх *вгодованість*, що характеризується *індексом наповнення кишечника*, під яким розуміється відношення ваги їжі, що міститься в травному тракті, до ваги всього

організму. Якщо інтенсивність живлення оцінювати кількістю споживаного корму, зміст цього поняття може зовсім перекинутися. Наприклад, гідробіоти, що використовують малопоживний корм, але заковтують його у великій кількості, повинні вважатися тими, що годуються інтенсивніше тих, які, споживаючи більш поживний корм, з'їдають його менше. Інтенсивність живлення гідробіотів-хижаків при такому розгляді повинна виявитися нижче, ніж у детритофагів і фітофагів. Інтенсивність живлення білих товстолобів з віком підвищується, хоча личинки цієї риби, що живляться зоопланктоном, споживають корму відносно менше, ніж дорослі, які використовують фітопланктон, що засвоюється лише на 30–40%.

Подібний ефект спостерігається й при оцінці інтенсивності живлення безхребетних – фітопланктофагів, коли у водоймах різко змінюється склад водоростей, зокрема діатомові заміщаються вдвічі більш поживними зеленими. Кількість споживаного корму лише якоюсь мірою характеризує інтенсивність живлення. Якщо даний гідробіот, живиться тим же самим кормом, починає поїдати його в іншій кількості, можна говорити про відповідну зміну інтенсивності живлення. У такому ж порівняльному плані можна використовувати дані про раціон різних гідробіотів, що живиться подібним кормом. В абсолютному вираженні кількість корму, споживана в одиницю часу на одиницю ваги тварини, характеризує не інтенсивність живлення, а тільки темп сприйняття їжі, швидкість її пропускання через кишечник, здатність «переробляти» в одиницю часу ту або іншу кількість «харчової сировини» певної якості.

Більш точна характеристика інтенсивності живлення може бути отримана, якщо враховувати масу не всього з'їденого корму, а тільки поживної речовини, що міститься в ньому, або його енергоємність. Отримані величини, віднесені до їхніх значень в організмі-споживачі, характеризують темп залучення харчових речовин в метаболічні процеси. Якщо ступінь засвоєння корму в порівнюваних особин одного або різних видів подібна, темп залучення харчових речовин в метаболізм досить точно характеризує співвідношення в інтенсивності їхнього харчування. Для знаходження інтенсивності асиміляції їжі, мабуть, треба знати величину споживання останньої, її хімічний склад, ступінь засвоєння, а також вміст різних речовин у самому організмі-споживачі.

Інтенсивність живлення неоднакова у різних гідробіотів і піддана помітним коливанням у часі. Нерідко простежується певна ритміка в зміні інтенсивності живлення з ясно вираженим чергуванням мінімумів і максимумів споживання їжі протягом доби або інших відрізків часу. Засвоюваність їжі, з одного боку, визначається фізіологічними особливостями гідробіотів, а з іншого боку – її складом і умовами живлення.

Інтенсивність споживання їжі. Величина добового раціону може бути визначена безпосереднім обліком з'їдених кормів, по зміні концентрації їжі в присутності тварин, шляхом реконструкції ваги спожитих організмів по їх

неперетравленим решткам, по кількості нейтральної речовини, що підмішується в їжу й виявляється у фекаліях, і деякими іншими способами. Кількість корму, що поїдається, насамперед, залежить від видових особливостей тварини. Значною мірою величина раціону визначається харчовою цінністю кормів, характерних для тих або інших видів тварин. Особливо великий харчовий раціон у ґрунтоїдних форм, що досягає іноді декількох тисяч відсотків від ваги тіла. У фітофагів харчовий індекс виражається десятками й сотнями відсотків, у м'ясоїдних – одиницями й десятками. Величина харчового раціону закономірно знижується з віком (масою) тварин, і іноді описується рівнянням: $R = pW^n$, де R – раціон, W – маса в г, p і n – параметри, що залежать від видової приналежності тварин і умов харчування. Інтенсивність споживання корму може залежати від фізіологічних станів організму, наприклад тривалості голодування, або в період розмноження. Помітно залежить величина раціону від якості корму, що поїдається. Інтенсивність живлення зростає, коли корму є удосталь.

З підвищенням концентрації корму до якихось граничних значень величина його споживання часто стабілізується («межа трофічного насичення»).

Добові раціони в умовах достатку їжі перевищують вагу самих тварин, і енергія, що міститься в спожитій їжі, значно перевищує ту, котра витрачається організмами в процесі життєдіяльності. Це явище одержало назву *надлишкового живлення* і, на думку ряду авторів, має важливе трофологічне значення. Для його характеристики використовується індекс надмірності, під яким розуміється відношення енергії, що міститься в спожитому за добу кормі, до тої, яка витрачається за цей час на забезпечення всіх обмінних процесів. Великий вплив на інтенсивність живлення здійснює температура. З її підвищенням до певних величин споживання корма зростає, а потім знову знижується. Температурний оптимум залежить від виду тварин, їхнього віку (розміру), сезону року й деяких інших факторів.

Засвоєння їжі. Ступінь засвоєння їжі залежить від її властивості, величини добового раціону, умов, у яких відбувається живлення (температура та ін.), а також від видових особливостей тварин. Зовсім не перетравлюючись, можуть проходити через кишечники тварин багато водоростей, цисти, інші спочиваючі стадії. Виходять неперетравленими разом із фекаліями, наприклад, майже всі дрібні зелені й синьо-зелені водорості, такі, як *Scenedesmus* або *Cosmarium*, після заковтування їх рачками-циклопами. Засвоюваність рослинної їжі й детриту звичайно помітно нижче, ніж тваринної. Бактеріальна їжа засвоюється на 60–80%, у подібному ступені засвоюється й детрит. Як правило, дуже слабо засвоюється органічна речовина ґрунту (близько 8%). Здатність до перетравлення їжі в багатьох гідробіонтів знижується зі зростанням концентрації корму й величини добового раціону. Особливо це характерно для «автоматичних фільтратів», які слабо регулюють величину раціонів. Наприклад, у дафній та інших гіллястовусих рачків робота кінцівок, що

одночасно забезпечує живлення і дихання, відбувається безупинно, а добові раціони в умовах високої концентрації корми стають у край високими (надлишкове живлення). Це супроводжується різким зниженням засвоюваності корму (у кілька разів); у рачків-хапачів, що регулюють величину добового раціону, його зростання істотним зниженням засвоюваності їжі не супроводжується. Частками відсотка може виражатися засвоюваність їжі в деяких копепод, коли їх раціон під час спалахів планктону зростає в 50–70 разів. Викидання фекалій з великою кількістю незасвоєної органічної речовини має величезне трофодинамічне значення, тому що сприяє підвищенню оборотності біогенів у воді. Звичайно зі збільшенням розміру тварин засвоєння корму знижується, але у багатьох риб спостерігається зворотна картина: молодь щуки і осетра, наприклад, засвоює їжу приблизно в 1,5 рази гірше дорослих особин.

Ритми живлення. У багатьох гідробіонтів інтенсивність живлення регулярно змінюється в часі, відбиваючи періодичність виникнення сприятливих харчових ситуацій або закономірні коливання потреб у їжі. Умови живлення періодично змінюються у зв'язку із чергуванням припливів і відливів, дня й ночі, сезонів року. Періодична зміна харчових потреб в організмів виникає в результаті циклічного повторення в онтогенезі тих або інших фізіологічних станів (розростання гонад, періоди розмноження, народження молоді та ін.). Зміна інтенсивності живлення, пов'язана із чергуванням припливів і відливів, характерна для ряду літоральних тварин. Добова ритмічність, пов'язана із чергуванням дня й ночі, властива багатьом ракоподібним, молюскам, голкошкірим, риbam. Перерва в живленні характерна для величезної кількості планктонних організмів під час здійснення ними добових вертикальних міграцій. У зв'язку зі зниженням температури в зимовий час послабляється або повністю припиняється живлення в багатьох ракоподібних, риб і інших тварин, що мігрують після нагулу на місця зимівлі.

Питання для самоперевірки до розділу 9

1. Охарактеризуйте типи живлення гідробіонтів.
2. Кормові ресурси, кормова база, кормність та забезпеченість їжею.
3. Способи здобування їжі.
4. Спектри живлення та харчова елективність.
5. Інтенсивність живлення та засвоєння їжі. Ритми живлення.

10 ПОПУЛЯЦІЇ ГІДРОБІОНТІВ І ЇХ ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ В ГІДРОСФЕРІ

Під *популяцією* розуміється група особин одного виду, що займає певний простір, має складну структуру та всі необхідні властивості для підтримки своєї чисельності й здатність адекватно реагувати на зміни зовнішніх умов, тобто є саморегулюючою системою надорганізмального рівня організації життя. Популяція – елементарна форма існування виду в тих або інших конкретних умовах. Сукупність взаємодіючих одна з одною популяцій, якими представлений вид, вичерпує всі його властивості.

Саме існування популяцій як відкритих систем можливо лише в єдності з абіотичним оточенням і всіма компонентами біоценозу, частиною якого вони є.

Існування різних популяцій в межах виду відбиває екологічну неоднорідність ареалу останньої й додаткові можливості освоєння життєвих ресурсів за рахунок адаптації окремих популяцій до локальних особливостей середовища.

У ряді випадків дуже важко або неможливо виявити існування окремих популяцій у багатьох видів планктонних і нейстонних організмів. Перенесення течіями на великі відстані, особливо в морях і ріках, виключає існування багатьох планктонів і нейстонів у постійних географічних координатах, веде до інтенсивного перемішування особин в межах ареалу виду й перешкоджає утворенню самостійних популяцій. Подібне значення має перенесення планктонів, а також їхніх зачатків через повітря й тваринами з однієї водойми в іншу. У зв'язку з відсутністю в межах виду локальних популяцій у багатьох планктонів немає й географічної мінливості. Іноді серед гідробіонтів зустрічаються сукупності особин одного виду, що не відтворюють себе, і існують тривалий час у даному біотопі за рахунок надходження нових особин ззовні. Такі сукупності являють собою *псевдопопуляції*. Популяції, які відтворюють себе лише частково і якоюсь мірою існують за рахунок імміграції особин, називаються *залежними*; до *незалежних* популяцій відносяться ті, які повністю відтворюють себе, а в окремих випадках забезпечують поповнення залежних популяцій і псевдопопуляцій.

Складаючись із організмів, популяції як біологічні системи характеризуються новими якостями, що не випливають безпосередньо із властивостей окремих особин. До них належать: *величина популяцій, щільність, дисперсія, статевий й віковий структура, міжорганізмальні взаємодії, народжуваність, ріст чисельності й біомаси, смертність* і деякі інші.

Параметричні характеристики цих якостей пристосовано змінюються (у діапазоні видових можливостей) відповідно до періодичної або епізодичної зміни умов існування, забезпечуючи в остаточному підсумку

саморозвиток системи в напрямку максимізації її ролі в біосфері, процесах еволюції останньої.

З окремих перерахованих властивостей популяцій особливе значення для людини має відтворення ними своєї біомаси, тобто утворення ОР у формі тих або інших організмів. Ця властивість називається *біологічною продуктивністю популяцій*, а утворена ними органічна речовина – *біологічною продукцією*. Залежно від того, у яких організмах продукується ОР, біологічна продукція популяцій може мати для людини зовсім різне практичне значення. Темп продукування ОР залежить як від специфічних особливостей самої популяції, так і від умов її існування.

Інший прояв життєдіяльності популяцій, що має величезне практичне значення для людини, полягає у формуванні якості води, зокрема питної. Мінералізуючи ОР, руйнуючи токсичні сполуки, освітляючи воду в процесі фільтрації, насичуючи її киснем і різними біологічно активними речовинами, популяції гідробіонтів виконують роботу, масштаб і спрямованість якої мають першорядне значення для водопостачання й водокористування.

Хоча кожна із властивостей популяцій оцінюється середніми статистичними величинами зі значним розсіюванням значень окремих параметрів, кожна популяція унікальна за своїм екологічним виглядом.

Як всі властивості організмів виробилися в процесі еволюції, і мають адаптивне значення, так і всі параметри популяцій історично виробилися в якості пристосувальних до існування в тих або інших конкретних умовах. У цьому аспекті і варто оцінювати всі особливості популяцій і їхні реакції на ті або інші зовнішні впливи.

Пристосувальні можливості популяцій незмірно вище, ніж в утворюючих її окремих особин. В умовах підвищеної смертності в популяції виникає сигнал «нас стає занадто мало», що приводить до кардинальних змін фізіології всіх членів популяції і її структур, спрямованих до єдиної мети: мобілізувати всі екологічні резерви в інтересах самозбереження. У зворотному випадку формується сигнал «нас стає занадто багато», і популяція включає адаптації, що попереджають розвиток небезпечного для неї процесу. Наприклад, частина особин стає канібалами, попереджаючи цим загибель всієї популяції від голоду.

10.1 Структура популяцій. Внутрішньопопуляційні відносини

Популяція не є гомогенною за якістю складових її елементів (організмів) і їхньому розподілу в просторі. Утворюючі популяцію особини розрізняються за віком, статтю, статевою зрілістю та іншим біологічним показникам, причому співвідношення груп різного стану активно підтримується й регулюється відповідними гомеостатичними механізмами. Тому можна говорити про *вікову, статеву, генеративну* або іншу структуру популяції стосовно до її якісного складу. Крім цього, структура популяцій характеризується їхньою *величиною, щільністю (концентрацією)* і

особливостями розміщення в просторі (*хорологічною структурою*). Надзвичайно характерна й біологічно важлива морфофізіологічна різноякісність особин одного віку й статі в кожний з моментів існування популяцій. Всі параметри структури динамічні, контролюються системою й забезпечують кожним конкретним станом оптимальний варіант стану популяцій в цілому стосовно до мінливих умов середовища.

Величина й щільність. Величина популяцій визначається числом і сумарною масою (біомасою) утворюючих її особин безвідносно до величини займаного ними простору. В одних випадках популяції мають величезну чисельність і порівняно малу біомасу (бактерії, водорості, найпростіші), в інших спостерігається інша картина (великі молюски, риби, ссавці). Співвідношення між чисельністю й біомасою популяції – одна з її характерних ознак. Навіть популяції одного виду, що живуть у різних водоймах або їхніх окремих ділянках, іноді значно відрізняються між собою за співвідношенням між чисельністю й біомасою особин, що знов-таки характеризує стан популяції.

Украй різна величина популяцій даного виду в окремих водоймах або їхніх ділянках. Як правило, популяції гідробіонтів, що живуть у водоймах або їхніх ділянках з великою акваторією, чисельніше, тому що мають більше життєвих ресурсів. Зі збільшенням популяцій змінюються їхні якості, зокрема стійкість існування й здатність розширювати свій ареал. Чим більше особин у популяції, тим багатше її генофонд і ширше діапазон кожного фактора, у межах якого можуть існувати ті або інші особини. Тому різкі зміни середовища, зазвичай легше витримуються великою популяцією. Частина її особин, що опинились за межами своєї екологічної валентності, гине, але інші, з іншими параметрами толерантності, виживають і популяція зберігається. Характерно, що в низьких широтах, де умови існування стабільніше, популяції менш численні, ніж у помірних і полярних зонах. Можливо, що саме завдяки своїй нечисленності популяції гідробіонтів, що живуть у тропічних морях, легше проникають у континентальні водойми, ніж високоширотні форми. Останні адаптовані до існування в великих популяціях і тому не можуть проникати у водойми, недостатні для підтримки кількості особин на необхідному високому рівні.

Досить характерним параметром стану популяцій є її щільність, під якою розуміється відношення кількості організмів до одиниці займаного ними двох- або тривимірного простору. Кількість організмів може бути виражена числом особин, їхньою біомасою або в енергетичних одиницях (наприклад, у калоріях). Найбільш повне уявлення про щільність популяції дає характеристика її всіма перерахованими показниками, тому що кожний з них відбиває лише одну з багатьох сторін розглянутого явища. *Численність* особин добре характеризує їхню середню віддаленість один від одного, *біомаса* – концентрацію живої речовини, *калорійність* – кількість зв'язаної в організмах енергії.

Щільність популяції пов'язана з величиною її сумарного обміну, віднесеного до одиниці займаного простору. Зі зменшенням розміру організмів інтенсивність їхнього обміну зростає. Тому чим вони дрібніше, тим при меншій їхній загальній біомасі досягається певна величина сумарного метаболізму, що грає ту або іншу роль в обмеженні щільності популяцій. У природних умовах, коли роль метаболітів не є пригнічуючим фактором, може спостерігатися зворотна картина, тобто максимально можлива біомаса виду тим більше, чим менше розмір особин. Щільність популяції являє собою один з найважливіших параметрів її існування. Від щільності залежать дихання, живлення, розмноження й багато інших функцій окремих особин популяції.

Надмірна щільність популяції погіршує умови її існування, знижуючи забезпеченість особин їжею й іншими ресурсами. Негативно впливає на популяцію й недостатня її щільність, що ускладнює пошук особин протилежної статі, створення потрібної концентрації статевих продуктів у воді під час розмноження, вироблення захисних властивостей популяції та ін. Для кожного виду існує оптимальна щільність популяцій, що разом із тим варіює залежно від конкретних умов середовища, тобто є адаптивною ознакою.

Є ряд механізмів підтримки щільності популяцій на потрібному рівні. Головний з них – саморегуляція чисельності за принципом зворотного зв'язка з кількістю обмежених життєвих ресурсів, зокрема їжі. Коли їжі стає менше, темп росту особин знижується, смертність зростає, статева зрілість настає пізніше, поповнення популяції знижується й щільність її падає. Поліпшення умов існування супроводжується змінами протилежного характеру, і щільність популяцій зростає до певної межі, перевищення якої знову веде до зменшення концентрації особин.

Часто регуляція щільності забезпечується зміною темпу розмноження. У дуже багатьох тварин з підвищенням щільності популяцій плідність знижується, а зі зниженням – зростає. Нерідко в ущільнених популяціях спостерігається зрушення в співвідношенні статей убік зниження кількості самок. Це знов-таки веде до падіння темпу розмноження й зниженню щільності популяції. Іноді остання регулюється за рахунок *канібалізму*.

Зі збільшенням щільності популяцій все частіше й більш масовою стає еміграція особин внаслідок активних і пасивних переміщень. У малорухомих бентичних форм спостерігається підйом особин у товщу води й перенесення течіями іноді на дуже більші відстані. Періодично піднімаються в товщу води й зносяться за течією багато представників річкового бентосу. У стоячих водоймах субстрати, занурені в товщу води, уже через кілька днів заселяються донними організмами, що мігрують у товщу води. З підвищенням щільності популяцій спливання донних тварин відбувається інтенсивніше. Зайве збільшення щільності в популяціях багатьох донних тварин, особливо морських, попереджається утворенням пелагічних личинок, що тривалий час перебувають у товщі води і переносяться течіями іноді на

сотні й тисячі кілометрів. Це особливо характерно для малорухомих молюсків, голкошкірих і прикріплених форм (вусоногих раків, коралів, морських лілій та ін.).

Один з важливих механізмів регуляції щільності популяцій – виділення метаболітів, що впливають на розвиток особин. Показано, що метаболіти не просто пригнічують або стимулюють розвиток, але також регулюють розмірну структуру популяції гідробіонтів.

У найсильнішій мірі щільність популяції гідробіонтів, особливо бактерій, водоростей і безхребетних, залежить від виїдання їх іншими організмами. З підвищенням щільності популяцій перерахованих груп гідробіонтів зростає кормова цінність утворених ними пасовищ і відповідно збільшується приплив споживачів, що знижують концентрацію організмів, що поїдаються. Відхід споживачів із збіднелих пасовищ створює сприятливі умови для підвищення щільності популяцій кормових організмів. Подібний чином регулюється система паразит – хазяїн. Чим вище чисельність особин і більше їх взаємний контакт, тим легше здійснюється циркуляція паразитів і тем сильніше вони впливають на чисельність хазяїв. Щільність популяцій промислових гідробіонтів у багатьох випадках визначається інтенсивністю їхнього вилову.

Хорологічна структура. У просторі, що займає популяція, розподіл особин може бути *невпорядкованим, одноманітним і плямистим*. Невпорядкований, або *випадковий* розподіл – це випадок, коли ймовірність зустріти особину в кожній із частин ареалу однакова. Такий тип розподілу зустрічається порівняно рідко і, зокрема, характерний для споживачів детриту, коли його вміст у ґрунті різних ділянок більш-менш однаковий. Значно частіше в популяціях спостерігається одноманітний розподіл особин, що виникає при однорідності оточення й гострій конкуренції або антагонізмі між організмами. Розосереджуючись, особини проявляють свою активність на деякій площі. Якщо ця площа захищається організмом від вторгнення інших особин, вона називається «*територією*», а саме володіння нею – територіальністю. Територіальність, що являє собою впорядкування використання місць перебування, найбільш часто спостерігається в бентичних форм, особливо у вищих раків, молюсків, голкошкірих.

Найбільш характерний для гідробіонтів плямистий розподіл, що у свою чергу може бути *невпорядковано-купчастим, одноманітно-купчастим і агрегатно-купчастим*. У першому випадку особини в плямі розташовуються випадково, у другому – на подібних відстанях одна від одної й у третьому – групами. Плямистий розподіл має місце, якщо умови середовища, найбільш сприятливі для існування особин, розподілені мозаїчно, що найчастіше і спостерігається у водоймах, особливо в бенталі. Характер розподілу організмів у плямах в основному визначається взаєминами між особинами.

Нерідко в межах однієї популяції виникають різні скупчення й угруповання особин. Вони утворюються відповідно до принципу *біоніки*, під якою в біоніці розуміється певна організація біологічних елементів, що

дозволяє їхньої сукупності робити те, чого кожний з них не міг би зробити окремо. Знаходження в групах у певній мірі не вигідно особинам (посилення конкуренції та ін.), але переваги домінують над негативними моментами, і тому утворення скупчень підвищує життєздатність популяції в цілому. В групах нерідко спостерігається зниження смертності при нападі хижаків або погіршенні абіотичних умов (кондиціювання середовища). Наприклад, при спільному утриманні риби витримують більші дози токсикантів, шкідлива дія яких нейтралізується виділенням значних кількостей слизу та інших екскретів. Перебуваючи в зграї, гідробіонти успішніше обороняються від хижаків і ефективніше нападають на жертву. Зазвичай об'єднання в групи буває тимчасовим, а ступінь агрегації особин маневрово змінюється відповідно до тактики існування популяції.

Вікова структура. Співвідношення в популяції особин різного віку, яке є пристосувальною властивістю видів, змінюється залежно від стану середовища. У сприятливих умовах, коли спостерігається приріст популяції, для неї характерна відносно висока чисельність молодих особин.

У популяціях, величина яких не змінюється, відносна кількість молоді нижче й ще менше вона в популяціях, які скорочуються внаслідок падіння народжуваності. Для одних видів характерна багатовікова структура, інші представлені організмами з короткими життєвими циклами. Ці розходження не випадкові. Наприклад, для риб (і це справедливо у відношенні багатьох інших водних тварин) багатовікова структура відбиває пристосованість популяції до стійкої кормової бази, слабкому знищенню дорослих особин і лабільних умов відтворення; тварини з коротким життєвим циклом адаптовані до протилежних умов. Вікова структура популяції пристосовано перебудовується як самоналагоджувальна система через зміну темпу росту, дозрівання й тривалості життя.

Вікова структура популяції циклічно змінюється, коли утворення нових *генерацій* (поколінь) носить періодичний характер, як це спостерігається в переважній більшості випадків. У багатьох водоростей нові клітини утворюються переважно вдень, тому їхньої популяції в цей час доби містять більше молодих особин, ніж уночі. У популяціях організмів з більш тривалим життєвим циклом, періодичність поповнення може визначатися фазами місяця, і тоді вікова структура перебудовується кожні 14 або 28 днів, хоча деякі зовнішні умови, наприклад шторми, можуть порушувати подібну ритміку. Укraj характерні для популяцій гідробіонтів сезонні зміни вікової структури. Наприклад, навесні в прісних водоймах з'являється величезна кількість молоді комах, хробаків, риб, молюсків і інших тварин, які узимку представлені більш старшими віковими групами.

В морях періодичне омолодження популяцій за рахунок відродження молоді носить масовий характер у багатьох риб, вищих раків, молюсків, хробаків і інших тварин у весняний або інший час, сприятливий для розмноження. У форм, що розмножуються раз на рік або рідше, вікова структура сильно залежить від урожайності окремих поколінь.

На поліпшення умов існування популяції, зазвичай, реагують зміною вікової структури у бік підвищення ролі молодих особин, на погіршення – навпаки. Така зміна вікової структури обумовлена не тільки зростанням темпу відтворення молоді в сприятливих умовах, але й її підвищеною смертністю при погіршенні якості середовища. У популяціях багатьох риб, хробаків і ракоподібних особини, що віднерестились гинуть, підсилюючи тим самим вплив розмноження на співвідношення різних вікових груп. Характерні зміни вікової структури популяцій спостерігаються із просуванням до екватора. У низьких широтах переважають популяції з коротким життєвим циклом особин і невеликим числом вікових груп, що дозволяє їм витримувати значну смертність в умовах інтенсивного виїдання. В арктичній і бореальній зоні популяції відрізняються більш багатовіковою структурою, що забезпечує стійкість відтворення в різко мінливих умовах зовнішнього середовища. Остання обставина не має істотного значення для тропічних популяцій, особини яких можуть розмножуватися цілий рік.

Вікова структура популяцій дрібних гідробіонтів у найсильнішій мірі визначається ступенем виїдання особин різного віку. Як загальне правило, в більшій мірі знищуються дрібні, менш захищені особини, зокрема молодь хробаків, молюсків, ракоподібних, риб. Відповідно до цього у перерахованих груп тварин особливо велика різниця в кількості молодших і старших віків.

У живородних хробаків, молюсків, деяких риб і в багатьох водних ссавців молоді стадії не так сильно знищуються, і вікова структура цих тварин характеризується меншим розходженням у чисельності молодших і старших вікових груп. Вікова структура популяцій у промислових гідробіонтів часто визначається характером вилову й звичайно відрізняється зниженою відносною чисельністю великорозмірних особин, особливо в умовах перелову.

В еволюційному аспекті можна виявити дві тенденції у формуванні вікової структури популяцій. Головна зброя в боротьбі за життя у вищих організмів – їх морфофізіологічна досконалість, і для них вигідно якнайшвидше досягнення останньої, тобто скорочення часу дозрівання.

У нижчих форм стійкість досягається досконалістю популяційної структури, і чим довше період дозрівання, тим більше можливостей її ускладнення, особливо коли різні вікові стадії істотно відрізняються за екологічними особливостями. Коли окремі вікові стадії займають різні екологічні ніші, можливість загибелі популяції при тих або інших різких змінах середовища стає мінімальною. Зміни середовища не можуть виявитися песиміальними відразу по дуже багатьом параметрам, що характеризують границі виживання окремих вікових груп, тому популяція в цілому має високу стійкість.

Статева й генеративна структура. Статева структура популяцій характеризується співвідношенням у них особин різної статі. Зі збільшенням кількості самок зростає темп відтворення популяції, але знижується життєстійкість поповнення. Тому в сприятливих умовах у деяких тварин

різко переважають самки, аж до повного зникнення самців. Так, повна відсутність їх спостерігається влітку в багатьох нижчих ракоподібних і коловерток. Коли умови погіршуються, відносна чисельність самців у популяціях підвищується, оскільки це веде до більш твердого добору і відповідного підвищення життєстійкості потомства. Рівна представленість самців і самок, забезпечуючи задовільний темп поповнення популяції та достатній рівень життєстійкості поповнення, у найкращому ступені відповідає вимогам перекомпонування спадкового матеріалу і збагачення генофонду, що різко підвищує можливості виживання популяцій у мінливих умовах середовища.

Співвідношення статей у першу чергу залежить від спадкових властивостей виду, але значною мірою контролюється зовнішніми умовами. Істотно може впливати на статеву структуру популяцій температура.

Загальновідома зміна в несприятливих умовах одностатевих популяцій двостатевими у багатьох нижчих ракоподібних і коловерток.

У гермафродитних організмів з регулярним чергуванням чоловічої й жіночої фаз статева структура залежить від вікової. Статева структура може залежати від вибіркового знищення самців або самок, а в промислових тварин – від селективності лову.

Генеративна структура популяцій визначається співвідношенням особин, що перебувають у *префертильній*, *фертильній* й *постфертильній* стадіях, тобто числом особин, що ще не можуть розмножуватися, що розмножуються й втратили здатність до розмноження. Тривалість кожної стадії надзвичайно сильно варіює в представників різних видів. Наприклад, префертильна стадія в багатьох комах, у далекосхідних лососів і ряду інших тварин триває кілька років, фертильна – кілька днів або тижнів, а постфертильна відсутня зовсім, оскільки організми названих груп після розмноження гинуть. У більшості молюсків, хробаків, риб і водних ссавців тривалість фертильної стадії вище, ніж префертильної. Генеративна й статева структура популяцій мають пристосувальне значення, забезпечуючи необхідну ефективність розмноження в мінливих умовах середовища. Відповідно до змін умов життя генеративна й статева структури адаптивно перебудовуються, здобуваючи параметри, найбільш оптимальні для відтворення популяції.

Різноманітність особин. Морфологічна й фізіологічна різноманітність особин у популяціях являє собою одну з найважливіших адаптацій останніх до найбільш ефективного використання потенційних життєвих ресурсів. Існування територіальних, морфологічних, фізіологічних, екологічних і інших угруповань виду збагачує його зв'язок із середовищем, підвищує можливості більш широкого використання її життєвих ресурсів. Різноманітність окремих популяцій виду пов'язана з існуванням різних вікових груп, особин різної статі, статевих і безстатевих поколінь, сезонних і деяких інших станів. Але навіть у межах кожного стану (віку, статі й т.д.) особини в кожний момент відрізняються одна від одної, і ступінь їхнього варіювання по

окремих ознаках має пристосувальний характер, як форма «настроювання» популяції на середовище в інтересах її максимального освоєння. Сформовані в процесі еволюції і спадково закріплені норми реакції, що визначають пластичність організмів, порівняно вузькі, тому що значне розширення еврибіонтності, корисне для існування в мінливих умовах, супроводжується зниженням ефективності використання кожної конкретної ситуації. Тут для окремих організмів виникає непереборне протиріччя, що знімається в популяціях за рахунок різноякісності особин, що допомагає використовувати нестійкі життєві ресурси через різноманіття індивідуумів, розходження їхньої норми реакції. Внаслідок різноякісності підвищується стійкість популяції, коли при крайніх значеннях якого-небудь фактора окремі особини виявляються досить резистентними до них і забезпечують збереження системи в цілому. Розрізняють два компоненти, що описують достатність використання ресурсу і відповідають рівню різноякісності особин в популяціях – *внутрішньофенотипичний* (ВФК) і *міжфенотипичний* (МФК). В першому випадку спостерігається розширення еврибіонтності, в другому – підвищення спеціалізації особин. Якщо популяція складається цілком із різноякісних особин, то її МФК дорівнює максимуму, якщо навпаки, тобто всі особини здатні в однаковій мірі використовувати всі ресурси, МФК дорівнює нулю. Більшість природних популяцій знаходяться десь між цими двома крайнощами.

Різноякісність особин у популяціях динамічна й піддана певним закономірним змінам. Загальна закономірність – переважна зміна біологічних показників у тих груп особин, які є найбільш численними (модальними) по ступеню виразності або кількісному значенню ознак і властивостей, пов'язаних із природними факторами, що змінилися. Наприклад, різке погіршення умов харчування популяцій риб супроводжується уповільненням швидкості росту, зниженням вгодованості й плідності в особин самих численних розмірно-вагових або вікових класів. Це пояснюється тим, що найшвидше винищуються харчові організми, що найбільш відповідають потребам численних риб.

Внутрішньо популяційні відносини. Характерною рисою внутрішньо популяційних відносин є їхня адаптивність, спрямованість на підвищення стійкості системи, і на оптимізацію її взаємодії із зовнішнім середовищем, на підвищення маневреності у використанні життєвих ресурсів. Самі взаємодії між особинами, що утворюють популяцію, украй багатогранні. Деякі з них (пряма боротьба, конкуренція й ін.) зовні нагадують міжвидові відносини, але мають інший біологічний зміст, оскільки завжди спрямовані на користь виду. Украй характерні для гідробіонтів інтенсивні біохімічні взаємодії, зокрема пригнічення й стимуляція життєдіяльності одних особин метаболітами інших. Широко поширене утворення усередині популяцій різних агрегацій особин, що забезпечують виду ті або інші життєві переваги.

Комунікація особин. Взаємодії між особинами популяції здійснюються на основі використання всіляких засобів комунікації (зв'язку): зорової,

слухової, тактильної, хімічної. З їхньою допомогою особини впізнають одна одну й обмінюються інформацією про власний стан і стан зовнішнього миру. Зорові зв'язки відіграють провідну роль в утворенні конгрегації, у відшуканні одних особин іншими, у сигналах приманювання й відлякування. Підвищенню ролі зорового зв'язку сприяє розвиток біолюмінесценції з використанням як засобів інформації зміни її інтенсивності й спектрального складу.

Здатність чути й відтворювати звуки властива переважній більшості водних тварин. Надзвичайно різноманітні звукові сигнали видають риби для заклику особин свого виду або відлякування їх (під час годівлі, у шлюбний період), для попередження про небезпеку. Здатність до ехолокації властива багатьом гідробіонтам. Вона розширює сферу застосування звукових зв'язків. Встановлено, наприклад, що за допомогою звукової мови дельфіни, що не бачать один одного, обмінюються досить складною інформацією про умови, у яких вони перебувають, і про власний стан.

За допомогою тактильної рецепції особини зграї, що перебуває в русі, визначають взаєморозташування, що надає спільним переміщенням високий рівень погодженості й організованості. Така картина, зокрема, виявляється в зграях риб, кальмарів, мізид, креветок. У темряві рухи води, що викликані переміщенням одних особин, сприймаються іншими й орієнтують їх щодо подальшої поведінки.

Надзвичайно важлива, розповсюджена і різноманітна у гідробіонтів мова хімічних сигналів. Видоспецифічні речовини *феромони* служать як сигнали залучення (атрактанти), відлякування (репеленти), агрегації й дезагрегації, розрізнення, статевої поведінки, турботи про потомство та ін. Своєрідною хімічною мовою окрім феромонів є метаболіти, що регулюють темп росту, розвитку й рівень обміну особин в популяції.

Форми внутрішньо популяційні відносин. Взаємодія між окремими особинами може зводитися до прямої боротьби, конкуренції, пригнічення й стимуляції, ієрархічній супідрядності й деяким іншим особливостям поведінки. Пряма боротьба іноді проявляється у формі канібалізму, що має адаптивне значення. Наприклад, щука й окунь, які не здатні споживати планктон і бентос, можуть бути єдиними представниками іхтіофауни в деяких озерах, існуючи за рахунок поїдання частини своєї молоді, що, в свою чергу, харчується дрібними тваринами. У розглянутому випадку хижаки за посередництвом своєї молоді освоюють кормові ресурси, які не можуть використовувати безпосередньо. Пряма боротьба може мати місце за кормові ділянки, місця для притулку, за володіння самкою та ін. Звичайно вона йде тільки до моменту визнання одним із супротивників своєї поразки без наступного переслідування й знищення.

Наприклад, боротьба раків-пустельників за володіння актинією триває доти, поки один із супротивників не визнає своєї поразки, прийнявши характерну позу «смиренності переможеного» (лягає на бік), після чого він уже більше не атакується. Подібні ситуації виникають у різних тварин під

час боротьби за самку. Іноді переможець підкреслює факт поразки свого супротивника в той або інший спосіб, зокрема «тріумфальним» клацанням, що спостерігається в багатьох крабів.

Конкуренція між особинами популяції насамперед відбувається за їжу, коли її кількість обмежена. Разом з тим популяції мають ряд адаптацій до зниження гостроти харчової конкуренції між особинами, зокрема розбіжність спектрів харчування у тварин різного віку, статі й стану, неодноразове споживання корму різними особинами й ін. Взаємодопомога серед особин популяції – одна з найбільш універсальних форм взаємодії.

Біологічні переваги частіше виникають в результаті взаємодії особин у конгрегаціях – зграях і інших утвореннях. Поза конгрегацією також виявляються випадки взаємодопомоги. Наприклад, у китів і дельфінів особини, що гинуть, видають особливі сигнали, і здорові тварини, що перебувають поблизу, поспішають на допомогу.

Ієрархія відносин, добре відома для популяцій наземних ссавців, птахів і інших хребетних, у гідробіонтів вивчена слабкіше. Найбільш часто вона спостерігається в риб, особливо в коралових. Добре простежується ієрархія відносин у популяціях багатьох вищих раків. Ієрархія особин усередині популяцій, безсумнівно, корисна для процвітання виду. Зокрема, завдяки закріпленню кращих ділянок за найбільш сильними тваринами і їхнім переважним правом на захоплення самок ці особини дають найбільшу кількість потомства, що сприятливо позначається на якості поповнення популяції. Надзвичайно широке поширення в популяціях гідробіонтів має біохімічне пригнічення й стимулювання життєдіяльності одних особин виділеннями інших.

Експерименти з різними гідробіонтами показали, що популяції функціонують як єдине ціле за допомогою хімічних сигналів, які регулюють ріст, розвиток і морфогенетичні реакції на рівні популяції в цілому. Розкриття хімічного коду популяційної сигналізації має величезні перспективи для практики, створюючи нові можливості керування екосистемами за рахунок введення в них невеликих кількостей нешкідливих речовин-сигналізаторів, що викликають необхідний ефект зміни системи. Пригнічення й стимуляція життєдіяльності одних особин метаболітами інших описана для багатьох хробаків, молюсків, членистоногих, голкошкірих, риб. В одних випадках реакція на дію метаболітів відбувається за законом «всі або нічого», в інших пов'язана з їхньою концентрацією або носить більш складний характер.

Внутрішньо популяційних угруповання. Один із проявів внутрішньо популяційних відносин – об'єднання окремих особин в групи, знаходження в яких забезпечує організмам ті або інші переваги. Об'єднання може бути короточасним, наприклад, для спільного полювання, або охоплювати значний період часу, як це спостерігається в багатьох бентичних форм.

У свою чергу вкрай різний і ступінь інтеграції особин в групах. У зв'язку із цим класифікація форм об'єднання дотепер розроблена слабо.

Найбільш прийнято об'єднання пелагічних тварин називати зграями, бентичних – скупченнями, агрегаціями, конгрегаціями.

Найбільш наочним прикладом об'єднань бентичних тварин є складно організовані скупчення морських їжаків, офіур, голотурій. Серед пелагічних форм конгрегації зустрічаються як у рослин, так і у тварин. Характерні скупчення рослин – це, насамперед, «плями цвітіння», що часто утворюються водоростями. Ці плями іноді мають площу в кілька десятків гектарів і добре відмежовані від інших водоростей. Ще більш характерне утворення скупчень для пелагічних тварин. Особливо характерно утворення зграй для риб. Знаходження в зграї допомагає тварині виявляти ворогів і захищатися від їхнього нападу, бо тварини в групах, що складаються з особин з різними навичками, використовують з метою самозбереження не тільки свій, але й колективний досвід.

Перебування в зграї допомагає риbam ефективніше рятуватися від переслідування хижаків. Показовий той факт, що руйнування зграй сардин і анчоусів під час лову гаманцевим неводом часто приводить до їх повного знищення хижаками (акулами, тунцями). У низьких широтах, де прес хижаків сильніше, зграї пелагічних риб мають скоріше захисне значення, ніж у високих; в останніх утворення зграй головним чином пов'язане з пошуком їжі.

Оборонний маневр зграї полягає в тім, що риби швидко й узгоджено розбігаються в сторони перед хижаком, обгинаючи його, і знову гуртуються. Це дезорієнтує хижака, виключає прицільні кидки й ускладнює полювання.

У темряві риби не можуть узгоджено маневрувати і тому легше виявляються хижаками за допомогою нюху. Зазвичай ввечері зграї розосереджуються, а ранком формуються заново.

Нове формування відбувається за рахунок об'єднання особин, що раніше входили до складу різних зграй. Завдяки цьому в зграю, що знову формується, входять особини з різним досвідом, сумарний фонд умовних рефлексів зростає й стає надбанням всіх риб зграї. Наслідкування поведінки однієї особини від інших проявляється не відразу у всіх риб. «Хвиля збудження» передається від однієї особини до іншої, послідовно втягуючи в реакцію всіх риб зграї. Відносини риб у зграях можуть будуватися за принципом домінування одних особин над іншими або їх рівнозначності. Другий тип відносин є основним. Вважається, що зграї з домінуванням зустрічаються в риб відносно рідко, головним чином при дефіциті простору (у дрібних водоймах, у придонних риб). Такі зграї звичайно невеликі, займають певну ділянку, виганяючи з нього «сторонніх», як це роблять всі «територіальні» тварини.

Поведінка риб у розглянутих зграях, як правило, залежить від дій домінуючої особини. Зграї без домінування можуть бути дуже великими, роль «ватажка» у них виконує значна частина особин (30–40%), що постійно змінюється. Тут на перший план виступають відносини, вигідні для всіх особин.

Риби тримаються дуже щільною групою і постійно переміщуються, у зв'язку із чим більш повно освоюють життєві ресурси акваторії. Для багатьох риб характерне існування особливих, досить стійких у часі *елементарних популяцій*, що являють собою угруповання особин, які характеризуються подібними віковими, морфологічними й фізіологічними показниками, однаковим сезонним і добовим ритмом життєдіяльності, подібною поведінкою. Це обумовлює одноманітність добових ритмів харчування, збереження їхньої стійкості протягом декількох днів і навіть місяців. Зміна ритмів харчування відбувається відразу у всієї елементарної популяції внаслідок пошуку нових кормових площ.

10.2 Функціональні особливості популяцій.

Функціональні властивості популяцій як відкритих систем найбільш повно характеризуються особливостями обміну речовиною й енергією з навколишнім середовищем. Для виявлення основних параметрів цього процесу треба знати кількість їжі, що споживає популяція, інтенсивність накопичення в ній органічних та інших речовин, ефективність використання їжі на ріст, енергобаланс системи. Інтенсивність і ефективність трансформації енергоматеріальних ресурсів характеризує, з одного боку, функціональну роль популяцій у біогідросфері, а з іншого – їх цінність для людини, перспективи практичного використання.

Ріст особин. Збільшення маси особин у популяційному аспекті являє собою процеси акумуляції в системі частини асимільованого матеріалу. Тому з'ясування закономірностей росту організмів лежить в основі виявлення продукційних властивостей популяції. Нескінченна розмаїтість конкретних форм росту в представників різних видів, яка обумовлена їхніми спадкоємними властивостями й екологічними умовами, має багато загального, що дозволяє знайти деякі засоби математичного опису основних закономірностей процесу. Цінність тих або інших пропонованих формул росту, мабуть, насамперед, визначається їх апроксимаційними перевагами, точністю моделювання конкретних процесів.

Як правило, пропорції тіла гідробіонтів в онтогенезі змінюються, тобто ріст носить *алометричний* характер. Разом із тим він звичайно супроводжується зміною пропорцій у співвідношенні окремих тканин, тобто є *гетерогенним*. Алометрія й гетерогенність росту мають пристосувальне значення й досить помітно впливають на виживання особин і смертність популяцій. Наприклад, переважний ріст у висоту, що обумовлює високотілість риб, різко знижує їх виїдання хижаками. Алометрія росту безхребетних, особливо та, що супроводжується утворенням усіляких шипів, виростів, колючок, грає величезну захисну роль і сильніше виражена в умовах підвищеного пресу хижаків. Із цієї причини, зокрема, озброєність особин у популяціях тропіків, де відносна кількість хижаків дуже велика, вище, ніж у помірних і приполярних зонах. Пристосувальне значення

гетерогенності росту добре простежується на прикладі накопичення жиру.

У тропіках, де умови живлення протягом року подібні, жирність особин у популяції коливається в невеликих межах. У високих широтах в сприятливі для харчування періоди ріст особин супроводжується утворенням великої кількості жиру, наступне використання якого під час перерви в харчуванні підвищує їхнє виживання. Подібна картина простежується в більшості риб. Темпи росту тварин, з одного боку, визначається спадкоємними факторами, а з іншого боку – умовами, в яких реалізуються потенційні можливості, різні для різних видів. Найважливішим зовнішнім фактором, що визначає темп росту, є трофічний. Кількість, якість, доступність, легкість добування та інші властивості їжі обумовлюють не тільки величину раціону, але й ступінь засвоєння корму, ступінь використання засвоєного корму на ріст. Температура, респіраторні умови, тонічність середовища й багато інших факторів, впливаючи безпосередньо або побічно на ріст, також визначають його характер у тих або інших конкретних умовах. Кожна форма росту – адаптивна реакція на комплекс впливів, специфічна для різних видів.

Біологічна продукція популяцій. У результаті життєдіяльності популяції вона безупинно відтворює свою біомасу. Цей процес одержав назву біологічного продукування. Біологічна продукція популяції складається, із приростів окремих особин, які мали місце за час спостереження незалежно від «долі» самих особин. Іноді продукція розглядається в більш широкому аспекті й оцінюється не тільки приростом особин, але й утворенням речовин, які були відчужені за досліджений відрізок часу (скинуті шкурки, виділений слиз, енергоємні виділення та ін.). Імовірно, у другому випадку краще говорити не про біологічну продукцію популяцій, а про продукцію ними ОР. Не слід змішувати два поняття: *приріст біомаси популяції* і її *продукцію*. Перша величина може бути позитивною або негативною (коливання біомаси), друга – тільки позитивною, якщо асиміляція переважає над дисиміляцією. Наприклад, у прісних водоймах біомаса бентосу влітку звичайно нижче, ніж навесні, хоча біологічне продукування в цей період часу відбувається дуже інтенсивно. Величина продукції не пов'язана з характером її подальшого використання, але з урахуванням останнього може обчислюватися роздільно (промислові об'єкти, корм для них та ін.) як частина всієї біологічної продукції. Продуктивність популяції залежить від її структури, специфічних особливостей росту особин, стану зовнішніх умов. Вилучення з популяцій деякої кількості особин супроводжується підвищенням продуктивності; фактори, що підвищують різноманітність популяції, підвищують її стабільність і продуктивність. Продукція популяцій промислових організмів у найсильнішій мірі визначається формою господарювання на водоймах. Продукція популяцій за будь-який час може оцінюватися в абсолютних (наприклад, вагових) або відносних величинах. В останньому випадку широко використовується *P/B-коефіцієнт*, що являє собою відношення приросту біомаси (продукції) до середньої біомаси популяції за час

дослідження. Це співвідношення називають також «питомою продукцією». За одиницю часу звичайно приймається рік, місяць або доба. У різних груп гідробіонтів Р/В-коефіцієнт може розрізнятися в десятки й сотні разів.

Як правило, зі збільшенням розміру гідробіонтів Р/В-коефіцієнт знижується. Іноді високий Р/В-коефіцієнт спостерігається й у порівняно великих організмів. Наприклад, сальпи можуть збільшувати свою масу на 10% за годину, а за добу подвоювати чисельність популяцій.

Такий темп росту – рекордний для великих гідробіонтів. У дрібних форм, зокрема в синьо-зелених подвоєння маси (поділ клітин) може відбуватися кожні 2 години, у деяких бактерій – за 10 і навіть за 5 хв.

Для тих самих груп Р/В-коефіцієнт зростає із просуванням у низькі широти. Крім температурних умов на величину Р/В-коефіцієнту впливають і багато інших – всіх тих, від яких залежать ріст і розвиток організмів. Сумарна продукція популяцій визначається як темпом росту (питомою продукцією) окремих особин, так і числом останніх.

Ефективність використання їжі на ріст. Метод оцінки ефективності використання популяціями з'їденої їжі на ріст залежить від цілей дослідження. У рибництві й при вирощуванні водних безхребетних ефективність використання їжі на ріст часто виражається *кормовим коефіцієнтом*, під яким розуміється відношення маси корму, спожитого тваринами, до їхнього приросту незалежно від хімічного складу їжі й тіла споживача. Чим вище кормовий коефіцієнт, тим, отже, гірше використовується корм на ріст. Величина кормового коефіцієнту в даної тварини дуже сильно залежить від якості їжі. Щоб зняти вплив води, що міститься в їжі, на показник її використання, обчислюють *коефіцієнт продуктивної дії корму* – відношення кількості спожитої їжі до приросту споживача, причому обидві величини виражають у сухій вазі. Показники ефективності використання їжі на ріст виходять більш універсальними, коли зіставляють в енергетичних одиницях кількість спожитої (засвоєної) їжі й приріст органічної речовини в споживачах.

Коефіцієнти використання енергії добре відбивають особливості її трансформації в популяціях і ККД останніх безвідносно до якості спожитої їжі й новостворених речовин. У деяких аспектах, зокрема в сфері практики, такий підхід недостатній і уявлення про енергетику росту повинне лише доповнювати знання особливостей перетворення речовин у популяціях. Трансформація речовин у процесі росту популяції може йти таким чином, що навіть при високому ККД виявиться з господарської точки зору не вигідною. Якщо, наприклад, засвоєна енергія буде концентруватися в зростаючих організмах у формі незасвоюваних висококалорійних речовин (хітин і т.п.) або інших малоцінних продуктах, не можна говорити про популяцію як про ефективний трансформатор речовин. З іншого боку, популяції, що використовують, нехай навіть із низьким ККД, малодоступні речовини, особливо ті, що погано перетравлюються (клітковина, гумус і т.п.), перетворюючи їх у цінні продукти, являють великий практичний інтерес.

Однією з характеристик використання їжі є ступінь її засвоєння, тобто відношення асимільованої енергії до спожитої. У рослиноїдних форм цей показник помітно нижче, ніж у м'ясоїдних. Ступінь асиміляції спожитої їжі сильно змінюється залежно від її якості, фізіологічних особливостей споживачів і умов харчування.

Енергобаланс популяцій. Серед кінцевих продуктів азотистого обміну в більшості водних безхребетних і риб переважає аміак (*амонотелія*), меншу роль грає виділення сечовини (*урікотелія*) і сечової кислоти (*уреотелія*).

Сумарний енергобаланс популяції можна виразити тим же рівнянням, що використовується відносно окремих особин, трохи інакше трактуючи його окремі члени. Необхідно враховувати, що за досліджуваний відрізок часу частина особин зникає з популяції (виїдання, смертність, еміграція) і разом з тим відбувається поповнення останньої (народжуваність, імміграція). З огляду на ці особливості під E_a варто розуміти ОР, що накопичена не тільки в наявних, але й в елімінованих особинах. Точно так само доводиться мати їх на увазі при визначенні інших складових рівняння. Рівною мірою необхідно враховувати динаміку поповнення популяції за рахунок відродження еміграції й імміграції особин. Енергобаланс популяцій відбиває їх дві найбільш важливі функції: величину потоку енергії й продукцію нових речовин. Першу часто оцінюють рівнем енерговитрат, що характеризується сумарним споживанням кисню в одиницю часу. Перемножуючи кількість спожитого кисню на оксикалорійний коефіцієнт (3,38 кал/мг O_2), одержимо величину всіх аеробних енерговитрат. Якщо додати до неї ентропію енергії, що добувається анаеробно, одержимо суму всіх енерговитрат.

Величина потоку енергії дорівнює сумі енергії що розсіюється (енерговитрати) і втрачається у відчужуваному матеріалі (включаючи вилучену паразитами). Відносна величина енерговитрат, або інтенсивність розсіювання (ентропія) енергії, виражається відношенням всіх енерговитрат популяції до її біомаси. Кількість енергії що акумулюється визначається тією сумою органічної речовини, що утворюється популяцією (приріст тіла, виділення енергоємних речовин і структур). Інтенсивність акумуляції енергії виражається її кількістю, накопиченою популяцією, віднесеною до біомаси останньої. Загальна кількість енергії, що трансформується популяцією (потік енергії популяції), складаючись із тієї її частини, що розсіюється, і тієї, що акумулюється, дорівнює енергії асимільованої. Відношення останньої до середньої біомаси популяції характеризує інтенсивність припливу енергії в популяцію. Енергобаланс кожної популяції відбиває її специфічні властивості, а також перебуває під впливом зовнішніх умов. Величина розсіювання енергії популяції, з одного боку, пропорційна її біомасі, а з іншого боку – інтенсивності метаболізму, властивого особинам. Оскільки зі зменшенням розмірів організмів інтенсивність їхнього метаболізму підвищується, із двох популяцій з рівною біомасою розсіювання енергії буде більше в тієї, котра складається із дрібних особин. Точно так само варто оцінювати й роль молоді в популяціях великих

організмів. Крім розмірної ознаки, не треба, звичайно, забувати й про видові розходження рівня метаболізму. За інших рівних умов популяції, що складаються з особин з високим рівнем обміну, вимагають для підтримки свого існування більше енергії, ніж популяції, утворені організмами з низькою інтенсивністю метаболізму.

10.3 Відтворення й динаміка популяцій гідробіонтів

Найважливіші параметри популяції – її величина та її функціональна активність, визначається головним чином кількістю особин. Обидва ці параметри регулюються, підтримуючись на оптимальному рівні, пов'язаними один з одним процесами – *народжуваністю* й *смертністю*. Зрушення в співвідношенні швидкості цих процесів обумовлюють динаміку чисельності й біомаси популяцій, тип яких специфічний для кожного виду і, як будь-яка видова ознака, має адаптивний характер. Із цього положення автоматично випливає, що народжуваність і смертність самі є регульованими властивостями популяції, хоча діапазон і тип їхніх змін значною мірою закріплені спадково.

Форми розмноження. Для кожної популяції характерна та або інша форма розмноження, причому в ряді випадків вона змінюється залежно від зовнішніх умов. До таких змін відносяться, наприклад, чергування статевого й безстатевого розмноження, гетерогонія, метагенез, зміна гермафродитизму й роздільностатевості. Зміна статевого й безстатевого розмноження в їхній типовій формі спостерігається в популяціях багатьох найпростіших і водоростей. Перехід до статевого розмноження звичайно настає з погіршенням умов існування й веде до зниження народжуваності, разом із тим підвищуючи життєстійкість поповнення. Метагенез властивий багатьом кишковопорожнинним. Використання губками й моховинками поряд із статевим розмноженням вегетативного підвищує ефективність поповнення популяцій у несприятливих умовах, коли утворюються стійкі стадії (губок, статобласти моховинок), які забезпечують відтворення популяції, перерване на той або інший період (висихання, або промерзання водойм). Гетерогонія надзвичайно широко поширена в популяціях нижчих ракоподібних і коловерток. Залежно від умов існування популяції, у першу чергу харчових і температурних, співвідношення між числом партеногенетичних і двостатевих поколінь може змінюватися. Розрізняють види *моноциклічні* – з одним поколінням самців у році, *дициклічні* – із двома, *поліциклічні* – з багатьма й *ациклічні* – ті, що відтворюються майже винятково партеногенетично.

Ритми розмноження. Звичайно розмноження в популяціях гідробіонтів відбувається з різною інтенсивністю в часі, пристосовуючись до тих або інших періодів, в результаті чого виникає певна ритміка розмноження. Її існування пояснюється, з одного боку, необхідністю синхронізації утворення нових поколінь із тими періодами, коли у водоймах є умови для росту й

розвитку молоді. З іншого боку, викидання гамет буде супроводжуватися найбільшим ефектом їхніх зустрічей у випадку одночасної масової появи яєць і сперматозоїдів. Умови для розвитку молоді в будь-якій ділянці гідросфери не постійні в часі, і звідси виникає та або інша періодичність розмноження, пов'язана головним чином із сезонними й добовими змінами в надходженні сонячної енергії. Особливо чіткі ритми розмноження у водоймах помірних і високих широт, де коливання припливу сонячної енергії виражені найбільш різко. Однак і в тропічних водоймах часто спостерігається періодичність розмноження, як це, наприклад, властиве для багатьох черевоногих і двостулкових молюсків в Індійському океані. Крім сезонних ритмів є й більш короткі – місячні й добові. Їхня основна роль – синхронізація появи у воді чоловічих і жіночих гамет.

Сезонні ритми розмноження. Приуроченість періодів розмноження до тих або інших сезонів визначається, головним чином, динамікою температур. Через реакцію на цей фактор у гідробіонтів у процесі еволюції виробилися найбільш раціональні строки розмноження стосовно до геофізичних циклів Землі. Відповідно до правила Д. Ортмана, більшість морських тварин починає розмножуватися з настанням певних температур води, причому для кожного виду ця температура специфічна й константна. Деякі види починають розмножуватися не при певній температурі, а у випадку різких змін у її ході. Гідробіонти, що живуть в одній водоймі, але мають різне зоогеографічне походження, звичайно розмножуються в різний час: холодноводні види в теплих водах – з настанням температурного мінімуму, а тепловодні види в холодних водах – з настанням максимуму. У видів з космополітичним поширенням період розмноження звичайно сильно розтягнутий. Строки настання розмноження у видів з пелагічними личинками корелюють у часі з періодом масової появи фітопланктону, яким харчується молодь. Ця закономірність – одна з найбільш універсальних, оскільки їжа являє собою провідний фактор в забезпеченні виживання личинок. Приуроченість періодів розмноження до тих або інших сезонів найбільшою мірою забезпечується сигнальною дією температур.

Місячна періодичність розмноження. Періодичність розмноження, що пов'язана із чергуванням фаз Місяця, буває двох типів. При першому, розмноження відбувається кілька разів протягом одного місячного циклу, причому найбільш інтенсивно в першій і останній фазах Місяцю. Другий тип періодичності характеризується розмноженням, що відбувається тільки до якій-небудь однієї фази Місяця, тобто один раз протягом місячного циклу. Наприклад, хробаки палоло *Eunice viridis* на островах Самоа рояться тільки в 3-ю чверть Місяця в жовтні або листопаді кожного року. Членики, що відриваються від головних кінців тіла й набиті статевими продуктами, починають спливати від дна до поверхні о сьомій хвилині на першу ніч. У цей час жителі організують масовий лов хробаків, яких вживають у їжу, і такі дні роїння палоло перетворюються в народні свята. Штормова погода може затримати роїння на день або два, але не зрушує його щодо часу доби.

Природа місячної періодичності розмноження неоднакова, але, очевидно, найбільшою мірою пов'язана із чергуванням періодів різної освітленості й зміною припливів і відливів. Деякі автори вважають, що дія припливу позначається на організми через зміну тиску води. Слід зазначити, що місячна періодичність розмноження спостерігається і для ряду форм у бесприпливних морях, наприклад у деяких поліхет в Чорному морі.

Добові ритми розмноження. Зміни в інтенсивності розмноження, пов'язані із чергуванням дня й ночі, найбільш характерні для популяцій дрібних організмів, життєвий цикл яких дуже короткий. Крім того, добова ритміка у відкладанні яєць спостерігається в популяціях тих гідробіонтів, які розмножуються багаторазово протягом одного або декількох сезонів року. Перший випадок типовий для багатьох водоростей. Поділ клітин переважно у денний час характерний для багатьох динофлагелят.

Ранкові й вечірні роїння з наступним відкладанням яєць характерні для багатьох водних комах. Роїння кумових раків, коли вони із ґрунту піднімаються в товщу води, спостерігається незабаром після заходу сонця й припиняється з його сходом.

Ранком викидаються яйця в актинії *Hydractinia echinata*. Іноді добова періодичність розмноження пов'язана не зі зміною освітленості, а із чергуванням припливів і відливів. Чітка добова ритміка нересту виявлена в ряду чорноморських риб з пелагічною ікрою.

Плідність. Під *плідністю популяції* розуміється кількість яєць або інших зачатків, утворених особинами в одиницю часу. Плідність популяції визначається числом особин, що беруть участь у розмноженні, частотою цього процесу й індивідуальною плідністю – кількістю зачатків, утворених окремими організмами. Під, *абсолютною плідністю* розуміють загальне число ікринок, яєць або інших зачатків, утворених організмом протягом одного періоду розмноження. *Відносна плідність* являє собою відношення абсолютної плідності особини до ваги її тіла. Зі збільшенням розміру гідробіонтів їхня абсолютна плідність звичайно зростає, відносна – падає. Форми із тривалим циклом розвитку, як правило, більш плідні, ніж із коротким циклом. Число генерацій, утворених протягом життя і кількість зачатків за один період розмноження, з одного боку, являє собою видову властивість, з іншого – залежить від зовнішніх умов. По числу утворених генерацій (поколінь) розрізняють форми, що розмножуються протягом свого життя один або кілька разів. Останні можуть бути однолітніми й багаторічними. Серед багаторічних розрізняють форми, що дають за один рік одне, два або багато поколінь. Число генерацій за рік у того самого виду варіює залежно від умов існування, у першу чергу температурних.

З наближенням до екватора все частіше зустрічаються популяції риб і інших тварин з багаторазовим ікрометанням, оскільки кормова база для молоді тут більш стабільна, ніж у високих широтах. Чим менш сприятливі умови для росту й розвитку організмів, тим пізніше настає в них репродуктивна зрілість і тим рідше вони утворюють нові генерації. До

факторів, що затримують ріст і розвиток організмів, крім низьких температур можна віднести брак їжі й кисню, несприятливу солоність і т.п. У дуже великій мірі плідність залежить від розміру утворених зародків. Чим вони дрібніше, тим більше їхнє число може відродити організм, проте перспектива досягнення кожним зародком репродуктивної зрілості сильно скорочується. У великих особин плідність звичайно вище, ніж у дрібних. Плідність організмів тісно корелює зі ступенем турботи про потомство. Як правило, у хробаків, ракоподібних, моллюсків і риб, що охороняють свої яйця, зародків утворюється набагато менше, ніж у тварин цих же груп, що не проявляють ніякої турботи про потомство. Завдяки тому, що у водних тварин переважає зовнішнє запліднення, для них у цілому характерна відносно висока плідність. Шанси на зустріч гамет при зовнішньому заплідненні порівняно невисокі, і гідробіонтам доводиться компенсувати цей біологічний мінус підвищенням їхнього числа.

10.4 Смертність і виживаність. Динаміка чисельності й біомаси популяцій

Чисельність особин кожної генерації безупинно знижується внаслідок природного відмирання, у результаті знищення іншими організмами й загибелі через несприятливі контакти з абіотичним оточенням. Темп цього зниження характеризує *смертність* популяції. Величина, зворотна смертності, називається *виживаністю* й характеризується числом особин, що доживають до того або іншого віку. Адаптації до зниження смертності (підвищення виживаності) можна розділити на ті, які знижують загибель зародків, і ті, які спрямовані на збереження особин у постембріональний період.

Смертність. Розрізняють смертність за той або інший термін (ΔN), за одиницю часу ($\Delta N/\Delta t$) і рівень смертності ($\Delta N/\Delta t \cdot N$). Показником смертності у відомій мірі може служити плідність популяцій. Якщо середня чисельність останніх протягом значних відрізків часу залишається подібною, це значить, що відмирає стільки організмів, скільки їх утворюється. Плідність можна розглядати як адаптацію до тої або іншої смертності. У деяких гідробіонтів вона виражається астрономічними цифрами: місяць-риба, наприклад, за один раз викидає до 300 млн. ікринок. Величезних масштабів досягає народжуваність у популяціях дрібних, ракоподібних, що розмножуються партеногенетично, коли кожна з особин утворює яйця з інтервалом в 2–3 дні. Ще вище темп розмноження бактерій, найпростіших і одноклітинних водоростей і відповідно вище їхня смертність. У популяціях дрібних гідробіонтів смертність переважно визначається виїданням особин і їхньою загибеллю внаслідок несприятливих умов абіотичного середовища. У популяціях великих тварин провідну роль може відігравати відмирання старих особин.

Підвищена смертність дуже часто обумовлюється не зниженням захисних властивостей організмів, а збільшенням числа їхніх споживачів або різких погіршень абіотичного середовища. Часткова або повна загибель популяцій може спостерігатися після промерзання, висихання водойм, різкого погіршення умов дихання (замори), при сильній зміні солоності води і т.п.

Виживаність особин. У найбільшій мірі вона залежить від характеру й темпу росту. Відповідно до конкретних умов середовища й стану популяції швидкість росту і його характер в особин можуть істотно змінюватися, забезпечуючи маневреність використання життєвих ресурсів і найбільшу ефективність виживання організмів. Вона, як правило, підвищується із прискоренням росту. Швидкість розвитку звичайно корелює з ростом, тому високий темп останнього скорочує тривалість життєвого циклу особин, зменшуючи ймовірність загибелі кожної з них, і, отже, знижує смертність у популяціях. Коли умови сприятливі, темп росту підвищується і популяція швидко збільшує свою біомасу. У несприятливих умовах ріст особин уповільнюється й популяція може повністю вимикатися із процесу свого відтворення. Так виникає періодичність росту в особин популяцій, що живуть не тільки у високих, але й у низьких широтах. Наприклад, у тропічних коралів ріст уповільнюється в період випадіння дощів, коли вода більш каламутна й опріснена, і під час ослаблення пасатних вітрів, що тягне за собою зниження проточності води з відповідним погіршенням умов дихання й харчування. Із просуванням до полюсів і наростанням сезонних контрастів у природі періодичність росту в популяціях гідробіонтів здобуває все більше масовий і різкіше виражений характер, особливо в континентальних водоймах, де умови середовища змінюються особливо сильно.

Ріст популяцій. Під *ростом популяцій* розуміється зміна їхньої чисельності (або біомаси) у часі: $N=N(t)$. Якщо народжуваність переважає над смертністю, величина популяції зростає, у протилежному випадку буде мати місце негативний ріст. Різниця між величиною популяції на початку й кінці якогось проміжку часу (ΔN) називається приростом, що може бути як позитивним, так і негативним. Приріст за одиницю часу ($\Delta N/\Delta t$) характеризує *швидкість росту популяцій*. Вона може бути постійною (необмежений ріст) або загасаючою, коли зі збільшенням чисельності особин умови їхнього існування погіршуються й темп відтворення падає. Іноді швидкість росту спочатку зростає зі збільшенням щільності популяцій, а потім знижується. Перший випадок у природних популяціях гідробіонтів спостерігається рідко, другий характерний для росту популяції, що не досягла стаціонарного стану. Після його досягнення відбувається *осциляція* (коливання) чисельності щодо деякої величини, однак, при цьому можуть спостерігатися істотні зрушення у зв'язку із різними змінами у водоймах.

Динаміка чисельності й біомаси популяцій. Основна закономірність самовідтворення популяцій полягає в постійній тенденції до підвищення

чисельності й біомаси особин. Їхня кількість може бути в середньому високою при невеликих або значних коливаннях рівня чисельності популяцій, аж до таких, коли спалахи масового розвитку гідробіонтів змінюються періодами їхнього існування тільки у формі спочиваючих стадій. Середовище, змінюючись, стає більш, або менш сприятливим для даної популяції, і її чисельність пристосовано змінюється, чим досягається максимальна утилізація сприятливих умов. Паралельно збільшенню чисельності особин у сприятливих умовах прискорюється їхній ріст, і в результаті цих двох процесів сумарна біомаса популяції різко зростає.

З погіршенням умов існування чисельність і біомаса популяцій падають, тобто їхнє відтворення звужується до ступеня, що відповідає конкретним можливостям. Таким чином, динаміка популяцій видів має пристосувальне значення, і її характер являє собою один з найважливіших ознак, що інтегрально відбиває специфіку взаємозв'язку популяції із середовищем. Динаміка популяцій є немов би фокусом, у якому відбиваються всі її екологічні особливості.

Тип динаміки популяцій визначається характером взаємодії взаємозалежних процесів розмноження, росту, розвитку й елімінації особин. Внаслідок того, що збиток і поповнення популяцій у різні відрізки часу мають різну кількісну виразність, чисельність виду виявляє ті або інші коливання, або *флуктуацію*. Флуктуації тим сильніше, чим коротше життєвий цикл організмів і чим менш стабільне їхнє середовище.

Зі збільшенням тривалості життя гідробіонтів їхні популяції утворюються зростаючим числом різновікових поколінь, і різке скорочення чисельності одного з них нівелюється врожайністю інших. Основний чинник, що обмежує наростання популяцій – забезпеченість їжею. Звичайно, це не применшує ролі інших факторів: нестачі кисню, суворих температурних умов, виїдання, зараженості паразитами й багатьох інших. Але кількість їжі – найбільш універсальний регулятор чисельності, тому що організми можуть пристосуватися до багатьох несприятливих умов, але тільки не до відсутності їжі.

Тому на погіршення кормових умов популяція реагує зниженням своєї чисельності. Наприклад, з вичерпанням біогенів, потрібних для харчування водоростей, чисельність їх після весняного спалаху починає різко падати, а слідом за цим зменшуються популяції рачків і інших планктонів, що живуть за рахунок фітопланктону.

До найважливіших факторів, що визначають величину популяції, крім їжі відноситься виїдання особин, особливо у випадку їхньої слабкої захищеності від ворогів, а також конкретні абіотичні умови, що складаються у водоймах. Чисельність і біомаса популяцій можуть мінятися періодично або аперіодично.

Перший тип змін пов'язаний зі зрушеннями в умовах існування, що не повторюються в часі з певною послідовністю. Різкі зміни освітленості й температури в суміжні дні, випадіння опадів, шторми й інші події,

виникнення яких не пов'язана з певними термінами, можуть сприяти відтворенню популяцій або зумовлювати її збиток. Подібне значення може мати зміна режиму водойм під впливом людини: зарегулювання стоку рік, вилучення води на зрошення, підігрів вод тепловими станціями та ін. Більш істотне значення мають зміни чисельності й біомаси популяцій, які мають коливальний характер.

Це, насамперед, ті, які пов'язані з геофізичними циклами (добова, сезонна й річна динаміка), циклами Місяця й Сонця. Дуже часто вони виникають при взаємодії взаємозалежних популяцій (хижак – жертва, хазяїн – паразит та ін.) або періодичних впливів людини.

Добова динаміка. Добові зміни чисельності й біомаси простежуються в популяціях дрібних організмів з дуже коротким життєвим циклом – бактерій, одноклітинних водоростей і найпростіших, у яких є добова ритміка розмноження або смертності. Внаслідок переважного розмноження у світлий час доби й загибелі в темний час сумарна кількість водоростей вдень часто в 2–3 рази більше, ніж уночі. Добова динаміка чисельності добре простежується й у бактерій. Відоме значення має й пригнічення розмноження бактерій метаболітами водоростей, що активно діляться вдень. Добовою ритмікою харчування ряду тварин може обумовлюватися відповідна динаміка чисельності найпростіших і інших дрібних гідробіонтів з коротким циклом розвитку.

Сезонна динаміка. Сезонні коливання чисельності й біомаси популяцій водних організмів в основному пов'язані зі зміною інтенсивності сонячної радіації як безпосереднього джерела енергії для фотосинтезуючих рослин і як фактора, що впливає на терміку водойм. Зміни в кількості падаючого світла, обумовлюючи періодичність розвитку водоростей, визначають і циклічність динаміки чисельності тварин, що харчуються рослинами.

Сезонна динаміка планктонних водоростей. Динаміка чисельності й біомаси водоростей визначається головним чином сезонними змінами освітленості, кількості живильних солей, температури, вертикальної стійкості водних мас, а також ритмікою виїдання водоростей тваринами. Сезонні зміни освітленості збільшуються в напрямку високих широт, і відповідно до цього різкіше різниця в кількісному багатстві фітопланктону з переходом від весни до літа, осені й зими.

По мірі розвитку фітопланктону вода збіднюється живильними солями, і чисельність водоростей починає знижуватися. Наступне накопичення біогенів супроводжується новим збільшенням кількості водоростей. У тих випадках, коли кількість живильних солей має не один, а кілька максимумів протягом періоду вегетації, в розвитку фітопланктону спостерігається відповідне число спалахів. Як правило, в тропічних і помірних морях простежуються два піки чисельності водоростей, які із просуванням у високі широти усе більше зближуються один з одним у часі.

У високоарктичних водах через стислість вегетаційного періоду спостерігається тільки один пік чисельності водоростей. У морях чітко

простежується залежність чисельності водоростей від вертикальної стійкості водних мас. З одного боку, перемішування водних мас у вертикальному напрямку сприятливо для розвитку водоростей, тому що забезпечує поповнення поверхневих шарів біогенами за рахунок їхнього виносу із глибин.

З іншого боку, вертикальні течії води можуть заносити водорості на такі глибини, де світла для них недостатньо. Чим товще шар води, у якому розосереджені водорості, тим менше світла вони можуть утилізувати, оскільки частина його із просуванням углиб поглинається водою. Крім цього, життєдіяльність вертикально переміщуваних водоростей пригнічується і в іншому відношенні: вони не можуть придбати температурних і світлових адаптацій, що підвищують ефективність фотосинтезу.

Такі властивості виробляються тільки в умовах чіткої вертикальної стратифікації водної маси. Внаслідок цього, наприклад, у прибережних водах цвітіння фітопланктону починається раніше, оскільки тут швидше встановлюється відповідна стратифікація. Прибережні води, що опрісняються стоком із суші і завдяки цьому мають меншу густину, по мірі танення снігів тонким шаром розливаються по поверхні більше солоних вод. В результаті утворюється розшарування товщі води, область поширення якого розширюється в напрямку від прибережжя у відкрите море, відповідно чому в цвітіння послідовно включаються все нові, більше віддалені від берега ділянки моря. Розтіканням поталої води по поверхні солоної й утворенням за цей рахунок стратифікації пояснюється інтенсивний розвиток водоростей у кромки льоду, що тане, і являє собою «фальшивий берег». Порушенням стратифікації води можна пояснити й несприятливу дія штурмів на розвиток фітопланктону.

Сезонна динаміка планктонних тварин. Сезонні коливання біомаси й чисельності популяцій планктонних тварин пов'язані головним чином з періодичністю масової появи у водоймах водоростей і інших рослин, що являють собою їжу для організмів зоопланктону. Коливання терміки являють собою другий важливий фактор, що визначає сезонність зміни чисельності планктонних тварин.

Третій найважливіший фактор динаміки зоопланктону – сезонність його виїдання рибами та іншими тваринами. Оскільки більшість планктонних тварин рослиноїдні, зоопланктон збагачується кількісно тільки після масової появи водоростей, причому з деяким запізненням. У самому зоопланктоні рослиноїдні форми з'являються в масовій кількості раніше зоопланктофагів, а наявність останніх являє собою передумову підвищення чисельності хижаків, що живуть за рахунок м'ясоїдних планктонних тварин.

Із просуванням у високі широти тривалість вегетаційного сезону водоростей знижується, відповідно скорочуються й періоди високої чисельності зоопланктону. Паралельно цьому зростають сезонні коливання кількості зоопланктону, які порівняно невеликі в низьких широтах і більш різкі у високих. У деяких випадках масова поява водоростей

супроводжується пригніченням зоопланктону. У ставках неодноразово спостерігалось зниження чисельності веслоногих рачків і коловерток у періоди масової появи синьо-зеленої водорості *Aphanizomenon*. Очевидно, негативно впливають на зоопланктон високі концентрації деяких метаболітів, що створюються під час масової появи водоростей.

Багатство зоопланктону різко зростає в періоди розмноження донних тварин за рахунок появи їх пелагічних личинок після весняного спалаху фітопланктону. Личинки живуть у товщі води від декількох тижнів, у водоймах високих широт, до багатьох місяців у тропічних водах. Після досягнення максимуму чисельність зоопланктонів починає знижуватися в результаті їх виїдання й відмирання.

Сезонна динаміка донних тварин. Сезонні коливання чисельності й біомаси донних тварин у першу чергу залежать від особливостей їхнього розмноження, росту й виїдання, а також від ряду абіотичних факторів, зокрема терміки водойм. Остання визначає час розмноження донних тварин як безпосередньо, так і через появу водоростей, якими харчуються пелагічні личинки бентичних організмів.

У континентальних водоймах різкі коливання чисельності й біомаси популяцій донних тварин можуть обумовлюватися масовим вильотом комах. У ставках і озерах, де на частку личинок комах доводиться нерідко більше половини всієї біомаси бентосу, його збідніння під час вильоту імаго часто носить спустошливий характер.

Залежно від кількості генерацій у масових форм комах різкі зниження біомаси бентосу в таких водоймах бувають від 1 до 3–4 разів на рік.

Річна динаміка. Нерідко у водоймах або їхніх окремих ділянках протягом декількох років відбуваються циклічні зміни чисельності й біомаси популяцій.

Звичайно вони пов'язані з періодичними коливаннями інтенсивності сонячної радіації, багаторічними коливаннями рівня водойм, зі зміною їхньої солоності, кисневого режиму й деяких інших властивостей. Найбільш часта періодичність річних коливань чисельності у зв'язку зі змінами сонячної активності – 9–12 років.

Наприклад, раз на 11–12 років тепла течія Ель-Ніньйо досягає берегів Перу, відтискуючи холодну Перуанську течію, і в цей час катастрофічно гинуть планктонні тварини й риби через брак кисню й помітне підвищення температури води. Нерідко річні коливання чисельності гідробіонтів не пов'язані з ритмікою геофізичних циклів.

Це, зокрема, ті періодичні зміни, які виникають у результаті взаємодії популяцій жертви й хижака. Коли чисельність жертви досягає високих величин, умови харчування хижаків поліпшуються і їх у водоймі стає більше. Це збільшення веде до посилення виїдання жертви, її популяції стають менш численними й відповідно погіршуються умови відтворення хижаків, у результаті чого його чисельність знову знижується. Подібна динаміка чисельності може виникати в популяціях промислових об'єктів як наслідок

вилову. Коли їхня концентрація велика, вилову стає особливо вигідним, і обсяг вилову зростає, обумовлюючи різке зниження промислового стада тварин. Якщо внаслідок інтенсивного вилову чисельність останніх різко знижується, промисел по необхідності припиняється й починається відновлення стада.

Річні коливання чисельності різкіше виражені у форм із коротким життєвим циклом. У видів з довгостроково існуючими пелагічними личинками чисельність популяцій менш стійка, ніж в організмів із прямим розвитком або з нетривалою пелагічною стадією. Перші форми, що характеризуються високою плідністю, але разом із тим і малою життєстійкістю зародків, дають високу чисельність в роки зі сприятливими умовами й різке зниження в роки, несприятливі для розмноження.

Неперіодичні зміни. У ряді випадків чисельність і біомаса популяцій зазнають істотних змін, що не супроводжуються поверненням до вихідного стану. Такі неперіодичні зрушення насамперед обумовлюються ациклічними змінами режиму водойм, зокрема тими, які викликаються діяльністю людини – гідробудівництвом, водоспоживанням і водокористуванням, скиданням стічних вод та ін. Внаслідок зарегулювання стоку рік і відповідної зміни їхнього гідрологічного режиму популяції одних гідробіонтів зростають, інші стають менш численними або зникають зовсім. Зміна величини стоку істотно відбивається на чисельності популяцій, що живуть у ділянках морів, де визначним є вплив річкових вод. Характерні ациклічні зміни чисельності популяцій гідробіонтів спостерігаються в озерах з підвищенням їх трофності.

В цьому випадку поступово знижується чисельність оксифільних форм аж до повного випадіння деяких з них, у той час як популяції організмів, менш вимогливих до кисню, але тих, що потребують більших кількостей їжі, стають численнішими. Різкі зміни чисельності й біомаси популяції гідробіонтів відбуваються внаслідок біологічного забруднення або акліматизації, зокрема стихійної.

Питання для самоперевірки до розділу 10

1. Загальні уявлення про популяції гідробіонтів.
2. Структура популяцій.
3. Внутрішньо популяційні відносини.
4. Функціональні особливості популяцій.
5. Відтворення популяцій.
6. Смертність і виживаність особин в популяціях гідробіонтів.
7. Особливості росту популяцій.
8. Динаміка чисельності і біомаси популяцій.

11 ГІДРОБІОЦЕНОЗИ, ЇХ ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ В ГІДРОСФЕРІ

Під *біоценозом* (гідробіоценозом) розуміється біологічна система, що складається з популяцій декількох видів, що населяють певну ділянку життєвої арени (біотоп, або екотоп), що утворюють функціональну єдність і здійснюють у взаємодії з неживою природою колообіг речовин з використанням енергії, що надходить ззовні. Біоценоз і біотоп перебувають у єдності один з одним і не можуть розглядатися як два взаємодіючих компоненти, будучи двома сторонами єдиного цілого – екосистеми, взаємозалежними у своєму розвитку; біотоп є одночасно й ділянкою життєвої арени, і сукупністю умов існування для своїх мешканців. Біоценози як форми організації життя виникли й розвивалися, історично видозмінюючись у процесі становлення біотичного колообігу на Землі.

Звичайно біоценози складаються з автотрофів і гетеротрофів, рідше – тільки із останніх і тоді є системами, що існують за рахунок енергії *алохтонної* (що надходить ззовні) ОР. У першому випадку біоценози можна назвати *функціонально повночленими*. У ряді водойм біоценози, будучи функціонально повночленими, у значній мірі існують за рахунок енергії ОР, що надходять із водозбірної площі, тобто тих, що продукуються наземними екосистемами. Висловлюється думка, що крім авто- і гетеротрофів доцільно виділяти ще одну функціональну групу, яку варто розглядати як особливий компонент функціонально повночлених біоценозів. Це азотфіксатори, що забезпечують зв'язаним азотом автотрофів, і представлені синьо-зеленими, сапротрофами (вільноживучими бактеріями), біотрофами (бактеріями й актиноміцетами, симбіотично пов'язаними з автотрофами).

Вкрай характерно для біоценозів проникнення їхніх елементів у сусідні угруповання, і навпаки. У зв'язку із цим межа між окремими біоценозами звичайно не буває різкою, і в місці їхнього зіткнення існує деяка перехідна зона, що одержала назву *екотон*. Часто вона характеризується населенням більш різноманітним і рясним, ніж у суміжних біоценозах. Тенденція до збільшення різноманітності й численності населення на стику угруповань одержала назву *крайового ефекту*.

У порівнянні з популяціями біоценоз як система вищого рангу інтегрований менш жорстко. Його цілісність проявляється у функціональній і структурній єдності всієї сукупності популяцій так, що зміна одного з компонентів негайно відбивається на стані всієї системи.

Між структурно-функціональними вузлами біоценозу існує складна кореляція з використанням зворотних зв'язків, що забезпечує стійкість системи в умовах деформуючих впливів зовнішнього середовища, якщо вони не виходять за межі регуляторних можливостей біоценозу. Такі умови складаються далеко не завжди, тому біоценози не можна відносити до систем з високим ступенем саморегуляції, що часто проявляється лише в здатності змінюватися в певній послідовності, існувати в рівноважно-змінному стані.

Як усяка біологічна система, біоценоз являє собою спільність взаємодіючих один з одним елементів, що по своїх властивостях не дорівнює сумі властивостей її елементів. Взаємодія окремих елементів при всій його складності скоординовано таким чином, що забезпечує динамічну стійкість системи за рахунок регулювання інтенсивності окремих біоценотичних процесів. Самовідтворення гідробіоценозів здійснюється у формі колообігу речовин і самовідновлення системи із продуктів її руйнування з використанням енергії, що надходить ззовні. Одним з об'єктивних критеріїв самостійності біоценозу може служити перевищення обсягу колообігу речовин усередині угруповання над обсягом зовнішнього обміну. Внутрішньо біоценотичний обмін не тільки абсолютно, але й відносно зростає зі збільшенням біомаси й розширенням просторових границь угруповання. Чим більше енергії проходить через біоценоз, тим вище його стійкість. Під нею розуміється збереження біоценозами структурно-функціональної організації, включаючи той випадок, коли спостерігається циклічна закономірно повторювана зміна станів угруповання, зокрема, відповідно до геофізичних циклів. Той самий біоценоз, залишаючись самим собою, виглядає й функціонує по-різному навесні, улітку, восени й узимку, удень і вночі. Такі циклічні зміни біоценозів на тлі періодичної зміни зовнішніх умов розглядаються як явище екосистемне.

11.1 Структура гідробіоценозів

Структурованість угруповань виражена в трьох основних планах. Насамперед, це *певний компонентний склад біоценозу* – набір і кількісне співвідношення різних видових популяцій, життєвих форм (біоморф) і інших структурних елементів. Другий план структурованості – той або інший *просторовий розподіл окремих елементів*. Третя форма її – *сукупність всіх зв'язків*, у першу чергу ланцюгів і циклів харчування, топічних, форичних і інших взаємодій.

Структура біоценозів може мати різний ступінь складності, що, зокрема, характеризується числом елементів у системі, упорядкованістю їхнього співвідношення й розподілу. Для оцінки ступеня структурованості біоценозів Мак-Артуром в 1955 г. запропоновано використовувати загальновідому формулу К. Шенона, що визначає інформативність (ступінь упорядкованості) системи (H).

Трофічна структура. Коли мають на увазі трофічну роль, що відіграють гідробіонти в біоценозі, то серед них виділяють автотрофів – *продуцентів* (фотосинтетики і хемосинтетики), гетеротрофів – *макроконсументів* (головним чином тварини) і *мікроконсументів* або *редуцентів* (переважно бактерії, актиноміцети, гриби). Консументи, що безпосередньо живляться продуцентами або продуктами їхнього розпаду, утворюють другий трофічний рівень біоценозу. Третій трофічний рівень виникає в біоценозі, коли в ньому присутні популяції гідробіонтів, що

живуть за рахунок поїдання організмів другого трофічного рівня, і т.п. Організми другого, третього й наступного трофічного рівнів відповідно називаються консументами першого, другого й наступного порядків. Шлях, по якому ОР продуцентів переміщується з одного трофічного рівня на інший, називається *трофічним ланцюгом*. Сукупність харчових ланцюгів у біоценозі утворює його *трофічну мережу*. У харчовій мережі розрізняють *ланцюги виїдання* й *розкладання*. Перші будуються на основі голозойного харчування, коли тварини використовують у їжу або живі організми – *пасовищні ланцюги*, або продукти їхнього руйнування – детрит – *детритні ланцюги*.

Ланцюги розкладання утворюються в результаті життєдіяльності бактерій, грибів і інших мікроорганізмів, що мінералізують ОР. Своєрідні ланцюги харчування виникають на основі осмотичного харчування розчиненими ОР, властивого багатьом безхребетним й хребетним тваринам до риб включно, гетеротрофним гідробіонтам, а також ряду фототрофів з тим чи іншим ступенем гетеротрофності.

Співвідношення потужності різних ланцюгів харчування в біоценозі добре відбиває особливості його структурно-функціонального вигляду. В трофічній мережі угруповань оліготрофних водойм переважають пасовищні ланцюги: мікроорганізмів мало й ланцюги розкладання виражені слабо. З підвищенням трофності вод все більше відносне й абсолютне значення здобувають детритні і редуцентні ланцюги.

Останні стають майже єдиними в угрупованнях, що існують в умовах різкого дефіциту кисню й достатку мертвої ОР. З переходом від одного трофічного рівня до наступного чисельність і загальна біомаса особин нерідко знижуються, тому що на кожному щаблі трансформації ОР відбувається його втрата. У результаті утворюється так звана *піраміда чисел* і *піраміда біомас*, що характеризують ступінь зменшення кількості організмів з переходом від одного трофічного рівня до іншого.

Оскільки дрібні організми при даній біомасі звичайно створюють більше ОР, ніж існуючі разом з ними великі, то не завжди піраміда біомас закономірно звужується до вершини. Наприклад, при відносно низькій біомасі водорості можуть утворювати таку кількість ОР, за рахунок якого здатна існувати популяція тварин з більшою сумарною біомасою.

Подібні порушення виключаються, якщо порівняння вести за енергетичним принципом. Енергія, що трансформується на першому трофічному рівні, завжди буде більшою, ніж на другому; ще меншою вона виявиться на третьому й наступному рівнях. Характеристикою трофічної структури біоценозу може служити співвідношення в ньому кількості організмів різних трофічних рівнів, співвідношення форм із різними типами харчування, число трофічних зв'язків та ін.

Харчова структура найбільш проста, коли всі особини даного трофічного рівня належать до однієї трофічної групи або ж організми інших трофічних угруповань грають у ньому дуже малу роль. Найбільш складна

харчова структура біоценозів, в яких форми з різними типами харчування численні й представлені подібною кількістю особин.

Кількісну оцінку складності харчової структури біоценозів можна дати в одиницях інформації, зокрема стосовно до розмаїтості ланцюгів і типів живлення. У першому випадку трофічна структура буде тим складнішою (різноманітнішою), чим більше в біоценозі трофічних рівнів і чим більш схожа кількість організмів, що належать до кожного з них.

У другому випадку різноманіття біоценозу виявиться прямою функцією числа типів харчування й ступеню рівно представленості організмів з різними типами харчування. На ряді прикладів встановлено, що чим вище біомаса біоценозу (тобто чим більше їжі в біотопі), тим одноманітніше його харчова структура.

Із просуванням у тропіки зменшується кількість їжі, біомаса біоценозів падає й одночасно підвищується трофічне різноманіття. Насамперед, біоценози високих широт мають не настільки розгалужену харчову мережу, як у тропічній зоні, причому окремі харчові ланцюги вкрай нерівні за потужністю.

Крім цього, харчові ланцюги в тропіках звичайно значно довші, нерідко утворені чотирма-п'ятьма ланками, у той час як для високих широт більш характерні 3–4-членні ланцюги. Нарешті, типи харчування тварин тропіків більш різноманітні, ніж у високих широтах.

Помітно спрощується трофічна структура біоценозів з підвищенням кормності водойм. Подібна картина простежується й у випадку різкого збідніння фауни, що викликається крайніми умовами існування. Наприклад, у гіпергалінних водоймах, де в масових кількостях живуть тільки джгутикові *Dunaliella salina* і їхній споживач рачок *Artemia salina*, інформація трофічної структури наближається до 0 (Куяльницький лиман). Чим збалансованіше біоценози, тим складніше їхня харчова структура.

Видова структура. До складу кожного біоценозу входить деяке число видів, кожний з яких представлений популяцією тієї або іншої величини. Число видів і їхня численність характеризують видову структуру біоценозів. Хоча до складу останніх входить, як правило, багато видів, тільки один або трохи різко виділяються по своїй біомасі й чисельності. Види, представлені в біоценозі найбільшою біомасою і числом особин, називаються *домінантними, лідируючими* або видами-*едифікаторами* (*edifice* – творення), ті що трохи поступаються їм – *субдомінантними*, інші – *другорядними* й зовсім рідкі – *випадковими*. Оцінка значення виду в біоценозі залежить від вибору показника численності. Вид може виявитися домінантним по біомасі, але субдомінантним або навіть другорядним по чисельності. У біоценозі відносно вище значення по чисельності в популяцій, дрібних організмів, по біомасі – у форм із великими особинами. Щоб дати оцінку ролі видів відразу по двом показникам, іноді використовують середнє геометричне із чисельності й біомаси. Останнім часом все частіше ступінь домінантності виду оцінюють по тій ролі, яку він відіграє в трансформації речовин і енергії.

Частка домінуючого виду в біоценозі звичайно тим вище, чим кількісно більше біоценоз.

Однією з характеристик видової структури біоценозу є видове різноманіття (ВР) – число видів, віднесене до одиниці простору або числу особин. Для обчислення цього показника використовуються різні індекси ВР. Наприклад, мірою складності видової структури може служити інформаційний індекс К. Шеннона. Крім цього показника використовуються багато інших, що враховують як число видів у біоценозі, так і рівномірність їхньої кількісної представленості (*еквітабільності*).

Показники ВР, що дозволяють порівнювати біоценози по видовому багатству й еквітабільності, певною мірою являють собою кількісне вираження біоценотичного принципу А. Тинеманна, відповідно до якого при сприятливих умовах середовища число видів велике, але кожний представлений невеликим числом особин. У цьому випадку показник ВР виявляється найбільш високим. Коли середовище несприятливе, видів стає мало, численність деяких з них дуже висока, а інших – мала, показник ВР знижується.

У ряді випадків простежене зниження індексу ВР біоценозів з підвищенням трофності озер і ставків. В невеликих водоймах, наприклад у ставках з одноманітною фауною, але високою щільністю населення, видова структура біоценозів менш складна, чим у великих озерах і морях.

Внесення біогенів супроводжується зменшенням ВР фітопланктону; протилежну дію має зниження освітленості. Все це добре ілюструє те загальне положення, що інформація зростає, коли послабляється дія обмежуючих факторів. Інформація на одну особину звичайно різко знижується в сильно забруднених водоймах.

Для порівняння ступеня видової подібності біоценозів використовуються різні індекси подібності – розходження, засновані як на якісній, так і на кількісній представленості видів, що входять у порівнювані масиви.

Хорологічна й розмірна структура. Один з показників структурованості біоценозів – ступінь упорядкованості хорологічного (просторового) розподілу особин. Очевидно, найменш упорядкований той біоценоз, у якому розподіл окремих особин статистично випадковий.

Тому однією з мір хорологічної упорядкованості угруповань може служити ступінь розходження між фактичним розподілом особин і статистично випадковим.

Одна з форм хорологічної структурованості біоценозів полягає в їх вертикальній стратифікованості, що, зокрема, вкрай характерна для планктону. Одним з її виражень є приуроченість окремих видів до тих або інших глибин з утворенням шарів домінування. Своєрідні хорологічні ефекти можуть обумовлюватися особливостями циркуляції вод. Наприклад, у Саргасовому морі під час вітру водорості розподіляються смугами.

Такий розподіл є наслідком конвекційних процесів, які викликаються вітром. У суміжних зонах конвекції вода обертається в протилежних напрямках і на місці стику в зоні конвергенції відбувається скупчення водоростей. У цих же зонах уздовж ліній конвергенції відбувається концентрація ОР; внаслідок бічного стиску вона збивається в невеликі згустки, які разом з водою, що поринає, захоплюються в глибину. Концентрація органіки уздовж ліній конвергенції супроводжується численністю споживаючого її зоопланктону якого тут набагато більше, ніж у суміжних ділянках. Нарешті, вагоме значення має безпосередній винос планктону в глибину в зоні конвергенції. У зоні дивергенції підняття глибинних вод, позбавлених планктону, створює іншу вертикальну структуру угруповання.

Розмірна структура біоценозів залежить від величини організмів, що утворюють популяції продуцентів, консументів і редуцентів. Розмірний склад популяцій – дуже важливий момент у їхній характеристиці, тому що зі збільшенням особин величина їхньої відносної поверхні й відповідно енергетична активність падають. Помічено, що великі таксони водного населення утворюють розмірні групи, що відрізняються одна від одної в $10^{0,5}$ або кратно цій величині разів. Зі зростанням порядку розмірної групи знижуються темп розмноження й чисельність особин, ускладнюється їх організація, підвищується тривалість життя.

11.2 Міжпопуляційні відносини в гідробіоценозах

Надзвичайно різноманітні зв'язки популяцій у біоценозах насамперед поділяють на прямі й непрямі. У першому випадку спостерігається безпосередній контакт між особинами взаємодіючих популяцій, форма якого вироблялася історично, у другому – таких адаптації в особин взаємодіючих популяцій немає, і в процесі еволюції вони пристосовувалися лише до результатів життєдіяльності один одного.

Прямі й непрямі зв'язки можуть проявлятися в самих різних формах взаємодій, серед яких за функціональною ознакою можна, зокрема, виділити *топічні, трофічні, фабричні і форичні*. Перша форма зв'язку – випадок, коли особини популяції одного виду кондиціонують (видозмінюють) фізико-хімічні умови існування іншого (наприклад, аерація води фотосинтетиками).

Трофічні зв'язки проявляються в харчуванні особин одного виду за рахунок живих особин іншого виду, продуктів їхньої життєдіяльності або їхніх мертвих залишків. Якщо особини одного виду використовують представників іншого, їхньої частини або мертві залишки для «фабрикації» своїх споруджень, має місце фабричний зв'язок.

Форичні зв'язки виникають, коли переміщення особин одного виду закономірно здійснюються представниками іншого. Частиною складної мережі взаємин у біоценозі є *консорції* – системи, що складаються з організмів *детермінантів* і залежних від них безпосередньо *консортів*.

Трофоконсорти пов'язані з детермінантом трофічно, *топоконсорти* – топічно і т.д. Консорційні зв'язки ведуть до вироблення в різних організмів взаємозумовленості їхніх функцій, до посилення біоценотичних взаємодій.

За своїм біологічним значенням взаємозв'язки між популяціями вкрай різноманітні. Найбільш часто вони проявляються в таких формах, як *хижацтво й паразитизм, конкуренція й нейтралізм, протокооперація й мутуалізм, карпозі, коменсалізм і аменсалізм, стимулювання й пригнічення* (табл. 11.1).

Таблиця 11.1 – Деякі форми взаємин між популяціями

Типи взаємодій	Вид А	Вид Б	Характер взаємодії
Нейтралізм	0	0	Популяції не впливають одна на одну
Мутуалізм	+	+	Взаємодія сприятлива для обох популяцій і є облігатною
Протокооперація	+	+	Взаємодія сприятлива для обох популяцій і не є облігатною
Конкуренція	–	–	Кожна з популяцій пригнічує іншу
Хижацтво	+	–	Популяція хижака (А) винищує популяцію жертви (Б)
Паразитизм	+	–	Популяція паразиту (А) використовує популяцію жертви (Б), яка зазнає негативний вплив першої
Карпозі й коменсалізм	+	0	Популяція коменсала (А) отримує вигоду від популяції виду (Б), який не зазнає шкоди від виду А
Аменсалізм	–	0	Популяція виду А пригнічується, популяція виду Б не зазнає будь-якого впливу

Нейтралізм і конкуренція. Нейтралізм і конкуренція являють собою найбільш характерні взаємини між популяціями гідробіонтів одного трофічного рівня. Зокрема, нейтральні відносини звичайно спостерігаються у домінуючих видів даного трофічного рівня. В 1934 р. Г. Ф. Гаузе встановив правило (що згодом одержало назву *принципу конкурентного виключення* або *принципу Гаузе*), відповідно до якого споріднені види, що займають подібні екологічні ніші, не можуть співіснувати разом. Результат конкуренції визначається особливостями видів і середовища.

У природних умовах близькі види або змінюють один одного в просторі по градієнту того або іншого фактора, або займають різні екологічні ніші. Іноді в гідробіоценозі є кілька масових видів одного трофічного рівня з подібним типом живлення, але в цьому випадку в них спостерігається або розбіжність пасовищ, або вони тримаються на різній глибині або на різних

ділянках дна. Принцип конкурентного виключення не завжди стосується домінуючих видів. М. Хатчинсон у 1961 р. показав, що цей принцип не діє, коли час помітних сезонних змін середовища менше або дорівнює тому, яке потрібно для витиснення одного виду іншим. Інакше кажучи, чим коротше життєвий цикл в особин даного виду, тим менше стосується нього принцип конкурентного виключення.

Цим, зокрема, можна пояснити так званий «планктонний парадокс» – відсутність конкурентного виключення домінуючих видів у фітопланктоні, тривалість генерацій якого дорівнює деяким дням або навіть годинам. Інше пояснення «планктонного парадоксу» – розбіжність «місць харчування», що виключає конкуренцію. Кожна з водоростей – центр виснаження біогенів, що зменшуються до периферії клітини.

Теоретичний розрахунок обсягу зон виснаження показує, що перекривання цих зон (збіг «місць харчування») практично може спостерігатися тільки при концентрації вище $3 \cdot 10^8$ кл·дм³, що рідко досягається в природних умовах.

Нарешті, висловлена й аргументується експериментальними даними гіпотеза рівноваги, відповідно до якої ріст популяції кожного виду водоростей обмежується одним біогеном або специфічною комбінацією з декількох біогенів; в оліготрофних водоймах у порівнянні з евтрофними більше лімітуючих факторів, і відповідно, населення різноманітніше.

У зоопланктоні й зообентосі принцип конкурентного виключення виражений найбільш різко у форм із тривалим життєвим циклом. Іноді в біоценозах можуть співіснувати в якості домінантних близькі види, що споживають подібну їжу, але тоді вони розрізняються за способом її добування.

Ступінь конкуренції через їжу залежить від подібності спектрів харчування, потреби в кормі й кількості їжі, наявної в розпорядженні конкуруючих між собою видів. Виходячи із цих положень, введені поняття *обсягу, напруги й сили конкуренції*.

Обсяг конкуренції – це відношення тої частини харчового раціону, через яку конкурують види, до всього їхнього раціону. Обсяг конкуренції (d), що відбиває ступінь харчової подібності організмів, може бути обчислений по формулі $d = C_1 + C_2 + C_3 + \dots + C_n$, де C_i – найменше відсоткове значення першого компонента в їжі одного із двох конкурентів, C_2 – найменше значення другого компонента і т.д.

Наприклад, у спектрі харчування личинок двох видів поденок до загальними компонентами, через які конкурують обидва види, є спірогира й кладофора. У їжі першого виду личинок на частку спірогири доводиться по вазі 51%, на частку кладофори – 30%, а в других значення цих компонентів відповідно дорівнюють 7 і 45%.

Обсяг конкуренції дорівнюватиме: $7 + 30 = 37\%$.

Принцип розрахунку сили конкуренції через їжу може бути розповсюджений і на інші життєві ресурси. Негативний вплив харчових

конкурентів один на одного тим значніше, чим більше збігаються їхні спектри харчування, чим менше корму у водоймі й вище чисельність споживачів.

Хижацтво й паразитизм. Взаємодії типу «хижак – жертва» і «паразит – хазяїн» домінують у відносинах популяцій суміжних трофічних рівнів, хоча й не єдині для них.

Роль хижаків у біоценозі визначається їхньою чисельністю й ступенем уразливості жертви. Коли захищеність жертви мала, а хижаків багато, вони можуть різко знижувати чисельність популяції що вражається. Якщо при цьому хижак не може перейти на добування іншої їжі, його чисельність також знижується.

У результаті популяція споживаних організмів починає відновлюватися, умови для існування хижаків поступово поліпшуються, і їх стає багато. Таким чином, створюється рухлива рівновага між щільністю популяцій хижака й жертви, що досягається через коливання (осциляцію) чисельності обох компонентів системи. Коли уразливість жертви невелика (наявність укриттів і інших засобів захисту), хижак у відношенні її виступає не як осцилятор, а як стабілізатор чисельності.

Підтримуючи щільність популяції жертви на деякому рівні, хижаки попереджають демографічні вибухи (різкі зростання чисельності), що ведуть до виснаження харчових ресурсів з наступним різким скороченням чисельності популяції, що занадто збільшилася.

Нарешті, у випадку нечисленності хижаків вони не здійснюють істотного впливу на популяцію жертви, не підсилюючи й не послабляючи коливань її щільності. Роль хижаків у біоценозах ускладнюється, коли вони, впливаючи на екологічно близькі види, знімають ефект їхнього конкурентного виключення.

Наприклад, посилений промисел сардини (еквівалент хижака) приводить до збільшення чисельності анчоуса. У ситуаціях, що послабляють конкурентне виключення видів, роль хижаків у регулюванні ВР може не простежуватися.

Зі зростанням трофічної складності біоценозів значення конкурентних відносин зменшується, а хижацтва – зростає; з переходом до вищих трофічних рівнів відносно значення хижацтва падає, конкуренції – підвищується. У біоценозах, що існують тривалий час, гострота впливу хижаків на жертву згладжується, оскільки в еволюційному процесі виробляються різні пристосування (коадаптації), що попереджають руйнування взаємодіючих популяцій.

Необмежене виїдання могло б привести до повного зникнення жертви й наступної загибелі хижаків. У деяких випадках спостерігається взаємна пристосованість, що забезпечує хижакові задоволення його харчових потреб з найменшим збитком для популяції споживаних організмів. Наприклад, припинення харчування в період розмноження властиво дуже багатьом

хижакам: морським зіркам, молюскам, ракоподібним, деяким риbam і іншим тваринам.

Ці перерви в живленні, що збігаються в часі з появою личинок кормових організмів, мабуть, варто розглядати як закономірний результат спільної еволюції хижаків і їхніх майбутніх жертв, що приводить до їхньої взаємної пристосованості. Паразити грають у біоценозах приблизно ту ж роль, що й хижаки. В одних випадках вони викликають різкі періодичні зниження чисельності популяцій, що вражаються ними, у результаті чого падає чисельність самих паразитів.

Якщо чисельність паразитів не дуже висока й рівень ураження ними обмежений, вони можуть відігравати роль стабілізатора щільності популяцій. Такий тип відносин часто зустрічається в довгостроково існуючих біоценозах. Коли відбуваються різкі перебудови біоценозів, наприклад, у випадку акліматизації гідробіонтів, і у взаємодію вступають паразит і хазяїн, історично не адаптовані один до одного, їхні відносини можуть приймати вкрай гострий характер.

Дуже цікаві спостереження над деякими видами п'явок показали, що паразитування на рибах призводить до підвищення ефективності використання хазяїном корму; створюється система «паразит – хазяїн», що працює як єдине ціле.

Протокооперація й мутуалізм. Ці дві форми взаємовигідних відносин розрізняються лише по ступеню облігатності взаємодії популяцій, оцінити яку іноді буває важко. Типовий приклад мутуалізму, коли одні організми не можуть існувати без інших, – знаходження симбіотичних водоростей у тілі найпростіших, губок, кишковопорожнинних і хробаків. Протокооперація часто спостерігається у взаєминах деяких риб і ракоподібних з кишковопорожнинними і голкошкірими. Серед щупалець медузи-корнерота ховаються мальки тріски й ставриди. З голкошкірих у протокооперації з рибами, креветками й іншими тваринами найчастіше перебувають морські їжаки.

Серед їхніх довгих голок ховаються маленькі рибки. Деякі з них внаслідок таких взаємин навіть виробили звичку плавати долілиць головою, що полегшує входження під захист голок. Іноді їжак спеціально розсовує голки, даючи можливість рибкам очистити поверхню свого тіла від паразитів і різних забруднень.

Захист від ектопаразитів часто приводить до дуже цікавих форм протокооперації, коли особини деяких видів шукають контакту із тваринами, що очищають їхню шкіру або навіть ротову порожнину. Серед гідробіонтів-очисників в наш час нараховують 26 видів риб, 6 форм креветок і 1 краба; очевидно, «санітарна обробка» одних тварин іншими – важливе й широко розповсюджене біологічне явище.

Карпоза, коменсалізм і аменсалізм. Під карпозами розуміються всі форми співжиття, вигідні для однієї із двох популяцій і практично нешкідливі для іншої. Якщо карпоз супроводжується харчуванням одного

організму за рахунок іншого без завдання збитків останньому, говорять про *коменсалізм*. Однобічний негативний вплив однієї популяції на іншу без витягу користі для себе називається *аменсалізмом*. Перераховані взаємини грають відносно меншу роль, ніж інші форми взаємодії популяцій, але досить широко зустрічаються в угрупованнях гідробіонтів.

Прикладом карпозів є використання багатьма гідробіонтами вищих рослин як субстрату для прикріплення або, навпаки, прикріплення водоростей до тварин.

Організми, до яких прикріплюються рослини або тварини, звичайно не страждають від їх присутності, у той час як формам, що прикріплюються, це вигідно (знаходження в потрібному шарі води, додатковий субстрат для прикріплення та ін.). Часто як укриття гідробіонтами використовуються зарості макрофітів і корали, серед яких ховаються багато риб, ракоподібні й інші тварини. Прикладом аменсалізму може служити негативний вплив щитнів і інших організмів, що замулюють ґрунт, на розвиток водоростей.

Стимуляція й інгібування (пригнічення). В гідробіоценозах дуже велику роль у взаємодіях популяцій грають біохімічні впливи, що реалізуються через виділення у воду різних метаболітів. Наприклад, морські водорості можуть виділяти у воду в формі метаболітів до 50% утвореної ними ОР.

Біохімічні взаємодії – складна сукупність процесів, що включають виділення в середовище метаболітів, їхнє перенесення у просторі й вплив на популяції інших організмів. В одних випадках спостерігається стимулюючий вплив одних популяцій на інші, в інших – пригнічуючий. Стимуляція й пригнічення у взаємодіючих популяцій можуть носити однобічний характер або бути взаємними.

Протококові водорості продукують ряд речовин, що пригнічують розвиток бактерій; у невеликих кількостях ці речовини стимулюють ріст самих водоростей, у високих – навпаки. У присутності рогоза продукція очерету знижується на 40%.

Широко відомі факти відсутності бактерій на поверхні планктонних водоростей, придушення ними розвитку бактерій (у момент активного поділу) у лабораторних і природних умовах. Простежено антибіотичну дію на багатьох бактерій екстрактів ряду діатомових, хризолітових і дінофітових водоростей.

Можливо, що потенції розмноження бактерій у Світовому океані стримуються не дефіцитом живильних речовин, а пригніченням з боку фітопланктону, що виступає в ролі біоценотичного регулятора; цим пояснюється той парадокс, що в природних умовах бактерії по темпу розмноження іноді поступаються водоростям.

Говорячи про негативний вплив водоростей на бактерій, не слід забувати, що прижиттєві виділення перших (переважно полісахаридного характеру) – одне з основних джерел харчування других. Тому в певних

діапазонах кореляція між розвитком фіто- і бактеріопланктону часто носить чітко виражений позитивний характер.

Очевидно, результат взаємодії між бактеріо- і фітопланктоном залежить від їх систематичних (екологічних) особливостей. Обмін різними продуктами біосинтезу має місце й серед водоростей. З'ясовано, що багато планктонних водоростей виділяють у воду білок, що зв'язує вітамін В₁₂; у такий спосіб придушується розвиток водоростей, що мають в ньому потребу.

У ряді робіт показано, що метаболіти, які виділяються у воду утворюють між гідробіонтами розгалужену мережу різноманітних комунікацій, що є важливим інтегратором угруповань водних організмів.

У біохімічному відношенні водойми являють собою єдине ціле з упорядкованою мережею різних взаємодій, у якій кожна популяція займає певне місце.

Міжпопуляційний обмін, з одного боку, є наслідком того, що внутрішнє середовище гідробіонтів більш-менш «відкрите» у зовнішнє, куди й надходять продукти різного синтезу, а з іншого боку – результатом спеціалізації біохімічних синтезів, коли одні організми в надлишку утворюють ті або інші речовини, а самі користуються іншими, у надлишку синтезованими іншими організмами.

Крім *обмінних* метаболічних зв'язків розрізняють також *сенсорні*, коли речовини, які виділяються одними організмами, впливають на поведінку особин інших видів. Наприклад, у риб «запах» хижака викликає реакцію переляку, «запах» жертви є атрактантом для хижака. Додавання в культуру інфузорій *Tetrahymena* стимулює масовий вихід із цист хижих інфузорій *Didinium*, що ними живиться. Із присутністю у воді різних метаболітів можуть бути пов'язані зміни форм фітопланктону, зміни в ході міграцій у планктонних тварин і інші масові явища у водоймах.

11.3 Трансформація речовин і енергії

Трансформація речовин і енергії в біоценозах дуже складна. До неї втягуються речовини й енергія, як самих членів угруповання, так і абіотичні компоненти екосистеми (використання енергії світла, механічної й теплової енергії води, розчинених мінеральних речовин та ін.). Найважливішим наслідком трансформації абіотичних речовин і енергії є біосинтез, що здійснюється автотрофами біоценозу. Новостворювані речовини в процесі гетеротрофного харчування перетворюються в ті, які асимілюються на наступних трофічних рівнях. Це перетворення, що супроводжується розсіюванням енергії (сумарно виражається величиною дихання угруповання), відбувається по різних каналах – ланцюгах харчування – набір, потужність і енергетична ефективність яких характеризують функціональний вигляд окремих біоценозів, їхній специфічний внесок у формування біосфери.

Канали трансформації. Найбільшою мірою гетеротрофне

перетворення речовин у водних біоценозах і передача енергії на наступні трофічні рівні відбувається по лінії голозойного харчування – пасовищним і детритним харчовим ланцюгам. Голозойні трофічні ланцюги у водних біоценозах істотно відрізняються від таких в наземних угрупованнях. Насамперед, їхня відносна роль у трансформації речовин і енергії помітно менше, оскільки значна частина гідробіонтів харчується осмотично. Іншою виявляється й структура голозойних ланцюгів.

Значна частина водоростей і особливо вищих водяних рослин, які дуже слабо поїдаються в живому вигляді, перетворюється після відмирання в детрит, яким харчується величезна кількість гідробіонтів.

Утворення великої кількості детриту, зокрема зваженого в товщі води, надає голозойним ланцюгам водних біоценозів своєрідний вигляд, що обумовлюється надзвичайно широким поширенням фільтраційного способу харчування.

За рахунок виціджування дрібних об'єктів існують найбільш масові планктони внутрішніх водойм і морів. У значній мірі фільтраційно живляться донні тварини, зокрема багато хробаків, молюски, ракоподібні. Накопичення детриту, особливо в донних відкладах, стимулює утворення в біоценозах ланцюгів аеробного й анаеробного розкладу. Найбільше значення в їхньому формуванні мають бактерії й гриби.

Роль останніх поки вивчена недостатньо, але, очевидно, досить велика, судячи з великої кількості грибів у товщі води й ґрунту. Показано, наприклад, що при розкладанні листів очерету значення грибів і бактерій приблизно однакове, зокрема, сумарне споживання кисню тими й іншими організмами подібне.

Зі збільшенням трофності й забруднення водойм спостерігаються характерні зміни в співвідношенні потужності різних каналів трансформації речовин і енергії. У харчовій мережі оліготрофних водойм домінують пасовищні ланцюги над детритними, ланцюги розкладання займають другорядне місце, причому переважно протікають в аеробних умовах.

З підвищенням трофності й забруднення водойм домінуючого значення поступово набувають ланцюги розкладання, а роль пасовищних стає все меншою аж до повного зникнення голозойного харчування, коли живий компонент екосистеми представлений виключно мікроорганізмами.

Для такої ситуації вкрай характерна різка перевага анаеробних процесів над аеробними й практично повне випадання з угруповання фотоавтотрофів, тобто існування біоценозу за рахунок енергії алохтонної органіки. Значна частина речовин у водних біоценозах циркулює по відсутнім у наземних біоценозах осмотичним ланцюгам.

Ефективність трансформацій. Кількість ОР, утвореної на кожному трофічному рівні, значно менше того, яке продукується гідробіонтами нижчого рівня. З одного боку, консументи споживають не всю ОР, синтезовану на попередньому рівні, з іншого боку – спожита речовина тільки

частково використовується консументами на побудову свого тіла, значною мірою мінералізуючись в процесі дисиміляції.

Звичайно витрати на обмін досягають 80–90% раціону, і тільки 10–20% з'їденої їжі використовується на ріст. Низький ступінь використання їжі на ріст не повинен розглядатися як показник «недосконалості» трансформації енергії організмами-консументами, як характеристика їх «біологічного ККД». Необхідно розрізняти ефективність трансформації енергії й витрата трансформованої енергії на різні потреби консументів. Є всі підстави вважати, що сам процес перетворення речовин при асиміляції відбувається з дуже малими втратами.

Однак надалі досить ефективно трансформована енергія лише в невеликій мірі використовується на ріст, оскільки крім нього необхідно енергетично забезпечувати багато процесів, що лежать в основі самозбереження «живих трансформаторів», включаючи їхнє відтворення, тобто їхнє існування необмежено довгий час всупереч усяким «ушкодженням» з боку зовнішніх сил.

ОР, що містяться в організмах одного трофічного рівня, практично не можуть цілком утилізуватися представниками іншого. В ті моменти, коли підйом чисельності кормових організмів не буде негайно супроводжуватися відповідним збільшенням кількості споживачів, частина продукції залишиться невикористаною, і за рахунок неї може відбуватися накопичення ОР в ґрунті.

З підвищенням видового різноманіття консументів того або іншого рівня ймовірність виконання ними найбільшої трансформаційної роботи зростає. Наприклад, один вид рослиноїдних тварин при будь-якій їхній чисельності не може через обмеженість харчових адаптації поїдати будь-які рослини в силу їх різних морфологічних, фізіологічних і екологічних особливостей. Зі збільшенням видового різноманіття консументів зростає набір засобів використання різних харчових об'єктів і відповідно більш повно реалізується укладена в них потенційна енергія.

Для оцінки ефективності трансформації органічної речовини при його переході на наступні трофічні рівні розрахунок звичайно ведеться в енергетичних еквівалентах.

Найбільш часто для суміжних рівнів порівнюються енергії їхніх раціонів, продукції, речовин що асимілюються, раціону й приросту, асиміляції й приросту. Ефективність використання енергії з переходом від попереднього рівня до наступного звичайно сильно розрізняється в консументів різного рівня. Особливо велике відносне розсіювання енергії бактеріями, біомаса яких у біоценозі становить лише невелику частину від загальної, а енерговитрати – 20–40% і більше.

Інтенсивність трансформації. Дуже важливою функціональною характеристикою біоценозів може служити сума кінетичної енергії, що переходить у потенційну, і потенційної, що переходить назад у кінетичну, за одиницю часу в певному обсязі води або під одиницею площі, займаної

біоценозом. Цей показник, запропонований В. Оле для озер і названий ним «*питомою біоактивністю*», враховує всі процеси утворення й руйнування органічної речовини: первинну продукцію й продукцію консументів, що утворюється за рахунок авто- і алохтонної органіки.

На цей час елементи балансу, необхідні для розрахунку біоактивності біоценозів, є для багатьох озер, зокрема таких великих, як Байкал і Балатон, для ряду водоймищ і деяких районів Чорного моря (зокрема ПЗЧМ).

Дані про інтенсивність трансформації енергії навіть для найбільш вивчених водойм ще далеко не точні. Зокрема, дуже мізерні або зовсім відсутні матеріали про кількісну роль у трофіці й енергетиці біоценозів надзвичайно численних організмів мікро- і мезобентосу, а також мікро- і нанопланктону. Їхня кількість часто виражається десятками й сотнями тисяч в 1 г мулу або мільйонів в 1 л води.

Тільки останнім часом відкрита величезна роль в енергетиці й трофіці угруповань безбарвних джгутикових. Харчуючись в основному бактеріями, вони, очевидно, відіграють головну роль у залученні останніх у харчові ланцюги. Маючи винятково високу швидкість розмноження (час генерації – кілька годин) і інтенсивним обміном, зоофлагелати є одним з найбільш потужних енерговузлів у водних біоценозах.

Питання для самоперевірки до розділу 11

1. Загальні уявлення про гідробіоценози.
2. Структура гідробіоценозів.
3. Міжпопуляційні відносини.
4. Трансформація речовин і енергії в гідробіоценозах.

12 ЗАБРУДНЕННЯ ВОДОЙМ ТА РОЛЬ ГІДРОБІОНТІВ У ЇХ ОЧИЩЕННІ

12.1 Органічне забруднення. Самозабруднення й самоочищення водойм

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, 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 суші, 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 внутрішньо водоймовим 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 колообігу 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 $БСК_5$ 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- і 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.·см⁻³) і організмів, що харчуються бактеріями.

Особливо чисті води за системою сапробності називаються *катаробними*. Такі води перенасичені киснем, в них відсутні CO₂ й H₂S. 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.

Самозабруднення й 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, H₂S 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 просвітління 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 хлорококкові 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 замулення 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.

12.2 Евтрофікація, її причини та наслідки для водних екосистем

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 бентичних 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 рибу і безхребетних, особливо взимку, при наявності крижаного покриву, що сприяє виникненню браку кисню у воді й масовій загибелі риби.

У високоевтрофних водоймах для більшості водних тварин створюються несприятливі умови існування. Зменшується видове різноманіття промислових видів риби. 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.

«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 високоевтрофних 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 регулювання річкового стоку, наприклад таких рівнинних рік, як Дніпро, Дністер.

Після заливання великих площ суші, у результаті переходу у воду біогенних речовин і утворення мілководних застійних зон, де вода інтенсивно прогрівається й слабо перемішується, створюються найбільш сприятливі екологічні умови для масового розвитку синьо-зелених водоростей.

У водосховищах, зокрема України, найчастіше розвиваються види *M. aeruginosa*, *Aphanizomenon flosaquae*, *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, нейстону, 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 $0,5\text{--}0,9 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ – слабе «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, нейстону й гіпонеїстону 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 разносять 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, перемішуються 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 розпались, 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 продукрованої біомаси осідає на дно, де в «муловому розчині» на стику двох біотопів – водної маси й донного мулу (*пелоконтуру*) – 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 мікроцистісу 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.

Токсичне забруднення і його наслідки для водних екосистем. 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*), молюсками (*молюскоциди* 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.

Реакція гідробіонтів на токсичний вплив. 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 гідробіонтів (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 короточасне 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 абортуювання (викид) яєць і ембріонів, обертів руху 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*.

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 молюсків токсиканти накопичуються в мантийній порожнині, у нозі (у двостулкових молюсків) 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* (DL_{50}). 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) вводяться 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, дозоване 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 ураховується 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 досліді, 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. Досліді, 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 досліді 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: зелені (хлорококкові) водорості (*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.

Фактори, що впливають на токсичність хімічних речовин для гідробіонтів. 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.

Методи оцінки й 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.п.). 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 засміченню 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 (лабораторії) 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 ядерців і т.п. 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 LC_{50} . Протягом 90-х років цим методом у багатьох країнах Європи проведено сотні досліджень токсичності різних речовин.

Реакція гідробіонти на токсичну дію хімічних речовин у природних умовах. 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.

Біологічна індикація й моніторинг токсичних забруднень водних екосистем. 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 сценографах.

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 мікроводоростям, 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, рогаз) накопичують органічні токсиканти, зокрема пестициди, у кореневищах. Токсичні речовини можуть

накопичуватися й в організмі риб – в основному в гепатопанкреасі, селезінці, кістках, лусці.

Організми-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.

Біологічна детоксикація й буферність водних екосистем. Гідробіонти мають певні захисні механізми, що протидіють згубному впливу отруйних речовин. Так, черевоногі 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 частинками, 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 ніші, 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.

Радіонуклідне забруднення водних екосистем і його вплив на гідробіонтів. 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 тон

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.

Забруднення водних об'єктів штучними радіонуклідами. Починаючи з 40-х років ХХ сторіччя, внаслідок випробування й застосування у військових цілях ядерної зброї, розвитку атомної енергетики, широкого використання джерел іонізуючого випромінювання в медицині, техніці й інших сферах діяльності людини почало зростати забруднення навколишнього середовища, у тому числі гідросфери, штучними радіонуклідами.

Особливу небезпеку для біосфери являють трансуранові елементи, що утворюються з ядерного палива, зокрема радіонукліди непунію, плутонію й америцію. Трансуранові елементи відрізняються високою токсичністю й тривалим періодом напіврозпаду – до тисяч і десятків тисяч років. Надходження трансуранових елементів становить небезпеку тривалої дії. При цьому опромінення діє не тільки протягом життя одного покоління, але розтягується на десятки тисяч років і стає фактором впливу на численні наступні покоління.

Багаторазово поступаючись по абсолютній масі всім до цього відомим ксенобіотикам, по потужності впливу на біосистеми, штучні радіонукліди увійшли до числа найнебезпечніших речовин.

Особливу біологічну небезпеку являють штучні радіонукліди – аналоги хімічних елементів, незамінних у метаболізмі організмів, наприклад ^{90}Sr і ^{140}Ba (аналоги Ca), ^{137}Cs (аналог K). Отже, природні й штучні радіонукліди в певній концентрації є у всіх компонентах водних екосистем.

Всі рослинні й тваринні організми, що населяють водойми, накопичують їх. Спрямованість і інтенсивність розподілу й міграції природних і штучних радіонуклідів у водоймах визначаються, з одного боку, їхнім фізико-хімічним станом, а з іншого боку – фізико-хімічними властивостями води, донних відкладів і речовин, що містяться в них.

У природних водах концентрація радіонуклідів досить низька, вони перебувають у різних станах: іонно-дисперсному, молекулярному, колоїдному й псевдоколоїдному (адсорбція на колоїдних домішках).

Такі радіонукліди, як ^{40}K , перебувають у вигляді позитивно заряджених іонів, радій (^{226}Ra) – в іонному стані й у вигляді псевдоколоїдів, торій (^{232}Th), уран (^{238}U), свинець (^{210}Pb) і полоній (^{210}Po) – в іонній і молекулярній формах, а також утворюють різні продукти гідролізу у вигляді справжніх колоїдів і псевдоколоїдів.

У морській воді уран рівномірно розподіляється в іонно-дисперсному стані. У ґрунтах і в організмі гідробіонтів зустрічаються мікроскопічні скупчення урану. У природних водах у розчиненому стані завжди присутні найрізноманітніші ОР біогенної й абіогенної природи, з якими радіонукліди утворюють розчинні комплекси. По ступеню рухливості в екосистемах сполуки радіонуклідів розділяють на *водорозчинні, обмінні, кислоторозчинні й фіксовані*. Найбільш рухливі в процесах розподілу й міграції водорозчинні й обмінні, менш рухливі – кислоторозчинні форми радіонуклідів. До групи фіксованих форм відносять ті сполуки радіонуклідів, які залишаються в нерозчинному стані після обробки 6Н розчином HCl .

Різні фізико-хімічні форми радіонуклідів у водних екосистемах постійно перебувають у стані рухливої рівноваги, внаслідок чого іони з малорухомого стану здатні переходити в рухливий і навпаки. Малорозчинні гумінові кислоти, гідроксиди збільшують міцність зв'язку радіонуклідів зі зваженими формами й донними відкладами.

Наявність фульвокислот, низькомолекулярних кислот і метаболітів гідробіонтів підвищує рухливість радіонуклідів і утворення розчинних комплексних сполук. У кислому середовищі значно прискорюється міграція ^{210}Pb , а в нейтральних й слаболужних природних водах він переміщується, головним чином, зі зваженими й колоїдними частинками.

На трансформацію фізико-хімічних форм радіонуклідів і їхню міграцію у водних екосистемах значний вплив здійснюють гідробіонти. Так, риучі форми безхребетних, заковтуючи мул і виробляючи фекалії на розділі фаз донні відклади – водна товща, змінюють просторову мікроструктуру, хімічний і гранулометричний склад донних відкладів, сприяють більш інтенсивному й глибокому проникненню туди радіонуклідів.

Біотичний транспорт відкладів із глибини 5–15 см на поверхню ґрунту, як і замулення, переводить частки донних відкладів у зважений стан, що сприяє виносу в мулах радіонуклідів і перехід їх у розчинний стан у водні товщі. Пропускаючи частинки детриту через кишечник, безхребетні й риби переводять погано розчинні сполуки радіонуклідів у розчинні і легкодоступні форми й підвищують їхній вміст у воді.

Отже, фізико-хімічний стан радіонуклідів визначає їхні міграційні властивості й біологічну доступність.

У водойми радіонукліди надходять різними шляхами: повітряним, водним і біологічним.

Потрапивши у водойми, радіонукліди відразу ж включаються в процеси розподілу й міграції по абіотичним (вода, донні відклади, суспензії) і біотичним (гідробіоти різних трофічних рівнів) компонентам.

Під *міграцією радіонуклідів* розуміють їхнє переміщення під впливом гідрологічних, фізико-хімічних і біологічних процесів. Розподіл радіонуклідів по компонентах водних екосистем є наслідком цієї міграції.

В природних умовах радіонукліди постійно перебувають у стані динамічної фізико-хімічної рівноваги.

Шляхи, форми й границі міграції радіонуклідів у системі визначаються фізико-хімічними властивостями радіонуклідів і їхніх сполук, загальною масою, проточністю й властивостями води, донних відкладів і гідробіотів, а також залежать від кліматичних умов і пори року.

Кількісна і просторова міграція радіонуклідів визначається, в основному, їхньою здатністю розчинятися у воді, утворювати колоїди й псевдоколоїди, адсорбуватися на частинках теригенної і біогенної природи. Найбільша міграція й розсіювання в природних водах спостерігається для ^{238}U і ^{40}K , у меншому ступені – ^{226}Ra і ще менше – ^{232}Th , ^{210}Pb і ^{210}Po . Міграція ^{210}Po в природних водах обмежена винятково високою здатністю його сполук до адсорбції на зважених частинках. Тому основне забруднення водойм ^{210}Po відбувається внаслідок переміщення мулу й твердих частинок. Радій у воді перебуває в іонній формі й у вигляді псевдоколоїдів.

Із загальної кількості радіонуклідів, що містяться в певній водній екосистемі, на гідробіотів доводиться незначна частина. Однак гідробіоти виконують важливу роль у трансформації форм радіонуклідів, їхньої міграції по трофічних ланцюгах, що ведуть до людини. Деякі гідробіоти в процесі розвитку накопичують у твердих тканинах кальцій і його радіоактивні аналоги.

Так, переважне накопичення кальцію в раковинах молюсків супроводжується підвищенням концентрації ^{90}Sr . Існує й зворотна залежність між вмістом у водному середовищі біологічно доступних хімічних елементів і накопиченням радіонуклідів-аналогів в організмах рослин і тварин. Перехід з нижчих трофічних рівнів на більш високі визначає біогенну міграцію радіонуклідів.

Розподіл радіонуклідів у водних екосистемах у значній мірі визначається особливостями їх абіотичних і біотичних компонентів. Навіть порівняно близько розташовані водойми можуть істотно відрізнятися по морфометрії, гідрологічним характеристикам, типу донних відкладів, інтенсивності водообміну й хімічному складу води.

Стосовно радіонуклідних і хімічних забруднювачів водного середовища Г.Г. Полікарпов і В.Н. Єгоров запропонували використовувати поняття *радіоекологічної ємності* як суми потоків самоочищення внаслідок біологічних процесів, що протікають в екосистемі на біоценотичному рівні. Встановлення величини запасів радіонуклідів у водній екосистемі в цілому або в її окремих компонентах не може дати прямої відповіді на питання, у

якому ступені вичерпана її радіоекологічна ємність. Підставою для відповіді може бути лише реакція гідробіонтів на дозовані навантаження, ступінь порушень у біосистемах на різних рівнях організації, які свідчать про втрату рівноваги у функціонуванні водних екосистем.

Вплив радіонуклідного забруднення на гідробіонтів. 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 екосистеми до організму людини. Тому накопичення радіонуклідів в організмі риб має особливе значення й повинне знаходитись під постійним радіо гігієнічним 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 пристосувань 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.

«Теплове забруднення» (термофікація) 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 і 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 і хімічне розшарування водних мас. Зони нагрівання характеризуються зниженим вмістом кисню й зсувом карбонатної рівноваги у бік перенасичення води карбонатом кальцію ($CaCO_3$).

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 водних 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 метаболических 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.

З величезної кількості гідробіонтів далеко не всі використовуються людиною як біологічна сировина. Цим значною мірою пояснюється той факт, що водяні рослини й тварини становлять приблизно 3% у їжі людей (по сирій масі), хоча первинна продукція гідросфери лише в 3 рази менше, ніж суші.

З кожним роком все більше нових представників фауни й флори водойм зараховуються до промислових об'єктів, цей процес безперервно підсилюється відповідно до росту народонаселення й удосконалення технічних можливостей освоєння біологічної сировини (нові способи його видобування, зберігання й переробки). Наприклад, вже зараз успішно виловлюється криль, продукція якого у Світовому океані, можливо, не нижче, ніж всіх риб, разом узятих.

На відміну від корисних копалин біологічні ресурси відносяться до таких, що самовідтворюються. Отже, їхня маса в гідросфері визначається не кількістю наявних промислових організмів, а їхнім приростом, тобто продукцією.

Мірою реалізації цієї продукції служить промисел. Обсяг стійкого промислу водних організмів визначається величиною їхнього природного

відтворення, тому він не повинен перевищувати природний приріст популяцій. Охорона й підвищення ефективності природного відтворення являє собою важливий чинник зміцнення сировинної бази промислу, так само як і збагачення водойм новими промисловими об'єктами за рахунок акліматизації.

Наприклад, промисел осетрових, незважаючи на різке скорочення обсягу природного відтворення, після зарегулювання стоків рік, в основному забезпечується за рахунок заводського вирощування молоді риб.

У подібному плані варто розглядати збільшення обсягу сировинної бази морського й озерного промислу як наслідок проведення акліматизаційних робіт. Використання біоресурсів поступово все більше доповнюється виробництвом біологічної сировини, і часто важко сказати, з якою із двох форм людської діяльності ми маємо справу.

Промисел історично переходить в аквакультуру, одночасно співіснуючи з нею. Промисел водних організмів не завжди легко відрізнити від «урожаю» при штучному розведенні, тому що існує безліч перехідних форм між цими двома видами одержання біологічної сировини з водойм. Враховуючи це, світова статистика умовно називає виловом всю кількість гідробіонтів, що одержуються з водойм, хоча якась, поки ще не дуже значна частина їх виходить з аква- і марикультури. Це варто мати на увазі при оцінці величини промислу окремих гідробіонтів, що приводяться за даними світової статистики.

Одна з найважливіших мір охорони природного відтворення біоресурсів водойм – захист останніх від *забруднення*. Забруднення водойм може викликати отруєння промислових організмів, а також зниження їхньої чисельності внаслідок загибелі кормових для них об'єктів. Крім цього, забруднення погіршує газовий режим водойм, зокрема веде до зниження концентрації кисню, що також погіршує умови існування гідробіонтів. Тому боротьба із забрудненням водойм – одна з найважливіших мір охорони природного відтворення промислових організмів. Особливо велику шкоду відтворенню гідробіонтів здійснює забруднення водойм нафтою і її продуктами, пестицидами, солями важких металів, радіонуклідами, детергентами. Особливо актуальним останнім часом є біологічне забруднення (вселення чужорідних видів).

Серйозна шкода відтворенню промислових гідробіонтів може наносити *гідротехнічне будівництво*, зокрема спорудження гребель, що перерізують природні міграційні шляхи прохідних риб. Величезна кількість молоді риб гине, потрапляючи в зрошувальні системи або турбіни електростанцій. Очевидно, будь-яке гідробудівництво повинно вестися з урахуванням інтересів промислу водних організмів. Зокрема, спорудження гребель повинне супроводжуватися створенням рибопідйомників, рибоходів або інших пристроїв, що дають можливість прохідним риbam потрапляти з нижніх б'єфів гребель у верхні. Часто доводиться вживати заходи щодо збереження природних нерестовищ, що зникають внаслідок підняття рівня

води, або вишукувати шляхи їхньої біологічної заміни. Для попередження запливання молоді в канали зрошувальної системи й турбіни електростанцій створюються різні загороджувачі, зокрема електричні. Оскільки в темряві в молоді реореакції немає, вона на 80–90% потрапляє в зрошувальну мережу вночі; регулюючи час забору води або організовуючи «світловий захист» (виклик реореакції) можна різко знизити загибель молоді.

Питання для самоперевірки до розділу 12

1. Органічне забруднення водойм. Сапробність.
2. Евтрофікація, її джерела, вплив на гідробіонтів та наслідки.
3. «Цвітіння води» як гідробіологічний процес.
4. Токсичне забруднення водойм, його вплив на гідробіонтів. Джерела та наслідки.
5. Методи оцінки і контролю токсичності води.
6. Біоіндикація та біомоніторинг.
7. Буферність водних екосистем. Самозабруднення та самоочищення водойм.
8. Радіонуклідне забруднення, його вплив на гідробіонтів. Джерела та наслідки.
9. Термофіксація водойм.

ПЕРЕЛІК ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАНЬ

1. Курілов О.В. Гідробіологія: конспект лекцій. Частина І. Одеса: ОДЕКУ, 2008. 195 с.
2. Курілов О.В. Гідробіологія: конспект лекцій. Частина ІІ. Одеса: ОДЕКУ, 2009. 205 с.
3. Боярин М.В, Нетробчук І. М. Основи гідроекології: теорія й практика: навч. пос. Луцьк: Вежа-Друк, 2016. 364 с.
4. Трушева С.С. Гідробіологія: конспект лекцій. Рівне: РВЦ Нац. ун-ту водного господарства та природокористування, 2005. 70 с.
5. Уваєва О. І., Коцюба І. Г. Гідробіологія: навч. пос. Житомир: Державний університет «Житомирська політехніка», 2020. 196 с

Додаткова література

1. Майстрова Н. В. Різноманітність фітопланктону Київського водосховища. Укр. ботан. журн. 2009. 66 (2). С. 220–233.
2. Нетробчук І. М. Практикум із курсу «Методи гідроекологічних досліджень». Луцьк: РВВ «Вежа» Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки, 2007. 76 с.

Навчальне електронне видання

Соборова Ольга Михайлівна

«ГІДРОБІОЛОГІЯ»

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