

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ,
НАУКИ И КАДРОВОЙ ПОЛИТИКИ

Учреждение образования
«БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ
ОРДЕНОВ ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ
И ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ»

Учреждение образования
«ПОЛЕССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Ю. М. Салтанов, Т. В. Козлова

ГИДРОБИОЛОГИЯ

Курс лекций

*для студентов, обучающихся по специальности общего высшего
образования 6-05-0831-01 Водные биоресурсы и аквакультура*

Горки
БГСХА
2024

УДК 639.2.055

ББК 28.082я73

С16

*Рекомендовано методической комиссией факультета
биотехнологии и аквакультуры 26.12.2023 (протокол № 4)
и Научно-методическим советом БГСХА 27.12.2023 (протокол № 4)*

Авторы:

старший преподаватель *Ю. М. Салтанов*;
доктор сельскохозяйственных наук, доцент *Т. В. Козлова*

Рецензенты:

кандидат биологических наук, доцент *Г. П. Воронова*;
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Н. П. Дмитривич*

Салтанов, Ю. М.

С16 Гидробиология : курс лекций / Ю. М. Салтанов,
Т. В. Козлова. – Горки : БГСХА, 2024. – 79 с.
ISBN 978-985-882-555-3.

Рассматриваются основные теоретические вопросы общей и частной гидробиологии: предмет и состав гидробиологии, история науки, основные физические и химические свойства воды, гидробиологические процессы и их физические свойства, питание, размножение и дыхание гидробионтов, население морей и континентальных водоемов, экологические основы жизнедеятельности гидробионтов.

Для студентов, обучающихся по специальности общего высшего образования 6-05-0831-01 Водные биоресурсы и аквакультура.

УДК 639.2.055

ББК 28.082я73

ISBN 978-985-882-555-3

© УО «Белорусская государственная
сельскохозяйственная академия», 2024

ВВЕДЕНИЕ

Гидробиология изучает надорганизменные системы (популяции и виды в целом, биоценозы, экосистемы), но в рамках популяционных и синэкологических исследований могут проводиться исследования и на отдельных, определенных организмах или выборках из популяций. Гидробиология может быть связана практически со всеми естественными науками, прежде всего биологическими и науками о Земле. Гидробиологические исследования ведутся вместе с физическими, химическими, географическими, на стыке наук возникают новые науки и научные теоретические и прикладные направления.

Из биологических дисциплин наиболее тесно связаны с гидробиологией зоология, ботаника, микробиология, физиология и биогеография. Опираясь на них, гидробиолог получает представление о составе населения водоемов и ряд других сведений, используемых при экологическом анализе.

К основным методам гидробиологии относятся:

- 1) учет количества и биомассы различных групп гидробионтов;
- 2) оценка функциональной роли этих групп в экосистемах и моделирование экосистем с целью прогноза их состояния и управления ими.

Основным объектом гидробиологии как науки следует считать водные экологические системы, т. е. структурно-организованные системы, в которых биотические и абиотические элементы связаны функционально в единое целое на базе круговорота веществ и трансформации потока энергии. Основным методом современной гидробиологии как науки является системный анализ структуры, функции и связей популяций и биоценозов между собой и с факторами среды обитания. Он строится на количественной основе с целью выявления закономерностей, позволяющих управлять структурой и функционированием элементов гидросферы.

1. ГИДРОБИОЛОГИЯ КАК НАУКА

1.1. Гидробиология и ее место в системе естественных наук

Биосфера нашей планеты существует в виде живых организмов и продуктов их жизнедеятельности в газообразной оболочке Земли – атмосфере, твердой – литосфере и жидкой – гидросфере.

Гидросфера вместе с ее населением играет в жизни человека огромную роль, которая ежегодно непрерывно возрастает. Водоемы интенсивно используют для питьевого и технического водоснабжения как рыбохозяйственные угодья и зоны рекреации для целей энергетики, навигации и т. д.

По мере освоения гидросферы все большее значение приобретает ее биологическое изучение в интересах оптимизации природопользования и охраны среды. Такое изучение составляет предмет экологической науки гидробиологии.

Гидробиология – наука о надорганизменных формах организации жизни, изучающая структуру и функционирование водных экосистем. Данное определение охватывает изучение отдельных водных организмов (гидробионтов), их популяций и сообществ, взаимодействий между ними и с неживой природой.

Гидробиология тесно связана, прежде всего, с науками о гидросфере – гидрохимией, гидрофизикой, гидрологией.

Гидрохимия – часть геохимии, изучающая химический состав естественных вод и протекающие в них химические реакции.

Гидрофизика – часть геофизики, исследующая физические свойства природных вод и протекающие в них физические процессы.

Гидрология – часть географии, изучающая природные воды, закономерности круговорота воды в природе.

Близка гидробиология и к таким географическим дисциплинам, как океанология и лимнология.

Океанология – наука о Мировом океане (т. е. совокупности океанов и морей земного шара) и процессах, протекающих в нем.

Лимнология (или озероведение) изучает воды замедленного стока поверхности суши. Кроме того, в гидрологии суши можно выделить еще науку о водотоках (потамология), ледниках (гляциология).

Лимноэкология – часть гидроэкологии, изучающая структуру и функционирование экологических систем поверхностных пресных вод суши (озер, водохранилищ, рек).

Гидробиология связана и с рядом биологических дисциплин (зоологией, ботаникой, микробиологией). Естественно, являясь дисциплинами биологическими и географическими, гидробиология тем не менее в первую очередь теснейшим образом связана с экологией, частью которой она является. Следует отметить, что именно водная экология является одной из самых успешно развивающихся частей экологии.

1.2. Предмет, цели, задачи и методы гидробиологии

Предметом исследований гидробиологии являются экологические процессы в водной среде, т. е. процессы взаимодействия гидробионтов, их популяций и сообществ между собой и с абиотическими компонентами водных экосистем. Водная экология исследует, кроме того, и воздействие человека на эти процессы.

Цель гидробиологии может быть определена как понимание экологических процессов, происходящих в водной среде. Управление этими процессами с целью оптимизации использования водных ресурсов может считаться целью водной экологии.

Основной задачей гидробиологии является изучение экологических процессов в гидросфере, тогда как применение их в интересах освоения гидросферы и оптимизации взаимодействия человеческого общества с водными экосистемами – основная задача водной экологии. Главная теоретическая задача гидробиологии – изучение общих внутренних закономерностей структурно-функциональной организации водных экосистем, которые и определяют круговорот вещества и поток энергии в них, а водной экологии – исследование зависимостей круговоротов вещества и потоков энергии от факторов внешней среды, в том числе и антропогенных.

Конкретные практические задачи гидробиологии и водной экологии:

1. Повышение биологической продуктивности водоемов для получения из них наибольшего количества биологического сырья.
2. Разработка биологических основ обеспечения людей чистой водой, в том числе оптимизация функционирования экосистем, создаваемых для промышленной очистки питьевых и сточных вод.
3. Экспертная оценка экологических последствий зарегулирования, перераспределения и переброски стока рек, антропогенного изменения гидрологического режима озер и морей.

4. Оценка вновь создаваемых промышленных, сельскохозяйственных и других предприятий для водных экосистем с целью охраны последних от недопустимых повреждений.

5. Мониторинг состояния водных экосистем.

Главным методом гидробиологии, как и остальных экологических дисциплин, является *системный подход*, т. е. рассмотрение экосистемы как целого, и количественный учет протекающих в ней потоков энергии, вещества и информации. Следовательно, гидробиология всегда оперирует величинами численности организмов, их биомассы и продукции.

Для количественного учета используют различные орудия и приборы как специфически гидробиологические – планктонные сети, дночерпатели, драги, планктоночерпатели, батометры различных конструкций, так и многие приборы, заимствованные из арсеналов гидрохимии, гидрофизики, гидрологии. В последнее время часто используются погружные и дистанционные биофизические приборы.

1.3. Основные направления гидробиологии

Общая гидробиология изучает экологические процессы в водоемах и водотоках. В ней выделяются:

- системная гидробиология;
- трофологическая гидробиология;
- энергетическая гидробиология;
- этологическая гидробиология;
- палеогидробиология;
- бентология;
- планктология.

Системная гидробиология – приложение общей теории систем и ее методов в водной экологии. Она занимается общими проблемами организации биосистем в гидросфере, их поведением, самоорганизацией и самоуправлением, моделированием водных биосистем, прогнозом их состояния при различных внешних воздействиях.

По *изучаемым процессам* различаются:

- трофологическая гидробиология – пищевые связи;
- биологическая трансформация веществ;
- энергетическая гидробиология – поток энергии, ее биологическая трансформация;
- этологическая гидробиология – поведение гидробионтов;

– палеогидробиология – исторические изменения водных экосистем.

По локализации изучаемых процессов в общей гидробиологии можно выделить:

- бентологию,
- планктологию.

Первая занимается экологическими процессами, проходящими на дне водоемов и водотоков, вторая – в толще вод.

Частная гидробиология изучает специфику экологии водных объектов разного типа. Выделяют гидробиологию морей, озер, прудов, болот, луж, временных и пересыхающих водоемов и др. То же происходит и для водотоков: гидробиология рек различных типов, ручьев. Кроме того, существует гидробиология подземных и пещерных вод, гидробиологии полярных и тропических водоемов, водоемов умеренного пояса и субтропических.

Водная экология, изучающая взаимодействие водных экосистем и человеческой деятельности, тесно смыкается с прикладной гидробиологией. Последняя, как это следует из самого ее названия, занимается прикладными приложениями результатов общей или теоретической гидробиологии.

Прикладная гидробиология включает:

- продукционную гидробиологию, изучающую биологические основы продуктивности водоемов (например, повышения вылова рыбы, урожая морепродуктов и т. п.);
- санитарную гидробиологию, занимающуюся решением проблем чистой воды, самоочищения водоемов;
- медицинскую гидробиологию, исследующую происхождение и распространение болезней, связанных с водой (в первую очередь – инфекционных). Ее подразделом является гидропаразитология, разрабатывающая методы борьбы с паразитическими животными, обитающими в водоемах, в том числе личиночными стадиями паразитов;
- токсикологическую гидробиологию, или водную токсикологию, изучающую возможность причинения вреда водным объектам, в частности, влияние токсикантов на гидробионтов и экосистемные процессы;
- радиологическую гидробиологию, решающую вопросы, связанные с поступлением в водоемы радионуклидов, влиянием их на гидробионтов, накоплением их в трофических цепях;
- техническую гидробиологию, изучающую биологические явле-

ния, представляющие опасность для техники, контактирующей с водой (биокоррозия, обрастания и т. п.). Навигационная гидробиология исследует водные биологические процессы, препятствующие судоходству.

1.4. История возникновения гидробиологии как науки

Становление гидробиологии как самостоятельной науки относится к середине прошлого века. До этого времени биологические ресурсы водоемов, особенно морей, многим казались неисчерпаемыми, забота о воспроизводстве промысловых организмов – излишней, а их экологическое изучение – ненужным для практики. В середине прошлого века жизнь заставила отказаться от такой успокоительной точки зрения даже применительно к морским водоемам: китобойный промысел в северном полушарии начал резко сокращаться, траулеры стали покидать места, ранее изобиловавшие рыбой, подорванным оказался промысел устриц. Возникла необходимость в реальной оценке запасов промысловых организмов, в выяснении особенностей их естественного воспроизводства, образа жизни, т. е. в экологическом изучении гидробионтов.

Интересы промысла водных организмов были важным, но не единственным стимулом к возникновению гидробиологии. Развитие промышленности и транспорта повлекло за собой загрязнение водоемов, особенно пресных, ставшее весьма заметным во второй половине прошлого века и выдвинувшее на первый план проблему чистой воды. Вместе с тем в 1869–1870 гг. А. Мюллер и Ф. Кон обратили внимание на огромную роль гидробионтов в процессах самоочищения водоемов. Стало ясно, что изучение вопросов загрязнения и самоочищения водоемов нельзя вести без учета роли гидробионтов, без знания их экологии. Это послужило другим важным стимулом к возникновению и развитию гидробиологии.

Большую роль в становлении гидробиологии сыграло создание во второй половине XIX в. большого числа морских и пресноводных биологических станций. Одна из первых морских биологических станций была основана в Севастополе в 1872 г. по инициативе А. О. Ковалевского и существует до настоящего времени (Институт биологии южных морей АН УССР). В 1872 г. открывается морская станция в Неаполе, основанная А. Дорном, в 1876 г. – Ньюпортская станция на атлантическом побережье США, основанная А. Агассизом. Несколько

позже стали создаваться пресноводные биологические станции: в 1890 г. — на оз. Плен (Германия), в 1891 г. — на оз. Глубокое (Московская обл.), в 1894 г. — на р. Иллинойс (США). В 1900 г. на Волге в Саратове открылась первая в Европе речная биологическая станция. Важной вехой в становлении гидробиологии как экологической дисциплины стало создание и применение орудий, необходимых для учета концентрации гидробионтов. Работая в Северном море, Гензен в 1887 г. впервые использовал для учета количества организмов в единице объема воды специальную коническую сеть из мелкоячеистого шелкового сита («газа»). Несколько позже, в 1909 г., Петерсен сконструировал и применил для учета концентрации донных организмов прибор дночерпатель. К этому времени, по существу, завершается становление гидробиологии как самостоятельной науки.

Большое значение для развития гидробиологии имело образование Международного совета по изучению морей (1899) и Международной ассоциации теоретической и прикладной лимнологии (1922), существующих до настоящего времени.

В России первое крупное изучение биологии морей было осуществлено научно-промысловой экспедицией по изучению рыболовства и рыбных запасов в Каспийском море, проведенной в 1853–1856 гг. под руководством К. Бэра и Н. Данилевского. В 1899–1906 гг. большие исследовательские работы на Баренцевом море выполнила экспедиция под руководством Н. М. Книповича.

Резко усиливается размах гидробиологических исследований на морях в советское время. В начале 20-х гг. по распоряжению В. И. Ленина начала работать Азово-Черноморская научно-промысловая экспедиция под руководством Н. М. Книповича. Большую роль в расширении морских биологических исследований сыграла организация в 1921 г. по декрету, подписанному В. И. Лениным, Плавучего морского научного института (Плавморин). Экспедиционный корабль этого института «Персей» начиная с 1923 г. совершил более 100 экспедиций в Баренцевом, Белом, Карском, Гренландском и Норвежском морях, во время которых участники исследований собрали богатейший материал. В 1922 г. организуется Государственный гидрогеологический институт с большим гидробиологическим отделом под руководством К. М. Дерюгина. В начале 30-х гг. создается ВНИИ морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), который в настоящее время располагает обширной сетью филиалов и отделений на всех морях страны. Параллельно морским биологическим ис-

следованиям в нашей стране развивалось и гидробиологическое изучение пресных вод. В 1867 г. Московское общество любителей естествознания организовало обследование озер Московской губернии, примерно в это же время В. И. Дыбовским изучается фауна оз. Байкал, Кесслером – ихтиофауна Волги, Невы, Ладожского и Онежского озер. Большой вклад в развитие лимнологии внесли исследования, развернувшиеся в конце прошлого века на Глубокоозерной станции.

История гидробиологических исследований в Беларуси началась с принятия в 1946 г. положительного решения и начала организационных работ по созданию по инициативе выдающегося советского океанолога Л. А. Зенкевича Нарочанской биологической станции (НБС) Белорусского государственного университета (БГУ). Главную роль в становлении и развитии НБС сыграл Г. Г. Винберг – бесспорный лидер общей, продукционной и экспериментальной гидробиологии в Советском Союзе, заведовавший кафедрой зоологии беспозвоночных БГУ с 1947 по 1967 г. Исследования на НБС под руководством Г. Г. Винберга были направлены на развитие балансового подхода, ставшего теоретическим фундаментом, на котором формировалась белорусская школа продукционной гидробиологии. На Нарочанских озерах выполнены пионерные работы в области первичной продукции, разработаны основные методы расчета продукции водных животных, что на много лет вперед определило прогресс продукционной гидробиологии в СССР и в мире. НБС была одним из центров гидробиологических исследований в СССР по Международной биологической программе. После переезда Г. Г. Винберга в 1967 г. в Ленинград его ученики сохранили и развили продукционное направление в гидробиологии.

С середины 1970-х гг. НБС является полевым стационаром научно-исследовательской лаборатории гидроэкологии БГУ.

Нарочанская биостанция всегда была притягательна для гидробиологов бывшего Советского Союза. На ее базе проводился целый ряд всесоюзных симпозиумов, совещаний, конференций. С 1999 г. проводится периодическая (с интервалом в несколько лет) Международная конференция «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды». Конференция традиционно собирает участников со всего постсоветского пространства и из многих стран дальнего зарубежья. Она по праву считается важнейшим гидробиологическим мероприятием для стран СНГ. Академик Л. М. Сушеня, открывая

I Международную конференцию, назвал ее «исключительным историческим событием, завершающим вклад Нарочанской биологической станции Белорусского государственного университета в развитие гидробиологии в XX веке».

На базе НБС начиная с 2009 г. ежегодно проводится научно-практическая конференция «Нарочанские чтения», организуемая научно-исследовательской лабораторией прикладных проблем биохимии биологического факультета БГУ. Научно-исследовательская лаборатория гидрэкологии традиционно организует научные семинары и совещания рабочих групп на Нарочанской биостанции.

2. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ И ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ГИДРОБИОЛОГИИ

2.1. Основные понятия гидробиологии, популяции сообщества гидрэкосистемы. Оптимальные условия существования

Гидробионты, адаптированные к жизни только в водной среде, не могут существовать изолированно друг от друга и объединяются в популяции, сообщества, которые с неживыми компонентами гидросферы (биотопами) образуют гидрэкосистемы.

К основным наиболее различающимся между собой биотопам гидросферы относятся толща воды, или пелагиаль (*pelagos* – открытое море), и дно водоемов, или бенталь (*benthos* – глубина). Понятие биотона включает в себя минеральные и органические вещества, климатические факторы, свет, давление, влажность, pH среды, механические и физико-химические свойства субстрата твердого, жидкого или газообразного. Между биотопом и популяцией или сообществом существует постоянное взаимодействие, основанное на постоянном обмене энергией, веществами, информацией.

Популяцией называется группа гидробионтов одного вида, занимающая в определенный момент времени определенное место в пространстве или на акватории и располагающая общими условиями для поддержания своей численности на определенном уровне неопределенно долгое время. Популяции не могут существовать сами по себе, так как прежде всего они нуждаются в энергии и веществе в определенном жизненном пространстве, поэтому они обязательно вступают в пищевые, пространственные и другие отношения с другими популяциями, образуя при этом сообщества.

Сообщество, или биоценоз, представляет собой систему взаимодействующих, дифференцированных по экологическим нишам, часто конкурирующих друг с другом видов.

Популяции гидробионтов, состоящие из организмов одного вида, тоже не существуют изолированно одна от другой, объединяясь и образуя так называемые сообщества, или гидробиоценозы, они вместе с биотопами, на которых располагаются, образуют сложные биологические системы, где каждый организм связан сетью взаимодействий с другими организмами, с самой водой, с ее физическими и химическими характеристиками. Эта система взаимодействий и образует водные экосистемы.

Для гидробиологов наиболее важным представляется изучение продукционных свойств водных экосистем, т. е. изучение эффективности трансформации поступившей энергии и количества продуктов, образующихся в процессе круговорота веществ, которые могут изыматься из него без видимого разрушения системы в пределах ее самовосстановления.

Особи каждой популяции характеризуются определенным типом обмена веществ и энергии, без сохранения которого они не могут успешно расти и развиваться. Если состояние среды обитания таково, что организму грозит нарушение баланса обмена веществ и энергии, то он либо находит другое, более благоприятное место в пространстве, либо меняет свой режим обмена веществ в пределах своих адаптационных возможностей. Все организмы стремятся к существованию в оптимальных условиях, т. е. в таких, в которых организм с наименьшими энергетическими затратами сохраняет свойственный ему тип обмена веществ.

Оптимальные условия существования – это не те, которые обеспечивают наилучшие условия для осуществления отдельных функций, а те, при которых суммарный эффект проявления всех функций позволяет организму или системе в максимальной степени реализовать потенциальные возможности роста и развития.

2.2. Окружающая среда гидробионтов. Факторы среды, их классификация

Гидробиология как наука экологическая прежде всего основывается на том, что организмы и другие живые системы не могут существовать в отрыве от окружающего их внешнего мира или среды обитания.

Среда обитания каждого организма сложна и изменчива во времени и пространстве. Она включает множество элементов живой и неживой природы и элементов, привносимых человеком и его хозяйственной деятельностью. В экологии эти элементы среды называются факторами. Все факторы среды по отношению к организму неравнозначны. Одни из них влияют на его жизнедеятельность, а другие для него безразличны.

Нейтральные факторы – компоненты среды, которые не влияют на организм и не вызывают у него никакой реакции. Например, для щуки в водоеме безразлично присутствие диатомовых водорослей, наличие перифитона на камнях. Они не оказывают на нее никакого воздействия.

Экологические факторы – свойства и компоненты среды обитания, которые вызывают у организма формирование приспособлений – адаптаций. Адаптация (от лат. *adaptatio* – прилаживание, приспособление) – признак или комплекс признаков, обеспечивающих выживание и размножение организмов в конкретной среде обитания. Например, обтекаемая форма тела рыб облегчает их передвижение в плотной водной среде.

В среде обитания экологические факторы различаются по значимости для каждого организма. Присутствие одних факторов обязательно и необходимо для жизни организма, а других не обязательно. Например, растворенный углекислый газ в воде не оказывает влияния на жизнедеятельность гидробионтов, так как не поглощается ими при дыхании. Но он обязателен для жизни растений, поскольку используется при фотосинтезе. Следовательно, для существования организмов любого вида требуются определенные экологические факторы.

Условия существования (жизни) – комплекс экологических факторов, без которых организм не может существовать в данной среде.

Отсутствие в среде обитания хотя бы одного из факторов этого комплекса приводит к гибели организма. Так, к условиям существования растительного организма относятся: наличие воды, определенной температуры, света, углекислого газа, минеральных веществ. Для животного организма обязательными являются: вода, кислород, органические вещества.

Все остальные экологические факторы не являются жизненно важными для организма, хотя и могут влиять на его существование. Их называют второстепенными факторами. Например, для животных молекулярный азот не является жизненно необходимым. Они, как и все гетеротрофные организмы, не способны переводить молекулярный

азот атмосферы (N_2) в его связанные формы (NH_3 , нитриты и нитраты), как это делают некоторые группы прокариот – азотфиксирующие бактерии и цианобактерии.

Для существования растений не обязательно наличие органических веществ, так как они являются автотрофами. У них синтез органических веществ из неорганических происходит при фотосинтезе с использованием энергии солнечного света, которая преобразуется в энергию синтезированных органических веществ.

Экологические факторы многообразны. Они играют различную роль в жизни организмов, имеют неодинаковую природу и специфику действия. И хотя они воздействуют на организм как единый комплекс, их классифицируют по разным критериям. Это облегчает изучение закономерностей взаимодействия организмов со средой обитания.

Разнообразие экологических факторов по природе происхождения в среде обитания позволяет разделить их на три большие группы: абиотические, биотические, антропогенные. В каждой из групп можно выделить несколько подгрупп факторов.

Абиотические факторы – элементы неживой природы, которые прямо или косвенно влияют на организм и вызывают у него ответную реакцию. Это компоненты и явления неживой, неорганической природы (свет, температура, прозрачность вода, содержание в O_2 , CO_2 , Fe и других химических элементов, электропроводность, давление и т. д.).

Биотические факторы – элементы живой природы, т. е. живые организмы, влияющие на данный организм и вызывающие у него ответные реакции. Они носят самый разнообразный характер и действуют не только непосредственно, но и косвенно через элементы неорганической природы. Биотические факторы разделяют на две подгруппы:

1) внутривидовые факторы – влияющим фактором является организм того же вида, что и данный организм (например, у земноводных при высокой численности крупные головастики выделяют вещества, замедляющие развитие более мелких головастиков);

2) межвидовые факторы – влияние на данный организм оказывают особи других видов (например, мелкие рыбы прячутся под зонтиками крупных медуз).

Антропогенные факторы – разнообразные виды деятельности человека, влияющей как на сами организмы, так и на их местообитания. В зависимости от способа воздействия выделяют две подгруппы антропогенных факторов:

1) прямые факторы – непосредственное воздействие человека на организмы (промысловый лов гидробионтов, разведение рыбы);

2) косвенные факторы – опосредованное влияние человека на среду обитания организмов самим фактом своего существования и через хозяйственную деятельность.

В зависимости от последствий воздействия эти подгруппы антропогенных факторов, в свою очередь, подразделяются на факторы положительного и отрицательного влияния. Факторы положительного влияния повышают численность организмов до оптимального уровня или улучшают среду их обитания.

2.3. Понятие об экологической нише, ниша фундаментальная и реализованная

В настоящее время на Земле живет более 1 300 000 различных организмов и каждый из них занимает в сообществе свою экологическую нишу, к которой он приспособлен лучше, чем кто-либо другой. Термин произошел от французского слова *niche* – гнездо и был предложен Р. Джонсоном в 1910 г.

Экологическая ниша – функциональное место вида в экосистеме, определяемое совокупностью факторов внешней среды, к которым этот вид приспособлен. Не следует путать термин «экологическая ниша» с термином «местообитание» вида. Местообитание – это пространство или территория занимаемая определенным видом. Экологическая же ниша включает в себя ту роль, функцию, которую выполняет данный вид в среде обитания. Французы Виберт и Лаглер дали такое образное определение ниши. Среда – это адрес, по которому проживает данный вид, а ниша дополнительно указывает на его профессию, занятие, функцию.

Дж. Хатчинсон (1957) предложил различать ниши фундаментальную и реализованную. Под фундаментальной нишей понимается вся совокупность условий среды для вида (температура, соленость, давление, прозрачность, количество растворенных в воде химических элементов, наличие и качество пищи и т. д.), необходимых для его существования в водоеме при отсутствии конкуренции.

Реализованная ниша – фактические условия существования и обеспеченности вида.

Различают также ниши тропические – участок акватории, занятый популяцией и обусловленный тропическим статусом вида; функциональная роль вида в потоке питательных веществ и энергии через тропические уровни экосистемы.

2.4. Экологическая валентность, или экологическая пластичность видов. Эври- и стенобионты

Взаимосвязь живых организмов с окружающей средой и распределение их по определенным экологическим нишам определяется экологической валентностью, или экологической пластичностью, видов. Амплитуда колебаний того или иного фактора, которую может выдерживать вид, называется его экологической валентностью. Формы с широкой экологической валентностью называются эврибионты (*eurys* – широкий) с узкой – стенобионты (*stenos* – узкий). Например, к стенобионтным формам относятся мадрепоровые кораллы, обитающие только в морских или океанических водах на твердых грунтах при температуре не ниже 20 °C и не выносящие ни малейшего опреснения воды. К эврибионтным видам можно отнести корненожку *Cyphoderia ampulla* (цифодерия ампулля), которая встречается в морях, засоленных болотах, пресных водоемах, теплых и холодных озерах. Виды, имеющие очень высокую степень эврибионтности, называются убиквистами (*ubique* – везде), обычно убиквисты чаще всего становятся космополитами (двухстворчатый моллюск мидия съедобная, акула морская лисица, береговая ласточка, скопа, болотная сова).

Степень экологической валентности вида можно оценивать не только в отношении широкого комплекса факторов, но и применительно к каждому из них в отдельности. Например, голотурия *Elpidia gracilis* (ельпидия грациалис) не встречается в воде с температурой выше 1 °C – стенотермный организм, а корненожка *C. ampulla* (цифодерия ампулля) – эвритермный (*termos* – тепло).

Виды, стенобионтные в отношении какого-либо фактора, существуют при его низких или высоких значениях. Если они нуждаются в высоких значениях фактора, то к русскому названию этого фактора добавляется «любивый», а к греческому – «фильный» (*fileo* – люблю), таким образом характеризуется экологический облик организмов. Например, стенотермные виды, обитающие в теплых водах, будут называться теплолюбивыми, или термофильными, а в холодных – холодолюбивые, или кринофильные (*krios* – холод). Если вид приурочен к обитанию при низких значениях и избегает высоких значений фактора, то добавляется окончание «фобный» (*fobos* – боязнь). Например, формы, не терпящие заметного осолонения (*gals* – соль), галофобные. Виды, обитающие при высоких значениях фактора, могут называться его бионтами, например, в соленых водах – галобионты, на течении – реобионты (*reo* – теку).

Экологическая валентность вида тем шире, чем изменчивее его среда. Поэтому в морях прибрежные формы, как правило, эвритермны и эвригалинны, чем обитатели открытой зоны. Также в поверхностных слоях они эвритермны и эвригалинны по сравнению с обитателями глубин, где условия намного стабильнее. Чем изменчивее условия жизни в водоеме, тем разнообразнее видовой состав гидробионтов. Чем больше какой-либо фактор отклоняется от средних значений, тем однообразнее население этого водоема.

3. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ГИДРОСФЕРЫ

3.1. Планктон и нектон

Популяции гидробионтов, обитающих в толще воды, составляют основную жизненную форму населения гидросферы, которую обозначают термином «пелагос». Популяции же организмов, обитающих на дне водоемов, составляют бентос. К пелагобентосу относятся формы, способные вести то пелагический, то бентический образ жизни. Гидробионты, которые живут, прикрепляясь к различным предметам или растениям в толще воды, получили название перифитон (*peri* – вокруг, *phyton* – растение).

В пелагиали живут представители планктона и нектона (*planktos* – парящий, *nektos* – плавающий). К первым относятся формы, которые либо не способны к активному давлению, либо обладают им, но не могут противостоять токам воды, которыми переносятся с места на место (водоросли, коловратки, рачки и другие мелкие животные). Пелагические организмы, одна часть тела которых находится в воде, а другая часть над ее поверхностью, называются плейстоном.

К нектону принадлежат крупные гидробионты, хорошие пловцы, которые движутся в толще воды, преодолевая ее сопротивление (рыбы, кальмары, киты).

Растения и животные, жизнь которых связана с поверхностной пленкой воды, называются нейстоном. Сюда относятся водомерки, вертячки и др.

Совокупность взвешенных в воде органических частиц (детрит или триптон) и планктонных организмов называется сестоном (*sestos* – просеянный).

Наряду с гидробионтами объектами изучения гидробиологов являются те организмы, которые могут существовать как в воде, так и на

суше. Некоторые из таких форм (водный лютик, земноводная гречиха, стрелолист) одинаково хорошо живут в обеих средах, другие (лягушки, раки, тритоны, рыбы) преимущественно адаптированы к жизни в воде, но могут значительное время находиться вне ее, третьи (бобр, выхухоль, нутрия) значительную часть жизни проводят на суше и лишь сравнительно недолго бывают в воде. Все формы, адаптированные к жизни как в водной, так и в воздушной среде, называются амфибионтами. Среди них в особую группу выделяют полуводные организмы, одна часть тела которых находится в воде, а другая – на воздухе (камыш, тростник, осока, рогоз). Гетеротопные организмы – это такие организмы, часть жизненного цикла которых осуществляется в воздушной, а другая – в водной среде (например комары, стрекозы, поденки).

3.2. Бентос и перифитон

Бентосные организмы обитают на поверхности грунта и в его толще, и поэтому подразделяются на эпи- и эндобентос. По степени подвижности различают формы бродячие, или вагильные (крабы, осьминоги, морские звезды и т. п.), седементарные, которые лежат на грунте, не передвигаясь на длительные расстояния (многие моллюски, морские ежи), и прикрепленные, или сессильные (губки, мшанки, кораллы). По размеру организмы бентоса делятся на макро-, мезо- и микро-бентос. К мезобентосу относятся формы размером 0,1–2 мм, к макро-бентосу – более крупные, к микробентосу – меньшего размера.

Термин «перифитон» ввел в гидробиологию А. Л. Бенинг в 1928 г., назвав так население субстратов, вводимых в воду человеком (корабли, плоты, сваи, причалы и т. д.). Ранее Е. Гентшел называл организмы, поселяющиеся на живых и мертвых субстратах, «обрастания». В настоящее время оба термина употребляются как синонимы. Приспособления гидробионтов к бентосному и перифитонному образу жизни сводятся прежде всего к выработке приспособлений для удержания на субстрате, защите от захоронения оседающей взвесью. Для организмов бентоса характерен временный переход к планктонному образу жизни, благодаря чему малоподвижные формы могут расселяться.

Удержание на субстрате. У бентосных организмов развиваются приспособления для повышения удельного веса или прикрепления к субстрату. Прикрепляются к субстрату многие растения, простейшие, губки, кишечнополостные, черви, моллюски, иглокожие – причем это может быть временным или постоянным.

Организмы бентоса могут частично или полностью закапываться в грунт, внедряться в твердые породы путем их высверливания или протачивания. Закапываются в грунт многие моллюски (*Venus*, *Mya*, *Jagelus*, *Solen*), иглокожие, олигохеты и полихеты, личинки многих насекомых и даже некоторые рыбы, например, трубчатый угорь (*Echelidae*), обитающий в Красном море, обычно находится в воде в вертикальном положении, погружаясь задним концом на 1/3 в норку и прячась в нее в случае опасности. Временно закапываются в грунт многие крабы, креветки, головоногие моллюски, морские звезды, рыбы (камбала).

Внедряются в твердые субстраты, разрушая их механически или химически (выделяя кислоты), некоторые губки, моллюски, ракообразные иглокожие и другие организмы.

Защита от засыпания. Взвесь, оседающая на дно из толщи воды, может быть губительной для бентонтов, поэтому многие вырабатывают общее свойство – приподнятость над грунтом. Иногда они образуют своеобразные стебельки (морские лилии, губки) или превращаются в вертикальные трубки, прирастают к скалам, камням, различным твердым предметам, поселяются на субстратах, возвышающихся над дном.

Движение. Среди различных грунтов наибольшей опорой служат твердые или каменистые грунты. Чем мягче грунт, тем труднее бентонтам удерживаться на его поверхности и тем мельче организмы.

Движения по поверхности твердого субстрата совершаются путем бегания, ползания, лазанья, прыганья. Бегают и ходят по грунту многие ракообразные, водные насекомые и их личинки, паукообразные, позвоночные. Скорость их передвижения может быть значительной. Например, камчатский краб, совершая переходы до 180 км, движется со скоростью 2 км/час.

Ползают корненожки, черви, личинки насекомых, инфузории, моллюски, чаще передвигаясь за счет подтягивания тела и переноса его вперед по ходу движения (осьминоги, личинки симулинд и т. д.).

Прыганье свойственно немногим бентонтам. Моллюски *Strombidae* прыгают, опираясь на передний край ноги и узкую крышечку, лежащую на средней части ноги. Некоторые личинки стрекоз, передвигаясь с помощью ног, иногда используют реактивные движения и совершают прыжок, с силой выбрасывая воду из задней кишки (*Aeschna*, *Libelula*, *Anax* и др.). Выбрасывая воду из мантийной полости резким захлопыванием створок, прыгают на расстояния, в десятки раз превышающие их собственную длину, моллюски *Pecten* и *Lima*.

Лазанье характерно для многих насекомых, лапки которых приспособлены к цеплянию за поверхность субстрата. Среди рыб лазают морские коньки, цепляясь за водоросли сильно измененными грудными и брюшными плавниками. Рыба-прыгун (*Periophthalmus*) лазит по корням мангровых зарослей, обхватывая их мясистыми грудными плавниками, выбрасываемыми вперед. Затем она подтягивает все тело, подталкивая его хвостом.

3.3. Нейстон и плейстон

Нейстон и плейстон. Существенная разница между организмами нейстона и плейстона заключается в том, что первые представлены аэробиионтами (эпинейстон) и гидробионтами (гипонейстон), а у вторых тело одновременно находится в воде и воздухе. Другое различие – размеры. К нейстону относятся мелкие или средние организмы, к плейстону – средние и крупные.

Эпинейстон – по верхней стороне пленки натяжения воды в пресных водоемах бегают клопы-водомерки *Gerris* и *Hydrometra*, жуки-вертячки *Gyrinus*, подуры, мухи (*Ephyona*), на поверхности океанов многочисленны клопы-водомерки *Halobates*.

Условия жизни эпинейстонтов характеризуются усиленной солнечной радиацией, высокой влажностью воздуха, подвижностью поверхности опоры. Высокая концентрация органических веществ, скапливающихся на поверхностной пленке и под нею, создает благоприятные условия для питания эпинейстонтов. С другой стороны, они сами весьма уязвимы для врагов, так как могут подвергаться нападению и с воды, и с воздуха, а каких-либо убежищ не имеют.

Гипонейстон. К гипонейстону относят совокупность организмов, населяющих верхний слой воды толщиной до 5 см. В нем поглощается до 50 % всей солнечной радиации, проникающей в воду, большая часть ультрафиолетовых и инфракрасных лучей. В этом слое резко выражен перепад температур на границе воды и воздуха (воздух, солевой режим из-за испарения и выпадения осадков очень лабилен, концентрация O_2 из-за контакта с воздухом неизменно высока. Необычно высока в поверхностном слое концентрация органических веществ, которая создает для ее обитателей крайне благоприятные трофические условия. Вместе с тем гипонейстоны существуют в крайне сложных биотических условиях под воздействием двойного пресса хищников, нападающих на них с воздуха (летучие мыши, птицы, хищные насеко-

мые) и гидробионтов. Защита от хищников ограничена высокой освещенностью, отсутствием, а также невозможностью ухода от преследования гидробионтами.

Для гипонейстона характерно резкое преобладание гетеротрофных организмов – потребителей готового органического вещества, а также большая изменчивость во времени, поскольку многие гидробионты ведут нейстонный образ жизни периодически, в те или иные часы суток, в те или иные сезоны.

В состав гипонейстона входят бактерии, простейшие, ракообразные, моллюски, насекомые, молодь рыб и др. Очень характерно присутствие в гипонейстоне икры и яиц многих гидробионтов, так как теплый и хорошо аэрирующийся поверхностный слой воды играет роль своеобразного «инкубатора».

Некоторые гипонейстоны используют в качестве опоры нижнюю поверхность пленки. В пресных водах по ней передвигаются моллюски *Limnaca*, *Physa*, рачки *Scapholeberis*, жучки-водолюбы, клопы *Notonecta*; в море – моллюски *Hydrobia*, *Glaucus*, личинки высших раков.

Различают формы эв-, меро- и тихогипонейстонные. Эвгипонейстонные формы связаны с поверхностными слоями воды в течение всей жизни, мерогипонейстоны – лишь на отдельных стадиях развития, а тихогипонейстоны только в ночное время, днем обитают в толще воды.

Плейстон. Для представителей плейстона наиболее характерна двойственность адаптации, поскольку одна часть их тела находится в воде, а другая – в воздухе. У плейстонных растений, например, дыхание происходит как за счет поглощения кислорода из атмосферного воздуха, так и растворенного в воде. Характерно, что устьица образуются только на верхней стороне листовой пластинки, контактирующей с атмосферой, причем в очень большом количестве (в десятки раз больше, чем на листьях наземных растений). Заливание устьиц водой предупреждает соответствующая изогнутость листовой пластинки и восковой налет, обеспечивающий ее несмачиваемость. Из плейстонных животных атмосферное дыхание имеют сифонофоры-дисконанты. Многие представители плейстона используют для своего движения ветер. Например, сифонофоры-физалии используют свои пневматофоры (гидростатический аппарат в виде сильно вздутого пузыря, заполненного воздухом) для передвижения в пределах своего ареала. Рыбы *Mola mola* и *Histiophorus* переходят к временному плейстонному обра-

зу жизни, выставляют на воздух свой сильно развитый спинной плавник и используют для передвижения силу воздушных течений. Фи-топлейстон наибольшего разнообразия достигает в небольших стоячих водоемах (прудах, старицах, небольших озерах). Зооплейстон почти исключительно встречается в морях и океанах, где насчитывает десятки форм, главным образом сифонофоры и брюхоногие моллюски.

4. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ГИДРОБИОНТОВ

4.1. Химический состав воды. Термические свойства воды

Не все абиотические факторы играют равную роль в жизни организмов гидросферы. Они подразделяются на главные и второстепенные. К главным относятся: физико-химические свойства воды и грунта, растворенные и взвешенные в воде вещества, температура, свет, ионизирующая радиация, соленость, pH среды. Рассмотрим их более подробно.

Молекула воды состоит из двух атомов водорода и одного атома кислорода, но так как первые имеют 3 изотопные формы, а вторые – 6, то существует 36 разновидностей воды, из которых в природе встречается только 9.

Молекула воды имеет форму тетраэдра, по вершинам которого располагаются два отрицательных и два положительных заряда, расположенные по полюсам. Такой тип расположения зарядов определяет дипольный характер воды, в связи с этим растворенные в воде электролиты легко диссоциируют на ионы.

По сравнению с почвой и воздухом вода отличается гораздо большей термостабильностью. Повышению термостабильности в природных условиях способствует аномальное свойство воды уменьшать свою плотность с понижением температуры от 4 до 0 °C. Образование льда препятствует промерзанию водоемов и сохраняет гидробионтов от гибели. У воды сравнительно низкая теплопроводность, и это сильно ограничивает распространение температурных изменений от одних участков водоема к другим. С глубиной температура изменяется неравномерно. Термометр, миновав теплый поверхностный слой, обычно регистрирует резкое понижение температуры. Поверхностный слой обычно называют слоем перемешивания (эпилимнионом), а область быстрого скачкообразного изменения температуры – термоклином

(металимнион). Поскольку в тропиках поверхностный слой теплее, чем в высоких широтах, а глубинные воды везде однородно холодные (гиполимнион), то характер термоклина меняется с глубиной. Очень мощные термоклины наблюдаются в тропиках. В некоторых глубоководных районах океана температура с глубиной медленно возрастает, это явление объясняют действием тепла, выделяющегося из внутренних областей Земли. Имеющаяся слоистость, называемая температурной стратификацией, предупреждает прогревание дна даже сравнительно мелких водоемов в жаркие периоды года. Образованию температурной стратификации способствует также свойство воды уменьшать свою плотность с понижением температуры от 4 до 0 °С, поэтому зимой подледные холодные воды не погружаются на глубину, плавая на более теплых, а летом более теплые не опускаются ко дну, так как держатся на более холодных водах.

4.2. Плотность, вязкость и соленость воды, движение водных масс, их влияние на гидробионтов

Плотность. Концентрация растворенных в воде веществ влияет на ее удельный вес, и с увеличением количества солей он может повышаться до 1,347 г/см³. Значение плотности воды как экологического фактора связано с ее давлением на организмы.

В океанических глубинах давление может достигать 1000 атм и более. Распределение гидробионтов по разным глубинам связано не только с давлением вода, но и с другими факторами.

У многих гидробионтов, в частности, у личинок ракообразных, головоногих и двусторчатых моллюсков повышение давления вызывает движение вверх и положительный фототаксис, а снижение – обратную реакцию. Очевидно, давление – важный фактор, определяющий характер распределения жизни в толще вода. Личинки *Mytilus edulis* реагируют на повышение давления всплыванием, а на более поздних стадиях роста эта реакция исчезает. Такое поведение способствует расселению личинок на ранних стадиях и оседанию на более поздних. Примером своеобразного влияния высокого давления на гидробионтов можно считать вызываемый им сдвиг в соотношении полов у морских гарпактицид. Науплисы этого рачка, подвергнутые давлению 450–700 атм, превращались только в самок, хотя в контрольной группе (давление 1 атм) преобладали самцы (84 %), очевидно, высокое давление разру-

шало биохимическую систему организмов, определяющую появление самцов.

Вязкость и соленость. По сравнению с другими жидкостями вода обладает сравнительно малой вязкостью. Так, при температуре воды 10 °C ее вязкость = 1,31 спз (сантипуаз), а для глицерина в тех же условиях – 3950 спз. Малая вязкость облегчает гидробионтам плавание и передвижение в воде, так как на преодоление трения приводимых в движение слоев воды затрачивается небольшая сила. Повышение температуры воды сопровождается понижением вязкости, и наоборот.

С увеличением солености вязкость несколько возрастает, и это имеет существенное значение в жизни особенно мелкого планктона, так как влияет скорость передвижения и погружения организмов. Вязкость воды облегчает гидробионтам парение в ее толще, и у многих из них выработались специальные адаптации, направленные на увеличение сил трения с водой; особенно в летнее время, когда ее вязкость снижается при повышении температуры.

Движение воды. Движение водных масс в водоемах вызывается различными причинами, среди которых гравитационные силы, ветры, организмы и др. К гравитационным силам относится притяжение Луны и Солнца, обуславливающее чередование приливов и отливов. Силы земного тяготения вызывают течение рек (перемещение сюда с высоких уровней на более низкие). Ветры вызывают поверхностные течения. Организмы перемешивают воду своими передвижениями и при фильтрации.

Движение воды проявляется в форме течения и волнения. При течении идет перенос водных масс в определенном направлении. Волнение – уклонение частиц воды от исходного положения с последующим возвратом к нему. Течения бывают горизонтальными, вертикальными, глубинными и поверхностными.

4.3. Влияние растворенных в воде газов на жизнь гидробионтов

Наибольшее значение для гидробионтов из растворенных в воде газов имеют кислород, углекислый газ, сероводород (H_2S) и CH_4 (метан).

Кислород. В отличие от наземных организмов для гидробионтов кислород представляет собой решающий фактор. Если в 1 л воздуха содержится 210 мл O_2 , то в 1 л воды его только 6–7 мл, т. е. в 30 раз меньше. Обогащение воды кислородом идет путем его инвазии (вторжения) из атмосферы и поступления при фотосинтезе (фитопланктон).

Убыль O_2 идет при эвазии (выходе) из воды в атмосферу и при потреблении на окислительные процессы, в частности дыхание.

Кислородный режим в водоемах неоднороден. Так, поверхностные воды, где происходят в основном как процессы фотосинтеза, так и процессы инвазии, более насыщены O_2 , чем глубинные воды. В тех случаях, когда поверхностные и глубинные слои воды резко отличаются друг от друга по содержанию O_2 , говорят о кислородной дихотомии. Равномерное распределение O_2 по всей водной толще называется гомооксигенией. Гомооксигения наблюдается при интенсивном перемешивании водных слоев, кислородная дихотомия в период стагнации (застоя) водоемов, когда отсутствует вертикальная циркуляция водных масс.

По отношению к кислороду организмы делятся на эври- и стеноксидные формы. К стеноксидным формам относятся: ресничные черви *Planaria alpine*, рачки *Mysis relicta*, личинки комаров *Lauterbonia* и другие организмы, которые не выдерживают концентрации кислорода ниже 3–4 мг/л. К эвриоксидным формам относят червей *Tubifex tubifex*, моллюсков *Viviparus viviparus* и рачков *Cyclops stenuus*. В случаях массовой гибели организмов от недостатка кислорода в водоемах говорят о заморе.

Углекислый газ. Выделение CO_2 в воду происходит в результате дыхания гидробионтов, за счет инвазии из атмосферы и при выделении из различных химических соединений, например, солей угольной кислоты. Снижение CO_2 в воде идет за счет потребления его фотосинтетиками и хемосинтетиками.

CO_2 в высоких концентрациях ядовит для животных, и по этой причине многие родники с высокой концентрацией углекислоты лишены жизни. В воде, насыщенной CO_2 , многие гидробионты погибают через несколько секунд или минут. С возрастом выносливость гидробионтов к высоким концентрациям CO_2 меняется. Например, для рачка *Artemia salina* содержание CO_2 , вызывающее первые признаки угнетения у науплиев, средневозрастных и взрослых рачков, равно соответственно 127,80 и 57 мл/л. Для растений, потребляющих CO_2 , его высокие концентрации безвредны. Иногда в водоемах складываются ситуации, когда содержание CO_2 понижается до концентрации, лимитирующей фотосинтез у растений.

Сероводород. H_2S образуется в водоемах исключительно биогенным путем, т. е. за счет деятельности различных бактерий. Для гидробионтов этот газ вреден как косвенно, так и непосредственно.

Для многих животных он смертелен даже в самых малых концентрациях. Рачки *Daphnia longispina*, полихеты *Neres zonata* не переносят даже следов присутствия H_2S . Терпимее к нему формы, живущие среди гниющего ила. С возрастом устойчивость к H_2S у гидробионтов обычно повышается. Так, для молодых, средневозрастных и взрослых *Artemia salina* летальная концентрация H_2S составляет соответственно 76,88 и 109 мл/л. Высокая концентрация H_2S может вызывать заморы. В Черном море с глубины 260 м начинается сероводородная зона, где вся толща воды почти безжизненна.

Метан. Метан, или болотный газ, образуется главным образом за счет разложения клетчатки отмерших организмов в грунтах и в придонных слоях воды многих озер, прудов, реже в морях. В оз. Мендота количество метана в придонных слоях в сентябре доходит до 6,1 мг/л. В больших количествах (до 80–90 %) содержится метан в пузырьках газа, поднимающихся со дна во многих стоячих водоемах. Подобно сероводороду, CH_4 ядовит для большинства гидробионтов.

4.4. Влияние солености, растворенной органики, взвешенных в воде веществ, pH воды на жизнедеятельность гидробионтов

Соленость. Для гидробионтов очень важно присутствие в воде соединений, используемых организмами в процессе своей жизнедеятельности. К ним в первую очередь относятся те, которые содержат азот, фосфор, кремний, железо и ряд других элементов, идущих на построение тела организмов. Эти элементы называются биогенами. С другой стороны, для гидробионтов огромное значение имеет суммарное количество растворенных в воде минеральных солей, или соленость. Чем больше солей растворено в воде, тем выше в ней осмотическое давление, к которому крайне чувствительны гидробионты.

Соленость воды выражается в промилле, обозначаемых ‰. 1 промилле соответствует содержанию в 1 л воды 1 г солей. По степени солености все природные воды подразделяются на пресные (до 0,5 ‰), миксогалинные, или солоноватые (0,5–30 ‰), эугалинные, или морские (30–40 ‰), и гипергалинные, или пересоленные (более 40 ‰). Миксогалинные воды подразделяются в свою очередь на олигогалинные (0,5–5 ‰), мезогалинные (5–18 ‰) и полигалинные (18–30 ‰). К пресным водоемам относятся реки и большинство озер, к эугалинным – Мировой океан, к миксогалинным и гипергалинным – некоторые озера и отдельные участки Мирового океана.

Немаловажное значение для гидробионтов имеет и ионный состав воды, в частности, присутствие катионов Ca^{++} и Mg^{++} , суммарной концентрацией которых определяется особое качество воды – жесткость.

Растворенная органика. В основном органическое вещество, растворенное в воде, представлено водным гумусом, состоящим из труднорастворимых гуминовых кислот. В очень незначительных количествах встречаются сахара, аминокислоты, витамины и другие подвижные фракции органики, многие из которых попадают в воду в процессе жизнедеятельности гидробионтов.

Суммарная концентрация растворенного органического вещества в водах Мирового океана обычно колеблется в пределах от 0,5 до 6 мг/л. Принимается, что из общего количества органического вещества в морской воде на долю растворенного приходится 90–98 % и лишь 2–10 % представлено в виде живых организмов и детрита в пропорции 1:5. Мерой содержания в воде растворенного органического вещества служит ее окисляемость – количество кислорода, пошедшее на окисление органики перманганатом (перманганатная окисляемость) или бихроматом (бихроматная окисляемость). По разнице величин бихроматной и перманганатной окисляемости можно судить о качестве растворенного в воде органического вещества.

У гидробионтов исключительно высоко развита способность к различению растворенных органических веществ с помощью различных хеморецепторов. Руководствуясь ими, они осуществляют поиск и апробацию пищи, нахождение особей своего вида. Пользуясь хеморецепторами, рыбы находят путь на нерестилища. Гольяны, караси и карпы способны обнаруживать стаи рыб своего вида, пользуясь только хеморецепцией, и образовывать защитные стаи, воспринимая «запах» хищников. О тонкости восприятия гидробионтами химического состава воды можно судить по следующим данным. Угри различают концентрацию алкоголя в воде $1 \text{ г} = 6 \text{ тыс. км}^3$, караси – нитробензол в концентрации $1 \text{ г}/100 \text{ км}^3$ воды, лососи обнаруживают полипептид с аминокислотой серином в концентрации $8 \cdot 10^{-10}$ и полностью прекращают миграции в реки, где есть это вещество, так как этот полипептид имеет запах кожи морских млекопитающих, которые питаются лососями.

Взвешенные в воде вещества. Взвешенные в воде вещества подразделяются на взмученный грунт, где органического вещества немного, и детрит, где органики достаточно. Взмучивание грунта может насаживаться в реках, озерах, водохранилищах во время движения воды. Дет-

рит, находящийся в воде, состоит из минеральных и органических частиц, объединяющихся в сложные комплексы. В формировании детрита принимают участие минеральная взвесь, отмершие организмы и их части, а также органическое вещество, растворенное в воде. По размерному составу различают: ультра-, микро-, мезо- и макродетрит. Наименьшие размеры детрита – 0,1 мк. Детрит составляет 8–10 % всей органики, сосредоточенной в воде. Детритом питаются многие коловратки, ракообразные, моллюски, иглокожие и другие животные.

Снижение прозрачности воды в результате взмучивания донных осадков, с одной стороны, ухудшает световые условия растений, с другой – способствует увеличению концентрации биогенов. Увеличение мутности обедняет видовое разнообразие водоемов и снижает численность гидробионтов.

Активная реакция воды. pH воды довольно устойчивый показатель, который при отсутствии карбонатов может снижаться до 5,67. В сфагновых болотах pH снижается до 3,4, так как, с одной стороны, в воде мало карбонатов, с другой, присутствует сильная серная кислота.

Во время интенсивного фотосинтеза pH вод может подниматься до 10 и более, так как почти полностью исчезает из воды свободный CO_2 и идет подщелачивание воды карбонатами. В морских водах pH обычно равен 8,1–8,4. Природные воды с pH от 3,4 до 6,95 обычно называют кислыми, с pH 6,95 до 7,3 – нейтральными, с 7,3 до 10 и более – щелочными. В одном водоеме за сутки колебания pH могут составлять 2 ед. и более. Ночью вода подкисляется выделяющимся в процессе дыхания CO_2 , днем подщелачивается в результате фотосинтеза.

В грунтах озер и болот pH обычно ниже 7, в морских осадках часто выше 7. Стеноионные формы обитают в воде с колебаниями pH в 5–6 ед. Из эвриионных форм можно назвать личинок комара *Chironomus*, способных выдерживать колебания pH от 2 до 10. Стеноионные виды, предпочитающие кислые воды, называются полигидрогенинными, а обитающие в щелочных водах – олигогидрогенионными. К первым относятся, например, коловратка *Elosa worallii* и другие обитатели сфагновых болот, живущие при pH до 3,8 и не встречающиеся в нейтральных и щелочных водах. Примером олигогидрогенионов служат моллюски с известковой раковиной, обитающие в водах с pH > 7. С возрастом устойчивость гидробионтов к сдвигу в pH повышается. Молодые рачки *Gammarus pulex* погибают в воде с pH 6–6,2 через 1,5–2 сут, а более взрослые – через 5 сут.

5. ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА ЖИЗНЬ ГИДРОБИОНТОВ. ВЛИЯНИЕ СОЛНЕЧНОЙ И ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ. ЗВУК, ЭЛЕКТРИЧЕСТВО, МАГНЕТИЗМ

5.1. Влияние света на жизнь гидробионтов

Свет прямо или косвенно является одним из обязательных условий существования водных организмов. Для фотосинтезирующих растений он служит единственным источником энергии. Из-за его недостатка они, например, полностью отсутствуют в многокилометровой толще глубинных океанских вод. Реже растения страдают от избытка света и отсутствуют в поверхностном слое воды, когда его освещенность становится для них чрезмерной.

Большинству животных свет нужен для распознавания среды и ориентации движений; часто он имеет сигнальное значение, определяющее многие стороны поведения гидробионтов. Под контролем светового фактора происходят грандиозные миграции зоопланктона и многих рыб, когда каждые сутки миллиарды тонн живых организмов перемещаются на сотни метров с поверхности в глубину и обратно. В ряде случаев обнаружено непосредственное действие света на животных как фактора, влияющего на жизненно важные биохимические процессы, в частности, на выработку некоторых витаминов.

Для коловраток *Brachionus rubens* прослежено влияние светового фактора на смену форм размножения. Сменой светового режима контролируются у каракатицы *Sepia officinalis* сроки полового созревания и откладки икры. У моллюсков-прудовиков недостаток освещенности вызывает снижение плодовитости. В очень большой степени зависит от света окраска гидробионтов, которая у ряда животных может даже меняться, обеспечивая маскировку на том или ином фоне.

На гидробионтов влияет не только сила света, но и его спектральный состав. У солнечника *Actinophrys sol*, культуры которого освещались разным светом, численность особей снижалась с переходом от коротких волн к длинным. Рачки *Daphnia pulex* интенсивнее размножались, но были менее крупными при освещении их поляризованным светом.

Сильное воздействие на гидробионтов оказывает УФ-облучение. По этой причине, например, крайне бедна эпифауна освещаемой поверхности коралловых рифов. В опытах асцидии, мшанки, губки и другие животные быстро погибали в аквариумах, не экранированных

от естественного света, но хорошо чувствовали себя, когда пластиковый экран предохранял их от влияния лучей короче 400 нм. К УФ-облучению выше устойчивость пигментированных животных, и преимущественно ими представлена жизнь у поверхности воды при сильном освещении.

Значение лучей разной длины также неодинаково и для растений. Хлорофиллоносные растения поглощают сильнее всего лучи красной и сине-фиолетовой части спектра. Остальные лучи растения отражают. Вода очень быстро поглощает красные и синие лучи. На 100-метровую глубину в океан проникает менее 1 % солнечной энергии, достигшей поверхности воды. Поэтому распространение растений ограничено поверхностными слоями до глубины 150–200 м. Коротковолновые ультрафиолетовые лучи в отличие от видимых свету несут много энергии и обладают сильным бактерицидным действием. Их участие обязательно при образовании витамина D путем облучения стерина. Планктон в верхних слоях водоемов аккумулирует этот витамин.

Сигнальное значение света преломляется через фотодинамический эффект, т. е. через те или иные двигательные реакции. У многих гидробионтов четко выражен фототропизм, причем у планктонных форм он чаще положительный, у бентосных – отрицательный. У подавляющего числа фотонегативных бентосных животных личинки светолюбивы, благодаря чему они некоторое время держатся в толще воды, где находят для себя более благоприятные условия (пища, кислород). Перемещение личинок токами воды обеспечивает малоподвижным бентосным формам возможность широкого расселения в водоеме. С возрастом личинки становятся фотонегативными и, опускаясь на дно, переходят к бентосному образу жизни.

Знак фототропизма может зависеть от состояния внешней среды. В условиях резкого дефицита кислорода очень многие представители пресноводного бентоса из фотонегативных становятся фотопозитивными и, ориентируясь на свет, всплывают к поверхности, где респираторные условия лучше. Сходная картина наблюдается в случае резкого повышения концентрации ряда вредных веществ. Высокая освещенность как бы символизирует для животных чистоту воды, поскольку у дна она содержит больше растворенных веществ, чем у поверхности.

В условиях сильного освещения фотопозитивные организмы могут приобретать отрицательный фототропизм и уходить от света. По этой причине в прозрачных водоемах во время высокого стояния Солнца многие водоросли перемещаются из самого поверхностного слоя воды

на глубину нескольких метров, избегая повреждающего действия излишней радиации. Например, водоросли *Gymnodinium kovalevskiy* и *Prorocentrum micans* становятся фотонегативными при ингибирующей фотосинтез освещенности 20 тыс. лк. Знак фототропизма не представляет собой постоянного свойства организмов, а имеет приспособительное значение.

Ориентируясь на свет, гидробионты находят для себя наиболее выгодное положение в пространстве. Особенно большое значение это имеет для морских планктонных организмов, которые, совершая регулярные суточные миграции, ночью поднимаются к поверхности воды, а днем опускаются на глубину 100–200 м. В большинстве случаев начало подъема и спуска определяется временем наступления той или иной освещенности, и таким образом свет приобретает для организмов сигнальное значение. Значительную роль играет свет и в вертикальных миграциях бентосных форм, когда они всплывают в толщу воды ради расселения, размножения и других потребностей.

Огромное значение имеет свет как источник информации о среде, а также для ориентации движений. В связи с этим у гидробионтов хорошо развиты различные фоторецепторы. Многие морские формы способны к свечению, или биолюминесценции. На глубине более 700 м она свойственна подавляющему большинству гидробионтов от простейших до рыб включительно. Биологическое значение биолюминесценции разнообразно: привлечение особей другого пола (многие полихеты), защита (светящаяся завеса многих каракатиц), подманивание добычи (некоторые рыбы). У бактерий и простейших свечение, по видимому, неспецифично, будучи побочным эффектом окислительных процессов. Биолюминесценция осуществляется в результате окисления кислородом люциферина в присутствии фермента люциферазы.

У животных свет воздействует на обмен веществ, согревание половых продуктов. С освещением водоемов связано строение животных, развитие органов зрения, осязания, окраска и др. У водных организмов фоторецепция развита несколько слабее, чем у наземных, в связи со сравнительно быстрым угасанием света в воде. По этой же причине гидробионты отличаются близорукостью. У большинства рыб ближняя граница резкого видения лежит в пределах от 0,1 м до 5 см, хотя их глаза могут фокусироваться на бесконечность. Еще более близоруки беспозвоночные. Очевидно, дальность видения в воде в связи с быстрым поглощением в ней света не имеет такого значения, как на суше. С другой стороны, близорукость полезна для распознавания мелких объектов, которыми очень часто питаются гидробионты. Так, пресно-

водная американская рыбка *Lepomis* хорошо различает двухмиллиметровых рачков на расстоянии 1 см. Низкая освещенность обусловила способность гидробионтов различать очень слабо освещенные предметы. Так, *Lepomis* улавливает свет интенсивностью в одну десятиллиардную часть дневного, не воспринимаемую человеческим глазом. У глубоководных рыб с огромными, так называемыми телескопическими глазами способность к восприятию слабых световых раздражений еще выше. На глубинах более 6 км зрячие животные, по видимому, отсутствуют. Зрительный индекс (отношение зрячих форм к общему числу видов) для населения океанов уменьшается с глубиной; на широте 60° ю. ш. равное количество слепых и зрячих форм наблюдается на глубине 150–500 м, в тропиках – на глубине 1200–1400 м.

Некоторые водные животные различают поляризованный свет и ориентируют свои движения в соответствии с плоскостью поляризации. Например, моллюски *Littorina littoralis* и *L. saxatilis* четко реагируют на изменение плоскости колебания поляризованного света. По Солнцу и голубому небу (поляризованный свет) ориентирует свои движения бокоплав *talitrus saltator*: если поместить над рачком поляроид и начать его вращать, то соответственно поворачивается и рачок. Такая же реакция обнаружена у рака *Eupagurus bernhardus*, краба *Uca tangeri*.

Водные животные обитают при самых различных световых режимах. У многих организмов реакция на свет меняется по мере их роста. На ранних стадиях развития животные обитают преимущественно в поверхностных горизонтах, а взрослые особи – в условиях меньшей освещенности. Но случается и наоборот, например молодь лососевых рыб держится в укрытиях. Под влиянием света идут биологические ритмы, определяемые продолжительностью дня (фотопериодом), они бывают двух типов: 1-й тип обеспечивает совпадение размножения с благоприятным для жизни гидробионтов сезоном, 2-й тип характеризуется возникновением у организмов диапаузы. Диапауза – физиологическое состояние организма, характеризующееся временной приостановкой роста и развития и резким снижением обмена веществ. Диапауза наступает до наступления неблагоприятных условий.

У многих животных, главным образом морских, известны лунные ритмы. Так полихета Палоло (*Palola viridis*) у островов Полинезии для размножения поднимается к поверхности воды в продолжение первой лунной четверти в октябре и ноябре.

Свет, падающий на поверхность воды, частично отражаясь от нее, проникает в глубину, где поглощается и рассеивается молекулами воды, а также находящимися в ней частицами. При отвесном падении радиации она отражается на 2 %, с уменьшением угла падения до 30 и 50 – на 25 и 40 % соответственно. Если гладкость водной поверхности нарушается (волнения), степень отражения падающей радиации заметно возрастает. Например, в отсутствие ветра она составляет ~5 %, а при легком и сильном – соответственно 15 и 30 %.

В озерах и водохранилищах с прозрачностью 1–2 м на глубину 1 м проникает не более 5–10 % энергии всей поступившей радиации, глубже 2 м от нее остаются только десятые доли процента. В больших чистых озерах и морях с прозрачностью 10–20 м солнечная радиация проникает глубже и обычно в 10 м от поверхности равна 0,20–0,4 Дж/см² мин, в 20 м – 0,04–0,08 и в 30 м – 0,002–0,004 Дж/см² мин.

5.2. Световые зоны морей и океанов, коэффициент поглощения

В морских и океанических водоемах в зависимости от распределения света в толще воды выделяют 3 световые зоны:

1. Эвфотическая зона – в этой области водоема благодаря хорошей освещенности происходит фотосинтез растений. Нижняя граница этой зоны в зависимости от воды и других факторов располагается на равной глубине, в пелагиали – 50–100 м, в бентали – до 200 м.

В пресных водоемах ввиду их меньшей прозрачности фотосинтезирующие растения обычно не вегетируют глубже 30 м. Однако этот показатель сильно варьирует в зависимости от физических параметров. В горных прозрачных озерах растения опускаются на глубину 70–75 м, в озере Байкал обнаружены диатомы на глубине 115 м.

В пределах эвфотической зоны обитает до 80 % основной массы гидробионтов.

Дисфотическая, или сумеречная, зона. Эта зона распространяется до глубины 1000–1500 м. Растений здесь практически нет, но на глубине свыше 1000 м в ряде районов Мирового океана были обнаружены представители нанофитопланктона. Установлено, что они могут давать годовой продукции не меньше, чем водоросли эвфотической зоны.

Афотическая, или зона вечной тьмы. Видовой состав, численность и масса животных с увеличением глубин становятся все более бедными. Резко уменьшается количество плотоядных животных (медузы, щетинкочелюстные, креветки, рыбы и др.), до глубины 6000–7000 м

основную часть составляют веслоногие и мизиды, а далее увеличивается роль гаммарид и полихет.

Скорость затухания света зависит от свойств воды и выражается коэффициентом поглощения, представляющим собой отношение энергии, задержанной слоем воды толщиной в один метр, ко всей энергии, проникшей в него. Коэффициент поглощения тем выше, чем ниже прозрачность воды и интенсивнее ее окраска. В качестве показателя прозрачности берется глубина, на которой еще различим погружаемый в воду белый диск (диск Секки). Прозрачность, измеряемая с помощью диска Секки, достаточно точно отражает степень мутности, т. е. мало зависит от сезона года, времени дня и географической широты местности.

5.3. Звук, электричество, магнетизм, их влияние на жизнь гидробионтов

В отличие от других рассмотренных выше факторов звук, электричество и магнетизм играют в жизни гидробионтов в основном сигнальную роль (средства общения, ориентации и оценки среды). Восприятие звука у водных животных развито относительно лучше, чем у наземных. Если свет в воде угасает во много раз быстрее, чем в воздухе, то звук, наоборот, быстрее и дальше распространяется в воде. Некоторые гидробионты могут улавливать инфразвуковые колебания, благодаря чему «слышат» звуки, возникающие от трения волн о воздух (8–13 Гц). Вследствие этого они (например, медузы) заранее узнают о приближении шторма и отплывают от берегов, где могли бы пострадать от ударов волн.

Известное значение в жизни гидробионтов имеют шумовые нагрузки, связанные с деятельностью человека – работой лодочных и корабельных моторов, турбин, подводным бурением, сейсморазведкой и др. Например, экскреция NH_4 и интенсивность дыхания креветки *Crangon crangon* при 32 дБ в условиях круглосуточного воздействия была приблизительно в 1,4 раза выше, чем у животных в звуконепроницаемых бассейнах. Одновременно снижались скорость дыхания, темп роста и доля яйценосных самок; привыкания не наблюдалось даже после месячного содержания животных в таких условиях. Звуковое давление земснаряда в 36 дБ уже на расстоянии 150 м вызывало уход рыб от источника шума.

Очевидно, весьма значительную, но пока еще малоизученную роль играют в жизни гидробионтов электрические и магнитные поля.

В 1951 г. Г. Лиссман предсказал, а в 1958 г. открыл у водных животных электрорецепторы (ампулы Лоренцини, расположенные в боковой линии). Предсказание было основано на том, что практически любые процессы, происходящие в воде, генерируют электрические поля, распространяющиеся в проводящей среде на значительные расстояния. Электрические поля возникают в результате перемещения водных масс в геомагнитном поле Земли, при контакте этих же масс, различающихся по температуре, солености, содержанию кислорода и др., электрические поля генерируются и гидробионтами. Как показали исследования на круглоротых и рыбах, их электрорецепторы обладают почти фантастической чувствительностью, воспринимая изменения в напряжении электрического поля от 10^{-7} до 10^{-8} В/см. Для сравнения укажем, что электрические поля, создаваемые морскими течениями и неровностями рельефа дна, имеют напряжение до 1–5 мкВ/см, т. е. в десятки и сотни раз выше тех, которые воспринимаются рыбами. Благодаря такой высокой чувствительности электрорецепторов многие гидробионты способны воспринимать богатейшую информацию; в частности, различают особей своего вида и врагов, скорость и направление течений, температурные, солевые, газовые и другие градиенты, изменения солнечной активности, течение времени, а также улавливают сигналы, предшествующие аномальным природным явлениям. За 6–8, а иногда за 20–24 ч до наступления землетрясения рыбы (особенно японский и туркестанский сомики) становятся беспокойными, усиленно плавают, иногда выпрыгивают из воды, реагируя на его приближение в радиусе до 2 тыс. км, когда даже самые чувствительные сейсмографы не регистрируют каких-либо сигналов. Характерно, что в аквариумах, лишенных электрической связи с водоемом, поведение рыб утрачивает свое индикаторное значение, т. е. сигналы, свидетельствующие о приближении землетрясения, не воспринимаются электрорецепторами. В настоящее время эти рецепторы обнаружены примерно у 300 видов рыб.

В опытах на акулах и скатах показано, что эти рыбы безошибочно находят добычу (камбалу), зарытую в песок или заключенную в агаровую (токопроводящую) камеру, но не обнаруживают жертву, если она экранирована электроизолирующей (полиэтиленовой) пленкой; пищевая реакция наблюдалась и на скрытую в песке пару электродов, имитирующих электрическое поле добычи.

Электрорецепция известна и для многих беспозвоночных, в том числе простейших. Некоторые из них (*Amoeba*) при пропускании слабого тока движутся к катоду, другие (*Cryptomonas*, *Potytoma*) – к ано-

ду, третьи – перпендикулярно к направлению силовых линии электрического тока (*Spirostomum*). Двигутся по прямой к отрицательному полюсу *Australorbis glabratus*. Отрицательный электротаксис червей, моллюсков и ракообразных используют для предупреждения их оседания на днища кораблей и другие объекты, охраняемые от обрастания.

Какие-либо рецепторы магнитного поля у водных животных неизвестны, что, однако, не исключает сигнальной роли магнитных полей. Как известно, движение проводников в магнитном поле и его изменение вокруг проводников индуцирует в них возникновение электротока. Таким образом гидробионты, имеющие электрорецепторы, могут опосредованно ориентироваться в магнитных полях. Особенно важное значение в этом отношении имеет геомагнитное поле, его горизонтальная и вертикальная составляющие. Периодические колебания магнитного поля Земли (повышение напряжения в периоды равноденствий и в полдни, изменение угла склонения на протяжении суток) служат гидробионтам хорошим датчиком времени.

Существует много данных о том, что рецепция напряженности и направления магнитного поля Земли имеет место при выборе рыбами миграционных путей. Способны ориентироваться в магнитном поле водоросль *Volvox*, моллюск *Nassarius* и некоторые другие организмы. Моллюски *Helisoma duryi* проявляли большую двигательную активность, когда искусственное магнитное поле усиливало геомагнитное, и меньшую, если оно было направлено перпендикулярно или противоположно геомагнитному. С увеличением напряженности постоянного магнитного поля до 79,6 кА/м у инфузорий туфелек повышалась фагоцитарная активность. При его напряженности в 159,2 кА/м повышался выклев личинок из яиц у *Artemia salina*, когда экспозиция выражалась несколькими часами; с ее возрастанием до нескольких суток выклев уменьшался.

6. ОСНОВНЫЕ ПРОЦЕССЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГИДРОБИОНТОВ В ГИДРОСФЕРЕ

6.1. Увеличение площади и газопроницаемости дыхательных поверхностей. Контакт с аэрированной водой и газообразным кислородом

Условия дыхания в воде менее благоприятны, чем на суше. Из-за низкого содержания O_2 в воде, а иногда и почти полного его отсутствия, обеспечение аэробного дыхания для гидробионтов одна из

наиболее трудных задач. Поэтому гидробионты вырабатывают ряд адаптаций к добыванию дополнительного кислорода и к выживанию в условиях временного дефицита или полного отсутствия его.

Газообмен у гидробионтов осуществляется либо через всю поверхность тела, либо через органы дыхания – жабры, трахеи, легкие и др.

Увеличение поверхности тела достигается его уплощением, вытягиванием, образованием различных выростов, лопастей, щетинок и т. д. Например, у растений подводные листья более расчленены, чем надводные, олигохеты в неблагоприятных условиях дыхания сильно вытягиваются в длину, увеличивая поверхность тела (*Tubifex tubifex*). Гидры и актинии при недостатке кислорода сильно вытягивают свое тело и щупальца, иглокожие – амбулакральные ножки. Некоторые гидробионты способны увеличивать проницаемость наружных покровов, когда возникает потребность увеличения газообмена.

Контакт с аэрированной водой. В случаях резкого ухудшения респираторных условий многие гидробионты могут менять биотопы. Например, сувойки отделяются от стебелька и ведут планктонный образ жизни, черви *Nereis*, личинки комара *Chironomus* выползают из толщи грунта на его поверхность. Во время заморных явлений рыбы, клопы, жуки и другие насекомые могут перемещаться на значительные расстояния в поисках достаточно аэрированной воды. Обитание в проточной воде с энергетической точки зрения наиболее экономичное решение задачи обновления воды вокруг организма. Таким способом пользуются многие реофильные обитатели вод – черви, личинки симулинды, веснянок, поденок и т. д. Чем хуже респираторные условия, тем энергичнее дыхательные движения, рыбы быстрее двигают жабрами, дафнии энергичнее работают антеннами, *Tubifex tubifex* с падением концентрации O_2 до 3 и 1 мг/л производит соответственно 40 и 48 колебаний в минуту, а при концентрации O_2 свыше 5 мг/л вовсе не совершает колебательных движений. Радужная форель при падении концентрации O_2 с 7,5 до 2 мг/л увеличивает число дыхательных движений с 60–70 до 140–150 в мин.

Контакт с газообразным кислородом. Контакт дыхательных поверхностей с газообразным O_2 возможен в результате его захвата из атмосферы, из подледных скоплений, из воздухоносных тканей растений и пузырьков, образующихся в толще воды. Захват O_2 из атмосферы достигается либо путем периодического всплывания животных к поверхности воды, либо выдвиганием в воздух специальных дыхательных трубок.

Всплывание для захвата O_2 наблюдается у ряда насекомых и их личинок, рыб, моллюсков и других животных. Всплывают к поверхности воды для дыхания легочные моллюски, земноводные и млекопитающие. Личинки комаров Culicidae набирают воздух в трахейную систему, выводя на поверхность воды конец сифона с несмачивающимися волосками, водяной скорпион Nera выставляет над водой дыхательную трубку. Червь Alma emini, обитающий в иле, лишенном O_2 , обычно поглощает его задним концом тела из атмосферы. Личинки мух-крыски Eristalis, живущие в мелких, очень загрязненных водоемах, выставляют над водой дыхательную трубку длиной до 5 см при длине самой крыски до 2 см. Этот прием позволяет крыскам жить в воде, почти лишенной O_2 , и не затрачивать время и энергию на добычу его сплыванием. В некоторых случаях животные используют O_2 , выделенный симбиотическими водорослями. Таким образом обеспечивают себе дыхание многие простейшие, кишечнорастворимые, черви, моллюски.

6.2. Комбинирование атмосферного и водного дыхания у гидробионтов. Интенсивность дыхания

Комбинирование атмосферного и водного дыхания. Способность к комбинированию воздушного и водного дыхания встречается у многих растений и животных, помогая им маневрировать в различных респираторных ситуациях. Например, растения помимо атмосферного воздуха, проникающего через устьица, потребляют растворенный O_2 через кожицу погруженных в воду листьев, в 5–20 раз более тонкую, чем у наземных растений. Способностью потреблять O_2 из воздуха и воды обладают многие легочные моллюски. Обитающая в реках Америки Ampullaria gigas, в воде, богатой O_2 , дышит жабрами, а при недостатке кислорода высовывает дыхательную трубку вверх и забирает O_2 из атмосферы. Широко распространено комбинированное дыхание у ракообразных, личинок стрекоз, жуков, у рыб. У одних гидробионтов такая способность является адаптацией к существованию в среде временно или постоянно неблагоприятной в респираторном отношении. У других она обеспечивает возможность перехода из водной среды в воздушную для расселения или питания.

Интенсивность дыхания. Величина потребления кислорода характеризует уровень окислительных процессов, происходящих в организме, и его энергетические затраты в процессе жизнедеятельности. Сум-

ма всех энергозатрат определяет величину обмена. Различают обмен основной, стандартный, активный и общий (средний).

Основной – уровень энергозатрат во время полного покоя голодных организмов в условиях абиотической среды, близких к оптимальным.

Стандартный – характеризует энергозатраты организмов с выключенной двигательной активностью в некоторых строго определенных условиях среды, в частности температурных.

Активный – энергозатраты, связанные с обеспечением двигательной активности животных.

Совокупность основного и активного обмена составляют общий, или средний, обмен.

6.3. Зависимость газообмена от биологических особенностей гидробионтов

Интенсивность дыхания водных животных неодинакова у представителей разных видов, она меняется с возрастом, зависит от пола, физиологического состояния особей. Представители разных видов обладают характерным, свойственным только им типом энергетического режима. Подмечено, что с увеличением размера организмов интенсивность их обмена как правило снижается. Эта закономерность объясняется тем, что величина обмена прямо пропорциональна площади поверхности организмов. Газообмен организмов, соответствующих модельным условиям, должен выражаться уравнением: $Q = awk$, где Q – величина газообмена одного организма, w – его вес, $k = 2/3$, a – удельная интенсивность дыхания (величина газообмена организма весом, равным 1). Б. Г. Винберг, обобщая материал по всему классу рыб, получил $Q = 0,285w^{0,81}$. С возрастом в организмах соотношение различных тканей с разной респираторной активностью меняется и это накладывает свой отпечаток на интенсивность дыхания растущих особей. На разных стадиях развития неодинаково интенсивны окислительные процессы в тканях. Например, до оплодотворения яйцо морского ежа потребляет в час 0,055 мг O_2 , после – 0,303. Интенсивность дыхания неоплодотворенной икринки осетра – 0,264 мг O_2 /ч, через 3 ч после оплодотворения – 0,496. Перед выклевом личинка осетра потребляет 13 мл O_2 в час, через час после выклева – 49.

В несколько раз может меняться интенсивность дыхания гидробионтов в зависимости от подвижности животных. Во время движения по сравнению с состоянием покоя золотые рыбки потребляют O_2 в 5 раз

больше, личинки комара *Chaoborus flavicans* – в 2–3 раза. Личинки хи-рономид, находясь вне домиков, дышат на 40 % энергичнее, чем в убежищах, где двигательная активность животных ниже. Беззубка *Anodonta cygnea* во время покоя потребляет O_2 в 5–10 раз меньше, чем в период фильтрационной активности.

Величина обмена у особей одного вида и возраста сильно колеблется в зависимости от степени накормленности животных. Так, у личинок *Tubifex tubifex* и личинок комара *Procladius* наблюдается повышение интенсивности дыхания во время голодания. У моллюсков и гребневигов наблюдается обратная зависимость. Накормленные рыбы обычно дышат значительно интенсивнее, чем ненакормленные.

6.4. Зависимость интенсивности газообмена от внешних условий

Из внешних условий наибольшее влияние на потребление O_2 гидробионтами оказывают температурные и респираторные. Кроме того, величина газообмена зависит от солености, ионного состава растворенных солей, активной реакции и других факторов.

С повышением t до известного предела интенсивность дыхания, как правило, возрастает, но эта зависимость носит сложный характер. Иногда она достаточно удовлетворительно выражается «нормальной кривой» Крота, чаще носит иной характер. Нормальная кривая Крота приближенно передается следующими величинами коэффициента Q_{10} .

Интервалы температур ($^{\circ}C$) ... 5 – 10 – 15 – 20 – 25 – 30

Q_{10} 3,5 2,9 2,5 2,3 2,2

В ряде случаев величина газообмена с повышением температуры сначала возрастает, затем на каком-то отрезке остается довольно стабильной и вновь поднимается, когда пройден определенный температурный порог, характерный для каждого отдельного вида.

Участок температурной шкалы, в пределах которого величина дыхания относительно стабильна, назван Строгановым «температурной зоной адаптации». Эта зона соответствует той, где организмы за счет работы регуляторных механизмов способны сохранять сходный энергетический режим вопреки изменению температуры. Температурная зона адаптации может в некоторых пределах сдвигаться в зависимости от конкретных условий обитания особей. Сложность изменения интенсивности потребления O_2 с повышением температуры говорит о том, что газообмен организмов – процесс, регулируемый самими организмами, а не только подчиняющийся законам химической кинетики.

С падением концентрации O_2 ниже определенных значений интенсивность газообмена гидробионтов обычно падает. У разных видов эта закономерность проявляется различно и часто прослеживается лишь в определенном диапазоне концентраций O_2 . Например, газообмен *Daphnia magna* независим от концентрации O_2 , а также *T. tubifex*, многих рыб и других гидробионтов. У личинок хирономид наблюдается обратная картина. Литоральные моллюски *Littorina* дышат в 1,5–2 раза энергичнее на воздухе, чем в воде. Рачки *Chydorus sphaericus* и ряд коловраток могут снижать потребление O_2 , когда его концентрация в воде падает ниже 4 мг/л.

Влияние солености на величину газообмена двоякое. С одной стороны, интенсивность дыхания становится тем большей, чем сильнее опресняется вода, в которой он находится (например, у балтийских мидий, рака *Pagurus longicarpus*). Обратная картина, когда максимум дыхания обнаруживается в условиях солености, близких к оптимальным, отмечена для многих моллюсков, червей и других животных. Так, черноморские полихеты *Mercirella lineatus* с отклонением солености воды от 18 до 8 и 35 ‰ снижают потребление O_2 до 10–30 % от нормы и только через 3–6 дней восстанавливают обычный уровень газообмена. Повышение интенсивности дыхания с возрастом солености от 5 до 200 ‰ отмечено для науплиусов некоторых креветок.

Помимо общей солености на интенсивность дыхания может влиять воздействие определенных ионов. Так, например, снижается газообмен у моллюска *Monodonta colorata* с повышением содержания в воде Ca^{++} . У рачка *Chydorus sphaericus* обнаруживается максимум потребления O_2 с понижением pH до 5 и повышением до 9. В подкисленной воде с pH 5,5 карпы потребляют 0,16 мг O_2 /ч, что составляет 66 % от величины их газообмена в нейтральной среде. Интенсивность газообмена гидробионтов обычно выше в проточной воде. С увеличением скорости течения воды газообмен особенно резко возрастает у типичных реофилов. Водяные ослики *Asellus aquaticus* потребляют 0,71 мг O_2 /ч в реках с медленным течением, а в быстрых – 1,21 мг.

Газообмен животных может возрасть при увеличении плотности популяции. Например, дыхание *Chaoborus flavicans* снижалось в 2,7 раза, когда концентрация особей в камерах уменьшалась в 10 раз. В этом случае животные вели себя спокойнее и дышали менее интенсивно.

Дыхание единичных особей может резко отличаться от того, которое наблюдается в группах. «Групповой эффект» прослежен в дыхании

рыб, личинок хирономид, ракообразных и некоторых других животных. Так, потребление O_2 мальков рыба и шемаи и рачков-бокоплавов в 3–4 раза выше, чем в группах, причем, чем больше количество особей в группе, тем ниже интенсивность дыхания. У голяна изолированные особи потребляют O_2 на 16 % больше, чем в стае, для карпа эта разница равна 7–10 %. Для личинок хирономид установлено, что интенсивность дыхания у них может ингибироваться, когда животных помещают в воду, в которой ранее присутствовали другие животные.

6.5. Газообмен как показатель обмена веществ и энергии. Дыхательный коэффициент. Устойчивость гидробионтов к дефициту O_2

Газообмен как показатель обмена веществ и энергии. Установлено, что выделение энергии в результате окисления разных веществ почти точно пропорционально количеству потребленного O_2 . Если учесть, что все организмы содержат в своем составе белок, жир и углеводы в довольно сходных пропорциях, то в процессе биологического окисления на единицу потребления O_2 во всех случаях выделяется практически одно и то же количество энергии. Отношение количества энергии (в кал), выделяющейся при окислении вещества, к весу потребленного O_2 (в мг) получило название оксикалорийного коэффициента. В. С. Ивлев нашел, что среднее значение оксикалорийного коэффициента для водных организмов равно 3,38 кал/мг O_2 . Величина ОК не зависит от условий, в которых находятся организмы. Сравнивая количество потребляемого организмами O_2 и выделяемой ими углекислоты, можно судить о том, за счет каких веществ добывается энергия, т. е. о химическом составе пищи.

Если энергия добывается за счет питания углеводами, организм выделяет столько углекислого газа, сколько потребляет O_2 (по объему). При белковом питании отношение выделяемого CO_2 к потребленному O_2 составляет 0,77–0,82, а в случае потребления жира – 0,7.

Отношение объема CO_2 , выделившегося в процессе дыхания, к объему потребленного O_2 получило название дыхательного коэффициента (ДК). На величину ДК может влиять недостаток в кислороде, температура и некоторые другие факторы.

Устойчивость гидробионтов к дефициту O_2 . Большинство гидробионтов иногда способны переносить кратковременный дефицит или

даже полное отсутствие O_2 , впадая в особую форму анабиоза – аноксибиоз. В тех случаях, когда адаптации к существованию в условиях дефицита O_2 недостаточно, наступает гибель организмов, если она из-за резкого ухудшения кислородных условий в водоемах приобретает массовый характер, то наступает замор.

Способность к аноксибиозу наиболее характерна для представителей донной фауны, в такие периоды они не питаются, теряют подвижность, перестают расти и развиваться. Длительность аноксибиоза для разных гидробионтов крайне различна и определяется видовой принадлежностью гидробионтов, их состоянием и условиями среды. В отсутствие O_2 расход гликогена в организме в 10 раз выше, чем в обычных условиях. Организмы, богатые этим веществом, способны дольше находиться в состоянии аноксибиоза.

Во время заморов в первую очередь гибнут менее устойчивые к дефициту O_2 , а затем и более выносливые, вплоть до самых стойких.

Летние заморы в основном наблюдаются в стоячих водоемах.

Зимние заморы происходят в стоячих водоемах и в реках из-за поступления большого объема грунтовых вод, бедных O_2 .

7. ПОПУЛЯЦИИ ГИДРОБИОНТОВ И ИХ ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ В ГИДРОСФЕРЕ

7.1. Популяция гидробионтов, зависимые и независимые популяции

Популяцией называется группа организмов одного вида, занимающая определенное пространство или площадь и располагающая определенными условиями для поддержания численности на определенном уровне неопределенно долгое время.

Эта система существует и функционирует только как компонент того или иного биоценоза. Каждая живая система всегда стремится повысить степень своей стабильности, создать условия, при которых воздействие факторов, способных разрушить систему, сводятся к минимуму. Это основная тенденция в развитии биосистем. Одно из кардинальных отличий живых систем от мертвых – способность к самовоспроизводству, которая характерна и для популяций.

Иногда встречаются совокупности особей одного вида, не воспроизводящие себя и существующие длительное время в данном биотопе за счет поступления новых особей извне. Такие совокупности пред-

ставляют собой псевдопопуляции. Популяции, которые производят себя лишь частично и в какой-то мере существуют за счет иммиграции особей, называются зависимыми. К независимым популяциям относятся те, которые полностью воспроизводят себя и в отдельных случаях обеспечивают пополнение зависимых популяций и псевдопопуляций.

Представляя собой совокупность организмов, популяции как биологические системы характеризуются новыми качествами, отсутствующими у отдельных особей. К ним относятся: величина популяций, плотность, дисперсия, половая и возрастная структура, рождаемость, рост численности и биомассы, смертность и некоторые другие. Для человека особое значение имеет свойство популяций гидробионтов – воспроизводство ими своей биомассы, т. е. образование органического вещества в форме тех или иных организмов. Это свойство называется биологической продуктивностью популяций, а образуемое ими органическое вещество – биологической продукцией. Темп продуцирования органического вещества зависит как от специфики самой популяции, так и от условий ее существования.

7.2. Величина и плотность популяций

Величина популяций определяется числом и суммарным весом (биомассой) окружающих ее особей. В одних случаях популяции имеют огромную численность и сравнительно малую биомассу (бактерии, водоросли, простейшие), в других случаях наоборот (крупные моллюски, рыбы, млекопитающие). Соотношение между численностью и биомассой популяции – один из ее характерных признаков. Даже популяции одного вида, обитающие в равных водоемах или на определенных участках, иногда значительно разнятся между собой по соотношению между численностью и биомассой особей, что опять-таки характеризует состояние популяции.

С увеличением популяций меняются их многие качества, в частности, устойчивость существования и способность расширять свой ареал. Чем больше особей в популяции, тем богаче ее генофонд и шире диапазон каждого фактора, в пределах которого могут существовать те или иные особи. Поэтому резкие изменения среды, не всегда переносимые малыми популяциями, легче переносятся большими.

Часть особей, оказавшихся за пределами своей экологической валентности, погибает, но другие, более устойчивые, остаются и популя-

ция сохраняется. В низких широтах, где условия среды стабильнее, популяции, как правило, малочисленны, в умеренных и полярных зонах они, как правило, имеют большую численность.

Под плотностью популяции понимается отношение количества организмов к единице занимаемого ими 2- или 3-мерного пространства.

Количество организмов может быть выражено числом особей, их биомассой или в энергетических единицах (например, в кал.). Численность особей характеризует их среднюю удаленность друг от друга, биомасса – концентрацию живого вещества, калорийность – количество связанной в организмах энергии.

Плотность популяции представляет собой один из важнейших параметров ее существования. От плотности зависит дыхание, питание, размножение и многие другие функции отдельных особей популяции.

Чрезмерная плотность популяции ухудшает условия ее существования, снижая обеспеченность особей пищей и другими средствами к жизни. Отрицательно влияет на популяцию и недостаточная плотность ее, затрудняющая отыскание особей противоположного пола, создание нужной концентрации половых продуктов в воде во время размножения, выработку защитных свойств популяции и др. Для каждого вида существует оптимальная плотность популяции, которая вместе с тем варьирует в зависимости от конкретного состояния среды, т. е. является адаптивным признаком.

Имеется ряд механизмов поддержания популяций на нужном уровне. Главный из них – саморегуляция численности по принципу обратной связи с количеством ограниченных жизненных ресурсов, в частности пищи. Когда пищи становится меньше, темп роста особей снижается, смертность возрастает, половая зрелость наступает позднее, пополнение популяции снижается и плотность ее падает. Улучшение условий существования сопровождается изменениями противоположного характера и плотность популяций возрастает до определенного предела, превышение которого снова ведет к уменьшению концентрации особей.

Часто регуляция плотности обеспечивается изменением темпа размножения. Например, в переуплотненных популяциях дафнии образуют покоящиеся яйца и численность животных снижается. У очень многих гидробионтов с повышением плотности популяции плодовитость снижается, с понижением – возрастает. Нередко в переуплотненных популяциях наблюдается сдвиг в соотношении полов в сторону снижения количества. Это тоже приводит к снижению темпа размно-

жения, и плотность популяции снижается. Иногда плотность популяции регулируется за счет каннибализма.

Увеличение плотности популяции вызывает массовые миграции и перемещения. Так, например, с повышением плотности популяции всплывание донных животных происходит интенсивнее, возрастает продолжительность пребывания пелагических личинок в толще воды и перенос их течениями иногда на сотни и тысячи километров. Это особенно характерно для малоподвижных моллюсков, иглокожих, усоногих раков.

Одним из механизмов регуляции плотности популяции является выделение метаболитов, угнетающих рост и развитие особей. Например, моллюски *Lymnaea stagnalis*, выращиваемые в сосудах емкостью 100 мл, достигали на 65-й день высоты 6 мм, увеличение емкости аквариумов до 250, 1000 и 2000 мм вызывало увеличение их высоты до 9, 15 и 18 мм. Ингибирующее влияние оказывают продукты метаболизма особей своего вида.

В большей мере плотность популяций гидробионтов (особенно бактерий, водорослей и беспозвоночных) зависит от выедания их другими организмами.

7.3. Рождаемость и плодовитость в популяции

Рождаемость, или темп образования новых особей в популяции, может быть максимальной (образование максимально возможного количества новых особей в идеальных условиях, в отсутствие всякого сопротивления среды) и экологической (увеличение количества особей в популяции в конкретных условиях ее существования).

При неблагоприятных условиях существования в популяции идет размножение в форме полового процесса и образуется генетически более разнообразное потомство, повышающее адаптационные возможности популяции. Когда условия становятся лучше, особи переходят к партеногенетическому (развитие зародышей из яйцеклетки без оплодотворения) либо к бесполому размножению.

В зависимости от условий существования, в первую очередь пищевых и температурных, соотношение между числом партеногенетических и двуполых поколений меняется. Соответственно этому различают виды: моноциклические – с одним половым поколением в году, дициклические – с двумя, полициклические – с многими и ациклические – размножающиеся почти исключительно партеногенетически.

В мелких, сильно прогреваемых лужах число двуполых поколений может быть большим, чем в озерах. Многие Daphnidae, на Крайнем Севере моноциклические или даже ациклические, с продвижением к югу становятся сначала дициклическими, а затем и полициклическими. Переход от партеногенетического размножения к двуполому у низших ракообразных и коловраток наблюдается также в случае перенаселения, подкисления воды, изменения ее солевого состава, при ухудшении условий дыхания и питания, недостатке света и других неблагоприятных воздействиях. Плодовитость – показатель, характеризующий количество половых продуктов, образуемых организмом в течение своей жизни.

Под абсолютной плодовитостью понимают общее число икринок яиц, или молоди, даваемой в течение жизни (в течение одного периода размножения).

Относительная плодовитость – это отношение абсолютной плодовитости к весу тела самки. С увеличением размера гидробионтов данного вида их абсолютная плодовитость обычно возрастает, относительная – падает. Формы с длительным циклом развития, как правило, бывают более плодовитыми, чем организмы с коротким жизненным циклом. Число поколений, даваемых в течение жизни, и количество половых продуктов, образуемых за один срок размножения, с одной стороны, представляют собой видовое свойство гидробионтов, с другой – зависят от внешних условий. По числу образуемых генераций (поколений) различают формы, размножающиеся в течение своей жизни один или несколько раз. Размножаются один раз в своей жизни поденки, веснянки, ручейники, большинство дальневосточных лососей и многие другие гидробионты.

Организмы, размножающиеся несколько раз в своей жизни, могут быть однолетними и многолетними.

8. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОТНОШЕНИЯ

8.1. Смертность и выживаемость в популяциях

В отличие от рождаемости смертность показывает, какое количество особей вышло из популяции вследствие естественного отмирания, в результате уничтожения другими организмами и гибели из-за неблагоприятных условий среды. Различают смертность абсолютную –

общее число особей, выбывающих из популяции в единицу времени, и относительную, то же количество, но отнесенное к численности всей популяции. Кроме того, выделяют понятие смертности минимальной, или физиологической, которая представляет постоянную величину, характеризующую гибель особей в идеальных условиях, при которых популяция не подвергается лимитирующим факторам среды. Смертность экологическая – реальная фактическая смертность, характеризующая гибель особей в конкретных условиях среды и состояния самой популяции.

Как правило, смертность в популяциях, состоящих из крупных особей, бывает ниже, чем в тех, которые состоят из мелких особей.

Выживаемость – величина, представляющая долю новорожденных особей в популяции и доживших до определенного возраста. Часто выживаемость измеряют отношением числа взрослых особей, участвующих в размножении, к числу родившихся в каждом поколении. Каждый вид имеет свою характерную кривую выживания. Например, продолжительность жизни поколения в процентах от длительности всей жизни.

Обычно выживаемость пропорциональна плодовитости. В более широком смысле выживаемость – степень сохранения вида в историческом аспекте.

Адаптация строения и поведения особей представляет собой важнейший путь снижения смертности в постэмбриональный период жизни организма. Чем сильнее варьируют условия среды гидробионтов, тем шире их экологическая пластичность (эврибионтнее) и тем более жизнестойкими становятся они в экстремальных условиях существования. В тех случаях, когда температура, дыхательные и другие адаптации могут оказываться недостаточными, у многих организмов вырабатываются черты строения, позволяющие им переходить в неактивное состояние. При этом их жизнестойкость резко возрастает. Именно этим вызвано состояние зимней или летней спячки у гидробионтов, а также переход в состояние анабиоза при низких или высоких температурах, низком содержании O_2 и чрезмерной солености.

Выживаемость особей, как правило, повышается с ускорением роста и более ранним достижением крупных размеров. Кроме того, ускоренный рост и достижение организмом крупных размеров повышают темп размножения за счет более раннего достижения половозрелости.

8.2. Закономерности роста в популяциях

Рост гидробионтов может быть постоянным или периодическим. Постоянный рост характерен для гомойотермных (теплокровных) и для тех пойкилотермных животных, которые обитают на протяжении всего года в сравнительно стабильных условиях (экваториальные и тропические воды, большие глубины). В зимнее время рост многих пойкилотермных организмов заметно снижается или прекращается вообще. Эта сезонность роста проявляется тем резче, чем сильнее выражены изменения в водоеме, связанные с чередованием времен года.

Рост может быть гармоническим, или изометрическим, когда все пропорции тела остаются постоянными, и дисгармоничным, или аллометрическим, при котором с возрастом форма тела изменяется.

Если рост гидробионтов изометричен, как это установлено для ряда рачков, личинок насекомых, моллюсков, голотурий, то их вес на любой стадии развития может быть вычислен по формуле:

$$P = al^3,$$

где P – вес животных;

a – коэффициент пропорциональности;

l – линейный размер всей особи или какой-то ее части.

Пользуясь этой формулой, по остаткам организмов в водоеме или в кишечниках можно найти реконструированный вес особи. Темп роста может выражаться в линейных и весовых единицах. Абсолютные линейные приросты с возрастом, как правило, снижаются, весовые – сначала увеличиваются, достигают максимума, после чего снижаются. Например, у рыб. Рост резко замедляется или вовсе прекращается с ухудшением внешних условий и в первую очередь пищевых, респираторных, температурных и солевых. Как правило, темп роста снижается после наступления половозрелости и во время нереста, бывает различным у ♂♂ и ♀♀.

Возрастание веса гидробионтов может происходить за счет увеличения количества структурных элементов тела и вследствие повышения содержания запасных питательных веществ, темп и сроки накопления которых имеют большое экологическое значение.

Анализируя закономерности роста рыб, Г. В. Никольский указывает следующие особенности, в значительной мере свойственные и другим животным.

1. Рост – это видовое приспособление, направленное на регуляцию численности и биомассы популяций и темпа ее воспроизводства в связи с изменением обеспеченности пищей.

2. Более быстрый линейный рост неполовозрелых особей обеспечивает более раннее наступление половой зрелости и меньшее выедание хищниками до достижения половой зрелости. В большинстве случаев наступление половой зрелости связано с достижением определенных, специфичных для данного вида размеров, а не возраста. Исключения представляют только карликовые формы. Более интенсивный, чем в предыдущий период жизни, темп наращивания массы тела у половозрелых особей обеспечивает более быстрый темп наращивания плодовитости популяции.

3. До достижения половой зрелости основные энергетические ресурсы, поступающие в организм, расходуются на белковый рост и увеличение длины особей. После достижения половой зрелости основные энергетические ресурсы расходуются на наращивание массы тела и накопление резервных веществ, расходуемых на созревание гонад, зимовку и нерестовую миграцию.

4. Изменчивость роста особей в популяции приспособительно меняется в связи с изменениями обеспеченности пищей. Увеличение изменчивости при ухудшении условий питания приводит к расширению кормовой базы и увеличению возрастного ряда особей, впервые достигающих половой зрелости. При повышении обеспеченности пищей изменчивость размеров одновозрастных особей сокращается.

5. Смежные поколения оказывают взаимное влияние на рост особей, их слагающих. Мощные поколения обычно несколько затормаживают рост как последующего, так и предыдущего поколений. Это является одним из эффективных способов самонастройки популяции на определенный режим воспроизводства и меняющихся условий жизни.

6. Жиронакопление и сработка жиров у особей, достигающих возраста половой зрелости, идут в определенном порядке, и при голодании в последнюю очередь, уже после начала расходования белков, расходуются жиры из гонад.

8.3. Темп и энергетика роста популяций

Рост популяций характеризуется изменением их величины во времени. Если рождаемость преобладает над смертностью, численность популяции растет, в противоположном случае будет иметь место

убыль. Процесс роста популяций, т. е. увеличение их численности и биомассы, происходит за счет использования пищи с тем или иным коэффициентом полезного действия (КПД). Популяции – это постоянно действующие трансформаторы, с разной степенью эффективности преобразующие энергию потребляемых веществ в энергию веществ тела. Этот процесс сопровождается увеличением энтропии (рассеяние), и величина рассеяния энергии представляет собой второй важный показатель функциональной роли популяций в природе.

Третий важный показатель функциональной роли популяции в природе – темп образования органического вещества популяцией.

Под ростом популяций понимается увеличение их численности или биомассы, выраженное в абсолютных или относительных единицах. Относительные приросты вычисляются делением абсолютных на мгновенную величину популяции. В тех случаях, когда популяция продолжительное время не испытывает сопротивления среды, ее численность возрастает в геометрической прогрессии. В таких случаях кривая такого роста имеет У-образную форму и рост называется экспоненциальным.

В реальных условиях существования при ограничивающем влиянии среды увеличение численности особей выражается более сложными зависимостями. В графической форме зависимость обычно передается S-образной кривой, в которой отмечают 4 фазы.

Обычно нарастание численности сначала идет медленно (фаза положительного ускорения), затем становится быстрым (фаза логарифмического роста), потом снова замедляется (фаза отрицательного ускорения) и наконец, наступает состояние, когда прибыль и убыль приблизительно уравниваются друг друга (фаза устойчивого равновесия) – гомеостаз популяций.

Рост численности популяции наблюдается, когда она к исходному моменту имеет меньше особей по сравнению с их количеством, возможным в данных условиях. Такая ситуация складывается, например, ранней весной во многих водоемах с почти отсутствующим фитопланктоном, который затем начинает бурно развиваться, давая весеннюю вспышку.

Когда величина популяции достигает известного уровня, рост ее прекращается, заменяясь колебаниями в обе стороны от некоторой средней величины (гомеостаз).

Рост популяции, выражаемый в показателях численности и биомассы, нередко носит разнонаправленный характер. Например, числен-

ность байкальских рачков с мая по сентябрь неуклонно снижается, а средний вес возрастает, вследствие чего биомасса популяции в летние месяцы не только не падает, но даже несколько возрастает. Увеличение популяции за единицу времени называется скоростью роста. Различают три ее типа в зависимости от плотности популяции.

1. Скорость роста не зависит от плотности популяции и сохраняется на одном уровне, пока внешняя среда не ограничивает ее.

2. Скорость роста снижается по мере увеличения плотности популяции.

3. Скорость роста сначала возрастает с увеличением плотности популяции, потом снижается (тип Олли).

8.4. Эффективность использования пищи гидробионтами

Способ оценки эффективности использования популяциями съеденной пищи на рост зависит от целей исследования. В рыбоводстве и при выращивании водных беспозвоночных эффективность использования пищи на рост часто выражается кормовым коэффициентом, под которым понимается отношение веса корма, потребленного животным, к их приросту вне зависимости от химического состава пищи и тела потребителя. Чем выше кормовой коэффициент, тем, следовательно, хуже используется корм на рост. Величина кормового коэффициента в большей степени зависит от качества пищи. Например, для личинок хирономид, кормимых порошком из макрофитов и сухими дрожжами, он равнялся соответственно 7 и 0,5. Кормовой коэффициент в малой степени характеризует свойства организмов и мало отражает степень использования потребленных веществ на рост.

Чтобы снять влияние на показатель использования пищи содержания в ней воды, вычисляют коэффициент продуктивного действия корма, т. е. отношение количества потребленной пищи к приросту потребителя, причем обе величины выражаются в сухом весе. Иногда вычисляют отношение азота, потребленного с пищей, к его количеству, установленному животным.

Показатели эффективности использования пищи на рост получают более универсальными, когда в энергетических единицах (например, в калориях) сопоставляют количество потребленной (усвоенной) пищи и прирост органического вещества в потребителях. В качестве одного из них используется показатель экологической эффективности роста, который представляет собой отношение энергии, накопленной в растущем организме, к той, какая была заключена во всей потреблен-

ной им пище. Это отношение было обозначено В. С. Ивлевым как трофический коэффициент первого порядка (K_1), который может быть вычислен по формуле

$$K_1 = \frac{Q_1}{Q} \text{ или в \% } K_1 = \frac{100 Q_1}{Q},$$

где Q_1 – энергия вновь образованного в организме вещества (энергия прироста);

Q – энергия потребленной пищи.

Еще более показателен введенный Ивлевым трофический коэффициент второго порядка (K_2), представляющий собой отношение энергии прироста ко всей потребленной энергии за вычетом энергии отходов (Q_2).

$$K_2 = \frac{Q_1}{Q - Q_2} \text{ или в \% } K_2 = \frac{100 Q_1}{Q - Q_2},$$

поскольку $Q - Q_2$ – есть энергия ассимилируемой пищи, расходуемой на прирост тела (Π) и энерготраты (T), то:

$$K_2 = \Pi : (\Pi + T).$$

Это уравнение позволяет судить о КПД организмов и популяций, когда известны их приросты и энерготраты, в частности, определяемые по величине дыхания.

K_2 имеет видовую специфичность, зависит от возраста, пола и состояния организма, варьирует в изменяющихся условиях среды. Например, у рачков *Diaptomus siciloides* $K_2 = 19$, а *Calanus hyperboreus* – 90 %. Как правило, для хищников характерны низкие величины K_2 , для травоядных и детритофагов – более высокие.

С возрастом K_2 снижается, постепенно падая до 0, по мере приближения размеров тела к дефинитивным. У голодных животных использование ассимилированной пищи на рост выше, чем у сытых. Например, с увеличением длительности голодания мальков щуки от 0 до 10 и 20 сут K_2 повышался с 43 до 47 и 50 %.

K_2 возрастает с улучшением условий питания, когда на добывание пищи тратится меньше энергии. Так, с повышением концентрации водорослей с 0,2 до 0,5 и 1 млн. клеток на 1 мм K_2 у *Artemia salina* возрастал с 24 до 25 и 28 %. Резко снижается K_2 с ухудшением условий дыхания, с повышением температуры, когда траты на дыхание возрастают сильнее, чем приросты.

9. ЭНЕРГОБАЛАНС ПОПУЛЯЦИЙ

9.1. Понятие энергобаланса популяции. Темп образования органического вещества

Каждая популяция существует, потребляя, накапливая и рассеивая энергию в соответствии с законами термодинамики. Энергетический баланс популяций можно выразить уравнением:

$$E = E_a + E_d + E_m + E_r + E_z,$$

где E – энергия, получаемая с пищей;

E_a – энергия, аккумулируемая в организмах популяции;

E_d – энергия деструкции;

E_m – энергия метаболитов;

E_r – энергия отчуждаемых структур;

E_z – энергия экскрементов.

Под энергией, полученной с пищей, понимается величина суточного рациона, выраженная в калориях, вне зависимости от степени усвоения корма. Энергия деструкции определяется величиной дыхания и равна той, которая идет на выполнение внешней (передвижение, создание токов воды, рытье норок, построение домиков) и внутренней (пищеварение, выделение, осморегуляция, поддержание температуры и т. д.) работы. Энергия экскрементов и метаболитов – это та, которая соответственно содержится в фекалиях (неиспользованная) и в недоокисленных продуктах метаболизма (мочевина, молочная кислота). Энергия отчуждаемых структур заключена в выметываемых гаметах, экзuviaх, панцирях, сбрасываемых при линьке, и т. д., а также в различных утрачиваемых частях тела, включая потери, вызываемые паразитами.

Энергобаланс популяций отражает две наиболее важные функции этой структуры – величину энергопотока и продукцию новых веществ.

Величину энергопотока оценивают уровнем энерготрат, который характеризуется суммарным потреблением кислорода в единицу времени. Умножая количество потребленного O_2 на оксикалорийный коэффициент (3,38 кал/мг O_2), получим величину всех аэробных энерготрат. Если добавить к ней энтропию энергии, добываемой аэробно, получим сумму всех энерготрат. Величина энергопотока равна сумме энергии, рассеиваемой (энерготраты) и утрачиваемой в отчуждаемом материале (включая изымаемый паразитами).

Относительная величина энерготрат (интенсивность рассеивания – энтропия) выражается отношением всех энерготрат популяции к ее биомассе. Общее количество энергии, трансформируемой популяцией (энергопоток популяции), складываясь из той ее части, которая рассеивается, и той, что аккумулируется, равно энергии ассимилированной. Отношение ассимилированной энергии к средней биомассе популяции характеризует интенсивность притока энергии в популяцию.

Величина рассеивания энергии популяцией, с одной стороны, пропорциональна ее биомассе, а с другой – интенсивности метаболизма, свойственной особям.

Поскольку с уменьшением размеров организмов интенсивность их метаболизма повышается, из двух популяций с равной биомассой рассеивание энергии будет больше в той, которая состоит из мелких особей. При прочих равных условиях популяции, состоящие из особей с высоким уровнем обмена, требуют для поддержания своего существования больше энергии, чем популяции, образованные организмами с низкой интенсивностью метаболизма.

Темп образования органического вещества. Не только растущая, но и стабильная популяция непрерывно образует органическое вещество, которое накапливается в отдельных особях. Этот прирост может целиком сниматься вследствие выедания или отмирания части особей, биомасса которых и будет характеризовать продукцию органического вещества в стабильной популяции. Продуктивность популяции зависит от ее структуры, специфических особенностей роста особей, влияния среды обитания. Изъятие из популяции определенного количества особей повышает ее продуктивность.

Продукция органического вещества популяциями за какой-либо срок оценивается в абсолютных или относительных величинах. В этом случае широко используется предложенный Л. А. Зенкевичем так называемый П/Б-коэффициент, представляющий собой отношение прироста биомассы (продукции) к средней биомассе популяции за период исследования. За единицу времени обычно принимается год (но используют и другие сроки: сезон, месяц, длительность генерации, сутки).

В низких широтах П/Б-коэффициент для всех групп организмов обычно заметно выше, чем в высоких. У крупных животных, у которых относительные приросты ниже, он значительно ниже, чем у мелких. Сильно зависит П/Б-коэффициент от видовых особенностей организма. Например, в разных озерах Беларуси П/Б-коэффициент за ав-

густ выражался следующими величинами: Protozoa – 10–30, Rotatoria – 10–30, Cladocera – 2,5–5, Сopepoda – 1–5. В озерах Беларуси хорошо прослеживается картина увеличения П/Б-коэффициента с повышением средней биомассы ветвистоусых. Для фитопланктонаточные П/Б могут составлять 0,21–0,31, они зависят от вида, внешних условий, темпа роста органического вещества.

9.2. Динамика численности и биомассы популяций

Основная закономерность самовоспроизводства популяций заключается в их постоянном стремлении к повышению численности и биомассы особей.

Среда, меняясь, может быть то более, то менее благоприятной для популяции, и вслед за этим меняется и численность последней. Параллельно увеличению численности особей в благоприятных условиях ускоряется их рост, и в результате этих двух процессов увеличивается суммарная биомасса популяции. С ухудшением условий существования соответственно падают и численность, и биомасса популяции. Таким образом, динамика популяций отражает специфику взаимосвязей популяций со средой обитания. Убыль и пополнение популяций в разные отрезки времени различны, и поэтому численность вида колеблется. Такие колебания называются флуктуациями. Флуктуации тем сильнее, чем короче жизненный цикл организмов и чем менее стабильна их среда. В популяциях длительноживущих гидробионтов большое число разновозрастных поколений, и резкое движение численности одного из них нивелируется урожайностью других. У видов с коротким жизненным циклом снижение продуктивности одного поколения влечет за собой резкое сокращение численности всей популяции.

Основной фактор, ограничивающий рост численности популяции, – обеспеченность пищей, так как организмы могут приспособиться ко многим неблагоприятным условиям среды, но только не к отсутствию пищи. Поэтому на ухудшение кормовых условий популяция реагирует снижением своей численности. Например, с изъятием биогенов, необходимых для питания водорослей, численность их после весенней вспышки начинает резко падать и вслед за этим уменьшается популяция рачков, питающихся фитопланктоном. Для рыб Г. В. Никольский указывает следующие основные пути увеличения численности популяции с улучшением условий питания:

1) увеличение скорости роста, более ранняя половозрелость, сокращение возрастного ряда впервые созревающих особей, увеличение плодовитости одноразмерных особей;

2) повышение жирности;

3) снижение поедания собственной молоди;

4) уменьшение смертности личинок на первых этапах активного питания, так как икра содержит больше жира и личинки переходят на внешнее питание более окрепшими;

5) повышение количества оплодотворяемой икры у более молодых, позднее приходящих на нерестилища.

В случаях ухудшения условий питания наблюдается обратная картина.

К важнейшим факторам, определяющим величину популяции, помимо пищи, относится выедаемость особей, особенно в случаях их слабой защищенности от врагов.

9.3. Суточная и сезонная динамика популяции

Суточная динамика. Суточные изменения численности и биомассы прослеживаются в популяциях мелких организмов с очень кратким жизненным циклом бактерий, одноклеточных водорослей, простейших, у которых есть суточная ритмика размножения или смертности. Например, в Черном море наибольшее количество водорослей регистрируется в 21 ч, затем численность снижается и новое увеличение начинается в 5 ч. Это связано с энергичным выеданием фитопланктона рачками, поднимающимися из глубин к поверхности в темное время суток. Нарастание численности в дневное время объясняется размножением, превышающим убыль. Для большинства видов максимум делющихся клеток приходится на утренние часы, днем интенсивность размножения колеблется у разных видов, но всегда она минимальна в ночное время от 22 до 4 ч.

Сезонная динамика. С периодичностью изменений освещенности и температуры связана динамика численности целого ряда гидробионтов и создается характерная для многих водоемов смена биологических сезонов. Понятие биологического сезона было предложено В. Г. Богоровым, который ввел термины биологического лета, осени, зимы, весны.

Биологическая весна – характеризуется обилием фитопланктона, но численность зоопланктона еще не достигает максимума. Отношение биомассы фитопланктона к биомассе зоопланктона (сезонный показа-

тель) выражается величинами от 10 до 100. В зоопланктоне в большом количестве находятся яйца и личинки бентонтов, т. е. идет их размножение. Среди водорослей преобладают виды, нуждающиеся в высоких концентрациях биогенов. Гидрологически биологическая весна характеризуется увеличением продолжительности и интенсивности солнечного освещения, началом прогревания воды, часто опреснением поверхностного слоя в морях, максимумом присутствия биогенов, в полярных морях – началом освобождения от сплошных льдов.

Биологическое лето – связано с наступлением максимального освещения, повышением температуры воды, снижением количества биогенов. В биологическом аспекте оно характеризуется резким уменьшением сезонного показателя, который становится равным единице или снижается еще больше. Биомасса зоопланктона достигает максимума. Из него исчезают весенние и появляются летние формы. Размеры планктонных организмов уменьшаются, среди водорослей доминируют виды, менее требовательные к количеству питательных солей.

Биологическая осень – наступает при максимальных годовых температурах, которые затем начинают снижаться. Уменьшается длительность и интенсивность солнечной радиации. Количество биогенов в начале несколько возрастает за счет разложения весеннего и летнего планктона, а затем снова падает. Осень в полярных морях характеризуется снижением численности фитопланктона, а в умеренных и южных ее вторым максимумом, заметно более слабым, чем весной. Сезонный показатель в северных морях меньше единицы, в умеренных и южных колеблется от 1 до 10. В планктоне появляются наиболее теплолюбивые формы.

Биологическая зима – наступает при нарастающем похолодании. Поверхность полярных морей покрывается льдом, интенсивность освещения наименьшая, количество биогенов непрерывно нарастает в результате разложения отмирающего планктона и поднятия богатых питательными солями глубинных вод к поверхности. В биологическом отношении характеризуется минимумом планктона, сезонный показатель меньше единицы, различные виды водорослей часто находятся в стадии покоя или зимующих клетках, в зоопланктоне преобладают взрослые животные, новых генераций не образуется.

10. ГИДРОБИОЦЕНОЗЫ, ИХ ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ В ГИДРОСФЕРЕ

10.1. Понятие, особенности и структура гидробиоценозов

Под биоценозом понимается биологическая система, образуемая совокупностью популяций, населяющих тот или иной биотоп, и взаимодействующая с абиотической средой при поступлении энергии извне. Биоценозы – замкнутые системы, могущие существовать только во взаимодействии с мертвой природой, через которую замыкается круговорот веществ. Гидробиоценозы имеют ряд особенностей, отличающих их от наземных систем.

Первая особенность. Так, в Мировом океане зоомасса составляет 32 млрд. т и превышает фитомассу (1,7 млрд. т) почти в 19 раз, а на суше растительная масса примерно в 1000 раз превышает животную. В гидробиоценозах за счет единицы фитомассы, представленной быстро размножающимися водорослями, может существовать значительно большая зоомасса консументов, чем в наземных сообществах.

Вторая особенность водных биоценозов – огромная роль в них биохимических межорганизменных связей. В воду выделяются и в ней содержатся различные продукты метаболизма организмов, оказывающие ингибирующее, стимулирующее или иное влияние на особей своего или других видов.

Третья особенность заключается в том, что гидробиоценозы часто функционируют в условиях дефицита кислорода, которого на суше неограниченное количество.

И, наконец, водные биоценозы сильно стратифицированы по вертикали, так как их компоненты располагаются в водной толще, иногда имеющей многокилометровую толщину.

Представляя собой целостную биологическую систему, биоценозы имеют определенную структуру и ряд характерных черт. В соответствии с этим говорят о видовой, размерной, трофической и хорологической структурах.

Видовая структура. В состав каждого биоценоза входит некоторое число видов, каждый из которых представлен популяцией. Хотя в состав биоценоза входит, как правило, много видов, только один или несколько резко выделяются по своей биомассе и численности. Виды, представленные в биоценозе наибольшим числом особей и биомассой, называются доминантными, или лидирующими, несколько уступаю-

щие им – субдоминантными, остальные – второстепенными и совсем редкие – случайными. Вид может быть доминантным по биомассе, но субдоминантным или даже второстепенным по численности, и наоборот.

В направлении от экватора к полюсам видовое разнообразие населения водоемов снижается, а его обилие возрастает. Следовательно, в этом направлении упрощается видовая структура биоценозов. В небольших водоемах, например, в прудах с однообразной фауной, но высокой плотностью населения видовая структура биоценозов менее сложна, чем в крупных озерах и морях.

Размерная структура биоценозов зависит от величины организмов, образующих популяции продуцентов, консументов и редуцентов. Размерный состав популяций очень важный момент в их характеристике, так как с увеличением особей величина их относительной поверхности и соответственно энергетическая активность падает. С возрастанием порядка размерной группы снижается темп размножения и численность организмов, повышается их организация, продолжительность жизни, абсолютная скорость движения.

Хорологическая структура (пространственная). Наименее упорядочен тот биоценоз, где распределение отдельных особей статически случайно. Поэтому одной из мер хорологической упорядоченности сообществ может служить степень различия между фактическим распределением особей и статически случайными. Примером такой упорядоченности служит приуроченность отдельных видов гидробионтов к тем или иным глубинам с образованием слоев доминирования. Например, в одном слое регистрируется максимальная концентрация рачков *Calanus*, в слое 500–1000 м имеется максимальная численность *Decapoda* и т. д. В пресноводном планктоне к придонным слоям приурочены популяции личинок комаров *Chaoborus*, к верхним слоям – личинки комаров *Culex* и *Anopheles*.

10.2. Межвидовые отношения в гидробиоценозах

Связи между популяциями в сообществах подразделяются на прямые и косвенные. К прямым связям относятся такие, когда наблюдается непосредственный контакт между особями взаимодействующих популяций, форма которого выработалась исторически. Косвенные – это такие, когда адаптации к непосредственному контакту у особей взаимодействующих популяций нет. Среди прямых и косвенных связей по

функциональному признаку выделяют следующие формы взаимодействия:

1) топические, когда особи популяции одного вида изменяют физико-химические условия существования другого (например, аэрация воды фитопланктоном);

2) трофические, когда особи одного вида используют в качестве пищи особей другого вида, продукты их жизнедеятельности или их мертвые остатки;

3) фабрические, когда особи одного вида используют представителей другого, их части или мертвые остатки для фабрикации (сооружения) своих убежищ или укрытий;

4) форические, когда особи одного вида используют организмы другого вида для перемещения, переселения и т. д.

Связи между популяциями могут быть взаимовыгодными, взаимоневыгодными и неравнозначными.

Нейтрализм и конкуренция – наиболее характерные взаимоотношения для популяций гидробионтов одного трофического уровня. Нейтральные отношения наблюдаются обычно у лидирующих видов данного трофического уровня. В 1934 г. Гаузе открыл закон конкурентного исключения, согласно которому близкородственные виды, занимающие сходные экологические ниши, не могут сосуществовать вместе. В природе близкие виды либо разграничивают места своего обитания, либо занимают разные экологические ниши. Степень конкуренции из-за пищи зависит от сходства спектров питания, потребности в корме и количества пищи. Отрицательное влияние пищевых конкурентов друг на друга тем значительнее, чем больше совпадают их спектры питания, чем меньше корма в водоеме и выше численность потребителей.

Хищничество и паразитизм. Роль хищников в биоценозе определяется их численностью и степенью поражаемости жертвы. Когда защищенность жертвы мала, а хищников много, они могут резко и в короткий срок снизить численность популяции жертвы. Если при этом хищник не может перейти на добывание другой пищи, то и его численность тоже снижается. В результате численность потребляемой популяции возрастает, улучшаются и условия существования хищников. Неограниченное выедание могло бы привести к полному уничтожению жертвы и последующей гибели хищников. Поэтому в природе часто наблюдается взаимная приспособляемость, обеспечивающая хищ-

нику удовлетворение его пищевых потребностей с наименьшим ущербом для популяции потребляемых организмов.

Паразиты играют в гидробиоценозах сходную с хищниками роль. В одних случаях они вызывают резкие периодические снижения численности поражаемых ими популяций, в результате чего падает численность самих паразитов. Если численность паразитов не очень высока и поражаемость ими ограничена, они играют роль стабилизатора плотности популяции, такие отношения наблюдаются в зрелых установившихся сообществах.

Протокооперация и мутуализм. Мутуализмом называется такой тип взаимоотношений между видами, когда их взаимодействие обязательно. Например, нахождение симбиотических водорослей в теле простейших, губок, кишечнополосных, червей.

Протокооперация – тип взаимоотношений с обоюдной выгодой для обоих партнеров, но их взаимодействие не всегда обязательно. Например, очищение от паразитов крупных рыб рыбками-санитарами.

Комменсализм – форма взаимодействия, при которой один партнер получает пользу от другого без нанесения ему ущерба. Например, рачки *Balanus* на теле китов используют последних в качестве транспортного средства. Часто в качестве укрытия используются заросли макрофитов и коралла, среди которых прячутся многие рыбы, ракообразные и др. животные.

Аменсализм – отрицательное влияние одних организмов на других, происходящее в результате процессов жизнедеятельности первых. Например, взмучивание грунта и снижение прозрачности щитнями и лептестерией отрицательно сказывается на развитии водорослей.

Стимуляция и ингибирование. Биохимические взаимодействия – это сложная сеть процессов, включающих выделение в среду метаболитов, их перенос в пространстве и воздействие на популяции других организмов. В одних случаях наблюдается стимулирующее воздействие одних популяций на другие, в других – ингибирующее.

Стимуляция и ингибирование у взаимодействующих популяций могут носить односторонний характер или быть взаимными. Токсическое действие многих синезеленых водорослей установлено в отношении ряда ракообразных и других организмов. Установлено, что во время цветения этих водорослей ими выделяется свыше десяти различных летучих веществ, которые ингибируют развитие видов-антагонистов. Сильнейшему ингибированию подвергаются со стороны синезеленых водорослей зеленые. Протококковые водоросли продуци-

руют ряд веществ, ингибирующих развитие бактерий; в небольших количествах эти вещества стимулируют рост самих водорослей, в больших – ингибируют.

В биохимическом отношении водоемы представляют собой как бы единое целое с упорядоченной сетью различных взаимодействий, в которой каждая популяция занимает определенное место. Межпопуляционный обмен происходит ввиду того, что с одной стороны внутренняя среда гидробионтов более или менее открыта во внешнюю, куда поступают продукты разного синтеза, а с другой – одни организмы в избытке образуют те или иные вещества, а сами пользуются другими, в избытке синтезируемые иными организмами.

Помимо обменных метаболических связей, различают также сенсорные, когда вещества, выделяемые одними организмами, влияют на поведение других. Например, тихоокеанские лососи избегают воду с добавлением экстракта из шкур млекопитающих в концентрации 10^{-7} мг/л. Вещества, выделяемые яйцами и личинками рыб, вызывают у родительских особей реакцию заботы о потомстве даже при отсутствии икры и личинок. С присутствием в воде различных метаболитов могут быть связаны смена форм фитопланктона, изменения в ходе миграций у планктонных животных и другие массовые явления в водоемах.

10.3. Сукцессии гидробиоценозов и их формы

Структурные и функциональные особенности биоценозов формируются в соответствии с условиями их существования. Как только меняются условия жизни, начинает перестраиваться структура биоценоза, взаимоотношение между его отдельными компонентами. Иначе протекает круговорот веществ, иным становится поток энергии. Даже если водоем не испытывает каких-либо изменений, связанных с климатическими, геофизическими или иными сдвигами, среда существования биоценозов все равно не остается постоянной. Процессы, протекающие в биоценозах, воздействуют на абиотическую среду, вызывая в ней характерные, определенно направленные изменения. Само функционирование биоценозов становится причиной их изменений, необратимой смены другими сообществами. Такая смена одних сообществ другими в результате влияния природных факторов называется сукцессией. Например, лесное озеро высыхает, превращается в болото, высушенное болото в поляну, поляна зарастает кустарником, затем деревьями и т. д.

Различают первичные сукцессии – начинающиеся на субстрате, не затронутых почвообразованием, и вторичные сукцессии, происходящие на месте сформировавшихся биоценозов после их нарушения (высыхания водоемов и т. д.). В процессе сукцессии происходит приближение биоценоза к состоянию, наиболее соответствующему абиотической среде, к состоянию равновесия с ней или к состоянию климакса.

Это состояние равновесия может нарушаться с наступлением каких-либо перемен в абиотической среде, и тогда биоценоз снова претерпевает ряд последовательных изменений, отражающих способность системы к саморегуляции.

Формы сукцессии. В тех случаях, когда в результате серии изменений снижается относительное количество автотрофов в биоценозе, говорят об автотрофной сукцессии, если наоборот – о гетеротрофной.

Автотрофная сукцессия. В подавляющем большинстве водоемов количественное богатство жизни определяется величиной утилизации солнечной энергии. Автотрофная сукцессия ведет к ускорению круговорота веществ, который повышает степень использования солнечной радиации. За счет все более эффективного использования световой энергии возрастает первичная продукция, увеличивается количество гетеротрофов, усложняются пищевые сети биоценоза. Автотрофная сукцессия сопровождается направленным изменением структуры и функциональных особенностей биоценоза. На первых этапах автотрофной сукцессии видовая структура биоценозов усложняется, так как число видов повышается и ни один из них не получает резкого преобладания над другими. В дальнейшем видовая структура упрощается за счет снижения общей численности видов и все возрастающего доминирования немногих форм. Что касается биомассы биоценозов, то она в течение сукцессии непрерывно возрастает. Избыточное накопление органического вещества может стать причиной разрушения биоценоза. Так, в процессе эвтрофикации, сопровождающем автотрофную сукцессию, заболачиваются и исчезают озера, деформируются и разрушаются озерные биоценозы.

Гетеротрофная сукцессия. Иногда биоценозы могут существовать за счет утилизации готового органического вещества, образованного другими гидробиоценозами или попадающими в водоемы в результате их загрязнения различными стоками. Когда, например, образуются новые водохранилища, затопляющие плодородные земли, богатые растительностью, то первые 2–3 года количество гетеротрофов в водоеме оказывается непропорционально высоким. На грунте в огромных ко-

личествах развиваются детритоядные личинки насекомых, в частности хирономид. За счет массового размножения бактерий, перерабатывающих готовое органическое вещество, в водной толще водохранилищ появляется богатая фауна, представленная простейшими, коловратками и рачками. Значительную роль в их питании играет органическое вещество, образуемое продуцентами, однако потребление пищи значительно превосходит ее новообразование. Через 3–4 года биомасса бентоса начинает заметно снижаться и постепенно расход энергии приходит в соответствие с ее поступлением.

Особенно резко проявляются черты гетеротрофной сукцессии в сточных водах с большим количеством органического вещества. Их население практически представлено бактериями и очень немногими животными с анаэробным типом дыхания. В дальнейшем, по мере минерализации органических веществ видовой состав биоценоза обогащается, в биоценозе появляются автотрофы. Сначала синезеленые водоросли, потом среди автотрофов появляются диатомовые, зеленые, протококковые и наконец высшие растения. Биомасса биоценоза уменьшается за счет снижения численности массовых форм. С увеличением степени минерализации органических веществ и улучшением условий дыхания население водоема становится разнообразнее. Все в большем количестве развиваются автотрофы, их роль в биоценозе повышается и эвтрофное состояние экосистемы сменяется олиготрофным.

10.4. Биоценозы Мирового океана

Гидробиоценозы полного состава существуют в Мировом океане в области континентального шельфа. В районе шельфа в состав биоценозов входят популяции пелагических и бентосных организмов, в океанской зоне они представлены планктоном, nekтоном и нейстоном. Начиная с глубин 200–300 м фотосинтезирующие растения практически отсутствуют, и население океана представлено биоценозами неполного состава.

Биоценозы пелагиали Мирового океана очень сильно зависят от состояния абиотического компонента экосистемы, поэтому всякое изменение в движении воды сказывается на распределении пелагических сообществ. Этим они значительно отличаются от донных биоценозов, которые характеризуются большей устойчивостью. Крайне характерны для биоценозов пелагиали непрерывные перемещения в географических координатах, а также резкая изменчивость во времени. В бен-

тали сообщества долгое время сохраняют постоянство своих доминантов, в пелагиали – лишь краткие сроки. В пелагиали Мирового океана выделяют неритическую и океаническую зоны. Для первой характерно большое количество гетеротопных форм, обитающих на одних стадиях на дне, а на других – в толще воды.

В океанической зоне фитопланктон не так богат видами и количеством, как в неритической, но из-за высокой прозрачности воды проникает в более глубокие горизонты. Зоопланктон беднее, чем в неритической зоне, так как в нем отсутствуют личинки бентосных животных.

В качестве наиболее крупных сообществ донных организмов биоценозов бентали Мирового океана можно рассматривать население материковой отмели и более глубоких участков океана. В каждом районе побережья зообентос, как правило, снижает свое разнообразие с продвижением вглубь. Отрицательно сказывается на жизни бентосных животных унос их личинок от берега, опреснение прибрежных вод стоками с суши, значительные суточные и сезонные колебания температуры, периодическое осушение зоны. Подавляющее большинство бентосных организмов питается детритом, который может находиться в придонном слое воды, на грунте и внутри его. В Мировом океане выделяются области с олиготрофными и эвтрофными условиями питания донных животных.

10.5. Биоценозы континентальных вод

Небольшие размеры континентальных водоемов, как правило, снижают дифференциацию их биоценозов. Вместе с тем высокая степень изоляции водоемов друг от друга, своеобразие режимов, сильно варьирующие условия среды создают существенные различия между сообществами даже в географически близких водоемах.

В пределах одного водоема наибольшее варьирование различных факторов характерно для рек. Дифференциация населения на дне реки выражена резче, чем в пелагиали. Животные представлены очень большим числом видов, их суммарная биомасса сравнительно велика. Автотрофный компонент в речных биоценозах значительно уступает гетеротрофному по количеству трансформируемой энергии.

В отличие от рек автотрофный компонент озерных биоценозов в значительной мере представлен фитобентосом, особенно в прибрежной части водоемов, где часто образуются мощные заросли высших

растений. Высокая прозрачность озерной воды благоприятна для фитопланктона. Зоопланктон характеризуется преобладанием коловраток и рачков, причем в более холодных озерах преобладают коловратки и веслоногие, в более теплых – ветвистоусые рачки. По вертикали с удалением от поверхности зоопланктон объединяется количественно и в видовом отношении. Характерно резкое обеднение с продвижением в глубину фауны ветвистоусых рачков.

Биоценозы водохранилищ отличаются от озерных тем, что условия развития фитопланктона и фитобентоса менее благоприятны. Деструкция органического вещества в водохранилищах резко преобладает над его созданием. По видовому составу и количественному богатству население водохранилищ занимает промежуточное положение между реками и озерами. Это относится к видовому разнообразию населения пелагиали и зообентосу. Фитобентоса, в частности прибрежных зарослей водных макрофитов, гораздо меньше, чем в озерах и реках. Энергетика биоценозов в водохранилищах отличается особенно резко выраженной зависимостью от поступления органического вещества извне.

11. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ВОДОЕМОВ

11.1. Понятие продуктивности и продукции водоемов

В результате роста и развития организмов в водоемах происходит непрерывное новообразование биомассы. Этот процесс называется биологическим продуцированием, а вновь создаваемая биомасса – биологической продукцией. От биологической продукции следует отличать продукцию органических веществ: в первом случае речь идет о приросте биомассы живых организмов, во втором – об образовании органического вещества в любых формах. Продукция органических веществ изучается в геохимическом аспекте с целью выяснения закономерностей круговорота веществ, в то время как разработка проблемы биологической продуктивности – задача гидробиологии.

Биологическое продуцирование происходит в форме образования первичной и вторичной продукции, под которыми понимается соответственно прирост биомассы автотрофов и гетеротрофов. Биологическое продуцирование можно рассматривать в двух аспектах: как свойство популяций и водоемов, и соответственно этому различают биологическую продуктивность популяций, которая определяется их видовыми особенностями и условиями существования.

Под биологической продуктивностью водоемов понимается их свойство обеспечивать тот или иной темп воспроизводства организмов, населяющих водоем.

Организмы, представляющие хозяйственную ценность для человека и используемые им в качестве объектов промысла, образуют биологические ресурсы водоемов. Осваивая водоемы в промысловом отношении, человек должен стремиться не только к тому, чтобы получить из них как можно больше биологических продуктов, но и к организации воспроизводства их сырьевой базы.

Продукция – органическое вещество, созданное популяцией за определенный период в процессе роста и размножения, независимо от того, находится ли оно в конце исследуемого периода, либо частично или полностью изъято.

11.2. Биомасса гидробионтов и способы ее выражения

Под биомассой следует понимать массу организмов в водоеме или на единицу площади или объема. Масса организмов может быть выражена в единицах сырого либо сухого веса, а также пропорциональных им величинах (содержание углерода, азота, количество кислорода, необходимого для окисления органического вещества), либо в энергетических единицах.

Не рекомендуется применять термин «биомасса» по отношению к одной особи, когда речь идет о ее весе или пропорциональных ему величинах.

При определении сырого веса используются как различные косвенные методы, так и взвешивание водных организмов. Большая часть косвенных методов заключается в определении объема организма. При этом удельный вес сырого вещества тела водных организмов обычно принимается равным единице. Большинство косвенных методов разработано для тех случаев, когда требуется определить сырой вес мелких, чаще всего планктонных организмов.

При определении сырого веса у сравнительно крупных объектов или при работе с достаточно большими пробами (вес от нескольких миллиграммов и выше) чаще используют методы прямого взвешивания.

Сухой вес. Под сухим весом следует понимать постоянный вес полностью обезвоженного вещества тела исследуемых организмов. Применяется несколько способов высушивания биологического материала до постоянного веса: высушивание в эксикаторах над различными поглотителями, высушивание под вакуумом, сушка в инфракрасных лу-

чах, высушивание проб в сушильном шкафу. В практике гидробиологических исследований при определении сухого веса чаще всего применяется простой и быстрый метод высушивания проб в сушильном шкафу.

Определение золы. Количество золы у различных представителей одного и того же вида может колебаться в значительных пределах и зависит от экологических условий и физиологического состояния организмов. Для определения содержания золы в теле водных организмов чаще всего используется метод прокаливания проб в муфельной печи, при температурах 500–550 °С (не выше). Для полного сгорания органического вещества навески порядка 100 мг сухого веса достаточно 20–24 ч прокаливания.

Калорийность вещества тела водных организмов и методы ее определения. Для того чтобы выразить массу вещества тела организмов в энергетических единицах, необходимо знать его калорийность. Под калорийностью следует понимать энергетическую ценность единицы массы исследуемого вещества. Гидробиологами установлено, что калорийность органического вещества самых разнообразных организмов независимо от их видовой принадлежности в большинстве случаев близка к 5,6 ккал/г органического вещества и эта величина используется при приближенных расчетах.

11.3. Первичная продукция водоемов. Способы выражения и оценки величины первичной продукции

Первичная продукция водоемов – это результат жизнедеятельности населяющих их растительных организмов. Она существенно отличается от всех других видов биологической продукции тем, что представляет собой новообразование органических веществ из минеральных, требующее затраты определенного количества энергии.

Подавляющее большинство органических веществ синтезируется из минеральных в процессе фотосинтеза, т. е. за счет утилизации солнечной энергии. В неизмеримо меньшем количестве (около 2 %) органическое вещество образуется хемосинтезирующими бактериями с использованием энергии экзотермических процессов окисления. Вещества, окисляемые хемосинтетиками, в большинстве случаев представляют собой продукты анаэробного распада органических соединений, создаваемых фотосинтезирующими растениями. Следовательно, роль хемосинтетиков заключается не столько в создании первопищи, сколь-

ко в трансформации энергии, аккумулированной фотосинтетиками, мобилизации той ее части, которая не вовлекается в круговорот другими организмами.

Фотосинтез. Для образования углеводов фотосинтезирующие растения используют водород воды, углерод и кислород углекислоты. Лучистый поток поставляет им энергию, необходимую для превращения минеральных веществ в органические. Всего в атмосферу за 1 мин поступает от Солнца $2,5 \cdot 10^{18}$ кал, на поверхность Земли – $2,0 \cdot 10^{18}$ кал, на поверхность вод – $1,4 \cdot 10^{18}$ кал. За год на 1 см^2 поверхности воды поступает в высоких широтах 40–50 ккал, в средних – 80–100 ккал, в низких – 140–160 ккал.

Эффективность фотосинтеза. Под эффективностью фотосинтеза понимается отношение световой энергии, полученной растением, к той, которая связывается в результате фотосинтеза.

Значительное доля энергии, падающей на растения, не поглощается ими, так как часть света отражается, а часть пропускается. Например, из энергии всех лучей с длиной волны от 4000 до 7000 Å° (ангстрем) листья стрелолиста поглощают 82 %, кубышки – 57 %, рдеста блестящего – 77,5 %.

Эффективность использования падающей на растения энергии зависит от видовых и возрастных особенностей гидрофитов, от условий минерального питания, освещения, температуры и ряда других факторов.

В лабораторных условиях при выращивании водорослей на фотосинтез может использоваться до 20 и даже до 50 % всей световой энергии, падающей на культуру. В естественных природных условиях эффективность использования солнечной энергии на фотосинтез неизмеримо ниже. Так, например, в Мировом океане она колеблется от 0,02 % в олиготрофных водах до 0,33 % в эвтрофных, составляя в среднем 0,04 %. Немногим выше она в континентальных водоемах.

Хемосинтез. Хемосинтезирующие бактерии встречаются во всех водоемах, как в пресных, так и в соленых, присутствуя в толще воды, на поверхности и в глубине грунта. В наибольшей степени они концентрируются там, где анаэробные условия сменяются аэробными. Из различных хемосинтетиков наибольшее значение в водоемах имеют бактерии, окисляющие сероводород и серу.

В связи с использованием хемосинтетиками недоокисленных продуктов анаэробного распада наибольшее количество автотрофных неокрашенных бактерий концентрируется в грунтах, меньше их в при-

донном слое воды. Среди грунтов наиболее богаты хемосинтетиками илы, содержащие значительные количества разлагающегося органического вещества.

Факторы, определяющие величину первичной продукции. Темп первичного продуцирования зависит от количества продуцентов, их распределения в водоеме, видового состава, световых условий, перемешиваемости воды и многих других факторов. В сильнейшей степени величина продукции зависит от распределения данной массы растений в толще воды. С продвижением от поверхности в глубину условия освещения быстро ухудшаются и растения, находящиеся ниже определенных горизонтов, испытывают ту или иную степень светового голодания. Огромное влияние на величину первичной продукции оказывает степень обеспеченности минерального питания растений. Например, в результате удобрения прудов их первичная продукция возрастает в несколько раз.

Величина первичной продукции в различных водоемах. Для оценки биологической продуктивности отдельных водоемов и всей гидросферы наиболее удобно выражать продукцию ее величиной, отнесенной к единице площади. Эта величина в большинстве случаев выражается весом органического углерода или биомассой органического вещества. Принимается, что 1 весовой единице образующегося углерода соответствуют 2 единицы сухого веса фитопланктона.

Имеющиеся данные говорят о том, что средняя продуктивность водных экосистем заметно ниже, чем наземных. В водах открытых океанов среднесуточное продуцирование выражается величинами менее $0,5 \text{ гС/м}^2$, что на суше соответствует уровню продуцирования пустынь.

Различают валовую и чистую первичную продукцию. Общее количество органического вещества, созданное автотрофными организмами, называют валовой первичной продукцией. Чистая продукция равна валовой минус та ее часть, которая тратится на дыхание растений. Обычно величина дыхания около 20 %.

12. ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ВОДОЕМОВ

12.1. Общие закономерности роста

Первичная продукция редко представляет собой конечное звено продукционной цепи. Большая ее часть преобразуется во вторичную продукцию, представленную организмами разного трофического

уровня. В одних случаях животные могут питаться только растениями и тогда образуют продукцию второго трофического уровня. В других случаях фитофаги поедаются плотоядными животными и образуется продукция третьего трофического уровня, при поедании плотоядных животных хищниками возникает третья ступень в каскаде трансформации веществ и энергии с образованием продукции четвертого трофического уровня.

Так как многие животные питаются организмами разных трофических уровней (например, растениями, фитофагами и зоофагами одновременно), то разграничение последних применительно к различным компонентам вторичной продукции не всегда возможно. Вместе с тем без такого разграничения невозможно определить суммарную величину вторичной продукции, так как простое сложение ее выхода на всех уровнях трансформации биологического смысла не имеет, подобно тому, как нельзя сравнивать количество вещества, вступающего в реакцию, с суммой веществ, являющихся промежуточными продуктами процесса. Вторичная продукция может быть валовой и чистой. Под валовой продукцией понимается все количество органического вещества, образуемого организмами, равное их приросту и затратам на все жизненные расходы. Чистая продукция равна приросту органического вещества в организмах.

12.2. Рост, скорость развития и плодовитость в зависимости от условий существования

Суммарная величина образования органического вещества в популяциях прямо пропорциональна их количеству и темпу продуцирования. Так как биомасса зоопланктона и зообентоса в разных частях гидросферы сильно варьирует, то вслед за этим и колеблются величины вторичной продукции. Значительное влияние на величину вторичной продукции оказывают различия в скорости роста животных, зависящие как от особенностей самих организмов, так и крайне разных условий существования. Наиболее важны из них температура, газовый и солевой режим воды, степень ее проточности и особенно обеспеченность пищей, а также характер пищевых отношений.

Некоторые случаи роста животных (личинки насекомых, эмбриональный рост, первые стадии постэмбрионального роста). В большинстве случаев индивидуальный рост животных сопровождается снижением скорости роста при увеличении размеров тела и связан с интенсивностью обмена, у большинства животных кривая роста имеет

S-образную форму. При таком типе роста скорость его снижается не только благодаря снижению интенсивности обмена с возрастанием веса, но и потому, что с возрастанием веса отношение прироста к тратам на обмен снижается. Вторичная продукция, будучи трансформированной формой первичной, не может быть выше произведения первичной на коэффициент полезного действия, в качестве которого рассматривают величину K_1 или K_2 (трофические коэффициенты первого и второго порядка). Прирост количества потребителей лишь с некоторым опозданием следует за увеличением биомассы продуцентов, и какая-то часть последних, порой весьма значительная, не используется консументами. Поэтому соотношение между величиной продукции на двух смежных уровнях всегда оказывается меньше, чем величина K_2 (отношение энергии прироста ко всей потребленной энергии за вычетом энергии отходов).

Если количество образующегося органического вещества обычно составляет примерно половину потребленного ($K_2 = 50\%$), то чистая продукция следующего трофического уровня не выше 10 %. Так, например, если в Мировом океане первичная продукция достигает 550 млрд. т, то продукция зоопланктона, зообентоса и рыб равна 56 млрд. т.

Зависимость плодовитости и скорости размножения животных от температуры и трофических условий может существенно различаться у равных объектов. Действие температурного и пищевого факторов на плодовитость животных в естественных условиях осуществляется через их влияние на размеры тела, так как плодовитость животных непосредственно связана с размерами самок. Более крупные самки обычно имеют большее число яиц в кладке (при равных условиях), например у морских копепод. В других случаях главным фактором, влияющим на плодовитость, является температура. Кроме того, экспериментально доказана связь между увеличением плодовитости животных и увеличением концентрации корма (Cladocera, Copepoda, Oligochaeta, Enchitreus), однако в большинстве случаев эта зависимость проявляется до некоторой определенной величины.

12.3. Методы расчета продукции водных животных в озерах и прудах по величине их потребления

Определением величин потребления водных организмов начали заниматься давно, главным образом в рыбохозяйственной гидробиоло-

гии и в опытах по изучению питания хищных животных, но только в отдельных случаях результаты этих работ использовались для оценки возможной продуктивности потребляемых организмов.

Хорошо известно, что потребителями продукции водных беспозвоночных являются не только рыбы, но и хищные беспозвоночные, которые могут быть отнесены к тому же трофическому уровню, что и так называемые мирные рыбы.

Попытка, количественно оценить роль хищных беспозвоночных планктона в озерах была сделана Шушкиной в оз. Баторино. Она подсчитала что, все планктонные хищники из ракообразных (циклопы и лептодора составляли около 30 % общей биомассы зоопланктона) потребляют в озере Баторино 13–22 % общей биомассы зоопланктона. Шушкина показала, что пищевые потребности планктонных хищников превышают продукцию планктонных рачков фильтраторов в озерах различного типа, она обнаружила, что в озерах близких к олиготрофным, хищники могут выедать 50 % продукции мирного зоопланктона, в мезотрофных – 65 %, в эвтрофных озерах – 40 %.

Таким образом, учитывая тип питания, размеры рационов потребителей беспозвоночных и определяя ту часть продукции, которая идет на удовлетворение пищевых потребностей организмов следующего трофического уровня, можно определить продукцию нижестоящих трофических уровней.

Оценкой возможной продукции беспозвоночных планктона, служащих естественной кормовой базой молоди карпа в рыбоводных прудах, занимался В. Г. Ляхнович.

На протяжении определенного отрезка времени (года, вегетационного периода) периодически учитываются состав и количество (биомасса) беспозвоночных, служащих пищей для данной популяции хищников. Одновременно учитывается абсолютная численность, возрастной и размерный состав рыб (или других хищников) и характер их питания. По данным состава содержимого кишечника потребителей устанавливается состав потребляемых организмов, их размеры и вес, что позволяет определить удельный вес каждого вида кормовых организмов в рационе популяции потребителя. Когда известен суммарный прирост (продукция) популяции потребителей и кормовой коэффициент, т. е. количество данного вида пищи, затрачиваемого на единицу прироста, общее количество потребленной пищи вычисляют умножением кормового коэффициента на общий прирост потребителей.

Отношение рациона популяции потребителей к средней биомассе потребляемых организмов, показывает сколько раз возобновляется кормовая база за счет ее выедания, т. е. дает представление о той части продукции, которая идет на удовлетворение пищевых потребностей данной популяции.

Утилизация продукции видовой популяции путем выедания организмами следующего трофического уровня ускоряет темпы продуцирования популяции потребляемого вида. Устойчивость экологической системы обеспечивается и тем, что воспроизводство организмов и их рост возрастало тем сильнее, чем интенсивнее данная популяция выедается хищниками.

12.4. Величина вторичной продукции в различных водоемах. Биологические ресурсы морей и океанов

Средняя биомасса зоопланктона в Мировом океане колеблется в верхнем 100-метровом слое от нескольких миллиграммов до 500 мг и более на 1 м³. Годовая продукция зоопланктона в Мировом океане равна 53 млрд. т. Средняя биомасса бентоса в Мировом океане колеблется от нескольких миллиграммов до нескольких кг/м³, суммарная биомасса оценивается в 10 млрд. т, а продукция в 3 млрд. т. Общее количество нектона в Мировом океане оценивается в 1 млрд. т, а продукция в 200 млн. т.

В континентальных водоемах уровень вторичного продуцирования, как правило, значительно выше, чем в Мировом океане. Только в глубоких озерах (оз. Байкал) темп вторичного продуцирования примерно таков как и в Мировом океане. В прудах, где вторичная продукция значительно выше, чем в озерах, темп аккумуляции органического вещества в гетеротрофных организмах в десятки раз выше, чем в Мировом океане. Если учесть разницу глубин в сравниваемых водоемах, то окажется, что величина продуцирования, отнесенная к объему воды в Мировом океане в сотни и тысячи раз ниже, чем в наземных водоемах.

В отличие от полезных ископаемых биологические ресурсы относятся к категории возобновляемых. Поэтому их величина в гидросфере определяется не количеством имеющихся промысловых организмов, а их приростом т. е. продукцией. Мерой реализации этой продукции служит величина промысла. В настоящее время величина мирового промысла водных организмов достигает более 70 млн. т, из которых рыбы составляют 89 % и 11 % – нерыбные объекты. Среди них

наибольшее значение по весу имеют моллюски, затем киты, ракообразные и гидрофиты. Преобладающая часть гидробионтов промыщляется в Мировом океане и только 10 % в пресных водоемах. Для развития промысла в Мировом океане характерно его смещение из прибрежных районов в открытые, из поверхностных вод в глубинные. В настоящее время в пределах шельфа и неретической зоны вылавливается 64 %, на склоне – 33 %, в пелагиали – 2,6 %. Наибольшее значение в мировом промысле имеют рыбы, из которых 90 % промыщляются в морях и около 10 % в пресных водах. Большая часть вылавливаемых рыб планктофаги – 53 %, хищники – 22 % и бентофаги – 5,5 %. Среди моллюсков первое место в промысле занимают устрицы, затем идут кальмары, морское ушко, мидии, гребешки, осьминоги, брюхоногие. Помимо съедобных моллюсков значительное место в промысле занимают те двустворчатые, из которых добывается жемчуг и изготавливается перламутр. Большое количество битых раковин собирается ежегодно на побережье, перемалывается и используется для подкормки домашней птицы. Среди ракообразных первое место в промысле занимают креветки, затем идут крабы (главным образом камчатский), омары и лангусты.

Из растений для пищевых целей используют красные водоросли (порфира), из зеленых – ульва. Из других красных добывают агар, из бурых – йод, химические вещества, витамины. Для изготовления бумаги, тканей, набивочных материалов и удобрений используется морская трава – *Zostera*.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Березина, Н. А. Гидробиология / Н. А. Березина. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. – 360 с.
2. Богатова, И. Б. Рыбоводная гидробиология / И. Б. Богатова. – М.: Пищевая промышленность, 1980. – 158 с.
3. Зилов, Е. А. Гидробиология и водная экология / Е. А. Зилов. – Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2009. – 147 с.
4. Калайда, М. Л. Гидробиология: учебное пособие / М. Л. Калайда, М. Ф. Хамитова. – СПб.: Проспект Науки, 2013. – 192 с.
5. Константинов, А. С. Общая гидробиология / А. С. Константинов. – М.: Высш. шк., 1972. – 472 с.
6. Кузьмина, И. А. Малый практикум по гидробиологии / И. А. Кузьмина. – М.: Колос, 2007. – 232 с.
7. Сборник классических методов гидробиологических исследований для использования в аквакультуре / Г. К. Плотников [и др.]. – Даугавпилс: Академическое изд-во Даугавпилсского университета «Сауле», 2017. – 253 с.
8. Яшнов, В. А. Практикум по гидробиологии / В. А. Яшнов. – М.: Высш. шк., 1969. – 428 с.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1. ГИДРОБИОЛОГИЯ КАК НАУКА.....	4
1.1. Гидробиология и ее место в системе естественных наук.....	4
1.2. Предмет, цели, задачи и методы гидробиологии.....	5
1.3. Основные направления гидробиологии	6
1.4. История возникновения гидробиологии как науки	8
2. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ И ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ГИДРОБИОЛОГИИ	11
2.1. Основные понятия гидробиологии, популяции сообщества гидросистемы. Оптимальные условия существования	11
2.2. Окружающая среда гидробионтов. Факторы среды, их классификация	12
2.3. Понятие об экологической нише, ниша фундаментальная и реализованная	15
2.4. Экологическая валентность, или экологическая пластичность видов. Эври- и стенобионты	16
3. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ГИДРОСФЕРЫ.....	17
3.1. Планктон и нектон	17
3.2. Бентос и перифитон	18
3.3. Нейстон и плейстон	20
4. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ГИДРОБИОНТОВ	22
4.1. Химический состав воды. Термические свойства воды.....	22
4.2. Плотность, вязкость и соленость воды, движение водных масс, их влияние на гидробионтов.....	23
4.3. Влияние растворенных в воде газов на жизнь гидробионтов.....	24
4.4. Влияние солёности, растворенной органики, взвешенных в воде веществ, pH воды на жизнедеятельность гидробионтов	26
5. ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА ЖИЗНЬ ГИДРОБИОНТОВ. ВЛИЯНИЕ СОЛНЕЧНОЙ И ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ. ЗВУК, ЭЛЕКТРИЧЕСТВО, МАГНЕТИЗМ	29
5.1. Влияние света на жизнь гидробионтов	29
5.2. Световые зоны морей и океанов, коэффициент поглощения	33
5.3. Звук, электричество, магнетизм, их влияние на жизнь гидробионтов	34
6. ОСНОВНЫЕ ПРОЦЕССЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГИДРОБИОНТОВ В ГИДРОСФЕРЕ.....	36
6.1. Увеличение площади и газопроницаемости дыхательных поверхностей. Контакт с аэрированной водой и газообразным кислородом	36
6.2. Комбинирование атмосферного и водного дыхания у гидробионтов. Интенсивность дыхания	38
6.3. Зависимость газообмена от биологических особенностей гидробионтов	39
6.4. Зависимость интенсивности газообмена от внешних условий.....	40
6.5. Газообмен как показатель обмена веществ и энергии. Дыхательный коэффициент. Устойчивость гидробионтов к дефициту O ₂	42
7. ПОПУЛЯЦИИ ГИДРОБИОНТОВ И ИХ ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ В ГИДРОСФЕРЕ.....	43
7.1. Популяция гидробионтов, зависимые и независимые популяции	43
7.2. Величина и плотность популяций	44
7.3. Рождаемость и плодовитость в популяции	46
8. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОТНОШЕНИЯ	47
8.1. Смертность и выживаемость в популяциях	47
8.2. Закономерности роста в популяциях	49

8.3. Темп и энергетика роста популяций.....	50
8.4. Эффективность использования пищи гидробионтами.....	52
9. ЭНЕРГОБАЛАНС ПОПУЛЯЦИЙ.....	54
9.1. Понятие энергобаланса популяции. Темп образования органического вещества	54
9.2. Динамика численности и биомассы популяций	56
9.3. Суточная и сезонная динамика популяции	57
10. ГИДРОБИОЦЕНОЗЫ, ИХ ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ В ГИДРОСФЕРЕ.....	59
10.1. Понятие, особенности и структура гидробиоценозов	59
10.2. Межвидовые отношения в гидробиоценозах	60
10.3. Сукцессии гидробиоценозов и их формы	63
10.4. Биоценозы Мирового океана.....	65
10.5. Биоценозы континентальных вод	66
11. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ВОДОЕМОВ	67
11.1. Понятие продуктивности и продукции водоемов.....	67
11.2. Биомасса гидробионтов и способы ее выражения.....	68
11.3. Первичная продукция водоемов. Способы выражения и оценки величины первичной продукции.....	69
12. ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ВОДОЕМОВ.....	71
12.1. Общие закономерности роста	71
12.2. Рост, скорость развития и плодовитость в зависимости от условий существования	72
12.3. Методы расчета продукции водных животных в озерах и прудах по величине их потребления	73
12.4. Величина вторичной продукции в различных водоемах. Биологические ресурсы морей и океанов.....	75
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	77

У ч е б н о е и з д а н и е

Салтанов Юрий Михайлович
Козлова Тамара Васильевна

ГИДРОБИОЛОГИЯ

Курс лекций

Редактор *С. Н. Кириленко*
Технический редактор *Н. Л. Якубовская*
Корректор *Н. П. Лаходанова*

Подписано в печать 13.12.2024. Формат 60×84 ¹/₁₆. Бумага офсетная.
Ризография. Гарнитура «Таймс». Усл. печ. л. 4,65. Уч.-изд. л. 4,21.
Тираж 40 экз. Заказ .

УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия».
Свидетельство о ГРИРПИ № 1/52 от 09.10.2013.
Ул. Мичурина, 13, 213407, г. Горки.

Отпечатано в УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия».
Ул. Мичурина, 5, 213407, г. Горки.