

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ**

**П.В. Шекк, О.А. Торгонська**

**БІОПРОДУКТИВНІСТЬ ВОДНИХ  
ЕКОСИСТЕМ ТА МЕТОДИ ЇЇ ОЦІНКИ**

Конспект лекцій

Одеса-2007

**П.В. Шекк, О.А. Торгонська**

**БІОПРОДУКТИВНІСТЬ ВОДНИХ  
ЕКОСИСТЕМ ТА МЕТОДИ ЇЇ ОЦІНКИ**

**ББК  
Ш  
Т  
УДК 577.472**

*Друкується за рішенням Вченої ради Одеського державного екологічного університету  
(протокол № \_\_\_\_\_ від \_\_\_\_ . \_\_\_\_ . 200\_\_ р.).*

**Шекк П.В., Торгонська О.А.**

**Біопродуктивність водних екосистем та методи її оцінки та методи її оцінки. Конспект лекцій: – Одеса, 2007. – с.**

В конспекті лекцій висвітлені головні проблеми вивчення біопродуктивності водних екосистем різного типу. Наведені основні поняття та методи визначення продукційних показників та характеристик водних екосистем. Показано значення продукційно-екологічних характеристик вод в умовах евтрофування, їх вплив на якісні і кількісні характеристики біоти та біотичного балансу екосистеми в цілому.

Конспект лекцій призначено для студентів денної та заочної форми навчання спеціальності 6.070800 «Екологія та охорона навколишнього середовища».

© Одеський державний  
екологічний університет, 2007

## ЗМІСТ

	Стор
ПЕРЕДМОВА.....	5
<b>1 Первинна продукція.....</b>	<b>6</b>
1.1. Основні поняття та визначення первинної продукції.....	6
1.2. Автотрофні процеси в морі.....	11
1.3. Основні реакції фотосинтезу.....	11
<b>2 Методи визначення первинної продукції планктону.....</b>	<b>13</b>
2.1 Киснева модифікація склянного методу.....	13
2.2 Радіовуглецева модифікація склянного методу.....	14
2.3 Найважливіші характеристики первинної продукції одержані за допомогою обох модифікацій склянного методу.....	17
2.4 Розрахунок первинної продукції за вмістом хлорофілу у планктоні. ....	17
<b>3 Первинна продукція планктону у водоймищах.....</b>	<b>20</b>
<b>4 Продукція макрофітів.....</b>	<b>27</b>
<b>5 Продукція перифітону.....</b>	<b>30</b>
<b>6 Участь водних організмів в процесах трансформації і деструкції органічних речовин у водоймищах.....</b>	<b>33</b>
<b>7 Вторинна продукція.....</b>	<b>41</b>
<b>8 Способи розрахунку продукції популяції водних тварин.....</b>	<b>44</b>
8.1 Продукція гетеротрофних бактерій .....	44
8.2 Продукція популяцій багатоклітинних тварин.....	46
8.3 Способи наближеної оцінки продукції популяцій тварин.....	49
<b>9 Продукція риб.....</b>	<b>51</b>
<b>10 Продукція біоценозів.....</b>	<b>56</b>
<b>11 Структура і функції угруповань водних тварин.....</b>	<b>60</b>
11.1 Потоки енергії в популяціях і угрупованнях водних тварин.....	60
<b>12 Структурні і функціональні характеристики угруповань водних тварин.....</b>	<b>64</b>
12.1 Індекси, які описують біорізноманіття та видове багатство.....	65
12.2 Стійкість угруповань водних тварин.....	67
<b>13 Біотичний баланс водних екосистем.....</b>	<b>68</b>
<b>14 Евтрофування і забруднення водоймищ.....</b>	<b>90</b>
Література.....	97

## ПЕРЕДМОВА

Конспект лекцій складений відповідно до програми дисципліни «Біопродуктивність водних екосистем та методи її оцінки», що входить в пакет дисциплін підготовки фахівців напряму «Екологія та охорона навколишнього середовища» і «Водні біоресурси».

Дисципліна «Біопродуктивність водних екосистем та методи її оцінки» відноситься до циклу професійно-орієнтованих дисциплін, для спеціалізації «Екологія рибного господарства», шифр 7.070801 і спеціальності «Водні біоресурси і аквакультура», шифр 6.090201.

Головні задачі дисципліни:

– Вивчення і освоєння основ біопродуктивності водних екосистем, утворення первинної продукції у водоймах різного типу, її ролі у кругообігу енергії і речовин, та значущість у подальшому формуванні біопродуктивності водойм в цілому.

– Вивчення основних параметрів, на основі яких можна оцінити продукційні характеристики водойми, а також ступінь її евтрофікації, яка є важливим екологічним показником якості вод.

Дисципліна «Біопродуктивність водних екосистем та методи її оцінки» базується на знаннях, одержаних студентами при вивченні наступних дисциплін навчального плану – «Гідроекологія», «Гідрохімія», «Екологія», «Гідробіологія», «Іхтіологія» та ін.

В результаті вивчення курсу «Біопродуктивність водних екосистем та методи її оцінки та методи її оцінки» студенти повинні:

- вивчити загальні закономірності структурно-функціональної організації водних екосистем, яка визначає потоки речовини і енергії в них.
- дослідити залежності потоків речовини і енергії від чинників середовища.
- опанувати теорією біологічної продуктивності водних екосистем
- вивчити біологічний фон акваторій і продукційні властивості екосистем, що до них входять.

При підготовці даного конспекту лекцій були використані літературні джерела довідкового характеру та посібники авторів .Г.Вінберга, Стіман-Нільсена, Е. М. Крепса, В.А. Хеммінгсена та ін.

# 1 ПЕРВИННА ПРОДУКЦІЯ

## 1.1 Основні поняття та визначення первинної продукції

Вивчення первинної продукції було розпочато в першій половині ХХ століття і продовжує залишатися одним з найважливіших і актуальніших напрямів гідробіології. Органічна речовина, що створюється водними рослинами в результаті фотосинтезу, є основою існування водних екосистем. Як було показано Г.Г. Вінбергом, рівень первинної продукції визначає загальну продуктивність водоймищ, зокрема рибопродуктивність і врожай об'єктів марікультури.

Особливу актуальність дослідження продукції і деструкції органічної речовини набули в період активного антропогенного евтрофування водних екосистем. В результаті збільшення побутового і технічного стоку великих промислових міст, розташованих на узбережжі, а також активного використання мінеральних добрив в сільському господарстві з середини 70-х років ХХ століття в шельфовій зоні північно-західної частини Чорного моря спостерігалось інтенсивне «цвітіння» морської води, що супроводжувалось різким погіршенням її якості і масовою загибеллю морських організмів (Зайцев Ю.П., 1998 р.)

Автотрофні організми у водоймищах створюють органічну речовину, яку іноді називають «першоїжею», вона надалі споживається гетеротрофами. Первинне продукування є синтезом органічної речовини в екосистемах. Його кількість в значній мірі визначає напрям і швидкість процесів, що протікають усередині екосистеми.

**Первинною продукцією називають швидкість утворення органічної речовини автотрофними організмами, віднесена до одиниці площі або об'єму. Її виражають в одиницях маси, енергії або еквівалентних одиницях за одиницю часу.**

Первинна продукція у водоймищах може утворюватися в результаті фотосинтезу фотоавтотрофів або бактеріального хемосинтезу. Основна частина первинної органічної речовини в гідросфері створюється в результаті фотосинтезу планктонних водоростей. Фітобентос, фітообростання, макрофіти в морях, великих і глибоких озерах звичайно вносять менший внесок в первинну продукцію у порівнянні з водоростями планктону. У малих озерах, дельтах річок, деяких інших водоймищах може спостерігатися зворотна картина.

Відносне значення фіто- і хемосинтетичних процесів в утворенні первинної продукції залежить від умов середовища. При порівнянні ролі фіто- і хемосинтезу у створенні «першоїжі» слід враховувати істотні відмінності енергетики цих процесів.

Хемосинтезуючі бактерії утворюють органічну речовину в результаті екзотермічних процесів окислення деяких відновлених сполук. Джерелом енергії для хемосинтезуючих бактерій служить окислення водню, метану, аміаку або закисного заліза. У природних водоймищах, за винятком водоймищ із специфічним забрудненням і деяких озер в кратерах вулканів, ці речовини утворюються в результаті розкладання органічних речовин, які надходять у водойму ззовні або безпосередньо утворилися в ній. Якщо ці речовини утворилися в результаті розкладання автохтонних органічних речовин, природно, хемосинтез не відіграє ніякої ролі в утворенні первинної продукції.

**Утворення органічних речовин в результаті хемосинтетичних процесів може розглядатися як первинна продукція тільки тоді, коли речовини, які служать джерелом для хемосинтезу, надходять до водоймища ззовні, подібно до сонячної радіації.**

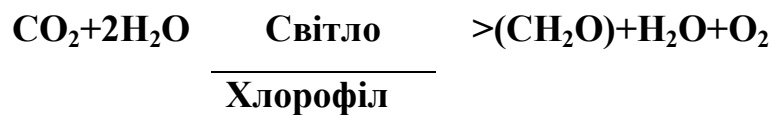
Утворення первинної продукції за рахунок хемосинтезу бактерій в озерах різного типу складає не більше 1,5-3,0 % від інтенсивності фотосинтезу водоростей планктону, що підтверджує положення, висунуте

Г.Г. Вінбергом в 1934 р., про те, що хемосинтез у водоймищах слід розглядати як другорядний процес.

Аналізуючи вищевикладене, можна зробити висновок, що головне джерело первинної продукції у водоймищах – фотосинтез фотоавтотрофів.

В процесі фотосинтезу енергія сонячної радіації, поглинена рослинами, трансформується в потенційну енергію органічних речовин, що синтезуються ними за участю ферментних систем, пов'язаних з хлорофілом.

Процес фотосинтезу і його кінцевий результат можуть бути виражені у вигляді



При розщеплюванні води утворюється газоподібний кисень. З двоокису вуглецю і відновленого з води водню синтезуються вуглеводи ( $\text{C}(\text{H}_2\text{O})$ ) і знову утворюється вода. У темряві фотосинтез припиняється, одночасно припиняється і споживання  $\text{CO}_2$  з середовища і починається використання клітинами еквівалентної кількості розчиненого у воді кисню. Процеси дихання у рослин в темряві йдуть з тією ж швидкістю, що і на світлі. Тому, порівнюючи результати життєдіяльності водного співтовариства на світлі і в темряві, можна розрахувати значення первинної продукції.

**До найважливіших показників первинної продукції планктону відносяться:**

1) Добова продукція фотосинтезу на глибині з відмінними світловими умовами:

$$A_{\max} \text{ M}^3/\text{д}$$

2) Добова продукція під 1 м<sup>2</sup> поверхні:



$$A \text{ м}^2/\text{д}$$

3) Добова або річна продукція фітопланктону:

$$A \text{ м}^2/\text{р}$$

**В процесі продукування органічної речовини виділяють чотири послідовні рівні або ступені:**

1) Валова первинна продуктивність – загальна швидкість фотосинтезу, включаючи ті органічні речовини, які за час вимірювання витрачені на енергетичне забезпечення процесу дихання. Валовий фотосинтез називається асиміляцією.

**Валова первинна продукція – швидкість утворення при фотосинтезі органічної речовини.**

Для макрофітів валова первинна продукція оцінюється як їхній сукупний урожай на корені.

Проте частина продуктів фотосинтезу миттєво піддається окисленню в процесі дихання фотосинтезуючих організмів.

2) Чиста первинна продуктивність – швидкість накопичення органічної речовини в тканинах рослин за вирахуванням тієї частини, яка використовувалася при диханні рослин за даний період, тобто тієї частини, яка енергетично забезпечувала процес дихання. Чиста асиміляція.

**Чиста первинна продукція, що йде на приріст біомаси фотосинтезуючих організмів – це різниця між валовою первинною продукцією фітопланктону, макрофітів або інших автотрофів і витратами на обмін (дихання).**

Для планктону чиста продукція – це різниця між валовою первинною продукцією і диханням (деструкцією) всього планктону. В цьому випадку оцінюється не тільки дихання водоростей планктону, але і дихання зоо- і особливо бактеріопланктону. При цьому ми одержуємо уявлення про значення процесів деструкції органічної речовини в планктоні в цілому. В

цьому випадку правильно назвати первинну продукцію *первинною продукцією планктону*.

3) Чиста продуктивність угруповання – швидкість накопичення органічної речовини, не спожитого гетеротрофами (тобто чиста первинна продукція мінус спожита гетеротрофами).

4) Накопичення енергії на рівні консументів або вторинної продукції.

З рівняння фотосинтезу по кількості кисню, що виділяється при фотосинтезі, або асимілюючого вуглецю неважко розрахувати кількість вуглеводів, що утворилися, а зокрема глюкози ( $C_6H_{12}O_6$ ). Згідно з цим рівнянням одна молекула  $CO_2$ , еквівалентна одній молекулі  $O_2$ . В цьому випадку асиміляційний коефіцієнт ( $AK = O_2/CO_2$ ) і дихальний коефіцієнт ( $DK = CO_2/O_2$ ) дорівнюють одиниці.

В той же час вуглеводи є первинною продукцією фотосинтезу, з якої потім створюються органічні речовини рослин. Для цих речовин середні значення асиміляційного коефіцієнту і дихального коефіцієнту становлять:  $AK=1,18$  і  $DK=0,85$ .

З урахуванням цих значень і слід розраховувати кількість синтезованих органічних речовин за об'ємом виділеного кисню або асимілюючого в процесі фотосинтезу вуглецю. Ці ж значення необхідно враховувати при порівнянні первинної продукції і деструкції у водоймищах.

Продукція планктону може бути виражена в різних еквівалентних одиницях. При переході від одних одиниць до інших приймається, що енергетичний еквівалент кисню при окисненні органічних речовин змішаного складу дорівнює  $14,2$  Дж/мг  $O_2$ , а також, що в органічній речовині міститься  $41\%$  вуглецю від його маси. При цьому  $2,15$  міліграм органічних речовин (ОВ) відповідають  $1$  міліграм вуглецю. При середніх значеннях  $DK=0,85$  і  $AK=1,18$  перехідні коефіцієнти мають наступні значення:  $3,15$  міліграм  $O_2/мг^3$ ;  $44,77$  Дж/мг  $O_2$ ;  $0,69$  міліграм ОВ/мг  $O_2$ .

## 1.2 Автотрофні процеси в океані. Основні реакції фотосинтезу

В океані мешкають водорості та деякі бактерії, які можуть синтезувати органічні речовини з високим вмістом енергії з неорганічних речовин з низьким вмістом енергії, таких як вода та вуглекислий газ. Джерелом енергії для цих організмів служить або світло, або процеси окислення неорганічних речовин. Такі організми не потребують органічних речовин і називаються **автотрофами**.

Коли розглядають кругообіг органічних речовин в океані, автотрофні організми називають первинними продуцентами, оскільки тільки вони продукують в морі автохтонний органічний матеріал.

З урахуванням відмінностей у джерелах енергії для синтезу органічного матеріалу автотрофні процеси поділяються на дві категорії: фотосинтез (якщо використовується енергія світла) і хемосинтез (якщо використовується хімічна енергія).

## 1.3 Основні реакції фотосинтезу

Суть процесу фотосинтезу може бути виражена слідуючим рівнянням (1.1)



де опущені члени, такі як відновлені сполуки  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{H}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{H}_2\text{S}_2\text{O}_3$ , і деякі органічні компоненти можуть бути використані як постачальники водню в  $\text{H}_2\text{A}$ , але тільки світло є джерелом енергії.

Весь процес фотосинтезу не описується тільки одним рівнянням (1.1). Більш детально він описується трьома стадіями, які його складають:

- Засвоєння сонячної енергії та перетворення її на хімічну
- Низка перетворень для забезпечення біохімічних реакцій (АТФ і НАДФ)
- Фіксація CO<sub>2</sub> з використанням АТФ и НАДФ, які утворилися на попередніх стадіях.

Перші дві стадії притаманні тільки фото- синтезуючим організмам, а третя стадія дуже поширена у автотрофних організмів, включаючи хемолітотрофні.

В океані серед фотосинтезуючих організмів у кількісному відношенні найважливішими є водорості.

#### *Питання для самоперевірки*

1. Що називається первинною продукцією?
2. У чому полягає суть поняття первинної продукції?
3. Які показники первинної продукції планктону вважаються найважливішими?
4. У чому полягає поняття валової та чистої первинної продукції планктону?
5. Що собою представляють автотрофні процеси в океані?
6. Які існують основні реакції фотосинтезу?

## **2 МЕТОДИ ВИЗНАЧЕННЯ ПЕРВИННОЇ ПРОДУКЦІЇ ПЛАНКТОНУ**

Для визначення первинної продукції планктону широкого поширення набув метод вимірювання швидкості фотосинтезу у воді, поміщеній в спеціальні склянки, в його кисневій і радіовуглецевій модифікаціях.

### **2.1 Киснева модифікація «склянкового» методу**

Киснева модифікація методу звичайно застосовується при дослідженнях на озерах і водосховищах. Вона була запропонована Г. Г. Вінбергом в 1934 р. в результаті досліджень на підмосковному озері Білому. На цьому озері 25 травня 1932 р. були вперше зроблені вимірювання фотосинтезу планктону методом склянок з метою одержання кількісного виразу визначення швидкості утворення органічних речовин в цьому водоймищі або його первинної продукції. Ця піонерська робота відкрила цілу епоху в гідробіології і започаткувала планомірні продукційні дослідження різних водоймищ.

У основі методу лежить визначення кисню у воді з водоймища, поміщеній в склянки. Для спостереження використовують склянки з білого скла об'ємом 100—200 мл з притертими пробками. Об'єм кожної склянки повинен бути точно відомий. Третя частина всіх склянок повинна бути спеціально затемнена. Звичайно для цього їх ретельно обгортають щільною світлонепроникною матерією, дерматином тощо, або фарбують у чорний колір.

Три склянки – контрольну (результатну), світлу (незатемнену) і темну – заповнюють водою, яку відбирають за допомогою батометра з водоймища, що досліджується. Вода в контрольній склянці «фіксується» розчином хлористого магнію і їдкого лугу для визначення початкового вмісту кисню

у воді. Заповнені водою темні і світлі склянки поміщають у воду досліджуваного водоймища на певний час. Тривалість експозиції склянок найчастіше складає одну добу, оскільки за цей час відбуваються всі циклічні добові зміни умов у водоймищі (освітленості, температури та ін.). В окремих випадках час експозиції може бути більше або менше за добу. Після експозиції склянок в них фіксується розчинений у воді кисень. Валову первинну продукцію (A) за час експозиції склянок визначають по різниці вмісту кисню в світлій і темній склянках в кінці експозиції. Витрати на обмін організмів планктонного угруповання (R) визначаються як різниця вмісту розчиненого кисню у воді затемненої склянки в порівнянні з одержаним, визначають швидкість деструкції органічних речовин. Таким чином чиста первинна продукція є різницею  $A - R$ .

Чисту продукцію планктону слід відрізнити від чистої продукції фітопланктону, яка є валовим фотосинтезом за вирахуванням витрат кисню на дихання тільки фітопланктону. Остання величина не піддається прямому вимірюванню і найчастіше залишається невідомою або оцінюється непрямим чином. Звичайно вважають, що витрати на дихання фітопланктону в середньому досягають 15—20 % валової первинної продукції.

Застосування кисневого методу в оліготрофних водах обмежене в зв'язку з малою чутливістю методу. Цей метод можна упевнено використовувати для водоймищ, вміст хлорофілу *a* у воді яких не менше ніж  $1 \text{ мг/м}^3$ .

## **2.2 Радіовуглецева модифікація «склянкового» методу**

Радіовуглецева модифікація склянкового методу вивчення первинної продукції планктону застосовується на оліготрофних водоймищах, включаючи основні морські і океанічні води.

Вперше ця модифікація була використана Стіман-Нільсеном в 1950 р. під час роботи датської морської експедиції на судні «Галатея».

Радіовуглецева модифікація зводиться до слідуючого.

У пробу води вносять ізотоп вуглецю  $^{14}\text{C}$  у вигляді карбонату або гідрокарбонату натрію з відомою радіоактивністю. Після деякої експозиції склянок воду з них фільтрують через мембранний фільтр і визначають на фільтрі радіоактивність клітин планктону. Швидкість фотосинтезу (мг С/л) розраховується за формулою:

$$A = (rd/Rd)C \quad (2.1)$$

де  $C$  — вміст  $\text{CO}_2$  у воді (мг С/л);

$r_d$  — радіоактивність планктону на фільтрі;

$R_d$  — радіоактивність речовини, внесеної в склянку.

Радіовуглецева модифікація склянкового методу майже на два порядки більш чутлива за кисневу модифікацію. Це дозволяє використовувати її для визначення первинної продукції оліготрофних водоймищ і на таких глибинах в продуктивніших водах, де неможливо встановити швидкість фотосинтезу по приросту кисню. Похибка радіовуглецевої модифікації може бути пов'язана з наявністю так званої позаклітинної продукції, що не враховується стандартними методами, і руйнуванням клітин фітопланктону при фільтрації проб води через мембранні фільтри.

Позаклітинною або екстрацелюлярною продукцією називають виділення клітками водоростей в зовнішнє середовище продуктів фотосинтезу на протязі життєвого циклу.

Стандартні методи не здатні враховувати розчинені продукти фотосинтезу. Це призводить до помилки від 1 до 50%. Продукція розчинених органічних речовин (РОР), що ототожнюється часто з позаклітинною продукцією фітопланктону, в оліготрофних водах може

бути тотожною з продукцією зваженої органічної речовини. Існують спеціальні методи визначення позаклітинної продукції, які достатньо детально викладені в роботі В. В. Бульона.

Одна із слабких сторін радіовуглецевої модифікації полягає в тому, що частина асимілюючого радіовуглецю, що виділяється водоростями при диханні, не враховується. Тому за допомогою цієї модифікації отримують не чіткі значення первинної продукції, які виявляються близькими до значень або чистої, або валової продукції.

Для визначення валової первинної продукції вимірюють швидкість фотосинтезу планктону на декількох горизонтах фотичної зони, яка обмежена поверхнею води і глибиною, якої досягає 1% сонячної радіації, що надходить, тобто на глибині, приблизно  $2,5-5 (S$  — прозорість води (м), виміряна за допомогою білого диска). Звичайно спостереження за швидкістю фотосинтезу проводяться на горизонтах, які відповідають глибинам, рівним  $0,25S, 0,5S, 1S, 2 S, 3 S$ . Склянки з пробами прикріплюють за допомогою спеціальних пристосувань (штативів, затисків, гачків і т.п.) до тросу, який встановлюється у водоймищі у вертикальному положенні. Системи кріплення повинні забезпечувати можливість швидкого і зручного прикріплення і зняття склянок.

Розрахунки первинної продукції під  $1\text{ м}^2$  поверхні водоймища враховують швидкість фотосинтезу планктону на декількох горизонтах фотичної зони, вибраних відповідно до прозорості води.

Для визначення «потенційного фотосинтезу» за допомогою радіовуглецевої модифікації склянкового методу склянки можуть експонуватися поза водоймищем в спеціальних акваріумах. Дані про потенційний фотосинтез дають можливість оцінити відносну продуктивність досліджуваних вод.



### **2.3 Найважливіші характеристики первинної продукції одержані за допомогою обох модифікацій «склянкового» методу**

За допомогою обох модифікацій (кисневої та радіовуглецевої) склянкового методу звичайно одержують наступні найважливіші характеристики первинної продукції:

- 1) добову швидкість фотосинтезу в  $1 \text{ м}^3$  води у поверхні водоймища ( $A_s$ );
- 2) добову швидкість фотосинтезу в  $1 \text{ м}^3$  на глибині з оптимальними світловими умовами ( $A_{\text{опт.}}$ ), причому часто ці два показники співпадають;
- 3) добовий фотосинтез під  $1 \text{ м}^2$  поверхні водоймища ( $A$ ); визначення цієї величини необхідне, наприклад, для порівняння енергії первинної продукції з енергією сонячної радіації, падаючої на поверхню водоймища;
- 4) кількість первинної продукції за сезон або за рік ( $A$ ).

У більшості водоймищ інтегральна продукція за рік мало відрізняється від продукції за вегетаційний сезон, оскільки під льодом і покриваючим його шаром снігу фотосинтез планктону практично припиняється. Виняток становлять лише деякі водоймища, наприклад оз. Байкал, ряд озер Забайкалля, в яких через малу кількість снігу і прозорого льоду підлідний фотосинтез має велике значення для річної первинної продукції.

### **2.4 Розрахунок первинної продукції за вмістом хлорофілу в планктоні**

Визначення вмісту хлорофілу в планктоні дозволяє:

- 1) виразити біомасу фітопланктону в абсолютних одиницях маси;
- 2) розрахувати значення первинної продукції планктону по концентрації хлорофілу, яка закономірно зв'язана із швидкістю утворення органічних речовин в процесі фотосинтезу.

Вперше вміст хлорофілу було визначено Е. М. Крепсом і Н.А.Вержбіцькою у 1930 р. при вивченні планктону Баренцева моря. В

даний час визначення вмісту хлорофілу *a* в планктоні широко використовується при дослідженнях первинної продукції планктону в різних водоймищах.

Суть методу полягає в тому, що тим або іншим способом екстрагують хлорофіл і концентрацію хлорофілу *a* визначають на спектрофотометрах або флуориметрах. Звичайно фітопланктон з відомого об'єму води концентрують фільтруванням на мембранному фільтрі, висушують, а потім екстрагують з нього пігменти в певному об'ємі 90 % ацетону.

Рівняння для розрахунку кількості хлорофілу *a*, прийняте робочою групою ЮНЕСКО, має вигляд :

$$C_{\text{хл}} = (11,64E_{663} - 2,16E_{645} + 0,1E_{630})v/Vl$$

де  $C_{\text{хл}}$  — концентрація хлорофілу *a* (мг/м<sup>3</sup>);

$E_{663}$ ,  $E_{645}$ ,  $E_{630}$  - екстинкція (ослаблення світла) при довжині хвиль 663, 645, 630 нм відповідно;

$v$  — об'єм екстракту (мл);  $V$  — об'єм проби (л);

$l$  — довжина світлового шляху в екстракті (см).

У значення, одержані в червоній частині спектра при вказаних значеннях екстинкції, слід вносити поправку, віднімаючи з них оптичну щільність екстракту на довжині хвилі 750 нм. Враховується неспецифічне поглинання світла на цій довжині хвилі, пов'язане з каламутністю, різними суспензіями та ін.

Для розрахунку первинної продукції за вмістом хлорофілу в планктоні необхідно знати так зване асиміляційне число. *Асиміляційне число* (АЧ) є відношенням всієї кількості хлорофілу *a* до швидкості фотосинтезу і виражається в міліграмах органічної речовини, синтезованої за 1 год, на 1 мг хлорофілу в умовах освітленості, до яких дана система пристосована. Асиміляційне число прийнято виражати в мг С/мг хлорофілу

*a* за добу (САЧ) або годину. Деякі дослідники виражають його в одиницях маси кисню, що виділяється при фотосинтезі, або  $\text{CO}_2$ , що асимілює в його процесі.

Максимальні значення АЧ для озер різних широт знаходяться в межах 3,2—33  $\text{mgO}_2/(\text{mg}\cdot\text{год})$  або 1 — 10  $\text{mlC}/(\text{mg}\cdot\text{год})$ . Середнє асиміляційне число на глибині оптимального фотосинтезу залежить від трофічного статусу водоймища і фізіологічного стану водоростей і дорівнює приблизно 2  $\text{mlC}/(\text{mg}\cdot\text{год})$ . Вміст хлорофілу *a* ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) в озерах і водосховищах знаходиться в наступних межах: оліготрофні - 1, мезотрофні - 1-10, евтрофні - 10-100, високоевтрофні - 100.

Значення первинної продукції для шару води, де умови для фотосинтезу найбільш сприятливі, можливо одержати множенням значення вмісту хлорофілу *a* на АЧ або САЧ. Оскільки нижче і вище за цей шар умови для фотосинтезу погіршуються, загальна продукція в стовпі води або на одиницю поверхні дзеркала водоймища може бути розрахована тільки з урахуванням відхилення освітленості від оптимального значення на різних ділянках фотичної зони.

### *Питання для самоперевірки*

1 У чому полягає суть кисневої модифікації методу визначення первинної продукції?

2 У чому полягає суть радіовуглецевої модифікації методу визначення первинної продукції?

3 Які найважливіші характеристики первинної продукції одержані за допомогою обох методів?

4 У чому полягає суть визначення первинної продукції за вмістом хлорофілу в планктоні?

5 Що означає асиміляційне число?

### 3 ПЕРВИННА ПРОДУКЦІЯ ПЛАНКТОНУ У ВОДОЙМИЩАХ

Продукція фітопланктону у водоймищах, природно, залежить від швидкості фотосинтезу, яка в значній мірі визначається світловими умовами. З глибиною освітленість зменшується і відповідно зменшується і швидкість фотосинтезу. Максимальна швидкість фотосинтезу в одиниці об'єму води ( $A_{\max}$ ) у водоймищах високих або південніших широт при похмурій погоді спостерігається звичайно поблизу поверхні води. У водоймищах помірних і південних широт фотосинтез у поверхні нерідко пригноблюється надмірною інсоляцією. У цих водоймищах  $A_{\max}$  наголошується на деякій глибині, де досягається світлове насичення фотосинтезу. Наприклад, в Рибінському водосховищі і в деяких озерах Латвії первинна продукція на глибині 0,1—0,25 м вище ніж в самому поверхневому шарі води. В озерах Білорусії  $A_{\max}$  спостерігається на глибинах, де інтенсивність сонячної радіації складає 10—35 % радіації, падаючої на поверхню дзеркала озера.

З глибиною умови освітлення швидко погіршуються і нижче певних горизонтів водорості випробовують світлове голодування. Світлове голодування є часткою (%) швидкості фотосинтезу за даних умов освітленості від швидкості фотосинтезу при оптимальній освітленості. Так, ступінь світлового голодування фітопланктону в Рибінському водосховищі на середній глибині в штильову погоду складала 62 %, при силі вітру 3 бали — 87 %, при силі вітру 5 балів — 90 %.

На підставі дослідження залежності швидкості фотосинтезу від освітленості можна розробити ряд розрахункових методів визначення первинної продукції планктону у водоймищах.

Глибини, на яких спостерігається фотосинтез у водоймищах, визначаються прозорістю води. Прозорість води нерідко залежить від великої кількості кліток фітопланктону і, отже, непрямим чином від

величини фотосинтезу. Для озерних водоймищ зв'язок між відношенням  $УА/A_{\max}$  і прозорістю води по диску  $C_{\text{екки}} (S)$  описується рівнянням

$$\sum A = A_{\max} S$$

Наведене рівняння помітно спрощує розрахунки первинної продукції під 1 м<sup>2</sup>, оскільки представляє її як функцію тільки двох змінних —  $A_{\max}$  і  $S$ .

Прозорість води в значній мірі визначається кількістю завислих у воді частинок, у тому числі і вмістом хлорофілу  $a$   $C_{\text{хл}}$  (мг/м<sup>3</sup>) і сестону.

Прозорість води і вміст хлорофілу  $a$  знаходяться між собою в зворотній залежності, яка для вод з низькою кольоровістю може бути описана рівнянням

$$C_{\text{хл}} = 57,7S^{-2,17} \quad (3.1)$$

Для окремих водоймищ рівняння (3.1) може бути використано для орієнтовної оцінки вмісту хлорофілу  $a$  в планктоні за наслідками вимірювань прозорості води за допомогою диска  $C_{\text{екки}}$ .

Зв'язок між прозорістю води і вмістом в планктоні хлорофілу  $a$  може бути порушений присутністю у воді безхлорофільної суспензії. Зворотна залежність прозорості води від концентрації (мг/л) завислих органічних речовин ( $C_{\text{вов}}$ ) досить добре виражена і описується рівнянням

$$S = 3,9C_{\text{вов}}^{-0,70} \quad (3.2)$$

З рівнянь (3.1) і (3.2) легко одержати, що вміст хлорофілу  $a$  і концентрація завислих органічних речовин в воді знаходяться між собою в прямій залежності:

$$C_{\text{хл}} = 3,0C_{\text{вов}}^{1,515} \quad (3.3)$$

або

$$C_{\text{хл}}/C_{\text{вов}} = 3,0 C_{\text{вов}}, \quad (3.4)$$

тобто із зменшенням вмісту органічних речовин в сестоні частка хлорофілу *a* в завислій органічній речовині зменшується. Дійсно, в оліготрофних озерах частка хлорофілу *a* від кількості завислих у воді органічних речовин складає 0,1—0,2 %, у морських водоймищах, де фітопланктон розвинений слабо, - 0,09—0,17 %, у продуктивних озерах— 1—2 %.

Визначення концентрації хлорофілу *a* в планктоні використовується як експрес-метод оцінки ступеня евтрофування якості вод у водоймищах. Це виправдано тим, що кількість хлорофілу досить добре відображає навантаження водоймищ біогенними елементами, особливо фосфором і азотом. На прикладі Великих озер Америки, озер Швеції і Фінляндії була показана пряма залежність між середньою за літо концентрацією хлорофілу *a* і фосфорним навантаженням за рік (Діллон і Ріглер) аналітично розрахували цю залежність і виразили її у вигляді рівняння

$$C_{\text{хл}} = 0,073P_{1,45} P_{\text{заг.}} \quad (3.5)$$

де  $P_{\text{заг.}}$  — середньорічна концентрація загального фосфору у воді ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ).

Подальші дослідження показали, що такого виду залежність, що зображується на графіку увігнутої кривої, є лише лівою частиною загальної S-образної кривої, що більш точно відображає цю залежність. Швидше за все повинна існувати деяка верхня межа концентрації хлорофілу *a*, кількісна оцінка якого поки що не проведена і вимагає додаткових спеціальних досліджень. У такому разі зв'язок концентрацій хлорофілу *a* і загального фосфору, найімовірніше, може бути виражена рівнянням асимптотичної функції, схожої з кривою зростання фітопланктону:

$$y = a(1+bc^{-cx}) \quad (3.6)$$

де  $y, x$  — концентрації хлорофілу *a* і загального фосфору ( $\text{мг}/\text{м}^3$ );

$a, b, c$  — коефіцієнти.

Оскільки при евтрофікації інтенсивно розвивається фітопланктон і зростає кількість хлорофілу в планктоні, відбувається і неминуча зміна оптичних властивостей води, зокрема її прозорості.

Температурні умови у водоймищах неоднозначно впливають на первинну продукцію. З одного боку, при високих температурах швидкість росту водоростей зростає і тим самим збільшуються їх продуктивні можливості, а з іншою — влітку температурна стратифікація з явно вираженим термоклинном і стрибком щільності води створює умови, що перешкоджають опусканню водоростей в глибші шари. Це приводить до збільшення їх кількості в зоні оптимальної освітленості. У періоди гомотермії відбувається сильне перемішування вод і розосередження водоростей у всьому стовпі води, що приводить до збільшення кількості водоростей, що знаходяться в умовах світлового голодування. Значення первинної продукції при цьому, природно, зменшується. При стратифікації збільшення кількості водоростей в поверхневих шарах води приводить до швидкого виснаження запасів біогенів і зменшення первинної продукції. При гомотермії може скластися така ситуація, що водоростям, що знаходяться в умовах світлового голодування, стають доступні біогени в глибинних шарах водоймища. Це стимулює фотосинтез водоростей і приводить до збільшення первинної продукції в глибинних шарах, яка за певних умов може опинитися вище, ніж в поверхневих. У таких випадках наголошуються два піки фотосинтезу — в поверхневих і глибших шарах води.

Значення первинної продукції в одному водоймищі можуть варіювати в широкому діапазоні. Це може бути обумовлено міжрічними змінами чинників зовнішнього середовища (погодних умов, освітленості, кількості біогенів і т.д.). Так, первинна продукція в Рибінському водосховищі в різні роки змінювалася від 1212 до 7733 кДж/м<sup>2</sup>·рік), в оз. Червоному під

Ленінградом — від 2592 до 5016 кДж/(м<sup>2</sup>·рік), в оз. Байкал — від 2926 до 6897 кДж/(м<sup>2</sup>·рік).

Результати досліджень продуктивності озер, розташованих в різних географічних зонах, які були виконані в СРСР за Міжнародною біологічною програмою, показали, що первинна продукція планктону закономірно зростає від північних водоймищ до південних. Первинна продукція в субарктичному оз. Зеленецьком (узбережжя Баренцева моря) складала 33,6 кДж/(м<sup>2</sup>·рік), а в південному оз. Інкіті (Закавказзя) 29 974 кДж/(м<sup>2</sup>·рік), тобто розрізнялася більш ніж в 300 разів. Проте в кожній географічній зоні можуть зустрічатися як оліготрофні, так і евтрофні водоймища.

Дані про первинну продукцію планктону і вміст хлорофілу *a* покладені в основу класифікації водоймищ по їх продуктивності.

Слід зазначити, що класифікація океанічних вод по первинній продукції і концентрації хлорофілу *a* істотно відрізняється від класифікації континентальних водоймищ (табл.3.1).

За цими показниками трофічний статус океанічних вод знаходиться на нижчому рівні в порівнянні з внутрішніми водоймищами.

У Світовому океані значення первинної продукції в різних районах істотно розрізняються. Найбільш продуктивні прибережні зони і особливо зони апвелінгу (табл. 3.2).

Таблиця 3.1 - Первинна продукція (P) і концентрація хлорофілу (C<sub>хл</sub>) в океанічних водах

Води	P, мг C/(м <sup>3</sup> д)	C хл, мг/м <sup>3</sup>
Оліготрофні	0,1-10	0,09—0,21
Мезотрофні	10-100	0,15—0,35
Евтрофні	< 100	2,5—8,5



Таблиця 3.2 - Середнє значення первинної продукції в різних районах світового океану

Район	Частка загальної площі %	Первинна продукція, кДж/(м <sup>2</sup> ·рік)
Відкритий океан	90	2092
Прибережна зона	9,9	4184
Зона апвелінгу	0,1	12552

Максимальна продукція в тропічних зонах апвелінгу Тихого океану наголошується при швидкості підйому глибинних вод біля 1,2- 10-3 см/с і слабого турбулентного перемішування. За відсутності підйому вод і сильному турбулентному перемішуванні в поверхневому шарі до 200 м первинна продукція різко зменшується із-за дефіциту біогенів або винесення значної частини водоростей із зони інтенсивного фотосинтезу. Продукція мілководних естуаріїв, коралових рифів може досягати значних величин (16 736—20 920 кДж/(м<sup>2</sup>·рік), в середньому близько 10 460 кДж/(м<sup>2</sup>·рік)).

У океані первинна продукція планктону складає досить значну частку загальної первинної продукції основних біомів Землі і в деяких його районах опиняється порівнянною з первинною продукцією, наприклад, тропічних лісів.

Таблиця 3.3 - Чиста первинна продукція великих біомів землі

Екосистема	Площа 106 км	Чиста продукція, середня за рік, г/м <sup>2</sup>	Сумарна продукція сухої органічної речовини, 10 т/рік
Континенти	24,5	2200	49,4
тропічні ліси хвойні ліси помірної зони	5,0	1300	6,5
листопадні ліси помірної зони	7,0	1200	8,4
ліси північної півкулі (тайга)	12,0	800	9,6
савани	15,0	900	13,5
тундра	8,0	140	1,1
пустелі, полярні зони	24,0	3,0	0,07
озера, річки	2,0	250	0,5
Загальне для континентів	149,0	773	115
Океан відкритий	332	125	41,5
зони апвелінгу коралові риффи і за рості водоростей	0,4	500	0,2
	0,6	2500	1,6 .
шельф	26,6	360	9,6
естуарії	1,4	1500	2,1
Загальне для океанів	361,0	152	55,0
Всього	510,0	333	170

*Питання для самоперевірки*

1. У чому полягає суть швидкості фотосинтезу та її залежність від первинної продукції?
2. Визначення яких параметрів передбачене обов'язковою програмою гідробіологічних досліджень?
3. Спостереження за якими показниками передбачає повна програма досліджень?
4. Як впливає освітленість та прозорість води на швидкість утворення первинної продукції?
5. Як температурні умови впливають на швидкість утворення первинної продукції?

## 4 ПРОДУКЦІЯ МАКРОФІТІВ

До макрофітів звичайно відносять вищі квіткові рослини, які ростуть у воді і такі, що мають специфічні особливості морфології, пов'язані з проживанням у водному середовищі, а також великі за розмірами водорості, такі, наприклад, як фукуси, ламінарії, хара, а також водні мохи, пливуні, хвоці і ін. В основному макрофіти — це багаторічні рослини.

Продукція макрофітів визначається по їх максимальній біомасі. Тому вивчення макрофітів з метою визначення їх продукції починається з складання геоботанічної карти водоймища, визначення площ у водоймищі, що займає кожний вид рослин, і проведення фенологічних спостережень за ними. Періодично визначається біомаса окремих видів рослин з розрахунку на одиницю площі дна ( $1\text{ м}^2$  площі, займаної конкретним видом, всіма рослинами, всього водоймища).

Для цього проводяться укуси рослин на конкретній площі, наприклад на площі  $0,25\text{ м}^2$ .

Біомаса хари або мохів може бути визначена за допомогою різного виду дночерпальників або спеціальної апаратури. Проте якнайкращі результати можуть бути отримані за допомогою аквалангістів або з використанням підводних дослідницьких приладів. Періодичне визначення біомаси дозволяє прослідкувати її наростання протягом вегетаційного сезону і визначити її значення в періоди вегетації, цвітіння і плодоносіння кожного виду рослин.

Максимальна біомаса макрофітів у водоймищах помірної зони безпосередньо пов'язана з їх кумулятивною продукцією за вегетаційний сезон, а також за рік. Продукція макрофітів за вегетаційний сезон або рік звичайно приймається рівній їх максимальній біомасі, відповідній фітомасі в період плодоносіння. Біомаса рослини може бути виражена в одиницях

маси сухої речовини, абсолютно сухої речовини і маси беззольної органіки або в одиницях енергії. У останньому випадку необхідно брати до уваги їх енергетичну цінність. Калорійність органічних речовин макрофітів знаходиться в межах 17,9—19,4 кДж/г, з урахуванням їх зольності — від 3,0 до 4,1 кДж/г, а у хари вона складає 11,2 кДж/г повітряно-сухої ваги. У ряді випадків біомасу макрофітів виражають в одиницях хлорофілу. Результати досліджень продуктивності макрофітів, виконаних за Міжнародною біологічною програмою, показали, що максимальна біомаса макрофітів у водоймищах помірної зони звичайно не перевищує 700 г сухої маси на 1 м<sup>2</sup> і лише в окремих випадках при переважанні хари складає 1000 г сухої маси на 1 м<sup>2</sup> площі чагарників або 100—3000 міліграм хлорофілу *a* на 1 м<sup>2</sup> що істотно вище, ніж в співтовариствах планктону.

Продукція макрофітів може бути визначена за швидкістю фотосинтезу. Фотосинтез макрофітів досліджується тільки в лабораторних експериментах. У темні і світлі судини поміщаються окремі рослини або їх частини і, так само як у разі планктону, визначається швидкість їх фотосинтезу із застосуванням кисневої або радіовуглецевої модифікацій. Проте слід пам'ятати, що в замкнених судинах, в які поміщаються в експериментах макрофіти, на швидкість їх фотосинтезу, на відміну від фітопланктону, впливають, такі чинники, як дифузія кисню або діоксиду вуглецю з повітря і міжклітинних просторів, а також рух води.

Швидкість фотосинтезу у макрофітів в значній мірі залежить від швидкості циркуляції води і турбулентності. Тому було запропоновано враховувати вплив цих чинників на швидкість фотосинтезу ( $N_s$ ), використовуючи рівність.

$$N_s = (k \sqrt{v}) + N_0 ,$$

де  $v$  — лінійна швидкість руху води;

$N_0$  — специфічна швидкість фотосинтезу при  $v = 0$

$k$  — коефіцієнт.

Більшість виконаних вимірювань фотосинтезу у макрофітів в умовах експерименту показали, що максимальна швидкість їх фотосинтезу складає від 6 до 40 міліграма  $O_2$ /г сухої маси за 1 ч. Ці значення слід розглядати швидше за все як низькі. У удобрених водах протягом періоду швидкого зростання рослин середня швидкість чистого фотосинтезу звичайно знаходиться в межах від 2 до 10 г сирової маси органічної речовини на  $1\text{ м}^2$  за добу, або від 3 до 15 г  $O_2$ /( $\text{м}^2$ -доб) з розрахунку на зону водоймища, займану макрофітами.

Річна продукція макрофітів для помірної зони звичайно розраховується з максимальної за сезон біомаси і середньої швидкості фотосинтезу і найчастіше складає приблизно 1300 г  $O_2$ /( $\text{м}^2$ -рік), причому не перевищує навіть в теплих водах 2000 г  $O_2$ /( $\text{м}^2$ -рік).

#### *Питання для самоперевірки*

1. Які рослини відносяться до макрофітів.
2. Способи визначення продукції макрофітів.
3. Дослідження фотосинтезу макрофітів.
4. Продукція макрофітів в водоймах різного типу, в залежності від їх географічного розташування.

## 5 ПРОДУКЦІЯ ПЕРИФІТОНУ

Існують різні визначення перифітону, проте всі вони схожі в одному: перифітон — це екологічне угруповання організмів, пов'язаних з проживанням на межі твердого субстрату і води. З багатьох визначень перифітону найбільш конструктивним представляється запропоноване А. А. Протасовим: «Перифітон — це специфічне екологічне угруповання гідробіонтів, життєдіяльність яких протікає на розділі рідкої (вода) і твердої (субстрат різного характеру і походження) фаз, в співтовариствах яких прикріплені форми є едифікуючими».

- Методи дослідження перифітону можливо розділити на три основні групи:
- прямі дослідження і збір перифітону;
- дослідження за допомогою експериментальних субстратів;
- експериментальні дослідження функціонування і структури співтовариства перифітону.

При вивченні продуктивності перифітону застосовуються всі три групи методів.

Дослідження, природно, починаються з аналізу складу, визначення чисельності і біомаси співтовариств організмів, що становлять. Це може бути виконано за допомогою різних способів якісних і кількісних зборів, серед яких найбільш прогресивний водолазний метод. Методи із застосуванням експериментальних субстратів також дають можливість якісної і кількісної оцінки населення твердих субстратів, що вносяться у воду. Проте найістотнішим є те, що з їх допомогою можуть бути одержані уявлення про швидкості заселення твердих субстратів і залежності їх від умов середовища, що змінюються. Вони дозволяють визначити просторові і тимчасові характеристики місця існування. Серед третьої групи методів при

вивченні продуктивності перифітону особливе значення мають методи вивчення швидкості фотосинтезу водоростей.

Серед водоростей перифітону розрізняють *епілітон* — співтовариство водоростей на кам'янистих ґрунтах, *епіфітон* — водорості на живих або відмерлих водних рослинах, до перифітону у ряді випадків можна віднести і *епіпелон* — водорості, що розвиваються в зоні розділу вода—дно, які часто називають *фітобентосом*. Найбільший розвиток перифітон одержує в літоральній зоні водоймищ, а також в річках, в багатьох з яких він є єдиним джерелом первинної продукції.

Для визначення продукційних можливостей перифітону А. В. Ассман успішно використовувала запропонований нею метод світлих і темних судин, киснева і радіовуглецева модифікації якого широко застосовуються для цих цілей і сьогодні. З цією ж метою застосовується і кількісне визначення хлорофілу, особливо хлорофілу *a*.

Швидкість фотосинтезу, вміст хлорофілу і первинна продукція перифітону зменшуються з глибиною, тобто у міру зменшення освітленості.

У більшості водоймищ нижня межа розповсюдження перифітону співпадає з величиною, рівною 1 —1,5 і 5 м. Проте в деяких водоймищах (наприклад, в озерах Іссик-Куль і Нарочь) не спостерігається зменшення перифітону з глибиною.

У літній час в багатьох водоймищах продукція перифітону лімітується відсутністю біогенів у воді і низькою освітленістю, обумовленою розвитком макрофітів або цвітінням води. У хащах макрофітів, наприклад, перифітону доступно менше 1% фотосинтетичний активної радіації. У чагарниках очерету роль перифітону в утворенні первинної продукції стає істотною лише у відносно добре освітлених місцях. У зв'язку з цим тут максимум біомаси перифітону спостерігається весною або на початку літа, а у середині літа, навпаки, спостерігається її зменшення.

Швидкість фотосинтезу ( $\text{г O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{доб})$ ) водоростей перифітону в різних водоймищах може варіювати в широкому діапазоні :

оз. Боракс .....	17,3
Ставок (хара) .....	20,3—47,6
оз. Лаврено, епіфітон .....	0,59—5,42
оз. Маріон, епіпелон .....	0,04—1,50
р. Траку, епіфітон.....	4,7 —16,5
р. Темза.....	12
р. Раба, епілітон.....	5,76—38,4
Київське водосховище, фітобентос...	0,56—3,35

Продукція водоростей перифітону може бути значною, особливо в літоральній зоні озер, де іноді вона виявляється тотожною з продукцією фітопланктону (таб.5.1).

Таблиця 5.1 - Значення первинних продуцентів в літоральних зонах водоймищ за літературними даними

Водойми	Продукція %		
	Макрофіти	Фітопланктон	Перифітон
Ставки	53—83,5	7—36	5,5—21
оз. Кубенське	66	22	12
оз. Червоне	54,7	35,8	9,5
оз. Міколайське	57,0	20,0	23,0

*Питання для самоперевірки*

1. Що таке перифітон?
2. Які типи перифітоні розрізняються в водоймах?
3. Методи визначення продукції перифітону?
4. Продукція перифітону у різних водоймах?



## 6 УЧАСТЬ ВОДНИХ ОРГАНІЗМІВ В ПРОЦЕСАХ ТРАНСФОРМАЦІЇ І ДЕСТРУКЦІЇ ОРГАНІЧНИХ РЕЧОВИН У ВОДОЙМИЩАХ

В процесі дихання тварини розсіюють в навколишній простір енергію, кількість якої еквівалентна спожитому ними кисню або деструкції певної кількості органічних речовин. Таким чином, знаючи швидкість обміну речовин у окремих особин і їх кількість, можна оцінити роботу, мінералізації популяції конкретних видів або співтовариств тварин

Швидкість споживання кисню тваринами — найбільш доступний показник швидкості обміну речовин (метаболізму) у них. Це особливо справедливо для гідробіонтів, оскільки вміст кисню у воді вимірюється порівняно простими методами, а результати, що одержують відрізняються достатньою точністю.

*Швидкість споживання кисню тваринами* — кількість кисню, спожитого однією особиною за одиницю часу (швидкість газообміну або швидкість обміну).

Швидкість обміну, віднесена до одиниці маси тіла тварини, називають *інтенсивністю обміну* або питомою швидкістю обміну.

Перемножуючи кількість спожитого тваринам кисню на оксікалорійний коефіцієнт, одержуємо кількість енергії, розсіяної в процесі дихання, з достатньою точністю (можливі відхилення не перевищують  $\pm 3\%$ ).

Численними експериментальними дослідженнями для різних представників тваринного світу встановлена наявність статичної залежності між швидкістю або інтенсивністю обміну і масою тварин. Придатність статичного рівняння для опису даної залежності тепер не викликає сумніву. Особливе значення в цьому відношенні мала робота Хеммінгсена, який показав, що для всіх багатоклітинних пойкилотермних тварин, не дивлячись на відмінності в їх будові, способі життя, місце

існування і дуже великий діапазон індивідуальних мас — від 1-5 до 105 г, - тобто для тварин, що відрізняються по масі тіла на 10 порядків величини, залежності швидкості споживання кисню від їх маси може бути передано рівнянням

$$Q = Q_1 W^k \quad (6.1)$$

де  $Q$  - швидкість споживання кисню (мгО<sub>2</sub>/годину).

$Q_1$  - споживання кисню організмом маса якого дорівнює одиниці (мг, г, кг, тощо);

$k$  - коефіцієнт, що показує як швидкості споживання кисню залежить від маси тварини;

$W$  - маса тіла (мг, г, кг, тощо).

Як показали отримані в ході багатьох експериментів данні, при температурі 20 °С для багатоклітинних пойкилотермних тварин коефіцієнт  $Q_1 = 2.97$ , а  $k = 0,75$ , таким чином рівняння 6.1 набуває вигляд:

$$Q = 2,97W^{0,751}, \quad (6.2)$$

При практичних продукційних розрахунках прийнято виражати показники рівню обміну організмів в енергетичних одиницях. Для цього використовується так званий оксікалорійний коефіцієнт. Він показує яка частка енергії виділяється при окисленні 1 млО<sub>2</sub> і дорівнює 20,30 Дж/млО<sub>2</sub>. Використовую оксікалориметричний коефіцієнт рівняння 6.2 можливо представити у вигляді:

$$Q = 0,594 W^{0,751} \quad (6.2 \text{ a})$$

З рівняння (6.2 а) неважко одержати залежність інтенсивності обміну від маси тварин, розділивши обидві його частини на  $W$ :

$$Q/W = 0,594W^{0,249} \quad (6.2б)$$

де  $Q/W$  — інтенсивність обміну (мл  $O_2$ /годину)

Рівняння Хеммінгсена, звичайно, не означає, що швидкість, або інтенсивність, обміну у всіх тварин самого різного систематичного положення з однаковою масою строго однакове. Відмінності у швидкості обміну у таких тваринних можуть бути достатньо великі. Рівняння Хеммінгсена, так само як і інші подібні рівняння, описує тільки деяку середню інтенсивність обміну, характерну для тварин певної маси.

Різними дослідниками були виконані численні вимірювання швидкості обміну у різних гідробіонтів. Що дозволило розрахувати параметри рівнянь, що відображають залежність швидкості обміну від їх маси. (таб.6.1)

У цих рівняннях значення константи  $k$  в середньому близькі 0,75, тобто значенню, одержаному Хеммінгсеном для пойкилотермних тварин. Це дає підстави вважати, що як єдиний показник ступеня для водних безхребетних тварин слід прийняти  $k=0,75$ .

Порівняння швидкостей обміну у різних тварин по статечних рівняннях, що відображають зв'язок  $Q$  і  $W$ , здійснюється тільки в тому випадку, якщо в рівняннях що порівнюються  $k$  має однакові значення. Тільки за цієї умови можна говорити про схожість або відмінності рівнів обміну ( $Q_1$ ) у конкретних гідробіонтів.

Зрозуміло, при цьому всі члени порівнюваних рівнянь повинні бути приведені до одних і тих же одиниць вимірювань. Якщо, наприклад, в рівнянні  $Q = Q_1 W^k$  маса тварин виражена в міліграмах і необхідно виразити

її в грамах, слід розрахувати нове значення параметра  $Q_1$  використовуючи співвідношення  $Q = Q_1/1000^k$ .

Таблиця 6.1 - Параметри ( $Q_1$ ,  $k$ ) рівняння залежності швидкості споживання кисню від маси тіла деяких гідробіонтів (при температурі 20°C)

Гідробіонт	$Q_1$ , мл O <sub>2</sub> /годин	$k$
Infusoria	0,107	0,750
Rotatoria	0,0767	0,750
Oligochaeta	0,074	0,750
Crustacea	0,125	0,759
Bivalvia	0,066	0,721
Gastropoda (прісноводі)	0,099	0,770
Chironomidae	0,038	0,820
Pisces	0,307	0,810

Складніше йде справа в тих випадках, коли значення  $k$  розрізняються між собою і рівняння розраховані для різних діапазонів  $W$ . У цих випадках слід брати до уваги межі цих діапазонів. Відомо, що чим більший діапазон  $W$ , тим точніше розраховуються значення.

Розглянемо, як зміна діапазону  $W$  впливає на значення  $Q$ , що розраховуються. Припустимо, що були проведені експерименти по вивченню обміну у дрібних планктонних тварин в діапазоні їх індивідуальних мас від  $W=10^{-5}$  г до  $W=10^{-3}$  г, при цьому середня маса у вибірці, що слугувала для розрахунків  $Q$ , складала  $10^{-4}$  г. Прийmemo, що

$k = 0,67$ , а  $Q_1 = 0,0478$  мл O<sub>2</sub>/рік. Отже,

$Q = 0,0478 W^{0,67}$  мл O<sub>2</sub>/г (рівняння А).

Візьмемо тепер  $k = 0,75$  за умови, що при  $W=10^{-4}$  г Q залишиться без зміни. Для того щоб за нових умов величина Q не змінювалася, слід знайти нове значення  $Q_1$ , яке повинно дорівнювати  $0,1$  мл  $O_2$ /рік, або

$$Q = 0,1 W^{0,75} \text{ (рівняння Б).}$$

Нове значення  $Q_1$  у 20,9 разу більше, ніж за рівнянням А. Якщо узяти  $W=10^{-3}$  за рівнянням А, то можна одержати  $Q = 4,67 \cdot 10^{-4}$  мл  $O_2$ /г, а за рівнянням Б —  $Q = 5,62 \cdot 10^{-3}$  мл  $O_2$ /г, що більше на 20 %. Таким чином, переконуємося, що в діапазоні початкових мас тварин заміщення  $k = 0,67$  на  $k = 0,75$  приводить до відносно невеликих відмінностей між значеннями Q, розрахованими за рівняннями А і Б, і до істотних відмінностей значень  $Q_1$ . Тому при необачному порівнянні значень  $Q_1$  у цих рівняннях може виникнути небезпечна ілюзія, що рівень обміну в другому випадку у двічі вище, ніж в першому. Насправді ця різниця багато в чому обумовлена різними значеннями коефіцієнта k.

Розглянутий приклад показує, що неможливо судити про рівень обміну за коефіцієнтом пропорційності ( $Q_1$ ) в статичних рівняннях з різними значеннями k. Для порівняння рівнянь обміну необхідно розрахувати їх нові значення (параметри  $Q_1$ ) при однакових значеннях показника ступеня k з урахуванням середніх значень мас в діапазонах, для яких було розраховано кожне з порівнюваних рівнянь.

Прийнявши для водних тварин показник ступеня рівним  $0,75$  і зробивши необхідні перетворення, одержимо, що у вивчених безхребетних рівень обміну  $Q_1$  (мл/г) виявляється найбільшим у ракоподібних і найменшим у двостулкових моллюсків:

Риби.....	0,476
Ракоподібні.....	0,133
Гастроподи (прісноводі).....	0,095
Олігохети.....	0,115
Хірономіди.....	0,189
Двостулкові моллюски.....	0,057

Для риб приведення рівняння до показника ступеня 0,75 може бути зроблене тільки умовно, оскільки по сукупності всіх даних характерне для них значення цього показника наближується до 0,8. Закономірне збільшення рівня обміну в напрямі від двостулкових моллюсків до личинок хірономід може одержати різне тлумачення. Можливо, це обумовлено збільшенням рухливості тварин, яка в свою чергу пов'язана із збільшенням швидкості стандартного, або основного, обміну.

Так, більшість риб постійно знаходяться в русі і навіть самі малорухливі з них здатні за невеликі проміжки часу розвивати високі швидкості. З іншого боку, двостулкові моллюски або черв'яки в основному малорухливі тварини, що закопуються у ґрунт і характеризуються найнижчим рівнем обміну.

На підтримку життєдіяльності організму і виконання його основних життєвих функцій витрачається певна кількість енергії — витрати на обмінні процеси (основний, або стандартний обмін). Вони можуть бути розраховані по кількості кисню, спожитого тваринам у стані відносного покою. Для переходу від безпосередньо вимірюваних величин спожитого кисню до витрат на обмін слід використовувати співвідношення

$$R = R_1 W^k, \quad (6.3)$$

де  $R$  — витрати на обмін в одиницю часу особиною масою  $W$ ;

$R_1$  — витрати на обмін в одиницю часу особиною масою рівною одиниці (мг, г, кг...);

або  $R = Qqt/Wc$

$Q$  — швидкість споживання кисню особиною масою  $W$ ;

$c$  — калорійність тканин тіла тварини;

$t$  — період часу (доба, місяць, рік);

$q$  — оксікалорійний коефіцієнт.

За допомогою рівнянь залежності швидкості споживання кисню від маси тіла різних гідробіонтів і відповідних значень оксікалорійних коефіцієнтів неважко розрахувати кількість енергії, що витрачається тваринами на обмінні процеси, і еквівалентну кількість органічної речовини, що піддається окисленню, а відповідно і деструкції.

Знаючи розмірну структуру популяції конкретного вигляду і чисельність тварин в ній, можна визначити внесок цих тварин в деструкційні процеси у водоймищі.

Слід ще раз відзначити, що в цьому і раніше приведеному прикладах швидкість обміну розраховується для температури 20°C. Проте добре відомо, що швидкість обміну безпосередньо залежить від температури води, і для отримання дійсних значень швидкостей обміну тварин конкретного вигляду в умовах конкретного водоймища необхідно вносити відповідні поправки в розрахункові значення обміну при змінах температури. Для порівняння змін швидкостей біологічних процесів, у тому числі і обміну із зміною температури, широко використовується коефіцієнт Вант-Гоффа ( $Q_{10}$ ). Він показує у скільки разів збільшується швидкість процесу при підвищенні температури на 10 °C. Значення цього коефіцієнта можуть бути визначені із співвідношення

$$V_2/V_1 = Q_{10}^{(T_2-T_1)/10}, \quad (6.4)$$

Де  $V_1$  і  $V_2$  — швидкості процесу при температурах  $T_1$  і  $T_2$ .

Р.Г. Вінберг показав, що для обміну в діапазоні толерантних температур для конкретних видів значення  $Q_{10}$  може бути прийнято рівним 2,25. Виходячи з цього можуть бути розраховані швидкості обміну при температурах, що відрізняються від тих, для яких розраховані рівняння залежності обміну від маси тварин.

### *Питання для самоперевірки*

1. Що таке швидкість і інтенсивність енергетичного обміну пойкилотермних тварин?
2. Яке рівняння описує залежність рівня енергетичного обміну від маси тварин?
3. Характеристика рівню енергетичного обміну у тварин різних систематичних груп?
4. Як порівняти рівень енергетичного обмін у тварин, якщо значення коефіцієнту  $k$  у відповідних рівняннях відрізняються?
5. Провести практичні розрахунки рівня енергетичного обміну?
6. Що таке температурний коефіцієнт?



## 7 ВТОРИННА ПРОДУКЦІЯ

В результаті утилізації первинної продукції гетеротрофними організмами відбувається утворення органічних речовин, що входять до складу їх тіл, або вторинної продукції. Прийняте в гідробіологічній літературі поняття інтегральної вторинної продукції, у принципі, аналогічно запропонованому Тінеманом. ***Продукція популяції гетеротрофів за певний час є сумою приростів всіх особин даної популяції, що як були в наявності до початку даного відрізка часу, так і народжених за цей час, причому в продукцію включають приріст не тільки особин, що залишилися до кінця періоду, але і тих особин, які через виїдання, відмирання і інші причини не увійшли до кінцевої біомаси популяції.***

Це визначення продукції еквівалентно визначенню чистої інтегральної продукції. З нього виходить, що, якщо йдеться про вторинну продукцію, то немає підстав говорити про валову продукцію, оскільки вона враховує не тільки приріст особин, але і їх витрати на обмінні процеси і відповідає поняттю асиміляції. Ділення продукції на чисту і валову збереглося лише для первинної продукції, оскільки киснево-склянковий метод дозволяє розраховувати чисту продукцію.

З приведеного визначення виходить, що у вторинній продукції необхідно розрізняти соматичну і генеративну складові.

***Соматична продукція є приростом маси (енергії) тіла.***

***Генеративна продукція – приріст маси (енергії) виметених статевих продуктів.***

Крім того, в продукцію входить також і приріст маси інших продуктів, що відторгаються (екзувії, слиз, метаболіти).

Продукція популяції тварин у будь-який момент часу або за будь-який відрізок часу є сумою соматичної ( $P_s$ ) і генеративної ( $P_g$ ) продукції, а

також продукції продуктів (P<sub>e</sub>), що відторгаються, у цей момент або відрізок часу:

$$P = P_s + P_g + P_e.$$

В деяких випадках використовують поняття **потенційної продукції**. Вона є розрахунковою продукцією в ідеальних умовах за відсутності обмежень зростання і розмноження організмів. Потенційна продукція дозволяє одержати уявлення про продукційні можливості вигляду, і іноді може бути корисним порівняти її значення з фактичною продукцією вигляду в конкретних умовах.

Термін «продукція» звичайно використовують стосовно популяції або співтовариства гідробіонтів, оскільки продукція популяції створюється за рахунок соматичного і генеративного приросту особин. В. Е. Заїка запропонував називати приростом особини тільки соматичний приріст.

Виходячи з цього він використовував термін «продукція» стосовно особини. Таким чином був введений термін **продукція особини**. Продукцією особини В. Е. Заїка називає суму приросту тканин тіла (соматичне зростання) і відчужуваних продуктів (гамет, екзувіїв, екскретуємих органічних метаболітів).

Він розуміє продукцію як підсумок процесів асиміляції і дисиміляції

$$(A - R = P)$$

Проте надійні експериментальні методи визначення асиміляції у тварин поки що не розроблені. Через це в більшості робіт асиміляція у гетеротрофних гідробіонтів розраховується як сума приросту і витрат на обмін

$$(A = P + R)$$

Тому термін «продукція» надалі відноситиметься до популяції і угруповання гідробіонтів, а стосовно окремої особини замість терміну

«продукція особини» будемо використовувати термін «приріст». Дуже істотно, що на рівні, популяції, виявляється така форма відчуження продукції, як елімінація особин.

Продукційний процес в популяції протікає за рахунок приросту біомаси, що обумовлено збільшенням маси особин і їх чисельності в результаті відтворення.

Продукція популяції складається з індивідуальних приростів особин, що входять в її склад, включаючи приріст статевих продуктів і інших органічних утворень, які за даний час відокремилися від тіла особини. Тому для розрахунку продукції популяції тварин необхідні кількісні дані про зростання, тривалість розвитку окремих стадій, плодючості, а також про залежність цих величин від умов зовнішнього середовища. При цьому слід враховувати закономірності зростання тварин і керуватися уявленнями про типи зростання, а також загальними уявленнями про залежність тривалості розвитку тварин, плодючості від температури і інших характеристик середовища.

### *Питання для самоперевірки*

1. Продукція популяції гетеротрофів?
2. Соматична продукція і генеративна продукція?
3. Потенційна продукція і продукція особини?

## **8 СПОСОБИ РОЗРАХУНКУ ПРОДУКЦІЇ ПОПУЛЯЦІЇ ВОДНИХ ТВАРИН**

Способи розрахунку продукції популяцій враховують динаміку розмірно-вікового складу популяцій, а для багатоклітинних тварин, крім того, - особливості їх зростання і розвитку.

### **8.1 Продукція гетеротрофних бактерій**

При розрахунку продукції популяції цих організмів враховують швидкість їх розмноження. Оскільки вони розмножуються простим діленням, в результаті якого з однієї материнської клітки утворюються дві дочірні, для визначення продукції популяції цих організмів необхідно уміти розраховувати час подвоєння чисельності їх клітин.

Інтенсивність розмноження бактерій планктону визначають за допомогою «прямого» методу, розробленого М. В. Івановим. Цей метод заснований на обліку змін чисельності (біомаси) бактерій за певний відрізок часу в двох ізольованих пробах води.

У одній пробі розмноження бактерій відбувається за відсутності зоопланктону, а в іншій — у присутності зоопланктону, тобто в ній відбувається розмноження бактерій і одночасне споживання їх тваринами планктону. Зоопланктон з першої проби віддаляється фільтруванням через газ № 49—70 або мембранний фільтр № 6. Зазвичай експеримент проводиться в склянках об'ємом 100 або 250 мл. На початку експерименту у воді цих склянок визначають початкову кількість бактерій, потім їх експонують у водоймищі протягом 12 або 24 годин на тому ж горизонті, на якому були відібрані проби води. У евтрофних південних водоймищах час експозиції скорочується до 8 годин.

Час подвоєння чисельності бактерій (швидкість генерації) розраховується за рівнянням

$$g = t \lg 2 / (\lg B_t - \lg B_0), \quad (8.1)$$

де  $g$  — час подвоєння чисельності бактерій (година),

$t$  — тривалість експозиції (година),

$B_0$  — початкова концентрація бактерій у фільтрованій воді (10<sup>6</sup> кл/мл),

$B_t$  — кінцева концентрація бактерій в тій самій пробі.

Необхідно враховувати не тільки чисельність, але і біомасу бактерій. Для цього вимірюється об'єм клітин до і після постановки досвіду. Біомаса  $B$  (мг/л) бактерій визначається як твір їхньої чисельності в одиниці об'єму води  $N$  (10<sup>6</sup> кл/мл), середнього об'єму бактерійних клітин  $V$  (мкм<sup>3</sup>) і щільності бактерій, яка береться рівною одиниці. (8.2)

$$B = NV \quad (8.2)$$

Розрахунок добового приросту бактерійної маси в цілому рекомендується проводити у термін, необхідний для подвоєння біомаси бактерій, за вище наведеною формулою (8.1), в якій  $B_0$  і  $B_t$  це біомаси бактерій у фільтрованій воді.

Спосіб розрахунку продукції бактерій ( $P$ ) за швидкістю розмноження, розроблений Д. З. Гак, враховує час їхньої генерації:

$$P = B \& t, \quad (8.3)$$

де  $B$  — середня біомаса бактерій;

$\&$  — константа зростання;

$t$  — час експозиції;

$B$  розраховується по початковій і кінцевій концентраціях бактерій за час / у не фільтрованих пробах води:  $B = (B_0 + B_t) / 2$ .

За визначенням, константа зростання

$$\& = \ln 2 / g = 0,693(g \cdot \text{год}^{-1}) \text{ або } 16,63(g \cdot \text{д}^{-1}) \quad (8.4)$$

Продукція популяцій інфузорії за одиницю часу (P) розраховується за формулою

$$P = C_w N W, \quad (8.5)$$

де N — середня чисельність популяції,

W — середня маса особини в популяції,

$C_w = \ln 2/g$  — питома швидкість розмноження або константа зростання.

Звідси

$$P = 1/g \ln 2NW. \quad (8.6)$$

У зв'язку зі складністю отримання початкових даних для розрахунку продукції інфузорій за наведеними рівняннями продукція цих тварин надійніше визначається за допомогою фізіологічного методу.

## 8.2 Продукція популяцій багатоклітинних тварин

Продукція популяцій таких тваринних звичайно розраховується трьома способами. У основі перших двох лежить розрахунок продукції когорти, який веде свій початок від класичних досліджень Бойсен-Іенсена.

*Спосіб Бойсен-Йенсена* дає можливість визначення інтегральної продукції за тривалі відрізки часу. Бойсен-Йенсен розраховував продукцію популяцій масових видів донних тварин (головним чином дрібних двостулкових моллюсків і поліхет — кормових об'єктів камбали і вугра) в двох бухтах Лімфьорда (Данія). Біомаса на початку і кінці року, а також нове поповнення враховувалися їм безпосередньо по дночерпательних пробах. Продукція (P) популяції за рік була сумою приросту особин

старших поколінь, врахованих на початку року, і приросту знов народжених особин. Продукція популяції за період часу  $(t_1, t_2)$  розраховується як

$$P = (B_2 - B_1) + V_e, \quad (8.7)$$

де  $B_2 - B_1$  — різниця між кінцевою і початковою біомасами за період часу  $(t_1, t_2)$ .

Таким періодом для тварин з великою тривалістю життя (крупні молюски, риби і т. п.) може служити рік, для тварин, тривалість життя яких близька до року (наприклад, озерний бокопів), — місяць. Біомаса особин, елімінованих за той же період  $V_e$ , визначається по зменшенню чисельності за цей період і середній масі елімінованих особин. Приймають, що зменшення чисельності за період  $(t_1, t_2)$  лінійне і що середня маса елімінованих особин рівна середній масі особин в популяції за той же період:

$$V_e = W(N_1 - N_2) = 1/2(W_2 + W_1)(N_1 - N_2).$$

Приріст біомаси за період  $(t_1, t_2)$  визначається як

$$B_2 - B_1 = N_2 W_2 - N_1 W_1.$$

Тоді з урахуванням всього сказаного вище рівняння (8.7), можна привести до вигляду

$$P = V_2(W_0 - W_1)(N_1 - N_2) = (W_2 - W_1)N$$

Найпростіше за допомогою цього способу розраховується продукція моноциклічних видів з тривалим періодом життя і коротким періодом нересту. Продукцію памолоді, що народилася в рік дослідження, і продукцію решти вікових класів розраховують окремо і підсумовують.

Як приклад розглянемо розрахунок продукції популяції молюсків *Adasna vitrea*, що входять до складу північно-каспійського бентосу, який був виконаний Осадчих і Яблонською.

Масове осідання молоді адакни відбувається в червні і в подальші місяці продовжується з меншою інтенсивністю. Одночасно відбувається зменшення чисельності молюсків торішньої генерації. Вже в липні в результаті інтенсивного зростання особини молодого покоління, народжені в даному році, змішуються із залишком найбільш дрібних особин торішньої генерації, що приводить до збільшення чисельності всіх розмірних груп молюсків. Продукція популяції визначалася за способом Бойсен-Йенсена:

$$P = (B_2 - B) + B_e,$$

де  $B$  — біомаса спаду популяції за травень—жовтень,  $B_2$  — біомаса популяції в жовтні,  $B_e$  — біомаса популяції в квітні. Розрахунок спаду за місяць проводився за рівнянням

$$N_1 - (N_2 - N_0) = E_n,$$

де  $E_n$  — спад чисельності за місяць  $N_1$  — загальна чисельність популяції в даному місяці  $N_2$  — загальна чисельність популяції через місяць  $N_0$  — чисельність памолоді, що знов народилася, протягом місяця. Так, в травні популяція складалася з крупних молюсків покоління попереднього року, чисельність їх складала 120 тис.екз/га. У червні чисельність зросла до 2640 тис, при цьому памолодь покоління даного року складала 2595,1 тис.екз/га. Залишок молюсків покоління попереднього року в червні склав 44,9 тис.екз/га. Таким чином, спад молюсків покоління попереднього року з червня по жовтень досяг 75,1 тис.екз/га.

За даними про чисельність розмірних груп і середню масу молюсків різної довжини розраховувалися біомаса всієї популяції, середня маса особини в популяції і середня маса молюсків будь-яких розмірних груп.



Так, для покоління даного року за травень і червень було набуто наступного значення:

Місяць	Чисельність, (тис.екз/га)	Біомаса, (кг/га)	Середня маса, (мг)
Травень	120	25,7	214,1
Червень	44,9	8,0	179,0
Спад з травня по червень	75,1	14,76	196,5

### 8.3 Способи наближеної оцінки продукції популяцій тварин

Продукція популяції може бути приблизно розрахована по відомих значеннях питомій продукції ( $C_i$ ) і середнім за досліджуваний час значенням біомаси тварин конкретного виду

$$P = C_b \cdot B; \quad P = C_b (t) dt. \quad (8.8)$$

Питома продукція знаходиться в зворотній залежності від тривалості життя тварин.

Дані про питому продукцію зручно використовувати у порівняльних цілях. Нагадаємо, що питома продукція залежить від умов зовнішнього середовища, зокрема від температури. Це необхідно враховувати при розрахунках продукції популяцій різних тварин в конкретні моменти часу і визначенні на їх основі інтегральної продукції за тривалі періоди часу, протягом яких умови зовнішнього середовища можуть істотно змінюватися.

Наближена оцінка продукції може бути одержана за допомогою так званого **фізіологічного методу**. Розрахунок продукції за допомогою цього методу можливий в тих випадках, коли відомі витрати тварин на обмін (R) а їх співвідношення з продукцією, з застосуванням коефіцієнту використання асимілюючої їжі на зростання ( $K_2$ ):  $K_2 = P/(P + R)$ , звідси  $P = R[K_2/(K_2 - 1)]$ .

Було встановлено, що у водних безхребетних тварин витрати на обмін і продукція за вегетаційний сезон або рік знаходяться між собою в наступній залежності:

$$R = (2,879 \pm 0,046) P, \quad (8.9)$$

звідки  $P = R / (2,879 \pm 0,046)$  кДж/м<sup>2</sup>.

Це свідчить про те, що енергетичний еквівалент продукції популяції в середньому складає близько 1/3 енергії, яка розсіюється тваринами в процесі обміну. З приведеної рівності легко розрахувати, що середнє значення  $K_2 = 0,26$  і у 99 % випадків знаходиться в межах від 0,22 до 0,30. Таким чином, якщо відомі витрати на обмін і коефіцієнт  $K_2$ , то можна оцінити середню за сезон продукцію популяцій тварин.

### *Питання для самоперевірки*

1. «Прямий» методу визначення інтенсивність розмноження бактерій планктону?
2. Визначення біомаси бактеріопланктону?
3. Спосіб розрахунку продукції бактерій (P) за швидкістю розмноження?
4. Розрахунок продукції багатоклітинних тварин методом Бойсен-Йенсена;
5. Способи наближеної оцінки продукції популяцій тварин за допомогою фізіологічного методу?

## 9 ПРОДУКЦІЯ РИБ

Теоретичні основи розрахунків продукції популяції риб, або рибопродукційності, такі ж, як і для безхребетних тварин. Проте тут має сенс спеціально зупинитися на способах розрахунку рибопродуктивності через специфічність кількісних визначень окремих елементів схеми розрахунку. Саме в цьому полягають відмінності між кількісними оцінками продукції безхребетних тварин і риб.

На жаль, деякі дослідники, вкладаючи якийсь особливий сенс в поняття рибопродуктивність, ще дотепер ототожнюють такі поняття, як рибопродуктивність і рибопродукція, рибопродуктивність і улови риб приріст іхтіомаси тих, що вижили за рік риб і продукція риб. Такий невинуватий підхід призводить до виникнення плутанини.

***Рибопродуктивність* — це властивість утворювати (продукувати) за деякий час (місяць, сезон, рік тощо) певну кількість органічних речовин у вигляді продукції риб.**

Виллов риб складає, зазвичай певну частину інтегральної продукції риб і їх запасу у водоймищі. Величина вилову, зокрема, визначається можливостями знарядь лову, які використовуються для вилову риб в конкретних водоймищах. Ототожнення приросту іхтіомаси і продукції риб означає, що беруться до уваги не всі можливі зв'язки в іхтіоценозі і екосистемі. В цьому випадку замість продукції риб, розглядається приріст іхтіомаси. При цьому не враховується приріст тих риб, які були еліміновані за цей час через різні причини, серед яких не останнє місце належить, паразитарному чиннику, пресу хижаків, несприятливим екологічним умовам, тощо.

Продукція популяції риб, як і безхребетних тварин, уявляє суму продукції риб окремих вікових угруповань, що уходять до її складу.

Особливість розрахунків продукції риб полягає в труднощах, що виникають при визначенні чисельності риб конкретних вікових груп. Розроблені різні способи оцінки абсолютної чисельності риб, докладний опис яких можна знайти в спеціальній літературі. Проте жоден з розроблених методів не дозволяє безпосередньо визначити абсолютну чисельність риб, особливо молодших віків.

При оцінці абсолютної чисельності риб вдаються до реконструкції чисельності молоді, моделюючи процеси смертності. Тут ми детально не розглядатимемо способи реконструкції чисельності памолоді, підкреслимо лише, що найбільш поширені з них включають розрахунок коефіцієнтів природної (у промислових водоймищах загальної) смертності риб окремих вікових груп.

При визначенні коефіцієнтів смертності зазвичай приймають, що при стабільних запасах риб і відсутності промислу чисельність окремих поколінь коливається у межах середнього значення, а коефіцієнти смертності риб змінюються залежно від їхнього віку (*V*-подібно) достатньо великі в молодших вікових групах, знижуються в середніх і знову зростають в старших. Для практичних розрахунків запропоновано наступне рівняння:

$$N_t = N_0 e^{P_n(t)}, \quad (9.1)$$

де  $N_0$  - початкова чисельність генерації;  $N_t$  - чисельність наприкінці періоду спостереження;  $P_n(t)$ - поліном 1 - 3-го ступеня.

Побудувавши теоретичні лінії регресії середньої багаторічної чисельності різних вікових груп залежно від їх віку, можна обчислити значення річних коефіцієнтів смертності для кожного віку ( $J_t$ ):

$$J_t = 1 - N_t + 1/N_t. \quad (9.2)$$

Дані про швидкість зростання маси риб можуть бути безпосередньо одержані на підставі рутинного біологічного аналізу риб в уловах. Ці дані характеризують середні значення і не вільні від коливань швидкості росту риб, викликаних зміною зовнішніх умов в різні роки. Ці коливання згладжуються, якщо для визначення швидкості росту риб різних віків використовувати середні багаторічні значення, які можуть бути одержані в результаті відповідної статистичної обробки початкових даних і шляхом побудови кривої зростання риб на підставі опису емпіричних даних за допомогою моделей одного з типів зростання тварин. Зростання маси переважної більшості видів риб може бути описане S-подібній кривій і відповідним їй рівнянням. Проте в популяціях промислових риб звичайно не вдається виявити риб старших віків, а криві зростання середньої особини мають вид параболи. Використовуючи відповідне рівняння, що описує той або інший тип зростання, неважко обчислити середні багаторічні масу і прирости риб різних віків.

Знаючи чисельність риб окремих віків і їх середній приріст, можна розрахувати продукцію риб по рівнянню:

$$P_{t...t+1} = gW_{t...t+1} N_t \frac{Jt}{\ln(1 - Jt)}$$

де  $P_{t,t+1}$  - продукція риб у віці від  $t$  до  $t+1$ ;  $gW_t$  - середній приріст маси однієї особини за час від  $t$  до  $t+1$ ,  $Jt$  - коефіцієнт смертності риб за час від  $t$  до  $t+1$ ;  $N_t$  - чисельність риб у кінці періоду спостережень.

Оскільки при розрахунках період від  $t$  до  $t+1$  за звичаєм складає рік, можна визначити продукцію риб конкретної вікової групи.

Якщо прийняти, що популяція риб знаходиться в стабільному стані, то можна достатньо точно розрахувати продукцію риб окремих вікових груп без урахування коефіцієнтів смертності на підставі даних про приріст риб, елімінованих в результаті природної смертності. При цьому приймається, що смертність залежить від віку і для кожної вікової групи протягом року

залишається постійною. Для розрахунку використовується вже відоме нам рівняння -  $P_{t...t+1} = gW_{t...t+1} (N_t + N_{t+1})/2$ .

Проте при розрахунках за другим способом повинна бути відома чисельність риб всіх вікових класів.

Для реконструкції чисельності молодших вікових груп в стабільній популяції може бути прийнято, що зміна чисельності риб з віком підкоряється експоненціальному закону. У такому разі можливо використання наступного способу для опису одного з найбільш простих варіантів зростання. Будується графік, на якому по осі абсцис в лінійному масштабі відкладається вік риб, а по осі ординат — в логарифмічному масштабі відома чисельність риб всіх віків. У випадку, якщо наголошується експоненціальне зменшення чисельності риб із збільшенням їхнього віку, емпіричні точки розташовуються біля прямої лінії, що проходить під деяким кутом до осі абсцис. Перетин цієї прямої з віссю ординат відповідатиме логарифму чисельності цього літоку. Ці ж дані можуть бути одержані аналітично за допомогою методу найменших квадратів для визначення параметрів рівняння експоненціальної функції:

$$N_t = N_0 e^{at} , \quad (9.3)$$

де  $N_0$  - чисельність цього літоку;  $N_t$  - чисельність риб віку  $t$ ;  $a$  - константа рівняння.

Значення середніх  $P/V$  - коефіцієнтів для окремих видів риб відображають їх видову специфіку. Так, наприклад, для щуки, яка споживає висококалорійну тваринну їжу і веде малорухливий спосіб життя, характерні високі значення  $P/V$ - коефіцієнтів.

Фізіологічний метод використовується і для розрахунку продукції риб. Проте значення коефіцієнтів- $K_2$  дуже залежить від умов нагулу риб і пов'язаних з ними змін швидкості їх росту. В результаті значення  $K_2$  для одного виду риб може значно розрізнятися не тільки в близьких по рівню розвитку кормової бази озерах, але і в межах одного озера в різні роки. Так,

за даними Р. П. Руденка  $K_2$  можуть розрізнятися в подібних випадках в 3 - 4 рази. Неважко визначити, що при цьому значення продукції риб, розраховані за допомогою фізіологічного методу, розрізнятимуться в 5—6 разів. Тому використовувати цей метод для розрахунків продукції риб слід вельми обережно. В той же час необхідно підкреслити, що, на відміну від риб, безхребетні тварини реагують на зміну кормових умов в першу чергу зміною плодючості, а не швидкості росту. Тому значення  $K_2$  для популяцій безхребетних тварин визначаються головним чином їх розмірно-віковим складом, і в даному випадку використання фізіологічного методу для розрахунків продукції популяцій цих тварин виявляється більш виправданим. Проте з урахуванням можливих погрішностей, цей метод все ж таки можна використовувати для отримання орієнтовних оцінок продукції риб.

#### *Питання для самоперевірки*

1. Що ми розуміємо під терміном «рибопродуктивність», рибопродукція, іхтіомаса, продукція та ін.?
2. За яким принципом розраховується рибопродуктивність популяції риб в водоймі?
4. Що таке коефіцієнти смертності і як розрахувати чисельність риб в Популяції?
5. Як розрахувати продукцію окремих вікових груп риб, що входять до складу популяції і популяції в цілому?
6. Які існують способи оцінки чисельності популяції риб?
7. Що таке коефіцієнт  $K_2$ , і як його можливо використовувати при оцінці продукції риб у водоймі?

## 10 ПРОДУКЦІЯ БІОЦЕНОЗІВ

З позицій продукційної гідробіології *біоценоз* це локалізована в часі і просторі система, яка характеризується деякою внутрішньою структурою і складається з взаємопов'язаних популяцій тварин різних видів. Серед популяційних взаємозв'язків організмів, що входять до складу біоценозу найбільш значущі трофічні.

Визначення продукції біоценозів тварин — одне з найбільш складних і найменше вивчених питань продукційної гідробіології і екології в цілому. До складу біоценозів входять популяції тваринних різних видів, які в найбільш простому випадку підрозділяються на два трофічні рівні: нехижих і хижих тварин. Частина продукції окремих популяцій споживається усередині біоценозу хижаками що до нього входять, а частина вилучається з нього, наприклад споживається рибами, що не входять до складу даного біоценозу.

При оцінці енергетичного балансу системи необхідно враховувати, що частина продукції нехижих тварин, що вилучається хижаками, із складу біоценозу, можна прирівняти до кількості асимільованої ними їжі. Не засвоєна хижаками їжа знов потрапляє в круговорот речовин і ув'язнена в ній енергія залишається в системі біоценозу.

Очевидно, що частина енергії асимільованої хижаками їжі розсівається в процесі метаболізму. Згідно загальному визначенню, продукція біоценозу ( $P_b$ ) може бути представлена як різниця між продукцією нехижих тварин, що виражена в одиницях енергії, і енергією, що розсіюється хижаками в процесі обміну:

$$P_b = P_f + P_p - A_p, \quad (10.1)$$

де  $P_f$  - продукція нехижих тварин,  $P_p$  - продукція хижаків;  $A_p$  - що асимілює хижаками їжа.

Взявши до уваги, що



$$A_p = P_p + R_p, \quad (10.2)$$

де  $R_p$  - витрати хижих тварин на обмін, одержуємо інший вираз продукції біоценозу

$$P_b = P_f - R_p. \quad (10.3)$$

Наведені співвідношення справедливі і для кількості речовин, що були продуковані за тривалий період часу.

У вужчому сенсі продукцію біоценозу тварин розглядають при визначенні продукції біомаси конкретних видів, доступної для безпосереднього споживання хижаками, що не входять до складу даного угруповання, наприклад рибами. Тоді

$$P_b = P_f + P_p - C_p, \quad (10.4)$$

де  $C_p$  — раціон хижаків, що входять до складу біоценозу;

Остання рівність широко застосовувалася на практиці при проведенні гідробіологічних досліджень в СРСР, особливо при оцінці кормової бази для риб у водоймищах. Розраховану таким чином продукцію часто називають чистою або реальною продукцією біоценозів або співтовариств тварин.

Проте немає підстав вводити нові додаткові терміни і тим самим вносити зайву плутанину в поняття продукції. Як вже мовилося раніше, стосовно вторинної продукції немає підстав розрізняти валову і чисту продукцію, оскільки, за визначенням, вторинна продукція є саме чистою продукцією. Також не має сенсу називати цю продукцію реальною, оскільки яку-небудь нереальну продукцію уявити собі неможливо. Тому при розрахунках слід розглядати просто продукцію біоценозів або співтовариств тварин.

Автори описаного методу визначення продукції біоценозу застерігають від переоцінки його значення. Річ у тому, що величини, що враховуються при оцінці продукції біоценозу, при використанні для вирішення вищенаведеної рівності підсумовуються. Тому помилка набутого значення продукції перевищує помилки доданків. Істотну трудність представляє

встановлення дійсної ролі хижих і нехижих тварин в системі, визначення типів живлення і складу їжі окремих видів, так само як і дійсних значень асиміляції і раціонів в умовах конкретних водоймищ. Достатньо достовірні значення продукції біоценозу у кожному конкретному випадку можна одержати після ретельного вивчення трофічних зв'язків і трофічної структури біоценозу. При цьому необхідно брати до уваги, що деякі види водних тварин можуть змінювати тип живлення в онтогенезі при зникненні якого-небудь виду їжі або різкому зменшенні її кількості. Так, наприклад, окремі види водних личинок комах, що звичайно харчуються тваринною їжею, при її нестачі легко переходять на споживання детриту, тобто їх слід вважати факультативними хижаками.

Угрупування тварин планктону або бентосу в цілому в конкретному водоймищі можна розглядати як сукупності окремих біоценозів з певними трофічними рівнями. Закономірності, характерні для біоценозів, можуть бути поширені на все співтовариство зоопланктону або зообентосу.

Енергія, одержана з їжею нехижими тваринами угруповання (їх раціон  $C_f$ ), є енергією на вході такої системи, тоді як продукція біоценозу або співтовариства тварин — це корисна енергія на її виході.

Рівняння балансу енергії для біоценозів або угруповань тварин можна записати таким чином:

$$C_f = P_b + R_b + f_b, \quad (10.5)$$

де  $R_b$  - енергія, використана тваринними угрупованнями на енергетичний обмін,  $f_b$  - енергія, що виводиться разом з фекаліями.

У озерах і водосховищах помірних широт продукція ( $\text{кДж/м}^2$ ), що створюється донним населенням за вегетаційний сезон, безпосередньо залежить від середньої за цей період біомаси тварин ( $\text{кДж/м}^2$ ). Ця залежність описується рівнянням

$$P_b = (2,198 \pm 0,496)B. \quad (10.6)$$

З рівняння (10.6) виходить, що продукція угруповань бентосу за вегетаційний сезон прямо пропорційна їх середній біомасі за цей же час і перевищує її приблизно в 2,2 разу, тобто P/B-коефіцієнт за цей період для різних водоймищ може бути прийнятий рівним 2,2. Приймаючи середню тривалість сезону рівної приблизно 150 діб, набуваємо середнього значення питомої продукції -  $0,015 \text{ д}^{-1}$ .

Питома продукція угруповання або біоценозу донних тварин, крім усього іншого, залежить від співвідношення тварин з високою і низькою калорійністю, зокрема личинок хірономід і моллюсків. Орієнтовна оцінка продукції біоценозів або угруповань тварин планктону і бентосу може бути виконана, таким чином, за даними про питому продукцію і середню біомасу тварин, згідно рівнянню (10.6).

Слід підкреслити, що такого роду визначення продукції біоценозів або угруповань тварин використовуються для розрахунку балансу енергії у водоймищах за вегетаційний сезон або рік. Для коротких інтервалів часу співвідношення між продукцією і біомасою необов'язково слідуватимуть, наприклад, рівнянню (10.6). Для таких інтервалів часу продукція може бути і негативної. Проте слід постійно мати на увазі, що якщо за розрахунком виїдання, наприклад рибами, перевищує продукцію кормових організмів, що полягатиме у зменшенні їх біомаси до кінця досліджуваного періоду часу.

#### *Питання для самоперевірки*

1. Що таке біоценоз і які компоненти входять до його складу?
2. Як оцінити енергетичний баланс біоценозу?
3. Що ми розуміємо під чистою продукцією біоценозів?
4. Рівняння балансу енергії для біоценозів?

## 11 СТРУКТУРА І ФУНКЦІЇ УГРУПОВАНЬ ВОДНИХ ТВАРИН

### 11.1 Потоки енергії в популяціях і угрупованнях водних тварин

При вивченні ефективності використання енергії на організменому, популяційному, біоценотичному рівнях організм, популяція і біоценоз розглядаються як системи, зв'язані потоками енергії із зовнішнім середовищем.

Порівняння кількості енергії, що асимілюється окремими видами тварин, що розрізняються за типами росту, масі, дефінітиву, тривалості життя може бути здійснено порівнянням кумулятивного балансу енергії за час розвитку тварин. Поняття кумулятивного балансу енергії було запропоновано Клековським и має вигляд:

$$C_c = (P_c + R_c)/a = A_c/a, \quad (11.1)$$

де  $C_c$ ,  $P_c$ ,  $R_c$ ,  $A_c$  — сумарні (кумулятивні) раціон, приріст, витрати на об'єм і асиміляція відповідно за час життя тварини.

Кумулятивне значення асимілюючої енергії тваринами різних видів за постларвальний (постембріональний) період їхнього розвитку ( $A_c$ ) і їх маса ( $W_d$ ) дефінітиву знаходяться між собою в прямій залежності

$$A_c = (2,500 \pm 0,097) W_d. \quad (11.2)$$

З рівняння (11.2) виходить важливий з біологічної точки зору висновок про те, що рівні за систематичним положенням, розмірами, дефінітивами, і тривалістю життя багатоклітинні безхребетні за період розвитку асимілюють однакову кількість енергії з розрахунку на енергетичну цінність одиниці їх маси дефінітиву. В середньому кількість тієї, що асимілюється ними за цей період енергії приблизно в (2,5) разу перевищує енергетичну цінність їх маси дефінітиву.

Маса, дефінітиву, є приростом маси тварин за період їхнього розвитку ( $P_c$ ). Тому, використовуючи (11.2), неважко визначити, що середнє значення коефіцієнта  $K_2$  за цей період ( $K_2 = P_c/A_c = W_d/A_c$ ) однаково для тварин різного систематичного положення і дорівнює 0,4. Це свідчить про те, що в середньому протягом життя тварини витрачають 40 % асимілюючої енергії їжі на процеси росту (пластичний обмін), а 60 % розсіюють в процесах енергетичного обміну.

Потік енергії в біоценозах водних тварин ( $A_b$ ) є сумою продукції угруповання ( $P_b$ ) і сумарних витрат на обмін у всіх тварин ( $R_b$ ), що входять в його склад.

Потік енергії за вегетаційний сезон  $A_p$  ( $\text{кДж/м}^2$ ) в популяціях донних тварин і планктонних ракоподібних пропорційний їх середній біомасі за той же час і перевищує її в 5 - 40 разів.

Оскільки  $K_2 = P/A_p$ , звідки  $P = A_p K_2$ , то розділивши обидві його частини на  $V$ , одержимо

$$P/V = (A_p/V) K_2. \quad (11.3)$$

Таким чином, коефіцієнти  $P/V$  і  $K_2$  знаходяться між собою в прямій залежності і зв'язані питомим потоком енергії через популяцію ( $A_p/V$ ).

Складові потоку енергії в біоценозах водних тваринах зв'язані між собою цілком певною залежністю.

У біоценозах донних (бентосних) тварин, що розрізняються за структурою, видовим складом і населяють різні за типом і географічним положенням водоймища, продукція ( $\text{кДж/м}^2$ ) біоценозів за вегетаційний сезон пропорційна кількості енергії, що розсіюється ними за той же час:

$$P_b = (0,249 \pm 0,052) R_b. \quad (11.4)$$

Для угруповання тварин зоопланктону ця залежність описується рівнянням

$$P_b = (0,323 \pm 0,039) R_b. \quad (11.5)$$

Середні значення в рівняннях (11.4) і (11.5) достатньо близькі, і з вірогідністю 95 % їх відмінності статистично недостовірні.

На ряду з популяціями для біоценозів введено поняття коефіцієнту ефективності використання асимілюючої енергії на створення біоценозу або ефективності продукування, близького за значенням до

$$K_2:K_{2b} = P_b / (P_b + R_b) . \quad (11.6)$$

Відмінність між  $K_2$  для популяції і для біоценозів полягає у тому, що при розрахунках продукції біоценозів враховується співвідношення в них тварин, що відносяться до різних трофічних рівнів, тоді як в популяціях береться до уваги тільки вікова і розмірна структури.

Також як і для популяції, визначається середнє значення  $P/V$  – коефіцієнтів для біоценозів бентосу і планктону.

Популяції, що характеризуються віковою, розмірною, статевою структурою, є складнішою в порівнянні з організмом системою взаємодіючих особин. У біоценозах водних тваринах, є трофічні рівні або трофічна мережа, тобто для них характерна складніша в порівнянні з популяцією структура

Особина > популяція > біоценоз.

У напрямі від особини до біоценозу зростає питомий потік енергії і знижується ефективність використання енергії їжі, що асимілюється тваринами, на ріст і їх продукцію.

Значення кумулятивного коефіцієнта  $K_2$  за час життя особини приблизно дорівнює 0,4, для популяції донних тварин він не перевищує 0,26, а для біоценозів бентосу – 0,2.

Вивчення потоку енергії на різних рівнях організації показало, що ускладнення біологічних систем супроводжується збільшенням питомого потоку енергії і зменшенням ефективності використання тваринами на утворення продукції енергії, поміщеної в асимілюючій їжі.

*Питання для самоперевірки*

1. Поняття кумулятивного балансу енергії Клековського?
2. Потік енергії в біоценозах водних тварин?
3. Особливості потоку енергії на різних рівнях організації популяції водних тварин?

## **12 СТРУКТУРНІ І ФУНКЦІОНАЛЬНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ УГРУПОВАНЬ ВОДНИХ ТВАРИН**

Система як єдине ціле, що функціонує завдяки взаємодії певним чином організованих елементів, характеризується структурними і функціональними характеристиками. Певний рівень організації біосистеми забезпечується потоками енергії.

Один з показників структури угруповань – їхня різноманітність. Цей показник цілком залежить від складності структури: чим складніша структура, тим більше різноманітність угруповання. Це обумовлено збільшенням числа трофічних зв'язків і екологічних ніш тих тварин, що входять в їх склад, що призводить до збільшення внутрішньосистемних трофічних перебудов. Високий рівень різноманітності угруповань супроводжується спеціалізацією видів, що дозволяє їм ефективніше використовувати джерела енергії.

Найбільш пристосовані до змін умов середовища ті угруповання тварин, в яких перетворення енергії пов'язане з сезонними змінами її надходження. Проте механізм пристосування до сезонних змін умов середовища вимагає витрат енергії на створення спеціальних структур, протікання особливих біологічних процесів і заміщення одних видів іншими.

У районах, де сезонні зміни зовнішніх умов незначні, різноманітність підтримується на постійному рівні і тварини в співтовариствах дуже спеціалізовані, що полегшує одночасне існування в них різних видів.

Для кількісної оцінки структури угруповань тварин, яка характеризує їх різноманітність, використовують різні індекси різноманітності.



## 12.1. Індeksi, які описують біорізноманіття та видове багатство

**Індекс видового багатства** (Сімпсона, який показує «концентрацію» домінування, оскільки його величина тим більше, чим сильніше домінування одного або небагатьох видів).

### 1. Індекс Сімпсона ( $d$ )

$$d = S - 1 / \lg N \text{ (також } S/N \text{ і } S \text{ на } 100 \text{ особин)}, \quad (12.1)$$

де  $S$  – число видів,  $N$  – число особин.

### 2. Індекс Сімпсона ( $c$ )

$$c = F(n_i/N)^2 \text{ індекс домінування} \quad (12.2)$$

$$1 - F(n_i/N)^2 \text{ і } 1/G(n_i/N)^2 \text{ індекси різноманітності}, \quad (12.3)$$

де  $n_i$  – оцінка значущості кожного виду (чисельність, біомаса і т.д.),

$N$  – сума оцінок значущості.

З двох узагальнених індексів індекс Сімпсона надає звичайним видам великої ваги, оскільки при зведенні в квадрат малих відносин  $n_i/N$  виходять дуже малі величини.

Найбільш застосовний в гідробіології індекс Шеннона ( $H$ ), який надає значущості рідкісним видам.

$$H = - \sum F N_i / N \lg 2 N_i / N, \quad (12.4)$$

де  $N_i$  – чисельність кожного  $i$ -того виду;

$N$  – загальна чисельність всіх видів в угрупованні.

Цей індекс підсумовує великий об'єм інформації про чисельність і склад організмів. У відмінності від інших індексів різноманітності, індекс

Шеннона у меншій мірі залежить від величини вибірки і добре відображає різноманітність штучних мікрокосмів.

У гідробіології індекс Шеннона був введений Маргалефом і став широко застосовуватися при оцінці ступеня забруднення водоймищ. Коли надходження енергії ззовні велике, наприклад при забрудненні або евтрофікації водоймищ, рівень різноманітності угруповань водних організмів знижується, структура співтовариства спрощується і тоді вони вже складаються з видів з широкими екологічними спектрами.

Під впливом забруднень, що надходять, в угруповання донних тварин, наприклад, відбувається скорочення трофічних зв'язків. Це виражається в різкому зменшенні кількості або повному зникненні хижих тварин і тварин-фільтратів (губок, молюсків), що приводить до зменшення значення індексу різноманітності.

Різноманітність співтовариств донних тварин певним чином пов'язано із співвідношенням хижих і нехижих тварин. Роль хижих тварин в донних співтовариствах може оцінюватися відношенням асимільованої ними енергії ( $A_p$ ) до раціону нехижих тварин ( $C_f$ ), яке показує яка частка енергії на вході системи використовується усередині неї. Різноманітність співтовариства залишається на достатньо високому рівні і не міняється до тих пір, поки, відношення  $A_p/C_f$  не стає менше 2-3 %. При менших значеннях цього співвідношення індекс різноманітності різко зменшується. (Характерний для забруднених вод).

Наголошується те, що частка хижих тварин більше в різноманітніших угрупованнях. Хижаки більш чутливі до нестабільності середовища і погіршення умов проживання.

У водоймищах не схильних до забруднень, в співтовариствах донних і планктонних тварин серед домінуючих видів переважають стенобіонтні, а в умовах забруднення – еврибіонтні. Різноманітність різко зменшується якщо співвідношення стено – до еврибіонтних видів менше 60%.

Досліджуючи функціональні характеристики співтовариств водних тварин, були встановлені закономірності загально біологічного значення:

- залежність швидкості обміну від маси тварин
- співвідношення між біомасою і продукцією в популяціях тваринних різних видів
- співвідношення між продукцією і витратами на обмін в популяціях і співтовариствах тварин

## **12.2 Стійкість угруповань водних тварин**

Під стійкістю угруповання як системи, мають на увазі відхилення її характеристик від середнього рівня проживання, властивого даному співтовариству. Створені екосистеми, як і співтовариства організмів, що до них входять, можуть існувати до тих пір, поки зовнішні умови, що зумовили їх появу, залишатимуться незмінними. Їх зміна приведе до зміни співтовариств тварин або екосистем, які в деяких випадках наблизатимуться за своїми структурними і функціональними показниками до тих, які характерні для умов певної географічної зони, де локалізовані екосистеми. У міру самоочищення водоймищ відбуваються зміни структурних і функціональних характеристик співтовариств гідробіонтів, і вони наближаються до співтовариств не забруднених ділянок водоймища. Таку здатність біоценозів повертатися в первинний стан іноді називають *еластичністю або пружністю*.

Уявлення про стабільність, стійкості і витривалості співтовариств тварин, засновані на їх структурних і функціональних характеристиках, можуть досить добре описати їх стан. Вони створюють передумови для точнішого прогнозування зміни стану співтовариств тварин і екосистем у тому числі і в результаті антропогенних дій.

### *Питання для самоперевірки*

1. Які основні показники структури угруповань?
2. Які є індекси видового різноманіття та індекси домінування?
3. У чому суть індексу Шеннона?
4. Що описує стійкість угруповань водних тварин?
5. Що таке еластичність або пружність біоценозів?

### 13 БІОТИЧНИЙ БАЛАНС ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ

Енергетичний принцип дослідження водних екосистем і концепція трофічних рівнів, які набули широкого поширення в гідробіології, дозволяють представити отримані результати у вигляді так званих біотичних балансів водних екосистем.

У основі біотичних балансів лежать фундаментальні закони природи — закони збереження. У практиці і теорії гідробіологічних досліджень вже накопичений значний досвід кількісного опису потоків енергії і складання біотичних балансів енергії водних екосистем, проте, потоки речовин в екосистемах і їх впливи на функціонування систем в цілому вивчені ще недостатньо добре. Правда, це зовсім не означає, що дослідження енергетичних потоків мають якісь теоретично значущі переваги перед вивченням потоків речовин в екосистемах. Навпаки, оцінки продуктивності екосистем робляться саме на основі вивчення потоків речовин. Це, наприклад, відноситься до досліджень круговороту біогенних елементів, вуглецю і інших речовин.

При розробці балансового підходу в гідробіології було постульовано, що «... різні по своєму систематичному положенню організми можуть по відношенню до загальних процесів перетворення речовин у водоймищі займати те ж місце». Це революційне положення передувало концепції трофічних рівнів, запропонованій Ліндеманом і надалі успішно використовуваної в екології і, зокрема, в продукційній гідробіології.

В екологічних системах потоки енергії і речовин обумовлені наявністю трофічних зв'язків або трофічних рівнів. Представники кожного трофічного рівня виступають одночасно і як споживачі речовини і енергії тих організмів, які служать їм їжею, і як постачальники енергії і речовини для тих організмів, для кого вони самі виступають як джерела їжі. До споживачів більш високого трофічного рівня переходить частина енергії,

що асимільована з їжею організмами більш низького трофічного рівня. Це частина потоку енергії, яка створюється на конкретному трофічному рівні у вигляді продукції. Біотичний баланс екологічної системи може бути представлений як баланс потоків енергії між всіма трофічними рівнями.

Схема біотичного балансу водних екосистем була запропонована і вперше складена Г.Р. Вінбергом в 1970 р. для оз. Дривяти (Білорусія) при проведенні досліджень за Міжнародною біологічною програмою.

У подальші роки ця схема набула широкого поширення в дослідженнях радянських і зарубіжних гідробіологів. Були складені (і продовжують складатися) біотичні баланси для озер і водосховищ нашої країни, значення первинної продукції в яких розрізнялося майже в 300 разів: від 117 до 33 472 кДж/м<sup>2</sup> за вегетаційний сезон.

Продукція фітопланктону закономірно зростає по напрямку від північних водоймищ до південних. Це, звичайно, не означає, що в північних широтах не можуть зустрічатися продуктивні і високопродуктивні водоймища, а в південних — малопродуктивні. Проте в цілому у високих широтах переважають малопродуктивні, а в низьких — високопродуктивні водоймища.

Аналіз біотичних балансів для різних озер і водосховищ дозволив виявити деякі загальні закономірності.

Сумарна біомаса (кДж/м<sup>2</sup>) всіх гідробіонтів, включаючи водні рослини, бактерії, зоопланктон, зообентос і риби, в екосистемах різних озер і водосховищ зростає пропорційно збільшенню первинної продукції ( $P_p$ ).

$$Y = 0,126P_p. \quad (13.1)$$

З рівняння (13.1) видно, що в досліджених водоймищах різного типу і різної продуктивності сумарна біомаса всіх водних організмів в середньому не перевищує 13 % первинної продукції за рік. Цій загальній закономірності

підкоряються не всі озера. Так, в оз. Каракуль біомаса гідробіонтів складає не більше 0,2 % первинної продукції. У цьому озері основна частина первинної продукції створюється вищими водними рослинами і лише 0,6 % — водоростями планктону.

У озерах біомаса зоопланктону досягає 0,92 біомаси зообентосу. У водосховищах, навпаки, біомаса зоопланктону не перевищує 0,17 біомаси зообентосу. У озерах до 96% (в середньому 78 %) енергії, що асимільована всіма безхребетними, припадає на частку зоопланктону, а у водосховищах — не більше 67% (в середньому 44%). Таким чином, слід чекати, що в озерах основні потоки енергії проходять, через угруповання організмів планктону, а у водосховищах — через угруповання зообентосу. Слід зазначити, що в озерних екосистемах відношення первинної продукції до сумарних витрат на обмін всіма гідробіонтами в середньому становить 1,37, змінюючись від 0,49 до 4,54, а у водосховищах — 0,85, змінюючись від 0,34 до 1,47.

Таким чином, в екосистемах водосховищ витрати енергії на обмінні процеси всіма гідробіонтами перевищують кількість енергії, що міститься в первинній продукції. Це пов'язано з тим, що у водосховищах, на відміну від озер, в продукційних процесах більше значення мають алохтонні органічні речовини. Крім того, у водосховищах частка продукції молюсків в загальній продукції нехижих тварин співтовариств зообентосу приблизно в три рази більше, ніж в озерах.

Можна припускати, що кількість молюсків буде більша в тих водоймищах, в енергетичному балансі яких важливу роль відіграють алохтонні органічні речовини і основні потоки енергії направлені через детритний харчовий ланцюг.

По мірі збільшення первинної продукції в озерах і водосховищах збільшується і потік енергії через бактеріопланктон  $A_{\text{bac}}$  (кДж/м<sup>2</sup> за сезон),

складаючи в середньому майже 90 % первинної продукції у водоймищі. Цей процес описується рівнянням

$$A_{\text{bac}} = (0,893 \pm 0,236) P_p. \quad (13.2)$$

Проте це, звичайно, не означає, що майже вся первинна продукція, що створюється у водоймищах, утилізувалася в них бактеріопланктоном. Приведена рівність свідчить про те, що в озерах і водосховищах бактеріопланктон асимілює кількість енергії, поміщену в органічних речовинах як автохтонного, так і алохтонного походження, яке еквівалентно  $0,893 P_p$ .

Використовуючи рівняння залежності продукції  $P_z$  (кДж/м<sup>2</sup>) і витрат енергії  $R_z$  (кДж/м<sup>2</sup>) зоопланктону від первинної продукції у водоймищах різного типу, розраховані М. Б. Івановою, і беручи до уваги, що для вивчених водоймищ середнє значення первинної продукції за вегетаційний сезон складало 3393 кДж/м<sup>2</sup>, легко розрахувати рівняння, яке відображає залежність потоку енергії через угруповання тварин планктону  $A_z$  (кДж/м<sup>2</sup>) від первинної продукції у водоймищі:

$$P_z = 0,42P_p^{0,887} \quad (13.3)$$

$$R_z = 0,140P_p^{0,907} \quad (13.4)$$

$$A_z = P_z + R_z = 0,180P_p^{0,9}. \quad (13.5)$$

З останньої рівності виходить, що відношення потоку енергії через співтовариства зоопланктону до первинної продукції трохи зменшується у міру збільшення продукції у водоймищах:

$$A_z/P_p = 0,180P_p^{-0,19} \quad (13.6)$$

Таким чином, продукція угруповання зообентосу у водосховищах прямо пропорційна їх первинній продукції і складає в середньому близько 8 % її величини. У найбільш продуктивному середньому серед досліджених озер



(оз. Каракуль) продукція зообентосу не перевищує 0,2 % первинної продукції, а в найменше продуктивному (оз. Зеленецькому) досягає 2 %.

Рівень продукції нехижих тварин в озерах приблизно в 10 разів нижчий, ніж у водосховищах при однакових значеннях первинної продукції в цих водоймищах.

Продукція хижаків бентосу в озерних екосистемах, складає 10 % продукції нехижих тварин.

У водосховищах зв'язок між продукцією хижих і нехижих тварин донних угруповань просліджується лише в тих випадках, коли не береться до уваги продукція молюсків, котрі, як вже мовилося, в цих водоймищах відіграють важливу роль. Серед хижих тварин бентосу в озерах і водосховищах переважають личинки комах, для яких молюски не можуть розглядатися як об'єкти живлення. У такому разі, тобто без урахування продукції молюсків, продукція хижаків бентосу у водосховищах не перевищує 5 % продукції нехижих тварин.

Серед досліджених озер в найменше продуктивному (оз. Зеленецькому) витрати на обмінні процеси у тварин бентосу склали близько 9 % первинної продукції, а в найбільш продуктивному (оз. Каракуль) — біля 0,5%; у найменше продуктивному водосховищі (Рибінському) — 17,9 %, а в найбільш продуктивному (Цимлянському) — 13,6 %.

У водоймищах, первинна продукція яких близька до середньої для вивчених озер і водосховищ, витрати на обмінні процеси в співтовариствах тварин бентосу не перевищують 3 і 20 %.

Відповідно до вищевикладених рівнянь з урахуванням середнього значення первинної продукції вивчених озер і водосховищ і після приведення показника ступеня до однакових значень легко розрахувати відповідні рівняння, що відображають залежності потоків енергії в бентосних угрупованнях від первинної продукції у водоймищах першої і другої групи відповідно:

$$A_z = 0,667 P_p^{0,575} \quad (13.7)$$

$$A_z = 0,274 P_p \quad (13.8)$$

Потік енергії через угруповання тварин бентосу в найбільш продуктивному з водоймищ першої групи складає не більше 1,0 % первинної продукції, а в найменше продуктивному — 8,8 %, у водоймищах з середньою продуктивністю (3833 кДж/м<sup>2</sup> за сезон) — 2,0 %. У водоймищах же другої групи це значення рівне приблизно 27 %.

Приведені дані свідчать про те, що в малопродуктивних озерах роль тварин планктону і бентосу в утилізації органічних речовин, утворених в результаті первинного продукування, більш значуща, чим у високопродуктивних.

Співвідношення продукції угруповань зоопланктону і зообентосу в озерах знаходиться в прямій залежності від відношення первинної продукції планктону до продукції макрофітів в них. У міру зменшення частки макрофітів в первинній продукції збільшується значення угруповань зоопланктону для зообентосу. У мілководних озерах, що добре прогріваються, з розвинутою підводною рослинністю в утворенні вторинної продукції важливу роль грають угруповання бентосу.

У глибоководних озерах, в яких макрофіти розвинені слабо, приурочені лише до вузької літоральної зони або зовсім відсутні, збільшується значення угруповань зоопланктону. У прибережних районах таких озер в тих випадках, коли добре розвинені чагарники занурених і напівзанурених рослин, різко зростає роль угруповань донних тварин. Такі особливості розвитку угруповань тварин планктону і бентосу в різних водоймищах швидше за все пов'язані з різною значущістю в них детритного харчового ланцюга.

Озера з розвинутою підводною рослинністю зазвичай багаті детритом, який може активно споживатися зообентосом і в меншій мірі доступний

зоопланктону. У більшості водосховищ розвиток детритного харчового ланцюга обумовлено надходженням алохтонних органічних речовин, що і забезпечує добрі умови для розвитку с угруповань донних тварин.

В цьому відношенні істотне значення мають дані про швидкість осадження зважених органічних речовин у воді різних водоймищ. Так, наприклад, в мілководному (середня глибина близько 3 м) оз. Щучому (Бурятська АРСР) в літній період частка органічних речовин, яка осідає щодоби, складала 88—129 % кількості утвореного за той же час в результаті фотосинтезу планктону. У інших озерах ця величина змінювалася від 30 до 100 % і зменшувалася з глибиною.

У морських екосистемах частка первинної продукції, що досягає різних глибин, залежить також від вмісту у воді біогенних елементів і глибини і змінюється в мало- і середньопродуктивних водах від 0,8 до 12 %, а в високопродуктивних може сягати 53—60 %. При цьому частка органічних речовин, що відкладаються в донних опадах, і швидкість седиментації завислих органічних речовин вище в продуктивніших зонах.

Ймовірно, відмінностями в осадженні органічних речовин можна пояснити те, що в екосистемах субполярних водоймищ значення потоку енергії через бентос вище, ніж через планктон, а в тропічних і субтропічних водоймищах — навпаки, причому середнє положення займають води помірних широт.

Сумарна кількість енергії, що асимілюється гетеротрофними організмами в малопродуктивних озерах, в середньому досягає 119 % первинної продукції, в озерах середньої продуктивності – 102 %, у високопродуктивних – близько 100 (98,8) %, у водосховищах – 138 %. Наведені цифри говорять про те, що харчові потреби гетеротрофів в малопродуктивних озерах і водосховищах не можуть бути забезпечені тільки за рахунок первинної продукції без використання алохтонних органічних речовин.

Кількість харчового матеріалу, споживаного гетеротрофами в морських екосистемах, складає досить велику частку первинної продукції і залежить від характеру водоймища і типу рослин, в результаті фотосинтетичної активності яких створюється первинна органічна речовина. Крім того, морські гетеротрофні організми в порівнянні з наземними ефективніше використовують органічні речовини, утворені в результаті первинного продукування.

Таким чином, з урахуванням розглянутих співвідношень потоків енергії і первинної продукції в озерах і водосховищах, морських і наземних екосистемах можна зробити висновок про те, що найефективніше утилізувалися органічні речовини, що продукуються в процесі фотосинтезу зелених рослин, в екосистемах прісноводних водоймищ.

Кількість їжі, необхідне хижакам зоопланктону, тобто їхній раціон  $C_c$  (кДж/м<sup>2</sup>), протягом вегетаційного сезону в середньому в різних водоймищах досягає близько половини продукції нехижких тварин планктону :

$$C_c = (0,491 \pm 0,107)P_f \quad (13.9)$$

У угрупованнях донних тварин раціон хижих тварин також складає деяку частку продукції нехижких тварин в озерах і водосховищах відповідно:

$$C_c = (0,452 \pm 0,210) P_f \quad (13.10)$$

$$C_c = (0,152 \pm 0,029) P_f \quad (13.11)$$

У іхтіоценозах також розрізняють хижих і нехижких риб. Проте в порівнянні із зоопланктоном і зообентосом риби є наступним трофічним рівнем, виступаючи як хижаки. Для зручності продукція нехижких риб і раціон хижих риб позначаються так само, як і для угруповань зоопланктону

і бентосу. Слід зазначити, що надійних даних про продукцію і раціони як складових балансової рівності для іхтіоценозів одержано ще недостатньо.

У першому наближенні встановлений цілком певний зв'язок між раціонами хижих риб (кДж/м<sup>2</sup> за сезон) і продукцією нехижих риб в іхтіоценозах деяких водоймищ, яка може бути апроксимована рівнянням

$$C_c = (0,581 \pm 0,116) P_f \quad (13.12)$$

Звертають на себе увагу досить великі значення відносних помилок в рівняннях (13.9) — (13.12), які найчастіше складають близько 20 %, а в рівнянні (13.10) досягають майже 50 %. Це обумовлене різними причинами і, в першу чергу, недостатньою інформацією про спектри живлення гідробіонтів в різних водоймищах.

Відомо, що багато тварин, що вважаються облігатними хижаками, при недостатності тваринної їжі можуть легко переходити на інші джерела живлення. Це характерно як для планктонних і донних тварин, так і для риб. Відзначимо, що в озерах, багатих і бідних бентосом, окуні переходять на хиже живлення в різному віці. У озерах європейської частини СРСР, в яких біомаса тварин бентосу складає 3,3—15 г/м<sup>2</sup>, окуні - еврифаги переходять на хиже живлення в 4–5-річному віці.

Хиже живлення також характерне і для окунів в тих водоймищах, в яких біомаса бентосу менше 2,5—3,3 г/м<sup>2</sup>. У озерах, бідних бентосом, вони стають хижаками, у багатьох випадках активно споживаючи власну молодь.

З рівнянь (13.9) — (13.12) можна зробити ряд важливих висновків. У співтовариствах планктонних, донних тварин і риб харчові потреби хижаків пропорційні продукції нехижих тварин. У озерах і водосховищах харчові потреби хижаків планктону, бентосу і риб за вегетаційний сезон в середньому не перевищують 53 % продукції нехижих тварин за той же час і, як правило, складають 37—74 %. Тільки в угрупованнях донних тварин

водосховищ в середньому раціон хижаків не перевищує 15 % продукції нехижких тварин.

У деяких водоймищах в угрупованнях зоопланктону, зообентосу, а іноді і риб харчові потреби хижаків перевищують продукційні можливості їхніх потенційних жертв ( $C_c/P_f > 1$ ). При такому положенні для задоволення своїх харчових потреб, окрім продукції жертв, хижаки повинні споживати і їх біомасу або переходити на інший вид їжі. При цьому слід було б чекати зменшення біомаси тварин в співтовариствах. Проте жоден дослідник ще не встановив такої тенденції для співтовариств гідробіонтів.

Відношення раціону хижаків до продукції їх жертв ( $C_c/P_f$ ) тісно пов'язане із співвідношенням біомас цих тварин ( $B_c/B_f$ ):

$$C_c/P_f = (3,35 + 0,78) (B_c/B_f). \quad (13.13)$$

З рівності (13.13) видно, що в угрупованнях планктонних і бентосних тварин значення відношення  $C_c/P_f$  перевищує значення співвідношення біомас хижих і нехижких тварин приблизно в 3,4 разу. Це дає можливість, минувши проміжні розрахунки і спеціальні дослідження, за даними про біомасу хижих і нехижких тварин в угрупованнях одержати уявлення про ступінь використання хижакими кормової бази.

З рівняння (13.13) виходить, що

$$C_c = 3,35B_c(P_f/B_f). \quad (13.14)$$

Згідно рівнянню (13.14), раціон хижаків пропорційний їх біомасі і значенню  $P_f/B_f$  - коефіцієнту нехижких тварин. Харчові потреби хижаків, що зростають пропорційно збільшенню їхньої біомаси, можуть бути задоволені при вживанні ними жертв, для яких характерні високі  $P/B$  - коефіцієнта (це або дрібні тварини, або тварини з високою швидкістю росту). Отже, хижакам вигідно споживати саме таких тварин, чисельність популяцій яких

завдяки особливостям зростання і розмноження підтримується на необхідному рівні.

Нехижик риб природно розглядати по відношенню до зоопланктону і зообентосу як хижаків. Прийняте розділення риб на планкто- і бентофагів певною мірою умовно. На ранніх стадіях розвитку всі риби споживають в основному зоопланктон або дрібний зообентос. Відомо, що риби, по відношенню до планкто- або бентофагам, і на пізніших стадіях розвитку споживають в певних співвідношеннях змішану їжу. Тому при зіставленні харчових потреб риб з можливостями кормової бази в конкретних водоймищах необхідно враховувати всю продукцію угруповань зоопланктону і зообентосу.

У тих водоймищах, у складі бентосу яких велике значення мають крупні молюски, при визначенні продукції нехижик тварин, слід враховувати третю частину їхньої продукції. Риби - бентофаги, що харчуються молюсками, здатні утилізувати близько 30 % продукції крупних молюсків, використовуючи в їжу цих тварин на ранніх стадіях їх розвитку.

Сумарний за вегетаційний сезон раціон риб в середньому в озерах досягає 76 %, а у водосховищах — 46 % сумарної продукції угруповань зоопланктону і зообентосу за той же час. Таким чином, протягом вегетаційного сезону риби здатні утилізувати не більше 76 % продукції, що створюється в угрупованнях тварин планктону і бентосу. Близькі значення були одержані, наприклад, для оз. Білого, в якому риби - планктофаги за вегетаційний сезон використовували майже 65 % продукції кормового зоопланктону. В Цимлянському водосховищі риби утилізували в різні роки 46–59 % сумарної продукції зоопланктону і зообентосу, в озерах Якутії – використовували близько 60 % продукції зоопланктону.

Невірно представляти, а тим більше застосовувати в розрахунках, що вся продукція угруповань тварин може бути використана безпосередньо усередині цих угруповань, так само як неможливе повне використання

рибами продукції, що створюється зоопланктоном і зообентосом. Якщо ми приймемо припущення про повне використання, наприклад рибами, продукції кормових організмів, то автоматично не врахуємо елімінацію продукції біомаси цих угруповань за рахунок природної смертності, активності паразитів або живлення навколо водних тварин (амфібій, птахів, савців). Тим самим ми невиправдано спростимо трофічні зв'язки, що реально склалися в екосистемах.

Приведені співвідношення між харчовими потребами хижаків і продукційними можливостями об'єктів їх живлення необхідно брати до уваги при орієнтовних оцінках продуктивності, у тому числі і рибопродуктивності водоймищ. Недооцінка, рівно як і переоцінка, преса хижаків на угруповання водних тварин може привести до помилкових уявлень щодо ступеня використання або неповне використання кормової бази рибами в різних водоймищах.

У багатьох дослідженнях, особливо виконаних установами рибогосподарського профілю, оцінка кормової бази для риб в конкретних водоймищах часто ґрунтується лише на результатах визначення біомас кормових об'єктів. При цьому не вивчаються їх продукційні можливості і не беруться до уваги трофічні зв'язки в угрупованнях тварин. В той же час такі результати служать для обґрунтування рекомендацій по рибогосподарському використанню водоймищ з метою збільшення їх рибопродуктивності, вилову цінних видів риб, акліматизації певних видів для ефективнішого використання нібито неповне використаної рибами кормової бази. У багатьох випадках, що проводяться — нерідко дорогі — заходи, засновані на необґрунтованих прогнозах, не дають очікуваного результату, а іноді і приводять до негативних наслідків. Таким чином, очевидно, що без оцінки продукційних можливостей популяцій тварин і їх угруповань неможливо дати обґрунтування і рекомендації для проведення конкретних господарських заходів.



Друга складність, з якою зустрічаються при оцінці використання рибами кормової бази у водоймищах, полягає в тому, що харчові потреби риб оцінюються за рік, оскільки саме за цей час за звичаєм розраховується їх прирости, продукційні можливості кормових організмів визначаються найчастіше за вегетаційний сезон, тобто як сума їх продукції за коротші періоди часу (декаду, місяць). При цьому не проводиться оцінка точності визначень раціонів риб і продукції їх кормових об'єктів. Порівняння звичайно проводиться з використанням середніх за дані періоди значень раціонів риб і продукції кормових об'єктів. В результаті часто приходять до висновків про невідповідність харчових потреб риб їх кормовій базі у водоймищі і необхідності проведення відповідних акліматизаційних заходів, направлених на усунення такої невідповідності. На прикладі оз. Щучого шляхом послідовного застосування математичних методів показано, що без визначення точності кожної з даних величин неможливо оцінювати відповідність або невідповідність кормової бази харчовим потребам риб.

При оцінці харчових потреб риб в цьому озері були прийняті 50 % діапазони помилок визначення середньої маси, середніх приростів, питомої смертності і чисельності всіх вікових груп риб. Такий діапазон помилок був вибраний з тих міркувань, що в цьому випадку відношення крайніх величин складає близько 2—3, що характерне для мінливості, наприклад, маси або приросту риб в межах окремих вікових груп. Продукція співтовариств кормових об'єктів в озері оцінювалася з помилками експериментально певних значень 30%, що відповідало експертним оцінкам точності визначення початкових величин, використаним в розрахунках. Зроблені припущення щодо помилок визначення початкових величин багато в чому умовні і потребують подальших спеціальних досліджень. Разом з тим слід зазначити, що з урахуванням цих помилок протягом двох років спостережень оцінки харчових потреб риб і оцінки

продукційних можливостей кормової бази озера не суперечили один одному і питання про їх невідповідність не виникло. В той же час було переконливо показано, що при недообліку похибок або їх знехтуванні отримані результати носили випадковий характер. Так, без урахування похибок харчові потреби риб з розрахунку на всю площу водоймища в 1981 р. дорівнювали 753 - 106 кДж/рік, а продукційні можливості кормової бази не перевищували 649-106 кДж/рік; а в 1982 р. ці значення складали 669-106 і 774 - 106 кДж/рік відповідно.

Таким чином, в одному і тому ж озері в першому випадку риbam не вистачало корму, а в другому — його було в надлишку. Разом з тим скільки-небудь істотних змін швидкості росту риб в ці роки відмічено не було. Таким чином, не слід робити висновок про невідповідність кормової бази харчовим потребам риб. Приведений приклад показує, наскільки слід бути обережними у висновках, заснованих на подібних даних.

Слід зазначити, що про рибопродуктивність у водоймищах найчастіше судять по вилову риб. Проте насправді вилов риб складає лише деяку частку їх продукції. У першому наближенні приймають, що в морських і прісних водах, за винятком ставків, вилов не перевищує приблизно 30 % продукції риб. Визначення рибопродукції пов'язане із значними методичними труднощами, причому основна з них — відсутність надійних методів визначення абсолютних запасів риб, тоді як вилов їх відносно легко піддається обліку і в промислових водоймищах реєструється. Як правило, вилов зіставляють з первинною продукцією планктону, оскільки в більшості крупних промислових водоймищ вона грає важливішу роль, ніж продукція макрофітів, мікрофітобентосу і водоростей перифітону. У багатих макрофітами водоймищах, в яких їх значення в утворенні первинної продукції достатньо велике, ефективність утилізації макрофітів гідробіонтами набагато менше, ніж водоростей планктону, оскільки тільки невелика частина продукції макрофітів поступає в пасовищний трофічний

ланцюг. Виняток становлять деякі тропічні водоймища з добре розвиненою водною рослинністю, яка активно споживається рибами -фітофагами.

Кількісний зв'язок між виловом риби і рибопродуктивністю озер, водосховищ і морів був вперше встановлений В.В Бульоном і Г.Г.Вінбергом шляхом узагальнення даних по 22 озерам, 14 водосховищам і 6 морям. В результаті було одержано рівняння, що відображає цю залежність

$$Y_f = (1,8 \pm 0,9) \cdot 10^{-3} P_p. \quad (13.15)$$

За даними, що були на той час, рибопродуктивність (у відсотках від первинної продукції) водоймищ, що оцінюється у вигляді вилову риби, мала наступні характерні значення: Світовий океан — 0,01—0,02%, озера, водосховища, внутрішні моря — 0,1—0,3%, ставки — 0,5—2%.

Пізніше В. В. Бульон узагальнив матеріали по 43 озерам, 20 водосховищам, 8 морям і 19 ставкам. Він показав, що відносний вилов в озерах не перевищує 0,02—0,4 % первинної продукції і, так само як первинна продукція, знаходиться в зворотній залежності від широти. У водосховищах вилов складає від 0,02 до 0,5 % первинної продукції, яка, як і вилов, максимальна в тропічних водоймищах Індії і мінімальна в верхньоволжських водосховищах. У морських і океанічних водах вилов риби, так само як в озерах і водосховищах, змінюється від 0,02 до 0,4 % і по абсолютній величині виявляється максимальним в Азовському морі, а мінімальним — в Білому морі і Світовому океані. В. В. Бульону не вдалося виявити великих відмінностей в абсолютних значеннях первинної продукції і вилову риби, а також у відносних значеннях вилову між озерами, водосховищами і морями. Як видно з цього малюнка, вилов риби, як правило, складає 0,1—0,3 % первинної продукції. Менші значення вилову при високих значеннях первинної продукції можуть свідчити тільки про недостатню експлуатацію водоймищ.

Найбільші відносні значення вилову риби, природно, характерні для рибоводних ставків. Вони змінюються в вузькому, на відміну від інших досліджених водоймищ, діапазоні (від 0,44 до 2,16%), складаючи в середньому 1% первинної продукції. Слід підкреслити, що саме в цих водоймищах наголошуються дуже високі значення первинної продукції, що досягають 125 520 кДж/(м<sup>2</sup>/рік).

У тропічних водах зростає роль рослиноїдних риби, які теоретично повинні ефективніше використовувати первинну продукцію. Проте і рибоводних ставках, що розташовані в тропічній зоні вилов риби в середньому складає не більше 1% первинної продукції. Можна припустити, що в цих високопродуктивних ставках, що характеризуються вузьким трофічним шаром, велика частина первинної продукції мінералізується за рахунок дихання гетеротрофних організмів і лише незначна її частина дістається риби-фітофагам.

Вилов в ставках, рибоводів, можна визначити з більшою точністю, ніж в інших водоймищах. В результаті облову ставків з них вилучається майже вся продукція риби.

Збільшення рибопродуктивності природних водоймищ можливо шляхом підвищення первинної продукції при збереженні природних трофічних ланцюгів і її раціонального перерозподілу, оптимізації вилову риби за рахунок вилову конкретних розмірних груп, а також акліматизації безхребетних для зміни кормових умов у водоймищі або риби з метою оптимального використання всіх трофічних ніш кормової бази водоймища.

Слід зазначити, що всі вказані шляхи підвищення рибопродуктивності водоймищ використовуються в практичній діяльності. Проте бажаного результату досягають рідко. Це, можливо, обумовлено, зокрема, тим, що у всіх вказаних випадках не приймається до уваги обов'язкова зміна структури угруповань і екосистем в цілому, яка спричиняє за собою зміни функціонування. При цьому зміни структури і функціонування екосистем

відбуваються в результаті додатку певних зусиль і витрат, енергетичних і матеріальних. Відсутності досліджень в цьому напрямі ускладнює, а іноді навіть робить неможливою видачу рибогосподарським організаціям надійних науково обґрунтованих і економічно вигідних рекомендацій по збільшенню рибопродуктивності природних водоймищ.

Використовуючи приведені значення відношення продукції риб до первинної продукції в різних водоймищах, спробуємо в першому наближенні оцінити відносні значення потоків енергії в іхтіоценозах. Для цього скористаємося коефіцієнтом  $K_2$ . Як і інші дослідники, для іхтіоценозів приймемо його в середньому рівним 0,2. Оскільки  $K_2 = P/(P + R)$ , неважко розрахувати, що в тих випадках, коли, наприклад, в озерах, водосховищах і внутрішніх морях продукція риб складає 0,06 % первинної продукції, витрати на обмін риб іхтіоценозу не перевищують 0,24% первинної продукції. Аналогічним чином, коли продукція риб складає 1,2% первинної продукції, витрати на обмін у риб складають 4,8% первинної продукції. У іхтіоценозах рибоводних ставків, витрати, на обмін у риб рівні приблизно 12% первинної продукції. Приведені значення слід розглядати лише як орієнтовні, тобто як показник певних тенденцій. Виходячи з цього можна розрахувати, що потоки енергії в іхтіоценозах в озерах і водосховищах складають приблизно 0,3—6% первинної продукції, а в ставках — 15%.

Зростання продукції риб і потоку енергії в іхтіоценозах рибоводних ставків, забезпечується проведенням різних заходів, направлених, з одного боку, на збільшення їх продуктивності, а з іншого — на скорочення трофічних ланцюгів в екосистемах цих водоймищ. Головна мета таких заходів — зменшення втрати енергії на обмінні процеси гідробіонтів. Іншими словами, збільшення продукції риб і їх вилов в рибоводних ставках, забезпечується змінами структури і функції природних екосистем.

Такий стан може підтримуватися тільки за рахунок постійного притоку зовнішньої енергії, у тому числі і в результаті господарських заходів.

Потоки енергії в угрупованнях водних організмів пропорційні їх біомасі. Так, потік енергії за вегетаційний сезон (кДж/м<sup>2</sup>) в угрупованнях бактеріопланктону озер і водосховищ перевищує середню за той же час біомасу бактерій приблизно в 214 разів:

$$A_{\text{вас}} = 213,81, \quad (13.16)$$

а в угрупованнях зоопланктону і зообентосу — в 8,4 і 2,3 рази відповідно:

$$A_z = 8,36B \quad (13.17)$$

$$Ч_{\text{и}} = 2,297B. \quad (13.18)$$

Відношення  $A/B$  для угруповань тварин, таке саме як і для їх популяцій. Питомий потік енергії, виявляється найбільш великим в угрупованнях дрібніших організмів, що характеризуються високими значеннями питомої продукції і  $P/B$ - коефіцієнтів.

Розгляд  $P/B$ - коефіцієнтів для бактеріопланктону в досліджених озерах і водосховищах показав, що за вегетаційний сезон в різних водоймищах їх значення варіюють в досить широкому діапазоні — від 22 до 132. Проте найчастіше наголошувалися значення, рівні приблизно 50 або 100, а середнє складало 74. З рівняння залежності продукції зоопланктону від його біомаси, розрахованого М. Б. Івановою, яка мала достатньо підстав і прийняла показник ступеня рівним одиниці. Легко визначити, що середнє значення  $P/B$ - коефіцієнтів для різних водоймищ за вегетаційний сезон в угрупованнях зоопланктону рівне приблизно 14,2, а для угруповань зообентосу в середньому перевищує 2,2. Приймавши у водоймищах помірної зони тривалість вегетаційного сезону рівної 150 діб, неважко розрахувати, що середня питома продукція в різних озерах для бактеріопланктону складає  $0,493 \text{ д}^{-1}$ , зоопланктону —  $0,095 \text{ д}^{-1}$ , зообентосу

— 0,015 д<sup>-1</sup>. Розрахована середня питома продукція для бактеріопланктону близька до характерної для мезотрофних озер, оскільки у водоймищах різної продуктивності відмічені наступні значення питомої продукції бактеріопланктону (д<sup>-1</sup>):

Оліготрофні .....	0,2—0,3
Мезотрофні .....	0,4—0,6
Евтрофні.....	0,7—0,9

Таким чином, для угруповань гідробіонтів, що складаються з дрібніших організмів, характерні вищі значення питомої продукції (д<sup>-1</sup>) і потоків енергії:

В результаті досліджень біотичних балансів екосистем водоймищ різного типу і географічного положення були виявлені деякі загальні закономірності, частина яких була виражена у вигляді кількісних залежностей, представлених відповідними рівняннями. Для більшості цих залежностей характерний досить великий розкид емпіричних даних — достатньо широкий довірчий інтервал. Серед можливих причин відхилень початкових даних від середніх значень головна — точність вимірювань. Спеціально проведені дослідження точності визначення початкових даних показали, що, наприклад, середній за вегетаційний сезон вміст хлорофілу *a* у фітопланктоні Рибінського водосховища може бути визначено з точністю близько 10 %, а за окремі періоди — з точністю від 10 до 60 %. Точність визначення біомаси бентосу складає 15—20 %. Похибка оцінок абсолютної чисельності риб унаслідок великих відмінностей їх щільності в різних біотопах одного водоймища зазвичай складає 250—300%, оцінка раціонів риб, розрахованих виходячи з чисельності;— більше 100 %, оцінок рибопродукції після обробки озер іхтіоцидами — близько 10 — 25%. Похибка у розрахунках раціонів риб, виходячи з індексів споживання досягає 50 %. Раціони окремих особин можуть бути розраховані з

найменшими помилками за балансовим рівнянням з використанням коефіцієнтів  $K_1$  і  $K_2$ . В цьому випадку похибка оцінки раціонів не перевищує 15—50%.

Приведені значення показують, що похибки початкових даних можуть бути значними і залежать як від предмету дослідження, так і від використаних методів.

Відхилення емпіричних даних від очікуваних середніх значень може бути обумовлено також наявністю яких-небудь чинників, не врахованих при конкретних дослідженнях. При вивченні кількісного зв'язку продукції і витрат на обмін в угрупованнях зоопланктону в басейні р. Вілюй було показано, що великий діапазон даних обумовлений структурними відмінностями угруповань окремих ділянок річок, які були оцінені індексом різноманітності Шеннона. Співвідношення біомас личинок хірономід і молюсків, що відображає структурні відмінності угруповань макробентосу, в значній мірі визначає питому продукцію макробентосу в озерах різної продуктивності і різного географічного положення.

Цілком очевидна необхідність отримання оцінок похибок вимірювань і проведення кількісного аналізу різних чинників, що впливають на досліджувані функціональні взаємозв'язки, серед яких важливу роль відіграють структурні характеристики угруповань водних організмів. Так, найбільшу наукову значущість мають дослідження причин індивідуальних відхилень емпіричних даних від середніх значень функціональних залежностей.

При послідовному застосуванні балансового підходу в ході вивчення біологічної продуктивності водних екосистем були проведені кількісні дослідження взаємозв'язку окремих складових біотичного балансу цих систем. В результаті вдалося виявити ряд загальних закономірностей, представлених у вигляді рівнянь регресії, які можуть широко застосовуватися в різних розділах гідробіології, зокрема для прогнозування



основних напрямів розвитку екосистем і їх складових. Так, по раніше наведених рівняннях конкретних залежностей, можна в першому наближенні оцінити можливі зміни продукції і потоків енергії в угрупованнях планктону, бентосу і риб при евтрофуванні водоймищ, які знаходитимуться в межах довірчого інтервалу при прийнятому ступені вірогідності. Поза всяким сумнівом, такі оцінки украй необхідні і дають можливість визначити напрям загальних процесів в екосистемах. Проте не слід сподіватися на те, що за допомогою приведених вище рівнянь можна розрахувати або оцінити зміни стану екосистеми конкретного водоймища. Такого роду завдання може бути точно вирішене лише в результаті вивчення саме даної конкретної екосистеми.

#### *Питання для самоперевірки*

1. У чому полягає енергетичний принцип дослідження водних екосистем і концепція трофічних рівнів?
2. У чому суть поняття трофічних рівнів?
3. Що собою являє схема біотичного балансу водних екосистем?
4. У чому полягає роль тварин планктону і бентосу в утилізації первинної продукції високо- і низькопродуктивних водоймищ?
5. Що спільного і відмінного у співвідношенні потоків енергії і первинної продукції в озерах і водосховищах, морських і наземних екосистемах?
6. У чому полягає співвідношення потоків енергії нехижих і хижих риб в водоймах різного типу?
7. Які можливі помилки при оцінці продукції іхтіоценозів?

## 14 ЕВТРОФУВАННЯ І ЗАБРУДНЕННЯ ВОДОЙМИЩ

Особливу увагу всіх гідробіологів привертають водоймища, що знаходяться під сильним антропогенним впливом. Антропогенна дія на водоймище може призвести до його евтрофування або забруднення. Необхідність розрізняти ці процеси була спеціально підкреслена Г. Г. Вінбергом.

При евтрофуванні водоймищ відбувається різке збільшення біомаси фітопланктону і первинної продукції, масовий розвиток синьо-зелених водоростей, що призводить до цвітіння води. В результаті прозорість води зменшується, відбувається накопичення органічних речовин, на окислення яких витрачається кисень, і як наслідок - дефіцит кисню або навіть повністю анаеробні умови.

Зміна газового і світлового режимів неминуче супроводжується структурними змінами в угрупованнях гідробіонтів.

Розглядаючи в загальній формі наслідки надходження у водоймище органічних речовин, Г. Г. Вінберг розрізняє три можливі випадки.

*У першому випадку*, коли у водоймище надходять органічні речовини і біогенні елементи у нормальному співвідношенні C: N : P, вони піддаються повній мінералізації, продукти якої слугують фотосинтезу еквівалентної кількості органічних речовин при однаковій кількості поглиненого і виділеного кисню. Стаціонарний стан системи може зберігатися лише за умови видалення з неї кінцевої продукції, кількість якої еквівалентна кількості надійшовших органічних речовин і біогенів. Це може здійснюватися шляхом поховання у донних накопиченнях мулу, біостокую, вилову риб та ін. Якщо надходження органічних речовин не компенсується видаленням кінцевої продукції, відбувається евтрофування водоймища.

*У другому випадку* у водоймище надходить надмірна кількість біогенних речовин. В результаті їхньої мінералізації і фотосинтезу

утворюється еквівалентна кількість органічних речовин і залишається надлишок біогенів, який слугує новоутворенню органічних речовин і надходження у воду еквівалентної кількості кисню. У водоймищі утворюється більше органічних речовин, ніж надходить ззовні. Спостерігається переважання продукції над деструкцією, позитивний біотичний баланс органічних речовин і вища, в порівнянні з першим випадком швидкість евтрофування водоймища.

Нами будуть розглядатися тільки забруднення органічними речовинами. Токсикологія, що оцінює вплив токсичних речовин на екосистеми, розглядається як особлива наукова дисципліна.

*У третьому випадку*, коли у водоймище надходять органічні речовини з дефіцитом біогенів, з продуктів їх мінералізації синтезується менша кількість органічних речовин і виділяється менша кількість кисню при фотосинтезі, недостатня для окислення органічних речовин. Тому на їхнє окислення витратиться розчинений кисень, його вміст у воді знижується, а вміст діоксиду вуглецю, навпаки, збільшуватися. За таких умов деструкція перевищить продукцію, енергетичний баланс буде негативним і відбудеться забруднення водоймища.

При великому евтрофуванні, особливо в другому випадку, відбувається так зване вторинне забруднення. Воно спостерігається, наприклад, при масовому гнитті синьо-зелених водоростей, заморах риб та ін.

На початку процесу евтрофування відбувається збільшення біологічної продуктивності, що лімітується браком біогенних елементів, але при цьому ще не відбувається різкої перебудови екосистеми. На цій стадії, за певних умов, водоймище може бути успішно використане в рибогосподарських цілях. Проте не можна забувати про те, що без спеціальних заходів, направлених на запобігання подальшому

евтрофуванню, водоймище швидко перейде в наступну стадію, яка вже не буде сприятливою для рибного господарства.

При евтрофуванні і забрудненні водоймищ відбуваються зміни видового складу біоценозів, їх структури і функціонування. При цьому при евтрофуванні зміна видів може відбуватися без зменшення видового різноманіття, а іноді навіть спостерігається збільшення загального числа видів. По мірі зростання забруднення відбувається заміщення одних видів іншими і різке зменшення їх числа. Як правило, залишаються лише евтрибонтні види, здатні існувати в умовах з низьким вмістом кисню у воді і високої концентрації розчинених і завислих органічних речовин.

Збільшення загальної біомаси гідробіонтів і їх продукції при евтрофуванні водоймища пропорційно збільшенню кількості первинної продукції, а у разі забруднення — надходженню органічних речовин ззовні.

Евтрофування багатьох водоймищ обумовлене збільшенням фосфорного навантаження. Для більшості оліготрофних вод саме фосфор вважається лімітуючим біогенним елементом. Хоча, води деяких озер містять відносно багато фосфатів і їх продуктивність лімітується браком азоту. Прикладом такого озера може бути Севаш.

У роботі Фолленвейдера демонструє зв'язок між середньою глибиною декількох добре вивчених (в основному європейських) озер і річним надходженням в них загального фосфору. Також показано, що максимально допустиме навантаження фосфору на оліготрофні озера, крім того, залежить і від їх проточності. При одній і тій же середній глибині озер з високою проточністю евтрофування настає при вищих навантаженнях фосфору в порівнянні з озерами з низькою проточністю. Фолленвейдер розглянув ці співвідношення на математичній моделі озера, що переміщується. Потім на підставі даних для озер США і Канади він показав, що отримані за допомогою моделі результати добре узгоджуються з емпіричними даними.

Для багатьох озер була встановлена пряма залежність між вмістом у воді фосфору під час весняної циркуляції, циркуляції за рік і вмістом хлорофілу **a**.

При забрудненні водоймищ, відбувається істотна структурна перебудова угруповання водних тварин, що призводять до різких функціональних змін. Під впливом забруднюючих речовин, що надходять, звичайно зменшується число видів, при цьому зникають стенобіонтні і оксіфіли, а масового розвитку набувають еврібіонтні види.

Це дало можливість використовувати індикаторні організми для оцінки ступеня забруднень і якості вод у водоймищах і водотоках. Розгляд методів, заснованих на використанні організмів-індикаторів детально розглянуті в роботі А. В. Макрушина, де узагальнені різні способи оцінки якості вод за гідробіологічними показниками, а також в збірці «Методи біологічного аналізу прісних вод», де розглянуті методи оцінки забруднень і приведені приклади їх практичного застосування.

Проте на один з методів оцінки ступеня забруднення вод треба звернути особливу увагу, оскільки в ньому враховуються структурні зміни, що виникають в біоценозах донних тварин під впливом забруднюючих речовин, що надходять у водойму.

Для біологічного аналізу вод найбільш перспективним представляється метод, розроблений Вудівіссом для річки Трент (Великобританія) і який успішно застосовується для різних річок Європи і європейської частини СРСР. Метод заснований на аналізі забруднення вод за складом донних тварин. Саме угруповання донних тварин, на відміну від бактеріо- і зоопланктону, через властиву їм інертність слугують індикаторами тривалих забруднень. Поза сумнівом, гідність методу Вудівісса полягає в тому, що він об'єднує принципи обліку індикаторного значення окремих не багатьох таксонів і зменшення різноманітності фауни в умовах забруднення, тобто враховує послідовність, що спостерігається найбільш

часто – зникнення із угруповання окремих груп тварин по мірі збільшення забруднення. Тут же знаходить віддзеркалення спрощення трофічних зв'язків по мірі зростання забруднення. Наприклад, зменшення чисельності хижих тварин, тварин - фільтраторів або їх повне зникнення та ін. Поняття «група» тварин в системі Вудівісса досить широке. Під терміном «група», використовуваним для визначення біотичного індексу, мається на увазі систематичне положення водних тварин, яке визначається без аналізу деталей їх будови, що виключає необхідність проведення трудомістких таксономічних досліджень. Тому «група» для одних тварин — це окремі види (наприклад, личинки Plecoptera, Ephemeroptera), а для інших — великі таксони (наприклад, сімейство тубіфіцид).

Дані, одержані за методом Вудівісса, досить об'єктивно відображають реальну ситуацію в різних річках. Розраховані значення біотичного індексу досить добре корелюють з такими показниками, як кількість розчиненого у воді кисню, БСК<sub>5</sub>, перманганатна і біхроматна окислюваність, вміст амонійного азоту. Істотно, що біотичний індекс дозволяє задовільно оцінювати забруднення токсичними промисловими стоками, хоча в цьому випадку функціональне значення цього індексу дещо відрізняється від такого при лише органічному забрудненні.

Біотичний індекс Вудівісса відображає і функціональні зміни в угрупованнях донних тварин (співвідношення продукції і витрат на обмін). Дослідження угруповань бентосу на різних ділянках р. Іжори показали, що між значеннями відношення  $P_b/R_b$ , в цих угрупованнях і біотичним індексом Вудівісса (WD) є цілком чіткий зв'язок, який може бути виражений рівнянням

$$P_b/R_b = 0,74 - 0,12WD. \quad (14.1)$$

Одержані раніше дані дозволили розрахувати параметри рівняння залежності  $P_b/R_b$  від  $H$  для угруповання донних тварин в р. Іжорі.

$$P_b/R_b = 0,776e^{-414H}. \quad (14.2)$$

З рівнянь (14.1), (14.2) неважко вивести рівняння, що відображає залежність біотичного індексу від індексу різноманітності.

$$WD = 6,17 - 6,47e^{-414H}. \quad (14.3)$$

Таким чином, біотичний індекс Вудівісса відображає структурні і функціональні зміни в угрупованнях донних тварин, які обумовлені забрудненням вод. Поза сумнівом, це робить його теоретично найбільш обґрунтованим для оцінки ступеня забруднення в порівнянні з іншими методами з використанням індикаторних систем.

Спільні радянсько-англійські дослідження показали, що біотичний індекс дозволяє одержати адекватну оцінку якості вод, не вимагає великих матеріальних витрат, доступний для гідробіологів, що не володіють високою кваліфікацією, дає високу репрезентативність результатів. Цей індекс був успішно використаний для досліджень на річках Європи і європейської частини СРСР, а покладений в його основу принцип, поза сумнівом, може бути використаний для розробки аналогічних індексів для інших регіонів нашої країни. Так, наприклад, дещо модифікований біотичний індекс був вдало застосований для оцінки якості вод Красноярського водосховища, і з його допомогою була одержана найбільш реальна інформація про ступінь забруднення окремих ділянок.

### *Питання для самоперевірки*

1. Які типи евтрофування та забруднення водоймищ виділяються в сучасній гідробіології?
2. Які біологічні процеси відбуваються в процесі евтрофування водоймищ?
3. Яким чином евтрофування залежить від морфо метричних і гідрологічних особливостей озер?
4. Що таке індикаторні організми і як вони використовуються для оцінки забруднення водоймищ;?
5. Біотичний індекс Вудівісса?



## Література

1. Аболмасов Г.И. О зависимости величины рациона от веса тела у высших ракообразных.- В кн.: Вопросы морской биологии. Киев : Наук. Думка, 1969, с.45-48.
2. Алимов А.Ф. основные положения теории функционирования водных экосистем //Гидробиол. Журн.-1990.-**26**, №6.-С.3-11.
3. Биологическая продуктивность озер разного/ Г.Г. Винберг, В.А Бабицкий, С.И. Гаврилова, Г.В. Гладкий.- В кн.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск: Высшая школа, 1971, С.5-33.
4. Винберг Г.Г. Биотический баланс вещества и энергии и биологическая продуктивность водоемов.// Гидробиол.журн.,1965. 1, № 1, с.25-32.
5. Винберг Г.Г. Общие основы изучения водных экосистем.-Л.: Наука, 1979.-273 с.
6. Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев : Наук. Думка, 1983, 129 с.
7. Суцня Л.М. Элементы энергетического баланса амфибионтного бокоплава *Orchestia bottae* М.// Биология моря, Киев, 1968 вып. 15, С.52-71.



Навчальне видання

**Шекк Павло Володимирович**  
**Торгонська Оксана Аркадіївна**

# **БІОПРОДУКТИВНІСТЬ ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ**

Конспект лекцій

Підп. до друку  
Умовн. друк. арк.

Формат  
Тираж

Папір  
Зам. №

Надруковано з готового оригінал-макета

---

Одеський державний екологічний університет  
65016, Одеса, вул. Львівська, 15

---